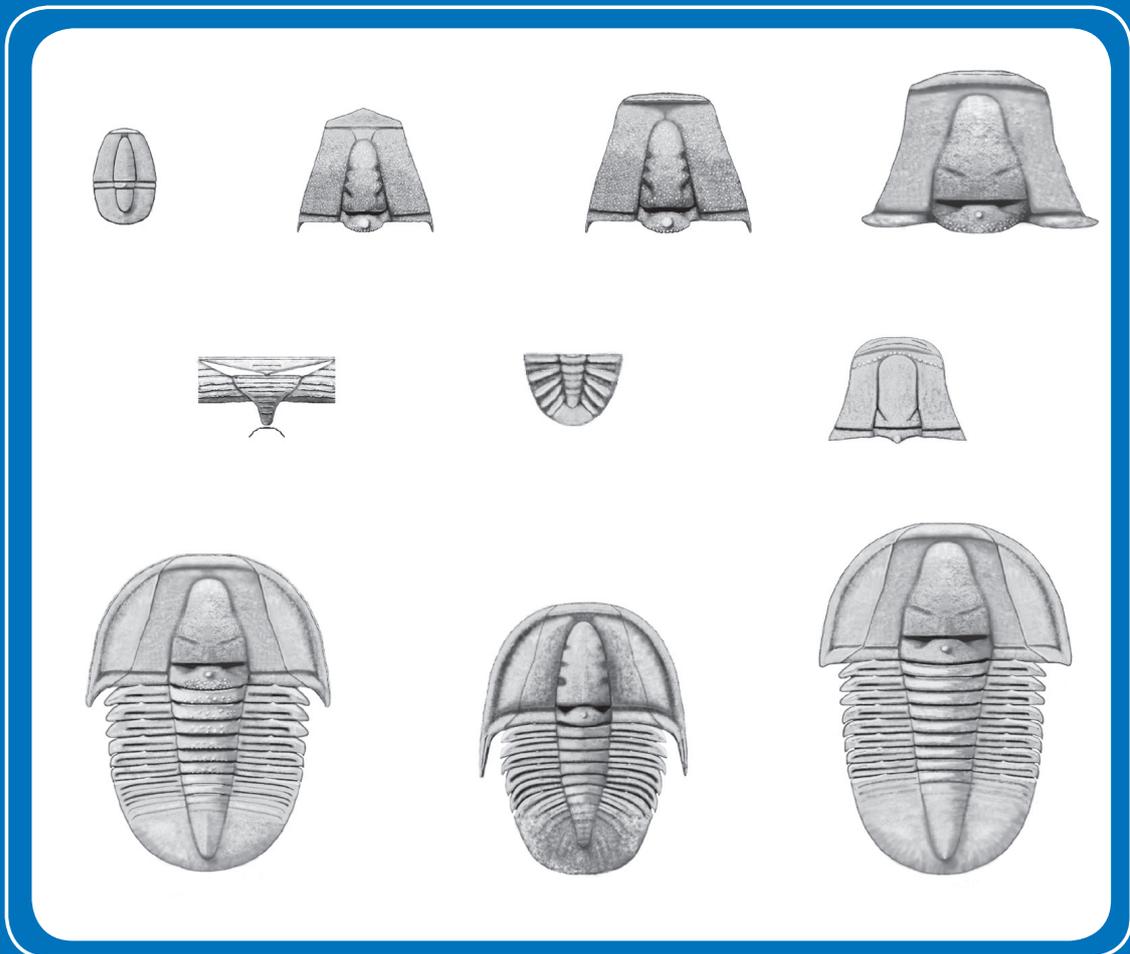


Zitteliana

An International Journal
of Palaeontology and Geobiology

Series A/Reihe A
Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung
für Paläontologie und Geologie

52



München 2012

Zitteliana 52

An International Journal of Palaeontology and Geobiology



Series A/Reihe A

Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie

52

CONTENTS/INHALT

Michael Krings & Thomas N. Taylor	3
Microfossils with possible affinities to the zygomycetous fungi in a Carboniferous cordaitalean ovule	
Martin Basse	9
Revision und Ontogenie des Trilobiten <i>Drevermannia schmidti</i> Richter, 1913 aus dem Oberdevon des Bergischen Landes	
Norbert Winkler	59
<i>Libanocaris annettae</i> nov. sp. (Crustacea: Dendrobranchiata: Penaeidae) from the Upper Jurassic Solnhofen Lithographic Limestones of Eichstätt	
Jérôme Prieto	67
The rare cricetid rodent <i>Karydomys</i> Theocharopoulos, 2000 in the fissure filling Petersbuch 6 (Middle Miocene, Germany)	
Jérôme Prieto	71
Comments on the morphologic and metric variability in the cricetid rodent <i>Deperetomys hagni</i> (Fahlbusch, 1964) from the Middle Miocene of South Germany	
Kurt Heissig	79
The American genus <i>Penetrigonias</i> Tanner & Martin, 1976 (Mammalia: Rhinocerotidae) as a stem group elasmothere and ancestor of <i>Menoceras</i> Troxell, 1921	
Volker Dietze, Volker Dietze, Wolfgang Auer, Robert B. Chandler, Elmar Neisser, Udo Hummel, Norbert Wannenmacher, Gerd Dietl & Günter Schweigert	97
Die Ovale-Zone (Mitteljura, Unter-Bajocium) an ihrer Typuslokalität bei Achdorf (Wutach-Gebiet, Südwestdeutschland)	
Volker Dietze, Axel von Hillebrandt, Alberto Riccardi & Günter Schweigert	119
Ammonites and stratigraphy of a Lower Bajocian (Middle Jurassic) section in the Sierra Chacaico (Neuquén Basin, Argentina)	
In Memoriam Dr. Gerhard Schairer (1938–2012) W. Werner	141
Instructions for authors	149

Editors-in-Chief/Herausgeber: Gert Wörheide, Michael Krings
Production and Layout/Bildbearbeitung und Layout: Martine Focke
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie

Editorial Board

A. Altenbach, Munich
B.J. Axsmith, Mobile, AL
F.T. Fürsich, Erlangen
K. Heißig, Munich
H. Kerp, Münster
J. Kriwet, Vienna
J.H. Lipps, Berkeley, CA
T. Litt, Bonn
A. Nützel, Munich
O.W.M. Rauhut, Munich
B. Reichenbacher, Munich
J.W. Schopf, Los Angeles, CA
G. Schweigert, Stuttgart
F. Steininger, Eggenburg

Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie
Richard-Wagner-Str. 10, D-80333 München, Deutschland
<http://www.palmuc.de>
email: zitteliana@lrz.uni-muenchen.de

Für den Inhalt der Arbeiten sind die Autoren allein verantwortlich.
Authors are solely responsible for the contents of their articles.

Copyright © 2012 Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München

Die in der Zitteliana veröffentlichten Arbeiten sind urheberrechtlich geschützt.
Nachdruck, Vervielfältigungen auf photomechanischem, elektronischem oder anderem Wege
sowie die Anfertigung von Übersetzungen oder die Nutzung in Vorträgen, für Funk und Fernsehen
oder im Internet bleiben – auch auszugsweise – vorbehalten und bedürfen der schriftlichen Genehmigung
durch die Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München.

ISSN 1612-412X

Druck: Gebr. Geiselberger GmbH, Altötting

Cover illustration: Tentative reconstructions of different taxa and ontogenetic stages in the trilobite genus *Drevermannia*, as well as of *Silesiops?* sp. For details, see Basse, M.: Revision und Ontogenie des Trilobiten *Drevermannia schmidti* Richter 1913 aus dem Oberdevon des Bergischen Landes, pp. 9–58 in this issue.

Back cover: Atrium of the Munich Palaeontological Museum, view from the main entrance.

Umschlagbild: Rekonstruktionsversuche für verschiedene Taxa und ontogenetische Stadien der Trilobitengattung *Drevermannia* sowie für *Silesiops?* sp. Für weitere Informationen siehe Basse, M.: Revision und Ontogenie des Trilobiten *Drevermannia schmidti* Richter 1913 aus dem Oberdevon des Bergischen Landes, S. 9–58 in diesem Heft.

Rückseite: Lichthof des Paläontologischen Museums München, Blick vom Haupteingang.



Bayerische
Staatssammlung
für Paläontologie und Geologie

- Zitteliana A 52, 9 – 58
- München, 02.04.2012

- Manuscript received
08.07.2011; revision
accepted 18.11.2011

- ISSN 1612 - 412X

Revision und Ontogenie des Trilobiten *Drevermannia schmidti* Richter, 1913 aus dem Oberdevon des Bergischen Landes

Martin Basse

Maiwegstr. 17, D-44892 Bochum, Deutschland

E-mail: Mbasse@senckenberg.de

Zusammenfassung

Drevermannia schmidti ist die Typusart von *Drevermannia* Richter, Typusgattung der ungültigen Drevermanniinae Maksimova (Phillipsiidae Oehler: Proetoidea Hawle & Corda). Ihr Neotypus (hiermit) stammt aus Tonsteinen wahrscheinlich der Dasberg-Stufe (Famennium) von Wuppertal (Rhenohercynikum). Dieser und die praktisch unbearbeitet gebliebenen topo- und stratotypischen Paraneotypen: u.a. drei Metaprotaspides, zusammenhängende Meraspides M4?–M7 und eine fragliche Holaspis liegen fast alle auf einer Schichtfläche. Ein solches Ensemble ist weltweit einzigartig. Es vermittelt erstmals umfassende Daten zur Art. Hier erfolgte der Übergang von der Meraspis zur Holaspis zwischen 8,0 und 9,0 mm Panzerlänge. Die Ontogenie der Meraspides ist in Bezug auf bestimmte Merkmale dreiphasig: In Phase 1 ist das Cephalon gekörnelt und das Cranium stark differenziert. In Phase 2 ist das Cranium erheblich undifferenzierter, adultform. In Phase 2a fehlt diese Körnelung auf vorderen Teilen des Craniums, in 2b ist es fast glatt. Holaspides fehlt das präglabellare Feld. Die saxothuringischen *Drevermannia richteri* Pfeiffer und *D. antecurvata* Lerosey-Aubril wirken dagegen weniger komplex. *Drevermannia* wird auf diese und sehr ähnliche Arten beschränkt. Thoraces devonischer Phillipsiidae haben an allen oder an nur einigen vorderen Segmenten sehr schwache Präannuli oder gar keine.

Schlüsselwörter: *Drevermannia schmidti*, Systematik, larvale Ontogenie, spätes Oberdevon, Rheinisches Schiefergebirge.

Summary

Drevermannia schmidti is the type species of *Drevermannia*, the type genus of the invalid Drevermanniinae (Phillipsiidae: Proetoidea). The neotype (herein) of this species comes from pelitic beds, presumably in the Famennian Dasberg Stage of Wuppertal (Rhenohercynian Zone). The neotype and most of the paraneotypes are located on the same piece of rock. They have never been investigated in detail and include, among other specimens, three metaprotaspides, articulated meraspid degrees M4? to M7, and a possible holaspide. This kind of assemblage is world-wide unique among trilobites, and it provides comprehensive data about this species for the very first time. Here, the transition from the meraspis to holaspis can be expected between 8,0 and 9,0 mm carapace length. Its meraspides pass through three developmental phases: In phase 1 granulation of the cephalon is dense and the cranium is strongly differentiated. Phase 2 exhibits a little differentiated cranium, thus appearing adultform. In phase 2a granulation is absent on anterior parts of the cranium, in phase 2b the cranium is smooth. Holaspides lack a preglabellar field. In contrast, Saxo-Thuringian *D. richteri* and *D. antecurvata* demonstrate less complex ontogenies. *Drevermannia* is restricted to these species and very similar forms. Thoraces of some known Devonian Phillipsiidae have preannuli only weakly developed, in some taxa preannuli occur only in anterior parts of the thorax, and in other they lack completely.

Keywords: *Drevermannia schmidti*, systematics, larval ontogeny, late Upper Devonian, Rhenish Massif.

1. Einleitung

Das deutsche Rhenohercynikum und das Saxothuringikum lieferten die Basis für die Systematik oberdevonischer Trilobiten. Nach ihrer monografischen Behandlung durch Richter & Richter (1926: Systematik, 1928: Katalog) erschienen mehrere Einzelschriften mit Schwerpunkten in den 1970er Jahren sowie ab 1985 bis heute. Trotzdem verbleiben für

die Trilobiten des deutschen Oberdevons noch erhebliche Kenntnislücken, und Revisionen der in den zwei Monografien behandelten Taxa haben nur zu einem geringen Teil stattgefunden. Entsprechende Revisionen sind vor allem aus zwei Gründen zu fordern: 1. Für manche Taxa hat sich die Materialsituation verbessert. 2. Allgemeine Kenntnisfortschritte verlangen nach Neubetrachtungen.

Materialsituation: Schwerpunkt der oben zitierten

Arbeiten von Richter & Richter und Nachfolgern sind Taxa aus dem Oberdevon des rechtsrheinischen Schiefergebirges (Rhenoharzynikum).

Aus Gebieten außerhalb Deutschlands bzw. Westeuropas waren in den 1920er Jahren nur sehr wenige oberdevonische Trilobiten bekannt. Daran hat sich – von Australien, China, Teilen Vorderasiens und Marokko abgesehen – bis heute nicht viel geändert.

Die Arbeitsgebiete lagen im Bergischen Land (Raum Wuppertal u.a.), im nördlichen und östlichen Sauerland (Raum Balve u.a.), in der Dill-Mulde (Sessacker u.a.), im Kellerwald (Wildungen) und im Harz (Aeke-Tal u.a.) (Übersicht: Clausen & Korn 2008: Abb. 16). Aufgeschlossen sind hier vor allem Cephalopodenkalke, die offenbar auf Tiefschwellen entstanden. In dazwischen liegenden tieferen Meeresteilen setzten sich dagegen tonige Sedimente ab, besiedelt von deutlich abweichenden Makrofaunen. Trilobiten sind hier unterschiedlich zahlreich: Während Cephalopodenkalke zum Teil äußerst reiche Funde geliefert haben, sind die Tonsteine wesentlich ärmer. Vor allem Proetoidea scheinen in Tonsteinen nur vereinzelt aufzutreten. (Dieser Eindruck könnte teilweise allerdings auch darauf beruhen, dass man Cephalopodenkalke intensiver beprobt hat.) In den letzten 30 Jahren haben fast ausschließlich Privatsammler Trilobiten daraus kontinuierlich gesammelt. Das hat zu bemerkenswerten Resultaten geführt, etwa die Entdeckung ganzer Panzer von *Haasproetus* Basse und *Helioproetus* Richter & Richter durch U. Lemke (Feist et al. 2000: Taf. 1–2). Damit und mit den älteren Materialbeständen liegt eine relativ gute grobe Überblick über die oberdevonischen Trilobiten Deutschlands vor. Dieses Potenzial liefert speziell für die aktuellen Fragestellungen zur larvalen Ontogenie (Punkt 1.1), vor allem die Funde aus jüngerer Zeit auch für den Thorax oberdevonischer Proetoidea (Punkt 1.2) einige Informationen, die hier kurz zusammengefasst seien:

Larvalstadien: Im Oberdevon des Rhenoharzynikums ist die Situation bezüglich Larvalstadien von Proetoidea nunmehr wie folgt: Anaprotaspides als solche kennt man noch nicht sicher. Metaprotaspides von *Drevermannia schmidti* in nicht sehr guter Erhaltung werden hiermit vorgestellt. Eine dagegen bessere Metaprotaspis (Steinkern) von *D. sp. cf. D. schmidti* ist aus dem Raum Wuppertal abgebildet (Weber & Weber 2009: Abb. 28B).

Für Meraspides besteht das Problem, dass sie anhand von isolierten Panzerteilen nicht immer eindeutig zu identifizieren sind. Sogar das sehr gute Material zu saxothuringischen *Drevermannia* (Lerosey-Aubril 2006), vorwiegend Panzerteile, erlaubt vor allem im potenziellen Grenzbereich Meraspis/Holaspis keine sichere Entscheidung über das tatsächliche ontogenetische Stadium. Dimensionen allein sind als Kriterium prinzipiell ungeeignet, um Larven von Adulten zu trennen: So erreichen die kleinsten holaspiden Panzer der kambrischen *Akol-*

dinioidia dydimacantha Peng (Shumardiidae Lake) aus China etwa 1,5 mm (!) Panzerlänge (Peng et al. 2003: Abb. 2A). Bei typischen *D. richteri* dagegen entspricht dieses Maß dem Grenzbereich zwischen Metaprotaspides und Meraspides (Lerosey-Aubril 2006: Abb. 5). Bei der Formengruppe um *D. schmidti* dürfte das Holaspis-Stadium bei ca. 8,0–9,0 mm Panzerlänge einsetzen (s.u.). Zwar werden derartige kambrische Verhältnisse im Devon nicht die Regel sein, sofern sie hier überhaupt vorkommen. A priori ausschließen kann man sie deshalb allerdings nicht. Morphologische Kriterien sind mangels Material noch zu wenig untersucht: Ob ein Plektrum am Cranium bei *Drevermannia* oder eine Pseudotropidia (Definitionen s.u.) bei anderen Taxa das Meraspis-Stadium anzeigen, bleibt fraglich. Zwar wäre es für die untersuchten oberdevonischen Taxa möglich. Da zumindest das Plektrum bei ganz anderen Taxa wie etwa *Osmolskia* Chlupáč jedoch bei sicher Adulten auftritt, ist eine Verallgemeinerung ausgeschlossen. Bei dem unterkarbonischen Phillipsiidae *Kulmiella leei* (Woodward) sollen palpebrale Leisten und relativ deutliche Segmentierung der Glabella das Larvalstadium, hier im Grenzbereich zur Holaspis, anzeigen (Archinal 1990: Abb. 2, 7, 11–12). Gesichert ist dies keinesfalls. Bei typischen *D. schmidti* steht ausgeprägte Segmentierung der Glabella zweifelsfrei für eine frühe Phase des Meraspis-Stadiums und damit für larvalen Charakter. Dies beinhaltet die Möglichkeit, dass wegen schwacher Segmentierung als Holaspides interpretierte Funde noch Meraspides sind. Bei saxothuringischen *Drevermannia* dagegen kann man dieses Kriterium gar nicht anwenden (s.u.).

Weil Cephalopodenkalke aber so gut wie überhaupt keine artikulierten Panzer oder auch nur zusammenhängende Panzerteile liefern, ist es also weitestgehend unklar, was an meraspider Substanz verfügbar ist. Die sicheren Meraspides aus dem Rhenoharzynikum kommen alle aus toniger Lithofazies, also hydrodynamisch ruhigem Milieu. Es sind die Panzer von *D. schmidti*, *D. sp. cf. D. schmidti* sowie aus der Nehden-Stufe des Sauerlandes eine M2-Meraspis von „*Calybole denckmanni* (Richter & Richter)“ (Basse & Lemke 2011: Taf. 1, Fig. 5). Zukünftig ist für das Rhenoharzynikum mit einer Verringerung dieses Informationsdefizits nicht zu rechnen. Für die Systematik von fast allen oberdevonischen Proetoidea bedeutet dies, dass sie in ein stark an ontogenetischen Aspekten orientiertes System nicht einzubinden sind. Für das rhenoharzynische Unter- und Mitteldevon und Unterkarbon ist die Situation noch wesentlich schlechter (für die einzige sichere M3 oder M4 eines Proetoidea aus diesem Zeitraum siehe Basse 2002: Fig. 446).

Kenntnisfortschritte zur larvalen Ontogenie: Es hat sich besonders in den letzten Jahren gezeigt, dass die larvale Ontogenie der Trilobiten für die Systematik wesentlich ist, weil sie Funktionsweisen evolutiver Prozesse erklären kann. Dies ist an sich zwar schon seit dem frühen 20. Jahrhundert be-

kannt. Anwendungsmöglichkeiten für Trilobiten mit entsprechendem formalem und theoretischem Rahmen sind aber erst in den letzten 30 Jahren durch K. McNamara vor allem anhand altpaläozoischer Taxa erarbeitet worden. Diese Thematik ist also aktueller Forschungsschwerpunkt. Anwendungsmöglichkeiten für oberdevonische Trilobiten zeigten in jüngerer Zeit C. Crônier, R. Feist, R. Lerosey-Aubril und J. Yuan auf. Für die Proetoidea sind dabei Feist & Lerosey-Aubril (2005) über die Typusart von *Cyrtosymbole* Richter und Lerosey-Aubril (2006) über einige Arten von *Drevermannia* Richter hervorzuheben: Sie untersuchten sehr umfangreiche „Populationen“ aus dem (näheren Umfeld des) jeweiligen Stratum typicum der erörterten Arten. Fortschritte erreichte man, indem zu wenigen Taxa Detailfragen, vor allem zur Ontogenie, untersucht wurden, die man früher nicht behandeln konnte. Dies war aber nur deshalb möglich, weil erstmals reiches Material vorlag. Projiziert man die neuen Ergebnisse auf die Daten der älteren Bearbeiter, dann zeigt sich, dass diese wesentlich kleinere, meistens postlarvale Ausschnitte aus einem jeweiligen Taxon vermittelt haben. Dies sind zudem solche, die nach moderner Sichtweise kaum ausreichend sind, um die darauf basierende Systematik als hinreichend begründet ansehen zu können, auch wenn sie deswegen nicht notwendigerweise falsch sein muss.

Mit der Integration der larvalen Ontogenie in die Systematik sollte sich die Situation theoretisch zwar verbessert haben. Praktisch sind die Ansprüche an das zu untersuchende Material nun jedoch enorm gestiegen. Da so gut wie keine Fundensembles der neuen Situation genügen, ist die Systematik im Grunde unklarer als zuvor. Die eigentliche Bedeutung dieser modernen Untersuchungen liegt also darin, erstmals gezeigt zu haben, auf welchen Grundlagen eine nachvollziehbare Systematik basieren muss.

Dies wird jedoch selbst in den neuesten Arbeiten nicht ganz deutlich und fließt in Taxonomien eigentlich kaum ein: Beispielsweise identifizierten Lerosey-Aubril & Feist (2005c) *Helioproetus carintiacus* (Drevermann 1901) und *Helioproetus costifusus* (Richter & Richter 1926) vorwiegend anhand von Larven, die weitab von dem jeweiligen Locus typicus dieser Arten stammen. Allerdings wiesen die Autoren nicht darauf hin, dass von den jeweils typischen „Populationen“ beider Taxa (die bislang übrigens nur auf Pygidien beruhen) Larven gar nicht sicher bekannt sind. Damit scheinen Lerosey-Aubril & Feist ihre eigenen, an anderen Taxa erhaltenen Ergebnisse nicht konsequent umzusetzen.

Für drevermanniine Cyrtosymbolinae ist die Frage nach der Bedeutung von abweichenden Ontogenien für die Systematik von einander sehr ähnlich wirkenden Arten weitestgehend offen. Denn sie sind in geeignetem Umfang nur von *Drevermannia* bekannt. Wie nachfolgend gezeigt, unterscheiden sich die Ontogenien von *D. schmidti* und *D. richteri* vor allem hinsichtlich der Komplexität: Bei Meraspides von *D. richteri* ist die Entwicklung in Bezug auf die Körnelung des Cranidiums einphasig, dagegen dreiphasig bei *D. schmidti*. Ganz andere Arten sind in ver-

gleichbaren Zusammenhängen nur ausnahmsweise beschrieben: McNamara et al. (2003) erläuterten die Ontogenien von vier kambrischen *Arthricocephalus* Bergeron (*Corynexochida* Kobayashi), die zusammen eine Pädomorphokline konstituieren: Bei einigen Arten sind für die Meraspides mindestens zwei Phasen zu erkennen (Übergang von ungekörnelten zu gekörnelten Stadien). Bei einer anderen dagegen scheint überhaupt keine Körnelung vorhanden zu sein, also auch keine Phasenhaftigkeit. Die Autoren nahmen diesen Unterschied nicht zum Anlass für eine Veränderung des Umfangs von *Arthricocephalus*. Für einige mitteldevonische Proetidae (Dechenellinae Přibyl, Proetinae Hawle & Corda) des rechtsrheinischen Schiefergebirges sieht es so aus, als ob es im Holaspis-Stadium vor allem im Bereich des Cephalons zu einer allmählichen, ontogenetisch bedingten Reduktion von Körnelung kommt. Selten dagegen bleibt die Körnelung weitestgehend erhalten. Auf der Basis dieses Unterschieds hat man den Umfang z.B. von *Gerastos* Steininger (Proetinae) bisher nicht reduziert. Diese Beispiele lassen sich noch fortsetzen. Ein weiterer Unterschied zwischen *D. richteri* und *D. schmidti* besteht im Vorhandensein ausgeprägter Segmentierung der Glabella bei frühen Meraspides nur von *D. schmidti*. Auch hier zeigt ein Vergleich mit kambrischen Taxa [*Arthricocephalus chauveaui* Bergeron vs. *A. xinzhaiheensis* Chien & Lin (in Lu et al.)], dass derartige Merkmale der Larvalstadien nur für die Systematik von Taxa der Artgruppe erheblich zu sein scheinen (McNamara et al. 2003: Abb. 3–4). Dies sind allerdings Analogieschlüsse, deren Zutreffen auch mangels alternativer Erklärungsmodelle ungewiss ist.

Thorax oberdevonischer Proetoidea: Auch dazu war die Datenlage bisher schwach. Entsprechend zurückhaltend mit Interpretationen und Implikationen blieb die ältere Literatur (Richter & Richter 1926; Alberti 1974). Sicherlich war es auch dieses Defizit, das Brauckmann (1985) dazu veranlasste, den schon erwähnten Fund eines kaum disartikulierten Panzers ohne Librigenae von „*Calybole denckmanni*“ aus der Nehden-Stufe des Sauerlandes zum Gegenstand einer Publikation zu machen, die fast nur diesen Panzer behandelt. Fortschritte hat es wie schon bemerkt inzwischen für *Haasproetus* Basse und *Helioproetus* Richter & Richter, neuerdings auch für *Frithjofia* Přibyl & Vaněk gegeben (Feist et al. 2000; Basse 2007). Eine Untersuchung aller Panzer oberdevonischer Phillipsiidae des Rhenoherynikums, soweit erreichbar und gut genug erhalten, führte zu einem interessanten neuen Aspekt, der weiter unten näher ausgeführt ist. Ähnlich wie für die Larven sind allerdings auch für die Thoraces oberdevonischer Taxa zukünftig kaum große Fortschritte zu erwarten. Daher werden Implikationen auf sich warten lassen.

Kenntnisfortschritte zur Formenvielfalt: Ein weiterer neuer Aspekt ergibt sich aus Untersuchungen des Verf. an Hunderten von Fundpunkten im Unter- und Mitteldevon des Rhenoherynikums, also einem

relativ kleinen Gebiet (Basse 1996ff.). Danach wirkt jede Fundsituation in Bezug auf Vergesellschaftung von Trilobitentaxa und Morphologie der Organismen mehr oder weniger individuell. Tatsächlich ist es viel schwieriger, Morphologien außerhalb ihres Locus typicus zu identifizieren als neue zu entdecken. Dieser Eindruck ist vor die Folge von Untersuchungen an umfangreichem Material. Wie hiermit erstmals gezeigt, trifft dies auch für *D. schmidti* zu, die man auf ihren Locus typicus beschränken sollte. Dies kontrastiert deutlich mit früheren Schriften, die derartige Vielfalten nicht kennen: Als Grund dafür darf man annehmen, dass eine zu starke taxonomische Differenzierung mit anvisierten biostratigrafischen Zielen unvereinbar gewesen wäre. Vielleicht fehlte den Autoren aber auch nur die Gelegenheit für entsprechende Detailuntersuchungen. In der Feststellung dieses Kontrasts zwischen früher und jetzt, der wie ein Widerspruch erscheint, liegt der eigentliche Kenntnisfortschritt. Eine detaillierte Analyse derartiger Gegebenheiten kann allerdings nur unter Voraussetzungen erfolgen, die im Rhenoherynkum wegen der Erhaltungsproblematik und allgemein wegen der zu geringen chronologischen Auflösung der Gesteinssäule durch relevante stratigrafische Indexfaunen nicht gegeben sind: Tatsächlich ist etwa die Frage nach dem tatsächlichen zeitlichen Abstand zwischen einander geologisch nahen, ähnlichen Populationen bislang nie zu beantworten. Damit existiert neben der Ontogenie ein weiterer neuer Faktor, der bei der Behandlung (nicht nur) oberdevonischer Trilobiten zu berücksichtigen ist. Konsequenterweise sollte man taxonomische Resultate also erst dann veröffentlichen, wenn Untersuchungen an umfangreichem Material vorangegangen sind.

Die Revision von *D. schmidti* ist ein Beispiel dafür, wie man durch Integration der erwähnten Aspekte ein subtileres Morphospezieskonzept erhalten kann. Es erlaubt zumindest typologisch bessere Abgrenzungen gegenüber anderen Taxa. Phylogenetische Deutungen und andere weitreichende Implikationen dagegen kann man so noch nicht sinnvoll behandeln. Gründe sind die Kenntnislücken im Oberdevon und zur Ontogenie der Proetoidea.

2. Ziel und Methodik dieser Untersuchung

Lerosey-Aubrils (2006) Beitrag über saxothuringische *Drevermannia* anhand von vorwiegend silifizierten larvalen und adulten Panzerteilen ist ein wesentlicher Impuls für die Kenntnis der Gattung. Man vermittelte umfangreiches Wissen zur Morphologie und vor allem ihrer Veränderlichkeit während der Ontogenie. Damit steht der Beitrag im Kontrast zur bisherigen Behandlung von *D. schmidti*: Sie war nur unmodern dargestellt, fotografische Abbildungen fehlten ursprünglich und ohne es zu bemerken hatte man einen Mix aus Larval- und Adultstadien beschrieben. So waren sinnvolle Vergleiche für die sa-

xothuringischen Arten eigentlich gar nicht möglich, womit auch ihre Zugehörigkeit zur Gattung streng genommen unsicher war. Lerosey-Aubrils (2006: S. 98) fand nur zwei Unterschiede zwischen *D. schmidti* und den saxothuringischen *Drevermannia*. Sie schienen für eine Trennung auf Gattungsebene nicht geeignet. Wie nachfolgend gezeigt, ist *D. schmidti* tatsächlich aber deutlicher verschieden. Damit kann man erst jetzt die Frage nach dem Umfang der Gattung sinnvoll behandeln. Darin lag bislang die eigentliche, unerkannte Problematik für *Drevermannia*. Und für die Drevermanniinae bedeutet dies, dass ihre drastische Erweiterung in der Literatur vor allem ab 1988 nicht die Folge einer Analyse der Beziehungen ihrer gut verstandenen Typusgattung war.

Um das Potenzial der Untersuchung Lerosey-Aubrils (2006) nutzen zu können, muss man die Kenntnisse über *D. schmidti* so präzisieren, dass ein Vergleich mit den saxothuringischen Taxa Sinn macht. Primärziel des vorgelegten Beitrags ist also, diese Art so umfassend wie möglich zu dokumentieren. Die systematikrelevanten Implikationen daraus werden bis hinauf zur Gattungsebene verfolgt, etwa durch Änderung von Diagnose und Umfang von *Drevermannia*. Eng daran gekoppelt ist die Frage, welche der neuen Erkenntnisse aus den Analysen der Arten von *Drevermannia* für die Systematik höherer Taxa überhaupt von Bedeutung sind. In größerem Rahmen dazu untersucht sind Aspekte der larvalen Ontogenie, das Plektrum (s.u.) und der Thorax. Methodisch handelt es sich um detaillierte Vergleiche auf Basis der so genau wie möglich beschriebenen Merkmale.

3. Arbeitsgebiet

Geografischer Schwerpunkt dieses Beitrags ist das Stadtgebiet von Wuppertal-Üllendahl (Bl. Wuppertal-Barmen, Bergisches Land, Nordrhein-Westfalen, Nordrand des Remscheid-Altena-Sattels, rechtsrheinisches Schiefergebirge, Rhenoherynkum). Hier liegen die heute überbauten klassischen Fundpunkte von W. Paeckelmann, R. Richter und H. Schmidt: ehemalige Ziegeleigruben in Cypridinschiefern und tonigen Kalken („Dasberg-Schichten“) des Oberdevons doV β (nachfolgend: dsV β) (Paeckelmann 1924), darunter der Locus typicus von *D. schmidti*. Zeitlich gehören sie in den weiteren Grenzbereich Dasberg-/Wocklum-Stufe einer aktuellen Gliederung (zur näheren Problematik s.u.), spätes Famennium. Wie die Revision von *D. schmidti* zeigt, kommt sie bisher nur in diesem geografischen Umfeld vor. Ursprünglich als *D. schmidti* bezeichnete Funde anderer Herkunft sind dagegen taxonomisch anders einzuschätzen. Entsprechende Vorkommen liegen in nördlichen und östlichen Teilen des Sauerlandes (Bl. Meschede, Lennestadt, Madfeld; rechtsrheinisches Schiefergebirge), liefern oft ebenfalls Cypridinschiefer und stehen geologisch gesehen

zeitnah an den Wuppertaler Vorkommen. Um diese Materialien erfassen zu können, wurde das Untersuchungsgebiet entsprechend erweitert.

4. Untersuchungsmaterial

Zwecks Revision von *D. schmidtii* sind alle ursprünglich so bezeichneten Funde berücksichtigt, soweit erreichbar. Schwerpunkt sind die noch vorhandenen Teile des Typusmaterials, Grundlage zu Richter (1913) und Richter & Richter (1926). Auf *Drevermannia* aus dem Oberdevon von Thüringen (Saxothuringikum) braucht man im Einzelnen nicht mehr eingehen (Lerosey-Aubril 2006). Zur Bestimmung des Umfangs der Gattung wurden einige Taxa mit *Drevermannia*-Habitus untersucht. Ebenso Funde, die mit *D. schmidtii* „vergesellschaftet“ und von dieser manchmal nur schwierig abzutrennen sind. Zur Erläuterung des potenziell interessanten Kriteriums „Thorax“ der oberdevonischen Phillipsiidae konnte der größte Teil an dazu bekannten Panzern aus Deutschland untersucht werden.

Im Detail behandelt und abgebildet sind demnach (* = Abbildung des Typus): * *Drevermannia schmidtii* Richter, 1913, hiermit: *D. sp. cf. D. schmidtii*, *D. sp. L*, *D. sp. S*, *D. sp.*; *Chaunoproetus palensis* (Richter, 1913)?, *C. stockumensis* Alberti, 1974?, *C.?* sp.; *Heliproetus carintiacus* (Drevermann, 1901)?; *Menorcaspis pruvosti* (Richter & Richter, 1939); * *M. tiedti* Hahn et al., 1994 [= * *M. calamicensis* (Hahn et al., 1997)]; *Palpebralia sp. cf. Palpebralia nodannulata* (Richter, 1913); *Pseudowaribole quaesita* Hahn & Brauckmann, 1984 (Hypotypus); hiermit: *Silesiops?* sp. 1, *S.?* sp. 2, *S.?* sp.

Das Gros dieser Materialien liegt im Senckenberg Forschungsinstitut (Frankfurt am Main), weitere in Privatsammlungen (S. Bialas, U. Lemke, P. Müller). Abgüsse von behandelten privaten Funden sind im SMF hinterlegt. Dagegen ist anders als noch in der älteren Literatur vermerkt im ehemaligen Fuhlrott-Museum (Wuppertal) und anderen öffentlichen Einrichtungen (s.u.) keine *Drevermannia* mehr vorhanden; dies betrifft vor allem den ursprünglich hier aufbewahrten originalen Lectotypus von *D. schmidtii*.

5. Definitionen und verwendete Terminologie

Die Begriffe zur Morphologie des Panzers der Proetida folgen (übersetzt) Whittington & Kelly (1997). Der Terminus Plektrum wird nachfolgend informell und im Sinne von Yuan (1988) verwendet. Gemeint ist die winklige vordere Begrenzung des cranidialen Vordersaums (z.B. Abb. 2B–C, E und Taf. 6, Fig. 12 d.v.U.). Scheitel ist der Schnittpunkt der konvergierenden Äste der Facialsuturen auf der Sagittalen. Bei sehr frühen Meraspides liegt er in der Ebene der Dorsalfläche des Vordersaums, wodurch das

Cranidium asaphoid wirkt. Bei späteren dagegen ist er um ca. 90° nach vorn verdreht. Die sich aus seinen verschiedenen Formen, „Mobilität“ und basalen Breiten bei unterschiedlichen Taxa der Proetoidea ableitende Homologiefrage ist nicht geklärt. Anders als bei anderen Proetoidea (z.B. *Osmolskia* Chlupáč) wirkt bei *Drevermannia* das Plektrum rudimentär und ist bisher nur bei Meraspides (eventuell auch noch frühen Holaspides) nachgewiesen. Bei den wenigen bekannten Larven von Proetida des Silurs, Unter- und Mitteldevons fehlt es. Im Oberdevon (ab Nehden-Stufe) und Unterkarbon ist es noch von einigen Cyrtosymbolinae mit *Drevermannia*-Habitus und Archegoninae bekannt (z.B. Basse & Lemke, 2011: Taf. 2, Fig. 10–11). Eine Verwendung des Begriffs sensu Lerosey-Aubril & Feist (2006) erscheint dagegen wenig zweckmäßig, da die hier so bezeichnete Einheit habituell mit dem Plektrum in seiner ursprünglichen Bedeutung kaum etwas gemein hat. Außerdem sollte man terminologische Homonymie vermeiden.

Der deskriptive Begriff Pseudotropidia (Abb. 2J d.v.U.) meint hiermit eine perlschnurartige Aneinanderreihung von deutlichen „Körnchen“ auf der Dorsalschale von Cranidium und Librigena. Sie ziehen sich in einem zur Vordersaumfurche fast parallelen Bogen von der Facialsuture hart hinter β (und ohne Kontakt zu γ) etwas hinter und entlang der Vordergrenze der vorderen Fixigenae bis auf das präglabellare Feld. Analog zum oberdevonischen *Silesiops? asperulus* (Chlupáč, 1961) ist von einer Fortsetzung dieser Reihe auf die Librigena (entlang ihrer Vordersaumfurche) auch für solche Taxa mit cranidialer Pseudotropidia auszugehen, von denen Librigenae passender Größe noch nicht bekannt sind. Pseudotropidia kennt man bei folgenden Taxa: *S.?* *asperulus* (Chlupáč 1961: Taf. 18, Fig. 1, 2, ?11) (Tschechien) und *Silesiops?* spp. (Taf. 8, Fig. 23, 27–28 d.v.U.) (Deutschland). Etwas abgewandelt – Körnchen nur am Vorderrand der Fixigenae entwickelt, jedoch nicht präglabellar, da ein präglabellares Feld fehlt – tritt sie auch bei *Silesiops korni* (Feist, 1992) (Österreich, Deutschland) auf (ibid.: Taf. 1, Fig. 15; Feist et al. 2000: Taf. 3, Fig. 30). Bei „*Mirabole kiellanae* (Osmólska)“ (Marokko) (Alberti 1974: Abb. 10.6, 10.8) und anderen, chinesischen *Mirabole* (s.u.) ist die Pseudotropidia in Form einer feinen Leiste anstelle von Körnchen und nur am Vorderrand der Fixigenae entwickelt. Funktionell sind es keine palpebralen Leisten („Augenleisten“), da die Struktur entweder um die Glabella herum bzw., wenn ein präglabellares Feld fehlt, nicht auf die Außenränder der Glabella zu laufen. Praktisch alle Trilobita haben die palpebralen Leisten weiter hinten und sie vereinigen sich auch nie. Es handelt es sich auch nicht um eine Tropidia, wie Aufbau und vor allem die Lage auf der Librigena zeigen.

Alle Funde mit Pseudotropidia sind Cranidien zwischen 1,2 und 3,1 mm Länge. Damit scheinen es Meraspides und Stadien aus dem Grenzbereich Meraspis/Holaspis zu sein. Das Fehlen von Pseudo-

tropidiae bei dagegen größeren Cranidien ist für *S.?* *asperulus*, *S. korni* und „*M. kielanae*“ nachgewiesen. Zudem sind alle ocellenlos und stammen aus dem späten Oberdevon (Grenzbereich Dasberg-/Wocklum-Stufe). Derzeit sieht es nicht so aus, als käme der Pseudotropidia Bedeutung für die Systematik oberhalb der Gattungsebene zu. Erwähnenswert in diesem Zusammenhang sind auch *Holaspides* des spät unterdevonischen Cornuproetinae *Diademaproetus mohamedi* Chatterton et al., 2006 aus Marokko (ibid.: Taf. 34, Fig. 1–7, Taf. 40, Fig. 14). Hier verläuft eine sehr feine Körnchenreihe genau entlang des Vorderrandes des präglabellaren Feldes, der *Fixigena* sowie des librigenalen Feldes etwa in dessen vorderer Hälfte.

Larvalstadien: Die Unterteilung des Protaspis-Stadiums in Anaprotaspis und Metaprotaspis folgt Størmer (1942). Anaprotaspides lagen für d.v.U. allerdings nicht vor (s.o.). Für das Cranidium von typischen *D. schmidti* zerfällt das Meraspis-Stadium in Bezug auf bestimmte Merkmale in drei deutlich verschiedene, mehr oder weniger adultiforme Phasen (Beschreibungen s.u.): Phase 1 scheint Stadien vor allem oder nur vor der M4 zu charakterisieren. Die Phasen 2a und 2b sind deutlicher adultiform, 2b kann bislang nur anhand von Panzern sicher identifiziert werden. Ob 2b von frühen *Holaspides* überhaupt zu unterscheiden ist, bleibt noch unklar. Eventuell sind das Plektrum und/oder der Abstand zwischen dem Vorderrand der Glabella und dem Hinterrand des Vordersaums dabei Kriterien. Phasenmorphie bezeichnet bei *D. schmidti* isolierte Cranidien, die man zwar phänetisch kategorisieren, aber keinem ontogenetischen Stadium zuordnen kann. Bei anderen Arten unterschiedlicher Gattungen sind damit ähnliche Morphologien gemeint, die aber nicht unbedingt Folgen derselben Phasenhaftigkeit sein müssen wie bei *D. schmidti*. Auch für Librigenen und Protopygidien, für die Letzteren über die Folgen des Generierens von Segmenten hinaus, deuten sich phasenhafte Veränderungen an. Erhaltungsbedingt kann man dies aber noch nicht so detailliert erfassen wie für die Cranidien. Protopygidium meint das aktive Pygidium der Meraspis. „Dorn“ und „Stachel“ bezeichnen hier jeweils eine Form, allein unterschieden durch die Länge, aber nicht unbedingt eine Funktion.

Verwendete Abkürzungen (sofern nicht gängig): D.v.U.: Der vorliegenden Untersuchung. SikA.1: Silikonkautschukabguss vom Abdruck der dorsalen Schale, SikA.2: Abguss vom Abdruck der ventralen Schale. SMF: Senckenberg Forschungsinstitut, Frankfurt am Main.

Erläuterungen zu den Tafeln: Alle dargestellten Objekte mit Ausnahme von Fig. 22 sind MgO-geweißt. Alle stammen aus dem Famennium, Oberdevon des rechtsrheinischen Schiefergebirges, Rhenoherynikum, soweit nicht anders vermerkt. Fig. 2–12, 17–21 und 52–53 sind Ausschnitte aus Fig. 1.

6. Systematische Beschreibungen und Erläuterungen

6.1 Umfang von *Drevermannia* Richter, 1909

Ordnung Proetida Fortey & Owens, 1975
Überfamilie Proetoidea Hawle & Corda, 1847
Familie Phillipsiidae Oehlert, 1886
(emend. Hahn et al., 1980)
Unterfamilie Cyrtosymbolinae Hupé, 1953
[= Unterfamilie Drevermanniinae Maksimova, 1960 (s. Basse & Lemke 2011)]

Typusgattung: *Cyrtosymbole* Richter, 1913. Typusart: *Dechenella Escoti* von Koenen, 1886 aus der Griotte-Kalk-Formation, (Äquivalent der) Nehden-Stufe (frühes Famennium, Oberdevon) der Montagne Noire (Südfrankreich). Revision: Feist & Lerosey-Aubril (2005).

Gattung *Drevermannia* Richter, 1909

Typusart: *Drevermannia schmidti* Richter, 1913 aus Cypridinenschiefern sehr wahrscheinlich der Dasberg-Stufe (spätes Famennium, Oberdevon) von Wuppertal-Üllendahl, Bergisches Land, Rhenoherynikum.

Nomenklatur: *Drevermannia* wird nomenklaturisch durch Richter (1909: S. 32–33, Name und Diagnose) verfügbar, nicht erst durch Richter (1913) (wie z.B. von Jell & Adrain 2003: S. 368 vermittelt). Der im WWW (Januar 2011) und anderswo manchmal verwendete Name „Drewermannia“ ist in diesem Kontext eine falsche Schreibweise von *Drevermannia*.

Umfang von *Drevermannia* (zu Begründungen siehe die nachfolgenden „Vergleiche“): Von den zahlreichen Taxa der Artgruppe von *Drevermannia* bei Richter (1913) und Richter & Richter (1926, 1928) haben Revisionen, zum Teil noch von den späten Richter & Richter selbst durchgeführt, nur eine Art übrig gelassen. Von den wenigen zwischen 1939 und 2006 der Gattung zugeordneten Arten gehören nur vier mit einiger Sicherheit zu *Drevermannia*. Aus *Drevermannia* zu entfernen sind folgende Taxa:

Oberdevon: *Drevermannia asperula* Chlupáč, 1961 [= *Silesiops? asperulus* (Chlupáč)] (s. dazu die nachfolgenden Erläuterungen und *Silesiops? sp. 2*).

Unterkarbon (vorwiegend Aprathium): *Drevermannia sp. e* (Richter & Richter 1926: Taf. 5, Fig. 65) [= *Silesiops? sp. aff. Silesiops? asperulus* (Chlupáč)],

Drevermannia pruvosti Richter & Richter, 1939 [= Typusart von *Chlupacula (Pseudodrevermannia)* Müller & Brauckmann, 2010 = *Menorcaspis pruvosti*, s.u.],

Drevermannia calamicensis Hahn et al., 1997 [= *Menorcaspis calamicensis* (Hahn et al., 1997) = jüngeres subjektives Synonym von *Menorcaspis tiedti* Hahn et al., 1994; s.u.].

Owens & Tilsley (1995) versetzten *Drevermannia moravica* Chlupáč, 1956 nach *Lichanocoryphe* Owens & Tilsley, 1995. Dagegen favorisierten Hahn & Hahn (2002) (wohl vor allem wegen des fehlenden Plektrums) *Chlupacula* (*Chiides*) Hahn & Hahn, 2002. Unter dem Vorbehalt, dass *D. moravica* nur auf schlecht erhaltenen Steinkernen basiert, wird der jüngeren Zuordnung gefolgt.

„*Drevermannia wzdolensis* n. sp.“ (spätes Famennium Polens) hat man wegen des fragmentarischen Charakters der Belege nicht verfügbar gemacht (Kościelniakowska 1959: S. 456, Kościelniakowska 1966: S. 81). Ihre Gattungszugehörigkeit ist unklar. „*Drevermannia* cf. *schmidti*“ und „*Drevermannia* sp.“ aus dem Famennium des Święty-Krzyż-Gebirges sind schlecht erhalten (Kościelniakowska 1966: S. 80–81, Taf. 5, Fig. 7–8, 10). Die entsprechenden Cranidien kann man nur als Phillipsiidae mit *Drevermannia*-Habitus bezeichnen. Damit ist *Drevermannia* für Polen nicht gesichert.

Archinal (1991: S. 199) transponierte die japanische *Macrobole kedahensis* Kobayashi & Hamada, 1973 nach *Drevermannia*. Nach Hahn et al. (1994: S. 166ff.) handelt es sich um *Lugalella* Hahn & Wunn-Petry, 1983.

Damit und nach anderswo vorgenommenen Versetzungen verbleiben in *Drevermannia*: *D. schmidti* Richter, 1913, *D. richteri* Pfeiffer, 1959, *D. antecurvata* Lerosey-Aubril, 2006, *D. sp. 1* (Lerosey-Aubril, 2006). Neu sind *D. sp. L* und *D. sp. S* (s.u.).

Geografische und zeitliche Verbreitung: Deutschland (Famennium, Oberdevon): Rhenoharzynikum, rechtsrheinisches Schiefergebirge, Bergisches Land und östliches Sauerland, Cypridinenschiefer (darin sind mehrere, noch zu benennende Einheiten der Kategorie „Formation“ enthalten), dsV β (Paeckelmann 1924), wahrscheinlich Dasberg-Stufe (s.u.). Saxothuringikum, Thüringisches Schiefergebirge, späte *Palmatolepis expansa*- bis *Siphonodella prae-sulcata*-Conodontenzone, Gleitsch-Formation, hohe Dasberg- bis tiefe Wocklum-Stufe (Lerosey-Aubril 2006: S. 92, 96).

Frankreich: Französisches Zentralmassiv, Morvan („*Drevermannia schmidti*“, summarische Faunenliste bei Legrand-Blain & Gand 2004: S. 8; det. R. Feist, bestätigt durch Email), Wocklum-Stufe, Famennium, Oberdevon. Nach diesen und anderen famennischen Materialien dürfte *Drevermannia* in Frankreich vorkommen (Richter & Richter 1926: S. 287, Taf. 5, Fig. 64).

Diagnose (emend.): Rudimentäres Plektrum nur bei Meraspides (eventuell auch frühen Holaspides) entwickelt. Präglabellares Feld kurz (sag.), der Holaspis fehlend. Glabella ab der späten Meraspis

adultiform, querab γ merklich eingezogen. Mäßig gewölbte (sag., tr.) Glabella nur bei frühen Meraspis-Stadien deutlich länger als breit, sonst etwa so lang wie breit, immer von konvergierenden Rändern begrenzt. β - ϵ/ζ im Wesentlichen parallel zur Dorsalfurche, β vor der Querprojektion der präglabellaren Furche, ϵ/ζ - ω im frühen Meraspis-Stadium nach abaxial abbiegend. Fixigena während großen Teilen des Meraspis-Stadiums breiter (tr.) als der Stirnlobus der Glabella. Pygidium halbkreisförmig bis schwach semielliptisch, späte ontogenetische Stadien relietform. Hintersaum dorsoventral niedrig.

Diagnose (emend.): Rudimentary plectrum developed only in meraspides (possibly also in early holaspides). Preglabellar field short (sag.), lacking only in holaspides. Adultiform glabella from late meraspides on markedly incised opposite γ . Moderately vaulted (sag., tr.) glabella, longer than wide only in early meraspides, subsequently as long as wide; outer margins of glabella converging forwards. β - ϵ/ζ parallels dorsal furrow, β situated slightly anterior to lateral projection of preglabella furrow, ϵ/ζ - ω curving outwards not before the early meraspis stage. Fixigena during most of the meraspis stage wider (tr.) than anterior lobe of glabella. Pygidium semicircular to weakly semielliptical in outline, weakly differentiated in late ontogenetic stages. Posterior border dorsoventrally low.

Vergleiche: Oberdevon: *Drevermannia asperula* Chlupáč [= *Silesiops? asperulus* (Chlupáč)] (Tschechien; Dasberg-Stufe). Es liegen wenige Cranidien, Librigenae und Protopygidien vor (Chlupáč 1966: Taf. 18, Fig. 1–8, 11–12). Das ontogenetische Stadium ist nicht immer festzustellen: Das kleinste Cranium (ca. 1,7 mm lang) könnte eine Meraspis sein. Seine Körnelung erinnert an Phase-1-Cranidien von *D. schmidti*. Bei manchen der etwas größeren Cranidien von *D. asperula* fehlt Körnelung in vorderen Teilen des Craniums, womit sie an Phase 2a erinnern. Eine Zuordnung zu *Drevermannia* scheint danach aber nicht infrage zu kommen, da: der Vorderrand des Craniums deutlich gebogen ist; die Glabella stets ausgesprochen koniform und bei γ nicht eingezogen ist; die Fixigenae relativ schmal (tr.) bleiben; bei einigen Tieren eine Pseudotropidia entwickelt ist (die bei *Drevermannia* stets fehlt). Fragliche Protopygidien von *D. asperula* haben eine deutliche Hintersaumfurche. Die Zugehörigkeit von *D. asperula* zu *Silesiops* ist wegen des *Drevermannia*-artigen Verlaufs ihrer Facialsutur hinter β unsicher (s. dazu auch *Silesiops? sp. 2*).

Drevermannia sp. e (Richter & Richter 1926: Taf. 5, Fig. 65 = Zeichnung) [= *Silesiops? sp. e*] (Deutschland; „Gonioclymenien-Stufe“ = Dasberg- und Wocklum-Stufe): Nur ein Cranium ist bekannt. Es ergeben sich Beziehungen vor allem zu *D. asperula*.

Unterkarbon: *Drevermannia moravica* Chlupáč, 1956 [= *Chlupacula* (*Chiides*) *moravica* (Chlupáč)]

(Tschechien; Erdbachium) (Chlupáč 1966: Taf. 17, Fig. 1–6). Wegen der schlechten Erhaltung der Typen ist *D. moravica* im Grunde ein Nomen dubium. So gesehen erscheint die durch Hahn et al. (1994: Abb. 21) vermittelte, gegenüber Hahn & Hahn (1975: Taf. 5, Fig. 4) veränderte [= verbesserte?] und auf Chlupáčs Fig. 1 basierende Rekonstruktion des Cephalons von *D. moravica* etwas optimistisch. Soweit zu erkennen, bestehen wesentliche Unterschiede gegenüber *Drevermannia* im Fehlen eines präglabellaren Feldes; in der sich vorn erweiternden (tr.) Glabella, die zudem relativ zu ihrer Breite stets auffallend lang ist; in den deutlichen S1 bei gleichzeitig fehlenden S2–S3; im nach abaxial konkaven Verlauf der Facialsutur bei anscheinend späten Meraspides und so median verkürzten (tr.), insgesamt viel schmäleren (tr.) Fixigenae; im Fehlen von Hinweisen auf deutliche Merkmalsänderungen im Verlauf der überlieferten Phase der Ontogenie (dies mag sich bei Kenntnis von mehr Material allerdings ändern).

Drevermannia pruvosti Richter & Richter, 1939 [= Typusart von *Chlupacula* (*Pseudodrevermannia*) Müller & Brauckmann, 2010] [hiermit: *Menorcaspis pruvosti*, s.u.] (Menorca, Balearen, Spanien, Unter- oder Mittel-Aprathium; Hahn et al. 1997: S. 156–157). Holotypus: Disartikulierter, etwa 10,0 mm langer, vermutlich holaspider Panzer (z.B. Müller & Brauckmann 2010: Taf. 1, Fig. 4). Die Belege zur Art sind ziemlich unbefriedigend (Richter & Richter 1939: Abb. 1–5, 8–10, Hahn et al. 1997: S. 156–157, Abb. 3). Daher lässt die von Hahn et al. (1997: Abb. 4 = Müller & Brauckmann 2010: Abb. 2) präsentierte neue, vierte Rekonstruktionszeichnung Fragen offen. Da sie zudem in einigen Details unzutreffend ist, wird hiermit auf Basis des bekannten Materials eine fünfte Fassung vermittelt (Abb. 1B). Ob es sich bei den Originalen vom Locus typicus um eine Schicht-, Bank- oder Fundpunkt-Population handelt, ist unbekannt. Einige vorbehaltlich zu *D. pruvosti* gestellte Meraspis- und Holaspis?-Stadien sind fragmentarisch (Vela & Corbacho 2007: Abb. 5, 9). Daher bleiben sie nachfolgend ebenso unberücksichtigt wie aus demselben Grund die polnische „*Drevermannia* cf. *pruvosti*“ (Kościelniakowska 1966: 80–81, Taf. 5, Fig. 9, 11).

D. pruvosti weist zwar einen *Drevermannia*-Habitus auf, aber sie gehört nicht zu *Drevermannia*: Er wird deutlich durch breite Fixigenae und indem β - ω ziemlich genau parallel zur Dorsalfurche verläuft. An manche *Drevermannia* erinnern zudem die relativ sehr lange Glabella und der auch noch bei Holaspides nicht nach abaxial umbiegende Suturaabschnitt ε/ζ - ω . Da letzteres Beides bei *Drevermannia* auf Meraspides, z. T. frühe, beschränkt zu sein scheint, wirkt die Holaspis von *D. pruvosti* stärker pädomorph als diejenige von *Drevermannia*. Dieser Charakter wird noch dadurch verstärkt, dass bei *D. pruvosti* anders als bei *Drevermannia* auch bei der Holaspis ein präglabellares Feld und deutliche Wangenstacheln auftreten und das Pygidium deutlich segmentiert ist.

D. pruvosti unterscheidet sich von vergleichbaren, großen *Drevermannia* weiterhin wie folgt: Vorderrand des Cranidium wesentlich enger gebogen, β hinter der Querprojektion der präglabellaren Furche liegend; Glabella querab γ weniger abrupt eingezogen, mit längerem exsagittal gestelltem Abschnitt entlang β - γ ; Fixigenae auch bei Holaspides (Holotypus) noch sehr breit (tr.). Ob bei *D. pruvosti* die Hintersaumfurche an der Facialsutur sprungartig versetzt (Hahn et al. 1994: Abb. 20) oder kontinuierlich (Hahn et al. 1997: Abb. 4) ist oder beides, kann man den Originalen nicht entnehmen. (In Analogie zu den Verhältnissen bei *Menorcaspis tiedti* ist diese Furche in Abb. 1B d.v.U. kontinuierlich dargestellt.) Für rückwärtige Abschnitte der Vordersaumfurche ist vor allem der Habitus unsicher. Die bei Hahn et al. (1997) vermittelte 8?-Zahl der Thoraxsegmente meint den Holotypus von *D. pruvosti*. Seine Disartikulation erlaubt diesbezüglich keine sichere Aussage. Unklar bleiben auch die relative Länge des Thorax, der Konvergenzwinkel der axialen Dorsalfurchen, der Bau der Axisringe, besonders der Präannuli, und der distalen Enden der Thoraxsegmente. Am Pygidium des Holotypus reicht die Segmentierung der Rhachis bis weit nach hinten, fünf relativ deutliche Pleurfurchen (bei den Zeichnungen bislang immer am Orte der Interpleurfurchen eingetragen) sind entwickelt. Damit wirkt das holaspide Pygidium also differenzierter, somit potenziell pädomorpher als bei *D. schmidtii*. Zur Ontogenie von *D. pruvosti* liegen kaum verwertbare Daten vor. Für ihre Paratypen ist der ontogenetische Status nicht sicher bestimmbar.

Aus dem pädomorph wirkenden Charakter der möglichen Holaspis (Holotypus) der menorquinischen Art ergibt sich unter Beachtung der Resultate zu *D. schmidtii* und *D. sp. cf. D. schmidtii* (s.u.) ein neuer Aspekt für ihre Systematik: *D. pruvosti* unterscheidet sich von *Menorcaspis* Hahn et al. 1994 (sensu ibid.) im Wesentlichen nur durch das Vorhandensein eines präglabellaren Feldes, die schlankere Glabella, lange Wangenstacheln bei Holaspides, 8?-Zahl der Thoraxsegmente (vs. neun) und das stärker differenzierte Pygidium der Holaspis (Abb. 1B d.v.U.). Bei *D. schmidtii* verändert sich während des Meraspis-Stadiums die Form der Glabella von schlank-konisch zu gedrungen-flaschenhalsförmig; wird das bei Meraspides vorhandene präglabellare Feld im Grenzbereich Meraspis/Holaspis zurückgebildet, indem die Glabella die Vordersaumfurche erreicht; sind lange Wangenstacheln nur bei Meraspides entwickelt, ebenso deutliche Segmentierung des Pygidiums. Damit kann man *D. pruvosti* als pädomorphe *Menorcaspis* interpretieren. Die kleinsten bekannten Cranidien von *Menorcaspis* sind späte Meraspides (s.u.). Sie zeigen jedoch fast alle Merkmale von Holaspides. Damit müsste *D. pruvosti* aus sehr frühen Meraspides abzuleiten sein, für die es aber noch keine Belege gibt. Gemäß der mindestens acht Thoraxsegmente sollte der Eintritt in das Holaspis-Stadium allerdings im M8-Stadium erfolgt sein, also sehr spät im Meraspis-Stadium von *Menorcaspis*. Bei *D. schmidtii* sind derart späte Meraspis-Stadien bereits sehr adultiform. Dies würde zunächst gegen die geäußerte Vermutung zur Ableitung von *D. pruvosti* sprechen. Funde von *D. sp. cf. D. schmidtii* scheinen aber zu zeigen, dass innerhalb einer Gattung Morphologien aus frühen Phasen des Meraspis-Stadiums je nach Art verschieden lange erhalten bleiben können. So wirkt die M5 von *D. sp. cf. D. schmidtii* ontogenetisch älter als die M5 von *D. schmidtii*. Übertragen auf *D. pruvosti* kann dies bedeuten, dass sie aus einer (noch unbekannt) Art von *Menorcaspis* abzulei-

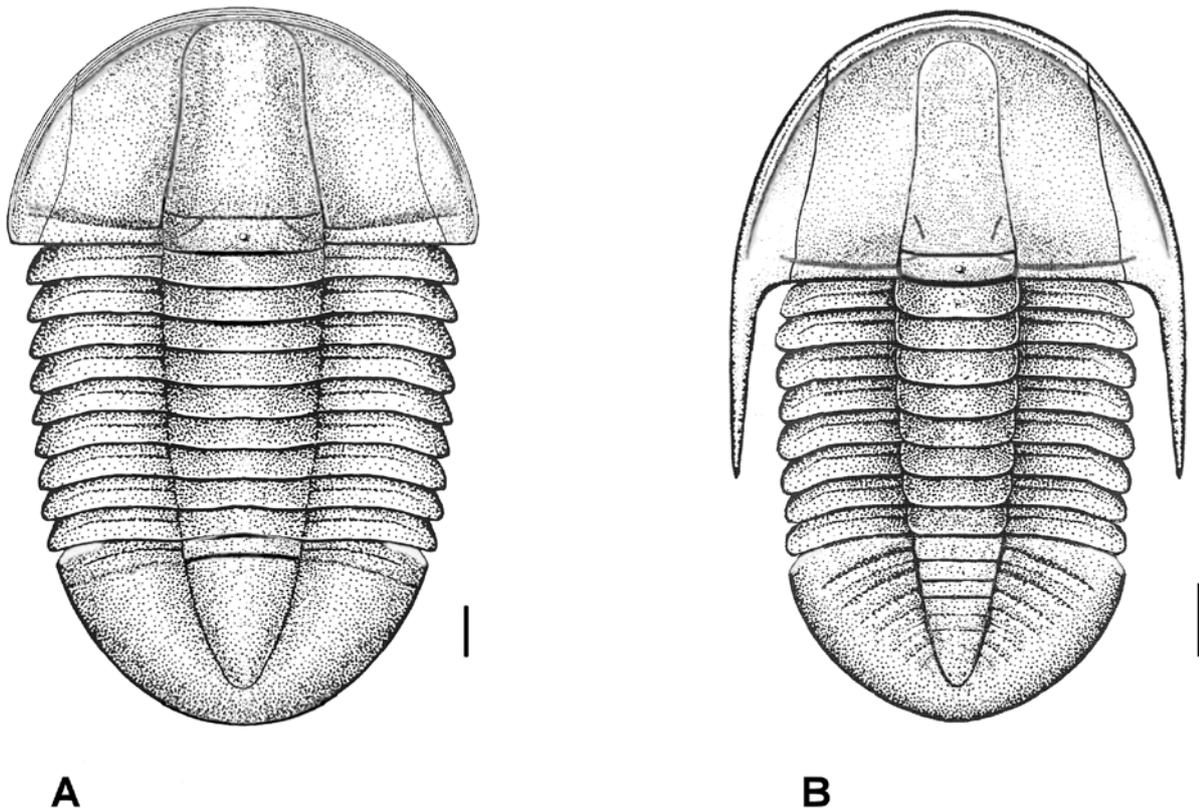


Abbildung 1: Dorsalpanzer zweier Arten mit *Drevermannia*-Habitus aus dem Aprathium, Unterkarbon, von Menorca. Maßstäbe: 1,0 mm. Erläuterungen im Text. **(A)** Zweiter Rekonstruktionsversuch für eine Holaspis von *Menorcaspis tiedti* Hahn et al., 1994 nach verschiedenen Exemplaren. Verändert nach Hahn et al. (1997: Abb. 20). **(B)** Fünfter Rekonstruktionsversuch für eine mögliche Holaspis von *Menorcaspis pruvosti* (Richter & Richter, 1939) nach dem Holotypus. Geändert nach Hahn et al. (1997: Abb. 4).

ten ist, bei der Morphologien früher Stadien der Meraspis lange erhalten blieben. Wenn auch der genaue Mechanismus noch ungeklärt bleibt, deutet sich hier ein gutes Erklärungsmodell für die Ableitung von *D. pruvosti* an. Da pädomorphe Merkmale in dieser Situation nicht als Apomorphien zu werten sind, entfällt für *Chlupacula* (*Pseudodrevermannia*) die Grundlage. Eine leicht abweichende Situation ergäbe sich, wenn es sich beim Holotypus von *D. pruvosti* um eine Meraspis handelt. Dann wären für Vergleiche mit *Menorcaspis* sichere Holaspides abzuwarten. Mit Blick auf das zuvor zur Ontogenie von *Drevermannia* Gesagte, wäre für diese eher ein Annähern an *Menorcaspis* zu erwarten als ein Entfernen.

Menorcaspis tiedti Hahn et al., 1994 [= *Drevermannia calamicensis* Hahn et al., 1997 = jüngeres subjektives Synonym von *M. tiedti*] (Balearen, Spanien; Unter-Aprathium). Zur notwendigen Neufassung der Rekonstruktion des holaspiden Dorsalpanzers siehe Abb. 1A.

Diese Synonymie ergibt sich aus der Einschätzung, dass *M. tiedti* und *D. calamicensis* nur unterschiedlich verdrückte Exemplare derselben Art repräsentieren. Tatsächlich zeigen fast alle *D. calamicensis* Verdrückungsmuster, die das Vorliegen von erhaltungsbedingten Langformen anzeigen dürften, während die Muster bei *M. tiedti* entsprechende Breitformen implizieren (s. Hahn et al. 1997: Taf. 1–3). Damit lösen sich auch drei der vier bei Hahn et al. (1997: S. 164) aufgelisteten Unterschiede gegenüber *D. calamicensis* zwanglos auf.

M. tiedti ist durch umfangreiches Material, Meras-

pides und Holaspides, recht gut dokumentiert (dazu auch Taf. 9, Fig. 34–37 d.v.U.). Die genauen Fundumstände, Bank-, Schicht- oder Fundpunktpopulation, sind nicht mitgeteilt worden. Stadien für die Meraspides sind nicht sicher festzulegen. Das bei Hahn et al. (1997: Abb. 5) dargestellte M7-Stadium ist Spekulation, da die Vorlage zerfallen ist (Taf. 9, Fig. 37 d.v.U.). Festgestellte Cranidiumlängen: 2,0–9,5 mm; nach einem 11,3 mm langen Pygidium liegt die maximale Cranidiumlänge zunächst bei Werten etwas >13,0 mm. Mit der Größenklasse 2,0 mm wird also der Bereich, der bei *D. schmidtii* für meraspide Cranidien mit stark differenzierter, nicht adultiformer Glabella steht (s.u.), nicht tangiert. Cranidien dieser Größe sind bei *M. tiedti* weitestgehend adultiform.

Ähnlich wie *D. pruvosti* ist auch *M. tiedti* durch einen ausgeprägten *Drevermannia*-Habitus (Facialsutur, breite Fixigenae) gekennzeichnet. *M. tiedti* unterscheidet sich von *Drevermannia* wie folgt: Vorderrand des Cranidiums wesentlich enger gebogen, damit weit hinten (was den deutlich längeren Umschlag der Librigena erklärt), außerdem relativ dicht an γ gelegen; cranidialer Vordersaum konvex, bei großen Individuen ganz mit vorderrandparallelen Leistchen bedeckt, bereits fixigenal sich lateral abschwächend, librigenal dabei bis zur Obsoleszenz; Plektrum nicht entwickelt (wie eine Nachpräparation geeignet erscheinender kleiner Exemplare zeigte);

präglabellares Feld fehlend; Glabella deutlich länger als breit, im Umriss schwach trapezoidal, Außenränder ziemlich gleichmäßig gebogen, vor γ kaum vorwärts divergierend, Glabella im Längsprofil vorn kräftig nach ventral abbiegend, Stirnlobus nicht ganz vertikal stehend; $\varepsilon/\zeta-\omega$ bei späten Meraspides und Holaspides nicht oder nur schwach nach abaxial umbiegend; fixigenale und librigenale Hinterrandfurchen absatzlos ineinander übergehend (Hahn et al. 1997: Taf. 3, Fig. 3) (wenigstens für *D. sp. cf. D. schmidti* ist nach dem holaspiden Panzer SMF 80765 davon auszugehen, dass beide Furchen gegeneinander merklich versetzt verlaufen, Taf. 7, Fig. 14 d.v.U.), Furchen bereits fixigenal sehr erweitert (exs.) wirkend; Librigenae zumindest gegenüber denen von *D. schmidti* sehr verkürzt, librigenales Feld reduziert zu einer schmalen (tr.) Leiste, damit immer noch wesentlich kürzer als bei den diesbezüglich ziemlich schmalen saxothuringischen *Drevertmannia*. Ganzes Cephalon (bis auf die Furchen) mit einer mikrofeinen, dichten Körnelung, die sich im Verlauf der hier betrachteten Phasen der Ontogenie nicht deutlich zu verändern scheint. Das bisher unveröffentlichte Exemplar M-2527 (Slg. Müller) ist ein vollständiges, in seine Elemente zerlegtes Cephalon (Cranidiumlänge: ca. 3,0 mm): Seine rostrale Platte unterscheidet sich durch ihren ausgesprochen trapezoidalen Umriss und damit den quer abgestutzt wirkenden Hinterrand von den trichterförmigen der Gruppe um *D. schmidti*. Thorax mit maximal neun Segmenten (bestätigt durch unveröffentlichte Neufunde der Slg. Müller); axiale Gelenkschuppen der von vorn nach hinten sich kaum verschmälernden (tr.) Axisringe stark abgeplattet und gegenüber diesen kaum nach ventral abgesenkt wirkend, Präannuli fehlend; Hahn et al. (1997: Abb. 5–6) zeigten das vorderste Thoraxsegment bei *M. tiedti* distal deutlich abaxial der Längsprojektion (exs.) von ω – dies dürfte jedoch kaum zutreffen (vgl. Abb. 1A d.v.U.); die Außenränder des Thorax konvergieren bei Abb. 5 kräftig nach hinten, was aus grundsätzlichen Erwägungen aber nicht zu erwarten ist und die entsprechende Vorlage auch nicht so zeigt; die Endigungen der Thoraxsegmente wirken in den Abb. 5–6 morphologisch völlig einheitlich, womit sie von den zwei Sorten Endigungen bei *D. schmidti* abweichen würden – es bleibt aber fraglich, ob dies in diesem Maße tatsächlich so ist; Thorax und Pygidium sind wie das Cephalon gekörnelt. An Protopygidien verschiedener Entwicklungsstadien von *M. tiedti* tritt hinterrandlich ein Paar „mobiler“ segmentständiger Stacheln auf, die später zurückgebildet, also nicht wie etwa bei manchen kambrischen Taxa Bestandteil des Thorax werden; anders als bei *Drevertmannia* sind bei *M. tiedti* bereits sehr kleine meraspide Pygidien reliefarm. Mit einer bisherigen maximalen Panzerlänge von ca. 35,0 mm ist *M. tiedti* etwa drei Mal so lang wie das größte Tier (ca. 12,0 mm) von *D. richteri*, der bisher größten *Drevertmannia*.

Von den genannten Merkmalen erscheinen vor

allem der Grad der Krümmung des Vorderrandes des Cephalons, der Umriss der Glabella, die sehr breiten Fixigenae, der Bau der Axisringe des Thorax und die Randbestachelung bei meraspiden Pygidien geeignet, um *Menorcaspis* von *Drevertmannia* abzutrennen. Vergleiche der Ontogenien bleiben unvollständig, da für *Menorcaspis* Stadien der Größenklasse <2,0 mm Cranidiumlänge nicht vorliegen (s.o.).

6.1.1 Morphologische Aspekte des Thorax bei oberdevonischen Proetoidea

Schwierig gestaltet sich i.d.Z. die Beurteilung der axialen Gelenkschuppen. Tatsächlich hat der Thorax bei der Systematik der Proetida bisher kaum Beachtung gefunden. Für oberdevonische Taxa ist das verständlich, da kaum Material vorhanden ist (s.o.). Oberdevonische Proetoidea treten wie bemerkt vorwiegend in Cephalopodenkalken von Schwellensituationen auf, die durch niedrige Sedimentationsraten und hohes hydrodynamisches Energieniveau gekennzeichnet waren. Beides begünstigte die Überlieferung artikulierter Panzer(teile) nicht. In der Fazies von Tonsteinen, die ganze Panzer von Phacopiniae relativ häufig liefern, sind sie dagegen nachweisbar, wenn auch selten. Im Unterkarbon ist die Situation zumindest für die Fazies von Ton- und Kieselschiefern lokal deutlich besser; aber auch hier gibt es Kenntnislücken. Diese sind allerdings z.T. „man-made“, indem Thoraces gar nicht oder nur unzureichend beschrieben worden sind: So bemerkte etwa Müller (2000: S. 91, 99) bei der Erstveröffentlichung vollständiger Dorsalpanzer von *Phillibolina (Aprathia) modavensis* (Hahn et al.) und *Parvidumus cernulevis* Müller über deren Thoraces nur wenig, über die zumindest bei *P. cernulevis* vorhandenen Präannuli gar nichts. Der Bau der Thoraxsegmente, vor allem die Frage nach der möglichen Bedeutung der Präannuli für die Systematik, ist für dieses Zeitfenster (wie für viele andere auch) also ungeklärt. Um für das Oberdevon Fortschritte zu erreichen, wurden alle zugänglichen Panzer(teile) untersucht. Das Ergebnis lässt ein kurzes Eingehen darauf sinnvoll erscheinen.

Von oberdevonischen Proetoidea: *Cyrtosymbolinae* kennt man den Thorax oder Elemente daraus von folgenden Taxa (sofern nicht anders angegeben, liegen vollständige Panzer vor; isoliert gefundene Elemente erlauben in morphologischer Hinsicht keine Verallgemeinerung für den gesamten Thorax):

Taxa mit konvexen Thoraxsegmenten mit Präannuli

Chaunoproetus palensis (Richter, 1913)? (Sauerland, Wocklum-Stufe, Famennium; Taf. 10, Fig. 44 d.v.U.): Disartikulierter, fraglich vollständiger Panzer, Präannulus am vordersten Thoraxsegment lang und deutlich, nachfolgende (mindestens sieben) wie bei *Helioproetus carintiacus*? mit extrem schwachen Präannuli.

Cyrtosymbole rectifrons Lerosey-Aubril & Feist,

2006 (Marokko, Äquivalent der Hemberg-Stufe, Famennium; *ibid.*: Taf. 2, Fig. 29): Isoliertes Thoraxsegment mit Präannulus.

Drevermannia schmidti (Bergisches Land, Dasberg- oder Wocklum-Stufe, Famennium; u.a. Taf. 11, Fig. 52–53 d.v.U.): Späte Meraspides, nur die vordersten etwa vier Thoraxsegmente tragen einen relativ gut erkennbaren Präannulus. Panzer mit acht Segmenten von *D. sp. cf. D. schmidti* (s.u.), also Holaspides, sind erhaltungsbedingt nicht beurteilbar.

Helioproetus carintiacus (Drevermann, 1901)? (Sauerland, Wocklum-Stufe, Famennium; Feist et al. 2000: Taf. 1, Fig. 1; Taf. 10, Fig. 41–43 d.v.U.): Panzer und weitere Panzerreste in der Slg. Lemke, Präannuli sind extrem schwach, erst nach Weißung und bei streifendem Licht erkennbar, anscheinend an allen Axisringen vorhanden. Bei anderen Exemplaren dagegen scheinen sie ganz zu fehlen. Über Details zur Chronologie dieser unterschiedlichen Merkmalsträger ist nichts bekannt. Die Anzahl der Thoraxsegmente bei Holaspides ist sowohl für *H. carintiacus?* als auch *H. costifusus?* (s.u.) nicht ganz sicher: Die „vollständigen“ Exemplare bei Feist et al. (2000) sind teilweise disartikuliert. Bei dem einzigen nachweislich vollständigen Exemplar, einem eingerollten Panzer mit sieben Segmenten von *H. carintiacus?*, könnte es sich auch um eine späte Meraspis handeln. Die *ibid.* angegebene 7-Zahl für den adulten Thorax ist von daher fraglich.

Helioproetus costifusus (Richter & Richter, 1926)? (Sauerland, Wocklum-Stufe, Famennium; Feist et al. 2000: Taf. 1, Fig. 6): Nicht ganz vollständiger Panzer, Präannuli wie bei denjenigen *H. carintiacus?* mit entsprechenden Elementen.

Pseudowaribole quaesita Hahn & Brauckmann, 1984 (Bergisches Land, Wocklum-Stufe, Famennium; Taf. 9, Fig. 39 d.v.U.): Disartikulierter, vollständiger Panzer, neun Thoraxsegmente mit wenig gut entwickelten, nach hinten sich zunehmend verkleinernden Präannuli.

Taxa mit plattigen Thoraxsegmenten mit Präannuli

Haasproetus aprickensis (Feist in Feist et al., 2000) (Sauerland, Wocklum-Stufe, Famennium; *ibid.*: Taf. 2, Fig. 14 = Taf. 10, Fig. 40 d.v.U.): Holaspider Panzer, Thorax mit acht Segmenten, zumindest das vorderste mit recht deutlichem Präannulus, nachfolgende dagegen sind nicht zu beurteilen.

Platybole Basse & Lemke, 2011: *Cyrtosymbole bergica* Richter, 1913 (Typusart) (Bergisches Land, Dasberg-Stufe, Famennium; Taf. 10, Fig. 46–47 d.v.U.): Holaspider Thorax mit acht Segmenten, die Präannuli sind bis auf den deutlichen vordersten äußerst schwach, ab etwa der Mitte des Thorax fehlend.

Taxa mit plattigen Thoraxsegmenten ohne Präannuli

Frithjofia weddigei Basse, 2007 (Sauerland, Dasberg- oder Wocklum-Stufe, Famennium; Taf. 11, Fig. 48 d.v.U.): Holaspider Thorax des Holotypus mit zehn Segmenten, vorderste zwei Segmente antero-

median verdeckt, an den nachfolgenden sind keine Präannuli zu erkennen. Den holaspiden Paratypus kann man diesbezüglich nicht beurteilen.

Unsichere Taxa

„*Calybole denckmanni* (Richter & Richter, 1926)“ [= *Cyrtosymbolina nieensis* Basse & Lemke 2011] (Sauerland, Nehden-Stufe, basales Famennium; Brauckmann 1985: Abb. 1, Basse & Lemke 2011: Taf. 1, Fig. 1): Panzer (ohne Librigenae), Steinkern, von daher ist die Frage nach Präannuli nicht zu klären. Anders als durch Brauckmann (1985) angegeben, hat dieser Panzer nicht sieben individualisierte Thoraxsegmente, sondern acht. Das achte drängt sich dicht an das Pygidium, so dass es wie ein Protopsegment wirkt. Nach Weißung ist sein thorakaler Bezug jedoch eindeutig zu erkennen.

„*Calybole gracilis* (Richter & Richter, 1955)“ (Bergisches Land, Nehden- oder Hemberg-Stufe, frühes Famennium; Hahn & Brauckmann 1984: Abb. 2): Panzer, Steinkern, womit die Frage nach Präannuli an den sieben oder acht Thoraxsegmenten nicht zu klären ist.

„*Chaunoproetus stockumensis* Alberti, 1974“ (Sauerland, Wocklum-Stufe, spätes Famennium; *ibid.*: Abb. 8.10 = Taf. 9, Fig. 38a,b d.v.U.): Panzer, Steinkern, somit wie für „*Calybole gracilis*“.

Drevermannia richteri (Thüringen, Wocklum-Stufe, Famennium; Lerosey-Aubril 2006: Abb. 3a,b): Wahrscheinlich holaspide Panzer, acht bzw. erhaltungsbedingt sechs Segmente im Thorax. Ob Präannuli vorhanden sind, ist weder den Beschreibungen noch den Abbildungen zu entnehmen.

Osmolskabile sp. cf. *Osmolskabile prima* (Osmólska, 1962) [= *Pseudocyrtosymbole* sp. cf. *P. prima* (Osmólska), Yuan & Xiang 1998: 83] (Marokko, Äquivalent der Hemberg-Stufe, Famennium; Lerosey-Aubril & Feist 2005a: S. 455, nicht abgebildet): Isoliertes Thoraxsegment.

Palpebralia sp. cf. *P. nodannulata* (Richter, 1913) (Dill-Mulde, Adorf-Stufe, Frasnium, Slg. Müller; Taf. 10, Fig. 45 d.v.U.): Protopygidium mit einem anhängenden Thoraxsegment ohne Präannulus. Wegen der deutlichen Konvexität der Axisringe könnte man spekulieren, dass zumindest einige vordere Ringe einen Präannulus haben (s.u.).

Pseudowaribole? conifera (Richter & Richter, 1926) (Sauerland, Dasberg-Stufe, spätes Famennium; Alberti 1975: Abb. 1.1 = Holotypus): Holaspider Thorax mit neun Segmenten, wenn Präannuli vorhanden sind, dann nur bei vorderen Segmenten.

Skemmatopyge tietzei (Richter & Richter, 1919) [= *Chaunoproetus? tietzei* (Richter & Richter)] (Sauerland, Wocklum-Stufe, Famennium; Feist et al. 2000: Taf. 5, Fig. 61): Meraspides Protopygidium mit zwei Thoraxsegmenten, beide ohne Präannulus (nach eigenen Untersuchungen am Original SMF 57502).

Diskussion und Schlussfolgerungen zum Thorax: Als Präannulus bezeichneten Richter & Richter (1956: S. 344ff.) und Lütke (1980: S. 87ff.) eine kon-

vexe, bogige Struktur an den mesialen Loben des Thorax. Sie entsteht durch partielle Teilung des Axisrings. Dadurch zerfällt dieser in einen breiten (sag.) Postannulus und einen dagegen deutlich schmaleren Präannulus, der sich entlang mehr oder weniger ausgedehnter mittlerer Teile des Postannulus ausbreitet. Bei Steinkernen ist diese Differenzierung nicht zu erkennen. Manchmal ist ein Präannulus auch noch am vordersten Rhachisring des Pygidiums entwickelt (bisher nie, oder zumindest nicht deutlich bei oberdevonischen Taxa). Diese Struktur ist wenigstens ab dem Silur bekannt. Im Mitteldevon tritt sie bei den meisten Proetinae Hawle & Corda auf, hingegen nicht bei Tropicocoryphinae Přibyl. Für das Oberdevon (und auch das Unterkarbon) lagen bisher keine Untersuchungen zu dieser Struktur vor. (Für das Unterkarbon sei dazu nur erwähnt, dass Taxa sowohl mit Präannulus [z.B. *Parvidumus cernulevis* Müller, 2000: Taf. 3, Fig. 1] als auch ohne [z.B. *Menorcaspis*] bekannt sind.)

Der Präannulus wird systematisch unterschiedlich bewertet: Šnajdr (1980: S. 22) beschränkte sich dazu auf den Satz, dass bei manchen Genera der Proetoidea Präannuli auftreten. Da vollständig erhaltene Proetoidea in der Prag-Mulde nicht sehr häufig sind, kann man hier das Problem nicht genau untersuchen. Lütke (1990: S. 7–8) referierte die Versuche, das Merkmal für die Systematik zu verwenden: Danach soll eine Unterscheidung zwischen Proetinae (vorwiegend mit Präannulus) und Tropicocoryphinae (ohne) möglich sein. Allerdings wies Lütke auch darauf hin, dass Abwesenheit von Präannuli bei Proetoidea nicht notwendigerweise ihre Zugehörigkeit zu den Tropicocoryphinae bedeutet. Und dass anderen Merkmalen für die Systematik wahrscheinlich höhere Bedeutung zukommt. Lütke (1980: S. 90, 1990: S. 51–52) glaubte zu erkennen, dass eine geologisch frühe Art von *Cyphoproetus* Kegel noch keine Präannuli besitzt, erst ihr Nachfolger. Damit wäre die Präsenz von Präannuli vielleicht als abgeleitet zu bezeichnen. Allerdings sieht es so aus, als ob sich Präannuli zurückbilden können. Die Befunde an den oben genannten Taxa aus dem Dasbergium/Wocklumium mit von vorn nach hinten sich deutlich abschwächenden Präannuli oder überhaupt nur noch ansatzweise entwickelten könnte man als Degenerationserscheinungen interpretieren. Möglicherweise sind sie bei entsprechenden Deszendenten überhaupt nicht mehr vorhanden. Somit wäre der entwicklungsmäßige Charakter eines Thorax ohne Präannuli aber nicht ohne weiteres bestimmbar. Zudem scheint auch ein Zusammenhang zwischen dem Bau der Axisringe und der Anwesenheit von Präannuli zu bestehen: Vollständiges Fehlen von oder extrem zurückgebildet wirkende Präannuli treten bevorzugt in Kombination mit stark abgeplattet wirkenden Axisringen auf. Sie wird etwa von den meisten Tropicocoryphinae, manchen Proetinae (z.B. *Myoproetus* Šnajdr, *Unguliproetus* Erben) und Archegoninae (*Menorcaspis*) realisiert, also in sehr verschiedenen

Taxa. Dagegen sind bei den meisten Taxa mit konvexen Ringen bislang zumindest noch Reste von Präannuli zu erkennen. Da man über die Ursachen von habituellen Veränderungen von Axisringen kaum etwas weiß, wird es auch von daher schwierig, auf dieser Basis verwandtschaftliche Beziehungen zu diskutieren.

Die Befunde erlauben also zunächst die Feststellung, dass bei oberdevonischen Phillipsiidae Präannuli entweder fehlen oder vorhandene reduziert wirken. Dies war so bislang unbekannt. Außerdem sind sie im Holaspis-Stadium im Pygidium nicht vorhanden. Ähnliche Verhältnisse herrschten im Unterkarbon, womit es diesbezüglich nicht nach einer drastischen Änderung im Grenzbereich Devon/Karbon (Hangenberg-Event) aussieht. Im Mitteldevon treten entweder sehr deutliche Präannuli auf (vorwiegend bei Proetidae), auch im Pygidium (am vordersten Rhachisring) der Holaspis, oder gar keine (vorwiegend Tropicocoryphinae). Interpretiert man die Präannuli der oberdevonischen Taxa als degeneriert, wäre eine Ableitung einiger Phillipsiidae aus mitteldevonischen Arten mit ausgeprägten Präannuli, wie etwa der Proetinae Hawle & Corda oder Dechenellinae Přibyl, wahrscheinlicher als aus Tropicocoryphinae. Betrachtet man sie dagegen als apomorphes Merkmal, könnte man sie aus Tropicocoryphinae ableiten. (Für diese Möglichkeit spräche übrigens der drevermanniine Habitus bei manchen Phillipsiidae, der eine Flexibilität bei der Entwicklung der Facialsutur erkennen zu lassen scheint, die bei Proetidae unbekannt ist.) Nach der weiten Verbreitung schwach entwickelter Präannuli im Oberdevon sind sie für die Systematik von Taxa unterhalb der Ebene der Unterfamilie zunächst bedeutungslos.

Zusammenfassung: Durch Revision von *D. schmidti* kann man den Umfang von *Drevermannia* erstmals vom Standpunkt einer erweiterten quantitativen und qualitativen Basis ihrer Typusart betrachten. Das erkannte ziemlich breite ontogenetische Spektrum von *D. schmidti* ist dabei nur begrenzt verwendbar, da man es nur von den wenigsten zu vergleichenden Taxa kennt. Vor allem frühe bzw. nicht adultiforme Meraspides sind nur noch von anderen Arten von *Drevermannia* beschrieben. Dies schränkt die Betrachtung ein. Die Festlegung des Umfangs von *Drevermannia* beruht daher vor allem auf Analysen weitestgehend adultiformer spät larvaler sowie holaspider Stadien. Verglichen wurden Taxa, die man ursprünglich zu *Drevermannia* oder in ihre Nähe stellte. Aus *Drevermannia* entfernt wurden Taxa, die sich vor allem im enger gebogenen Vorderrand des Cranidiums; im Bau der Glabella, deren Außenränder entweder vorn merklich divergieren oder bei ontogenetisch späten Stadien gleichmäßig konvergieren; im stets fehlenden oder noch im Holaspis-Stadium vorhandenen präglabellaren Feld unterscheiden. Eine Umsetzung dieses typologischen Ansatzes in ein phylogenetisches Modell wird vor allem durch

den Mangel an Informationen zur larvalen Ontogenie fast aller Proetoidea behindert.

Über den Thorax der Phillipsiidae ist ebenfalls zu wenig bekannt, um schon jetzt sinnvoll über seine Bedeutung für die Systematik diskutieren zu können. Bei oberdevonischen Funden sind die Präannuli entweder schwach ausgeprägt oder sie fehlen abschnittsweise oder sogar ganz. Wie man dies in Bezug auf das Mitteldevon, in dem der oder die Aszendenten der Phillipsiidae zu suchen sind, bewerten will, hängt davon ab, mit welchen Taxa man vergleicht. Bei Tropidocoryphidae fehlen Präannuli, bei den meisten Proetidae sind sie vorhanden. Die sich so andeutende Problematik für die Systematik ist vor einem abschließenden Urteil über die Monophylie der Phillipsiidae zu behandeln.

6.2 Revision und Ontogenie von *Drevermannia schmidti* Richter, 1913

Drevermannia schmidti Richter, 1913

Abb. 2A–G; Taf. 1–6; Taf. 7, Fig. 17–22; Taf. 11, Fig. 52–54

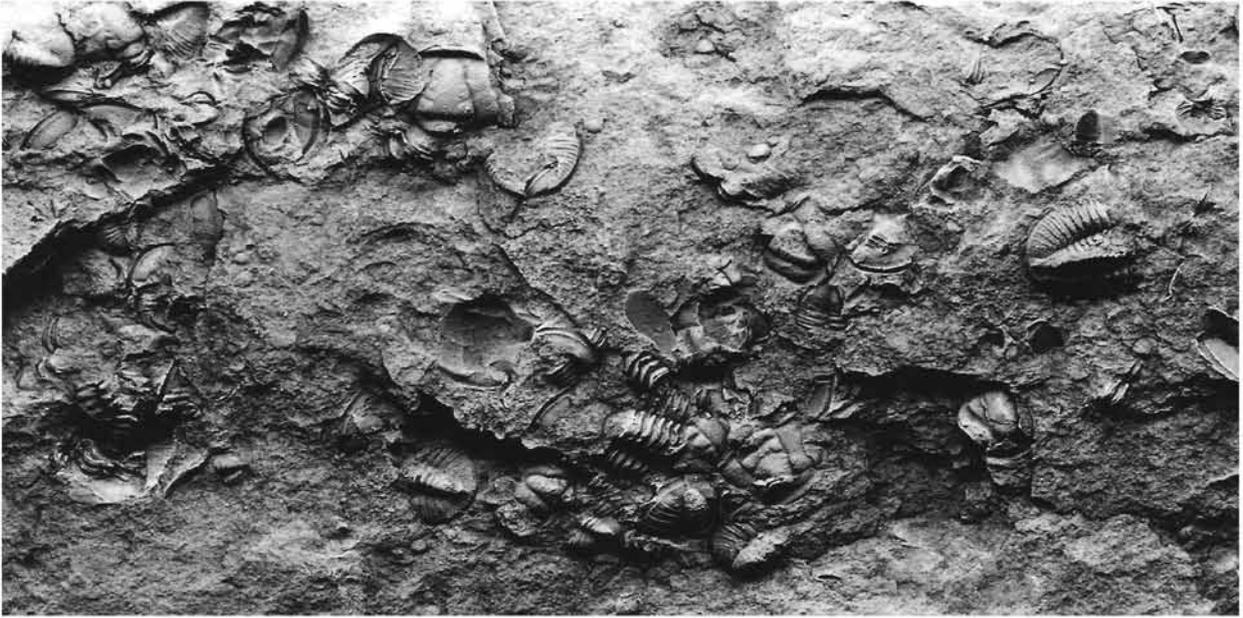
- ? 1890–1906 Siehe Richter & Richter (1928: S. 46), Bezüge auf Funde von französischen Vorkommen. Nach dem jetzt sehr weit fortgeschrittenen Kenntnisstand zu *D. schmidti* ist ohne Kenntnis größerer Serien des entsprechenden französischen Originalmaterials seine taxonomische Beurteilung nicht möglich.
- 1909 *Drevermannia* sp. – Schmidt: S. 51 (Gattungsname zwar vor Richter 1909 veröffentlicht, jedoch nicht regelkonform, daher nicht verfügbar = Nomen nudum).
- *v e.p. 1913 *Drevermannia Schmidti* n.sp. – Richter: S. 349–350, 358, 366–369, 375 u.a., Taf. 22, Fig. 1–4 (Fig. 1, 3–4 ♂) (v/e.p. wie nachfolgend erläutert).
- v non 1913 *Drevermannia Schmidti* n.sp. – Richter: S. 368–369 (Bredelar) [= → *Drevermannia* sp., s.u.].
- 1913 *Drevermannia Schmidti* – Paeckelmann: S. 135–136, 185 (erst nach → Richter 1913 veröffentlicht, daher kein Nomen nudum).
- 1917 *D. Schmidti* n.sp. – Vogdes: S. 95 (Zitat → Richter 1913).
- 1919 *Drevermannia Schmidti* – Richter & Richter: S. 100.
- 1921 *Drevermannia* – (E. Richter in) Dacqué: S. 26, Abb. 5 (⇒ Richter & Richter 1926: Abb. 9).
- 1924 *Drevermannia Schmidti* – Schmidt: S. 160.
- v e.p. 1926 *Drevermannia schmidti* – Richter & Richter: S. 77–79, 241, Abb. 9; ?: 287, Taf. 5, Fig. 64 (Frankreich); non: S. 262 (Bredelar, Bl. Madfeld); non: S. 260 (Berge), Taf. 6, Fig. 70A [= SMF 156g → *Chaunoproetus* vel *Drevermannia* sp.]; non: S. 79, 290 = Wer(r)inghausen (SMF 156e,f) = pars → *Drevermannia* sp. L, pars *Silesiops?* sp. 2 (s.u.).
- v ? non 1926 *Drevermannia schmidti?* – Richter & Richter: S. 79 (Fp. 1, Üllendahl = → *Silesiops?* sp. 1 = SMF 156b [= SMF 80760]; ?: Fp. 2, Üllendahl = unbekanntes Material; Fp. 3, Saalfeld, Thüringen = nicht überprüft, sehr wahrscheinlich

- non *D. schmidti*).
- 1927 *Drevermannia (Drevermannia) schmidti* – Richter & Richter: S. 248.
- 1928 *Drevermannia Schmidti* – Fuchs & Paeckelmann: S. 36.
- ? 1928 *Drevermannia schmidti* – Gallwitz: S. 504 (pauschale Faunenliste, det. Richter & Richter).
- ? 1928 *Drevermannia Schmidti* – Paeckelmann: S. 41 (unbekanntes Material).
- e.p. 1928 *Drevermannia (Drevermannia) schmidti* – Richter & Richter: S. 45–46; e.p.: siehe → Richter & Richter (1926).
- ? 1929 *Drevermannia Schmidti* – Péneau: S. 92 (französisches Vorkommen).
- 1932 *Drevermannia schmidti* – Paeckelmann: S. 97 (Bezug auf Vorkommen in Mergelschiefern der Ziegelei „Müller & Preuß“, wahrscheinlich nach → Richter & Richter 1926; s.u.).
- ? 1933 *Drevermannia cf. schmidti* – Schmidt: S. 6.
- 1934 *Drevermannia schmidti* – Weber: S. 543–545, 549, 572.
- ? 1935 *Drevermannia schmidti* – Reich: S. 13 (unveröffentlichtes Material von Bl. Battenberg; siehe → Reich 1984).
- 1936 *Drevermannia Schmidii* [sic] – Stubblefield: S. 428.
- ? 1937 *Drevermannia schmidti* – Mempel: S. 571.
- 1937 *Drevermannia (Drevermannia) schmidti* – Richter: S. 417.
- ? 1938 *Drevermannia schmidti* – Kühne: S. 16 (Bezug auf → Gallwitz 1928).
- 1939 *Drevermannia (Drevermannia) schmidti* – Richter & Richter: S. 89, 93 (Vergleich).
- 1953 *Drevermannia (Dr.) schmidti* – Pillet: S. 614.
- 1953 *Drevermannia (Drevermannia) schmidti* – Richter & Richter: S. 117, 120, 124.
- non 1954 *Drevermannia schmidti* – Pfeiffer: S. 37, 61, Tab. 1, Tab. 4, Taf. 1, Fig. 7 [danach = *Drevermannia?* sp.].
- ? 1955 *Drevermannia schmidti* – Hupé: Abb. 180.7 (Profilzeichnung eines Cranidium auf unbekannter Grundlage).
- 1955 *Drevermannia (Drevermannia) schmidti* – Maksimova: S. 121.
- v non 1956 *Drevermannia schmidti* – Rabien: S. 29, 31–32 (pars → *Drevermannia* sp. S, pars *Friethjofia weddigei* Basse).
- ? 1958 *Drevermannia schmidti* – Rabien & Rabitz: S. 180–181, Tab. 3, (Fund eines Pygidiums).
- ? 1958 *Drevermannia schmidti?* – Rabien & Rabitz: S. 181.
- non 1959 *Drevermannia schmidti* – Kościelniakowska: S. 456, Taf. 1, Fig. 7–9 [danach = *Drevermannia*-morphe Phillipsiidae gen. et sp. indet.].
- 1959 *Drevermannia (Drevermannia) schmidti* – Pfeiffer: S. 268.
- 1959 *Drevermannia (Drevermannia) schmidti* – Richter et al. in Moore: S. 393, Abb. 291.i (Schema der Facialsutur).
- 1960 *Drevermannia (Drevermannia) schmidti* – Maksimova: S. 137.
- ? 1960 *Drevermannia schmidti* – Rabien: S. 91, 102 (non: Saalfeld), Tab. 3–4.
- 1961 *Drevermannia (Drevermannia) schmidti* – Chlupáč: S. 477–478 (nur Vergleiche).
- 1961 *Drevermannia (Drevermannia) schmidti* – Erben: S. 90.
- 1961 *Drevermannia schmidti* – Schmidt & Pleßmann: Taf. 3, Fig. 27a,b (Cephalon und Pygidium, schematisch, wohl nach → Richter & Richter 1926: Abb. 9).

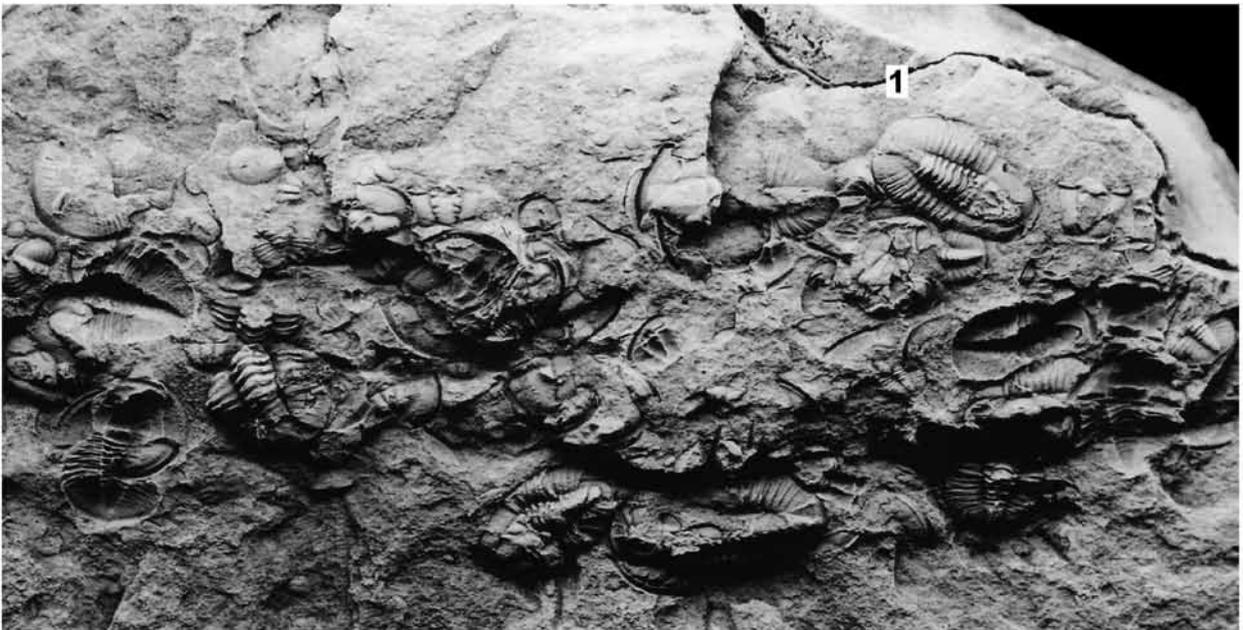
non	1962	<i>Drevermannia (Drevermannia) schmidti</i> – Os- mólska: S. 53 (Bezug auf → Kościelniakowska 1959).			1a,b (= in zwei Details [Versatz der Hinter- saumfurcha des Cephalons am Suturast und Kontakt Occipitalring /Hintersaum] korrigier- te Version von → Hahn & Hahn 1975: Taf. 3, Fig. 4a,b), Abb. 12 (= Cranium der Abb. 1a).
	1964	<i>Drevermannia schmidti</i> – Grabert: S. 127.			
	1966	<i>Drevermannia (Drevermannia) schmidti</i> – Chlupáč: S. 79.	?	1994	<i>Drevermannia schmidti</i> – Lardeux & Cavet: S. 153 (cit. → Péneau 1929).
non	1966	<i>Drevermannia schmidti</i> – Kościelniakowska: S. 66, 80–81, Taf. 5, Fig. 7–8 (gleiche Funde und Taxonomie wie bei → Kościelniakowska 1959).	v cf.	1994	<i>Drevermannia schmidti</i> – Owens: S. 210 (Be- zug auf „fig. 4n“ [recte: 5n] im nachfolgenden Zitat).
	1967	<i>Drevermannia schmidti</i> – Erben & Zagora: S. 63.	v cf.	1995	<i>Drevermannia schmidti</i> – Owens & Tilsley: Abb. 5n (Steinkern-Panzer FMWTD01 [= M7] von „Üllendahl“, ded. Fuhlrott-Museum, Wuppertal) (= → Müller & Brauckmann 2010: Taf. 1, Fig. 7) (v: Abguss).
	1967	<i>Drevermannia schmidti</i> – Grabert: S. 7.			
	1967	<i>Drevermannia (Drevermannia) schmidti</i> – Hahn: S. 100.			
non	1967	<i>Dr. (Dr.) schmidti</i> – Pfeiffer: Tab. 2b (Vorkom- men in Thüringen).	?	1997	<i>D. schmidti</i> – Hahn et al.: Tab. 1, ?: „Frank- reich“.
v non	1969	<i>Drevermannia (Drevermannia) schmidti?</i> – Al- berti: S. 324 (Bezug auf → Richter 1913: Taf. 22, Fig. 10 = → <i>Drevermannia</i> sp. L).	non	1998	<i>Drevermannia schmidti</i> – Bartzsch et al.: S. 45 (Bezug auf saxothuringisches Vorkom- men).
	1969	<i>Drevermannia (Drevermannia) schmidti</i> – Hahn & Hahn: S. 73.		1998	<i>Drevermannia schmidti</i> – Yuan & Xiang: S. 177.
v non	1972	<i>Drevermannia schmidti</i> – Leuteritz: S. 83 (cit. → Rabien 1956).		1998	<i>Drevermannia schmidti</i> – Ziegler: Abb. 126 I (schematisch).
	1974	<i>Drevermannia (Drevermannia) schmidti</i> – Al- berti: S. 250, 255ff., Tab. 6 (cit. u.a. → Richter 1913: Taf. 22, Fig. 1).		2000	<i>Drevermannia schmidti</i> – Chlupáč et al.: Abb. 3 (= Nennung in stratigrafischer Tabelle).
non	1974	<i>Drevermannia (D.) schmidti</i> – Steinbach: S. 239 (Thüringer Vorkommen).		2000	<i>Drevermannia schmidti</i> – Feist et al.: S. 525.
	1975	<i>Drevermannia (Drevermannia) schmidti</i> – Hahn & Hahn: S. 32, Taf. 3, Fig. 4a,b (Cep- halon und Pygidium sehr modifiziert nach → Richter 1913, Richter & Richter 1926).		2002	<i>Drevermannia schmidti</i> – Ernst & Rudolph: S. 72.
	1975	<i>Drevermannia schmidti</i> – Hesemann: Tab. 17 (nur Stratigrafie).	?	2003	<i>Drevermannia [schmidti]</i> – Jell & Adrain: S. 368.
?	1975a	<i>Drevermannia schmidti</i> – Sauer: S. 77, Abb. 3 (Zeichnung) (Fp. Uhlenbruch).		2004	<i>Drevermannia schmidti</i> – Basse & Weddige: S. 156.
?	1975b	<i>Drevermannia schmidti</i> – Sauer: S. 84 (Bezug wie zuvor).		2004	<i>Drevermannia schmidti</i> – Legrand-Blain & Gand: S. 8 (summarische Faunenliste, det. R. Feist; s.o.).
	1977	<i>Drevermannia schmidti</i> – Richter: S. 34 (Be- zug auf Obere Cypridinschiefer).		2006	<i>Drevermannia schmidti</i> – Lerosey-Aubril: S. 91–93, 98.
?	1978	<i>Drevermannia schmidti</i> – Clausen: S. 233 (Vorkommen im Bereich von Bl. Lennestadt).	v	2007	<i>Drevermannia schmidti</i> – Basse: S. 72, 74–75 (allgemeiner Bezug auf die Art).
	1979	<i>Drevermannia Schmidti</i> – Fuchs & Paeckel- mann: S. 36.		2009a	<i>Drevermannia schmidti</i> – Basse: S. 316.
	1980	<i>Drevermannia schmidti</i> – Siegfried: S. 224, Taf. 37/2 (= „Kopie“ → Hahn & Hahn 1975: Taf. 3, Fig. 4a,b).		2009b	<i>Drevermannia schmidti</i> – Basse: S. 225, 249.
?	1980	<i>Drevermannia schmidti</i> – Stubblefield: S. 40 (cit. → Sauer 1975a,b).	v cf.	2009c	<i>Drevermannia schmidti</i> – Basse: S. 720–721.
v non	1981	<i>Drevermannia schmidti</i> – Leuteritz: S. 61 (cit. → Rabien 1956).		2010	<i>Drevermannia schmidti</i> – Müller & Brauck- mann: Taf. 1, Fig. 7–8 (Abgüsse).
?	1984	<i>Drevermannia schmidti</i> – Reich: S. 13 (det. Richter & Richter) (gleiches Zitat auch in der 1. Auflage: S. 8).	v	2011	<i>Drevermannia schmidti</i> – Basse & Lemke: Taf. 4, Fig. 27.
	1986	<i>Drevermannia (Drevermannia) schmidti</i> – Brauckmann & Brauckmann: Abb. 11a,b (= in Bezug auf den Übergang Occipitalring/ Hintersaum modifizierte Version von → Hahn & Hahn 1975: Taf. 3, Fig. 4a,b).			
	1988	<i>Drevermannia schmidti</i> – Yuan: S. 16.			
	1993	<i>Drevermannia (Drevermannia) schmidti</i> – Brauckmann et al.: Abb. 12a,b (= Cephalon u. Pygidium, Kopie von → Hahn & Hahn 1975: Taf. 3, Fig. 4a,b).			
	1994	<i>Drevermannia schmidti</i> – Hahn et al.: Abb.			

Lectotypus: Richter & Richter (1926: S. 79) be-
stimmten als Lectotypus das Objekt (Steinkern) bei
Richter (1913: Taf. 22, Fig. 1a–c), leg. H. Schmidt:
1a = Cephalon mit drei anhängenden, Pygidium mit
zwei scheinbar anhängenden Thoraxsegmenten, da-
zwischen eine Lücke, 1b = angeblich dasselbe, ver-
größerte Cephalon, anders als bei 1a jedoch ohne die
rechte Librigena, 1c = angeblich dasselbe, vergrößerte
Pygidium, entweder mit einigen anhängenden
Thoraxsegmenten oder, eher, Protopygidium). Rich-
ter & Richter (1928: S. 45) dagegen bezeichneten
irrtümlich nur diesen „Kopf“ als Lectotypus. Der ge-
genwärtige Aufbewahrungsort für das originale En-
semble ist unbekannt: non Bundesanstalt für Geo-

Tafel 1: *Drevermannia schmidti* Richter, 1913, (nicht mehr zugänglicher) Locus typicus (Üllendahl bei Wuppertal = Barmen 1), Stratum
typicum (dsVß, Dasberg-Stufe), Neotypus und Paraneotypen. **(1a)** Liegendplatte SMF 156a.2a [= SMF 58885a], vorwiegend Steinkerne,
x 3,5, Teilansicht A. **(1b)** Teilansicht B, Panzer M6-1¹ (Steinkern), Neotypus, Schnittstelle für die West-Kante ist die Ost-Kante von Fig. 1a.



1a



1b

wissenschaften und Rohstoffe, Berlin und Hannover (Fenner, Wiese, jeweils sine anno); non TU Clausthal; non Senckenberg Forschungsinstitut; non Philipps-Universität Marburg; non ehemaliges Fuhlrott-Museum, Wuppertal. Nach eigenen Recherchen anno 2008 im Fuhlrott-Museum sind dieses Material und andere hier ursprünglich aufbewahrte Originale zu Richter & Richter (1926, 1928) hier nicht mehr vorhanden, etwa der Lectotypus zu *Phacops? circumspectans* Paeckelmann, 1913. Danach existiert der originale Lectotypus zu *D. schmidti* nicht mehr.

Die senckenbergischen Kataloge führen unter der Inventarnummer SMF 156b angeblich einen Gipsabguss des Lectotypus auf. In der Sammlung findet man darunter einerseits das unter *Silesiops? sp. 1* (s.u.) aufgelistete Gesteinsstück. Abgesehen davon, dass kein Gips vorliegt, lässt auch seine sammlungstechnische Behandlung (Etikettierung, Art der Aufbewahrung) jedoch fraglos den Schluss zu, dass keinerlei Bezug zum Lectotypus von *D. schmidti* besteht. Außerdem gibt es ein leeres Kästchen mit dem Etikett: „SMF 156b, Abguss vom Lectotypus“. Nach Lage der Dinge scheint eine Verwechslung mit SMF 156d nicht ausgeschlossen.

Ein Gipsausguss in vierfacher Ausführung eines Plastilinabdrucks von einem artikulierten Panzer (ohne Librigenae) in Steinkernerhaltung (SMF 156d [= SMF 80762a–d]; Taf. 7, Fig. 22 d.v.U.) ist wie folgt handschriftlich etikettiert: „Type zu *R. Richter. Elberfeld, am Haken. Urstück: Slg. Herm. Schmidt, Elberfeld. Im Besitz des Museums der Stadt Elberfeld. Richter 1913: Taf. 22, Fig. 1a–c*“. Es ist das einzige Objekt im SMF, das per Etikettierung in einen Zusammenhang mit dieser Figur 1 gebracht worden ist. Allerdings unterscheidet sich dieser Abguss deutlich von der Fig. 1a: Mit 7,5 mm Länge ist er kleiner als der in „natürlicher Größe“ dargestellte, ca. 10,0 mm lange „Panzer“ der Fig. 1a. Diese 25%ige Differenz kann man nicht auf Schrumpfung des Gips beim Austrocknen oder Effekte bei der Handhabung des Plastilins zurückführen. Zudem fehlen ihm die Librigenae und der Thorax ist vollständig. Dagegen zeigt Fig. 1a die Librigenae in situ und eine Lücke von mindestens einem Thoraxsegment. Ob diese Konstellation taphonomisch sehr wahrscheinlich ist, soll hier nicht diskutiert werden. Es ist aber nicht einzusehen, warum man thorakal weniger dargestellt hat, als die Vorlage zeigt. Außerdem ist die merklich verdrückte Glabella deutlich flaschenhalsförmig (gegenüber stumpf konisch bei Fig. 1a–b). Damit ist ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen SMF 156d und der Fig. 1a nicht ohne weiteres herzustellen.

Folglich kann man SMF 156d nicht als Abguss vom Lectotypus ansprechen. Dass dieses Stück so etikettiert worden ist, bleibt für die Beurteilung

seines nomenklaturischen Status ohne Bedeutung. Damit kann aus den Paralectotypen (s.u.) ein Neotypus ausgewählt werden. Zoologisch ergibt sich die Notwendigkeit für eine entsprechendes Prozedere aus dem Umstand, dass so ein eindeutiger Bezug zu einer Population hergestellt werden kann, die einen wesentlichen Aspekt des Umfangs von *D. schmidti* repräsentiert.

Neotypus (hiermit): M6-Panzer mit rostraler Platte ohne Librigenae SMF 58885.M6-1a,b (alt: Sammelnummer SMF 156a.2a,b), Steinkern und Abdruck, topo- und stratotypischer Paralectotypus zu *D. schmidti*, Taf. 2, Fig. 2¹, Taf. 4, Fig. 7a² u.a. Maße: Siehe Tab. 1.

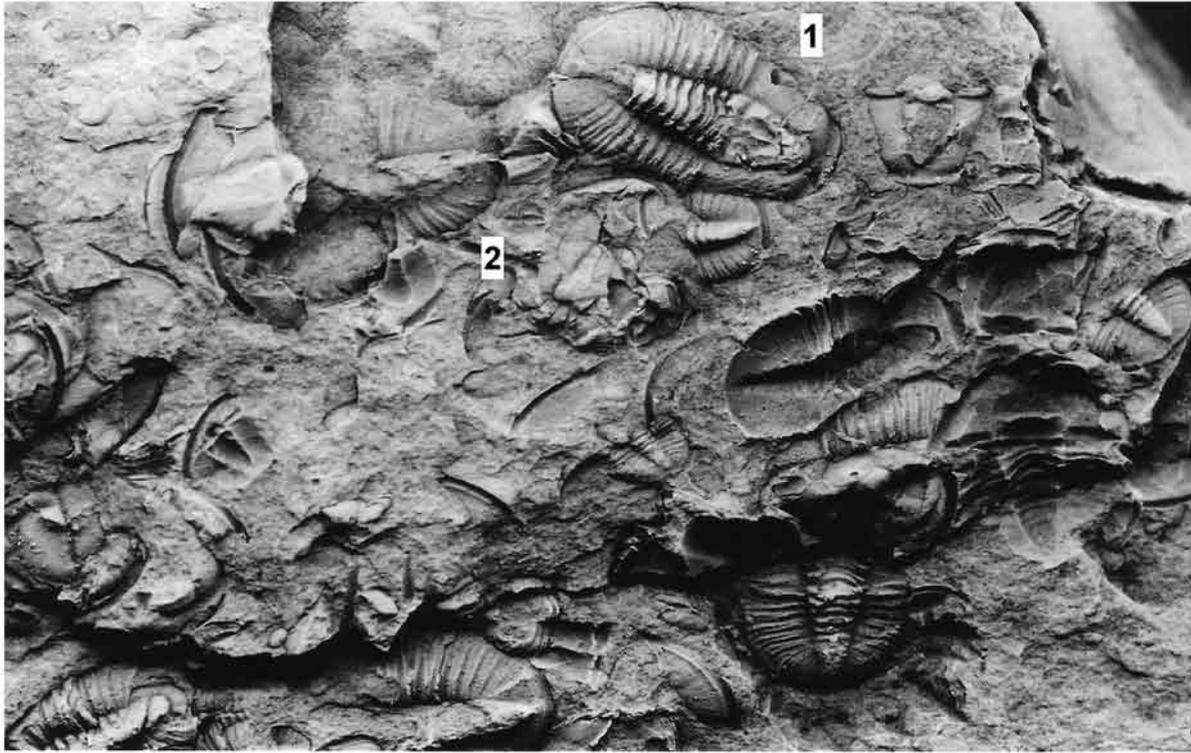
Locus typicus (überbaut, heute Wohngebiet): Barmen 1, ehemalige Ziegelei „Am Haken“, Wuppertal-Üllendahl, „Leipziger Straße, W“ Am Brucher Häuschen (heute = Kempers Häuschen), R 80500, H 83200“ (Sauer 1984: S. 127, 130), Bl. 4709 (vormals: 2721) Wuppertal-Barmen, Bergisches Land, Nordrhein-Westfalen, Nordrand des Remscheid-Altena-Sattels, rechtsrheinisches Schiefergebirge, Rhenoharzynikum.

Stratum typicum: Obere Cypridinschiefer, Dasberg-Schichten, dsVß (Paeckelmann 1924), nach den Profilen bei Paeckelmann (1922: S. 283–284) und Paul (1939: Abb. 4, nach Paeckelmann) etwa 1,20 m im Liegenden der Grenze zu den „Etroengt-Schichten“. Dieses dsVß umfasst etwa die obere Hälfte der Dasberg- und die unteren 2/5 der Wocklum-Stufe einer aktualisierten Fassung der historischen Stufengliederung (Clausen & Korn 2008: Tab. 2). Richter & Richter (1926: S. 288) vermuteten für die Fundpunkte „Am Haken“ und Ziegelei „Müller & Preuß“ (zu deren Alter s.u.) Synchronizität in dem Sinne, dass sie in das dsVß gehören.

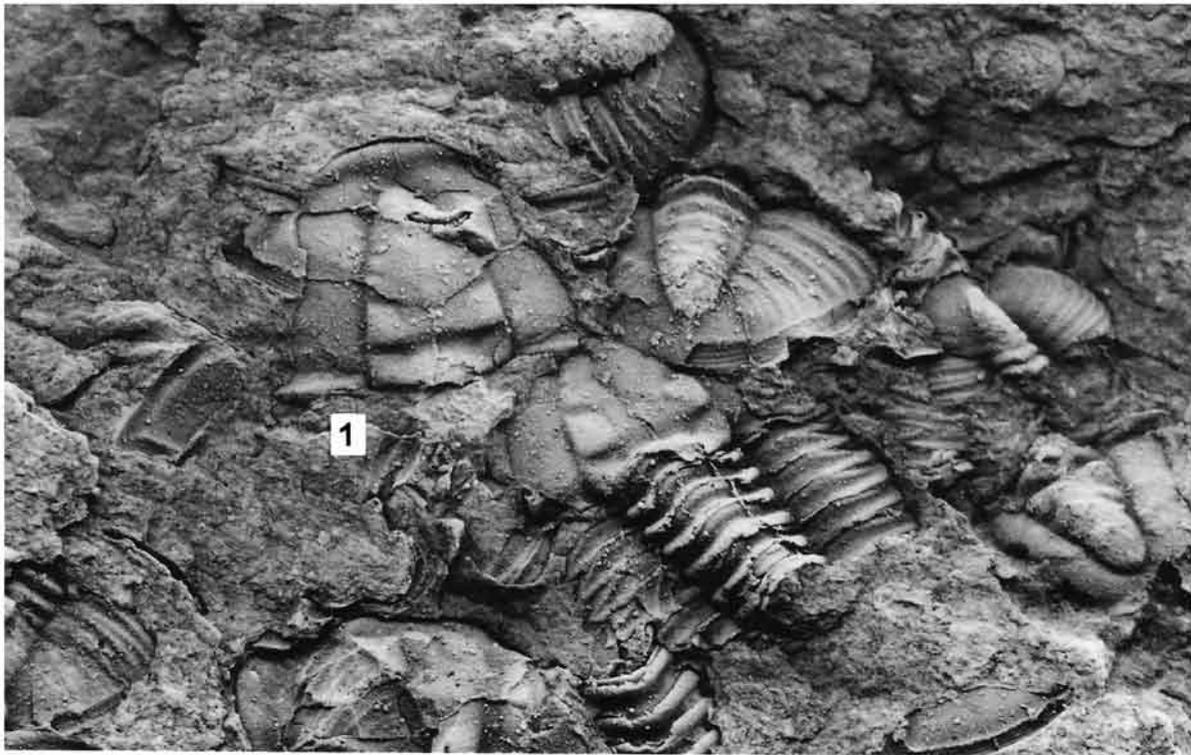
Paeckelmanns Fundpunkt „Dampfziegelei Üllendahl“ (= Ziegelei „Müller & Preuß“) dürfte sich bereits nahe an der Obergrenze der Oberen Cypridinschiefer befunden haben und scheint nach Ammonoideen in die mittlere Dasberg-Stufe zu gehören (Fuchs & Paeckelmann 1928: S. 36; s. dazu auch unten bei „*D. sp. cf. D. schmidti*“). Danach dürfte der nur etwa 1 km weiter westlich und im Streichen gelegene Locus typicus ebenfalls in die Dasberg-Stufe gehören. Zutreffen dieser Einschätzung vorausgesetzt, handelt es sich um die *Palmatolepis expansa*-Conodontenzone (vgl. Ribbert 1998: Tab.-Spalte R006ds97) und die *Clymenia*-Zone der Ammonoideenzone. Spätes Famennium, Oberdevon.

Paraneotypen (Syntypen zu Richter 1913 bzw.

Tafel 2: *Drevermannia schmidti* Richter, 1913. (2) Neotypus Panzer M6-1¹ (Steinkern), Panzer Meta-1² (Abdruck), man beachte den Größenunterschied, x 6,3. (3) Phase-2b-morphes Cranidium M/H-D-3¹ (Steinkern), vermutlich späte Meraspis, weitere Panzerteile, (Steinkerne), x 9,0.



2



3

Paralectotypen durch Richter & Richter 1926): Barren 1 (topo- und stratotypisch): SMF 156a.2a,b [= SMF 58885a,b], Übersicht: Taf. 1 d.v.U.: Stück eines schiefrigen, gelblich-grauen Tonsteins mit mehr als 100 Individuen = Panzer und Panzerteile (Steinkerne, Abdrücke) in sehr verschiedenen Stadien der Disartikulation, darunter kein völlig artikuliertes vollständiges Exemplar, wahrscheinlich vorwiegend Exuvien: Drei Metaprotaspides (zwei sehr beschädigt), sonst vorwiegend oder ausschließlich Meraspides; ein relativ großes, undifferenziertes Pygidium mit fünf fast anhängenden Thoraxsegmenten ist eine mögliche Holaspis (Taf. 11, Fig. 53); mehrere schlecht erhaltene Hypostome.

Die scharfe, lineare Begrenzung in der räumlichen Verbreitung der Trilobitenteile bei SMF 156a.2a,b könnte mit der ursprünglichen Topologie des Meeresbodens (rinnenartige Vertiefung?) zusammenhängen. Sie werden hier als Elemente einer monospezifischen Population interpretiert. Die gefundene morphologische Vielfalt kann man zwanglos durch die Ontogenie erklären.

Sammelnummer SMF 156a.1 (Taf. 11, Fig. 54 d.v.U.): Stück mit einzelnen Panzerteilen [= SMF 80763], M7-Panzer ohne Librigenae [= SMF 80758.1], drei Reste von Cephalae [= SMF 80758.2–.4], (Steinkerne, z.T. Abdrücke, Lithologie wie zuvor), leg. H. Schmidt, 1909.

Die abgebildeten topo- und stratotypischen Syntypen bei Richter (1913: Taf. 22, Fig. 2–4) waren ursprünglich wie der originale Lectotypus aufbewahrt (Slg. H. Schmidt bzw. Elberfeld). Davon ist in der senckenbergischen Sammlung nur noch das Cranidium SMF 156i vorhanden (Richter 1913: Taf. 22, Fig. 2). Alle anderen müssen als Verlust gelten.

Von den darüber hinaus bei Richter & Richter (1926: 79) unter „Vorkommen“ (von *D. schmidtii*) aufgeführten Funden sind nur die von „Bredelar“ ehemalige Syntypen bzw. Paralectotypen. Da man sie nicht sicher zu *D. schmidtii* stellen kann (s.u. bei *Drevermannia* sp.), werden sie nicht zu Paraneotypen erklärt.

Hypotypus (hiermit, vorbehaltlich; nicht abgebildet): Sehr verdrückter, artikulierter Panzer, Holaspis (Steinkern, Abdruck), ursprünglich unnummeriert [= SMF 58989a,b], leg. Paeckelmann, 1911, „Elberfeld, am Haken“, wahrscheinlich topo- und stratotypisch. Der tatsächliche nomenklatorische Status dieses Exemplars ist aus den vorliegenden Unterlagen nicht zu entnehmen. Danach bleibt es ungeklärt, ob es als Original zu Richter (1913) bezeichnet werden darf. Allein nach der Jahreszahl könnte es sich um einen Syntypus handeln.

Maße: Siehe Tab. 1.

Librigenae sind nicht vermessen worden, da sie sehr verschieden unvollständig überliefert sind, womit eine einheitliche, sinnvolle Messstrecke schwierig

festzulegen ist. Wie bei den Cranidien treten im Meraspis-Stadium auch bei den Librigenen Phasen auf. Nur in Phase 1 sind Freiwangengebiet und (Teile vom) Saum (wie das Phase-1-Cranidium) gekörnelt. Librigenen, bei denen nur der Vordersaum derartige Körnelung trägt, entsprechen eventuell dem Phase-2a-Cranidium.

Geografische und zeitliche Verbreitung: *D. schmidtii* ist bisher also nur an ihrem Locus typicus und im Stratum typicum nachgewiesen. Meldungen aus anderen Teilen des Rhenothuringikums, dem Saxothuringikum (Thüringen) und Frankreich (s.o.) können nicht bestätigt oder müssen überprüft werden (s.u.).

Paläogeografie und absolutes geologisches Alter: Kontinentalschelf nördlich des Rheischen Ozeans am Südrand von Ostavonia (Südlaurussia) vor ca. 360(± 5) Ma (nach Daten in Deutsche Stratigraphische Kommission 2002, Linnemann & Romer 2010).

Qualitative Problematik des Untersuchungsmaterials und Grenzen der Aussagemöglichkeiten: Alle Funde zu *D. schmidtii* liegen in weichen geschieferten Tonsteinen und sind daher, aber auch in Folge von Sackungsdruck erheblich deformiert. Erschwerend kommt hinzu, dass in manchen Fällen die Reliefs der Abdrücke lithologiebedingt unscharf sind. Praktisch überhaupt nicht zu vermitteln sind daher Daten zu Wölbungs- und Reliefverhältnissen sowie Proportionen auf Basis von Messstrecken, die zueinander einen Winkel bilden. Begrenzt beschreibbar sind Verläufe von Umrisslinien. Oft sicher zu erfassen sind zählbare Einheiten und Strukturierungen der Schale. Damit sind die Möglichkeiten zur Definition sowohl der Gattung als auch der Art begrenzt, folglich auch Vergleiche mit anderen Taxa. Aus den Beschreibungen von *D. schmidtii* bei Richter (1913: S. 366–368) geht diese Problematik kaum hervor.

Das rhenothuringische Material steht somit in deutlichem Gegensatz zu den silifizierten *Drevermannia* aus Kalken des Saxothuringikums (Lerosey-Aubril 2006). Sie sind hervorragend erhalten, wenn auch nur ausnahmsweise artikuliert. (Nur die Typen und Panzer der saxothuringischen *D. richteri* sind von ähnlichen Erhaltungsmängeln betroffen wie *D. schmidtii*.) Damit stellte sich die Frage, ob bei diesem Ungleichgewicht die notwendigen Vergleiche überhaupt sinnvoll durchzuführen sind. Es zeigte sich aber, dass selbst bei Berücksichtigung nur der sicher fixierbaren Merkmale von *D. schmidtii* erhebliche Unterschiede zwischen ihr und den saxothuringischen Arten zu erkennen sind. Damit ist *D. schmidtii* wesentlich genauer als bisher zu diagnostizieren und schärfer sowie anders als bisher von den saxothuringischen Arten abzugrenzen. Und eine Modifikation der Gattungsdiagnose ist ebenfalls möglich.

Dies bedeutet im Zusammenhang mit der komplizierten Systematik oberdevonischer Proetoidea einen erheblichen Fortschritt. Zudem wird auch in

Tabelle 1: Maße für den Neotypus, einige Paraneotypen, den angeblichen Lectotypus und den „Hypotypus“ von *D. schmidtii*. Vermittelt ist jeweils die Länge (sag.), sofern nicht anders angegeben; + = durch Addition mehrerer Strecken erhaltener Wert; fehlende Werte bei Panzern waren erhaltungsbedingt nicht sicher zu ermitteln; „Panzer“ meint auch Exemplare ohne Librigenae.

Katalognummer	Panzer	Protocranium /Cranidium	Protopygidium /Pygidium	Maximale Thoraxbreite	Dokumentation, Auswahl
Metaprotaspides					
SMF 58885, Meta-1	1,4 mm	0,85 mm	0,5 mm	0,8 mm	Taf. 4, Fig. 7a
-, Meta-2	1,4 mm	?	?	?	Taf. 3, Fig. 5
-, Meta-3	?	0,85 mm	?	?	
Meraspides, Stadium unbekannt, Phase 1					
-, M-A-1		1,2 mm			Taf. 7, Fig. 17
-, M-B-1		1,6 mm			Taf. 7, Fig. 18
-, M-C-1		1,8 mm			
Zudem enthält SMF 58885 noch mindestens vier weitere Phase-1-Cranidien. Für Messungen sind sie zwar ungeeignet. Jedoch handelt es sich vorwiegend um Größenordnungen innerhalb des zuvor angegebenen Rahmens; z.B. Taf. 3, Fig. 5, Taf. 6, Fig. 12.					
Meraspides, Stadium unbekannt, Phase 2a					
Das zugehörige Cranidium auf SMF 58885 ist beschädigt und nicht genau zu vermessen; es ist auf jeden Fall länger als das größte Phase-1-Cranidium; Taf. 4, Fig. 7a.					
M4?- bis M7-Meraspides, Phase 2b					
-, M4?-1	5,7 mm +	2,8 mm	2,1 mm	?	Taf. 5, Fig. 10, Taf. 7, Fig. 19
-, M5-1	6,7 mm +	2,4 mm	2,2 mm	3,7 mm (am 5. Segment)	Taf. 6, Fig. 12
-, M5-2	?	2,8 mm	2,0 mm	?	Taf. 3, Fig. 6, Taf. 6, Fig. 12
-, M6-1, Neotypus	6,5 mm	2,8 mm	2,1 mm	4,2 mm (am 5. Segment)	Taf. 1, Fig. 1b, Taf. 4, Fig. 7a, b
-, M6-2	6,6 mm +	2,6 mm	2,0 mm	3,5 mm (am Pygidium)	Taf. 6, Fig. 12
-, M6-3	6,1 mm +	2,5 mm	2,1 mm	4,0 mm (am 6. Segment)	Taf. 7, Fig. 20
SMF 80762, M7-2	7,5 mm	3,0 mm	2,2 mm	4,5 mm (am 7. Segment)	Taf. 7, Fig. 22, Gips
SMF 58885, M7-4	8,0 mm	3,5 mm	?	?	Taf. 3, Fig. 6
Meraspides, Stadium unbekannt, Phase 2b					
-, M-A-2		2,2 mm			Taf. 6, Fig. 11
-, M-B-2		2,5 mm			Taf. 6, Fig. 12
Vermutlich Meraspides, Phase-2b-morphe					
-, M/H-D-3		3,0 mm			Taf. 2, Fig. 3
-, M/H-A-3		3,2 mm			Taf. 4, Fig. 8
-, M/H-B-3		3,3 mm			Taf. 5, Fig. 9
-, M/H-C-3		3,3 mm			Taf. 7, Fig. 21
Holaspides					
SMF 58989	9 mm	ca. 3,5 mm	ca. 2,7 mm		
SMF 80758.2		3,7 mm			Taf. 11, Fig. 54
Protopygidien, Phase meistens unbekannt oder unsicher					
SMF 58885, M-D-1			0,8 mm		Taf. 4, Fig. 7b
-, M-D-2, M5?			2,0 mm		Taf. 4, Fig. 7a, Taf. 6, Fig. 11
-, M-E-2, M6?			2,0 mm		
-, M7-1			2,7 mm	5,0 mm (am 7. Segment)	Taf. 6, Fig. 11
Mutmaßliche Holaspis (s.u.)					
-, H-A-4			2,2 mm		Taf. 11, Fig. 53

Zukunft kein besser erhaltenes Material, etwa aus Kalken, von *D. schmidti* aus ihrer Typusregion zu erwarten sein. Und schließlich liegen mit den vorliegenden Funden ± artikulierte Meraspides von Proctoidea vor. Sie erlauben z.B. eine Stellungnahme zu der Frage, in welcher Größenordnung der Panzerteile Übergänge von der Meraspis zur Holaspis zu erwarten sind. Zwar wird diese Information nicht ohne weiteres zu verallgemeinern sein, jedoch stellt sie an sich einen wesentlichen Kenntnisfortschritt dar.

Diagnose: *Drevermannia* mit folgenden diagnostisch relevanten Merkmalen: Meraspis-Stadium in Bezug auf bestimmte Merkmale dreiphasig, am Cranium gekennzeichnet durch schrittweisen Abbau von Körnelung, daneben Rückbildung von Segmentierung der Glabella sowie Reliefabschwächung. Mäßig schmaler (sag.) Vordersaum des Craniums transversal bis sehr schwach gebogen. Präglabellares Feld bei späten Meraspides wenig ausgeprägt. β - γ gestreckt, γ schwach winklig, dahinter gestreckt und nach abaxial geneigt. Freiwangengebiet sehr breit (tr.). Adulter Thorax mit acht Segmenten, etwas länger (sag.) als die Glabella. Axiale Gelenkschuppen leistenartig, schmal (sag.), gegenüber den Axisringen deutlich nach ventral versetzt. Pygidium der Holaspis kaum segmentiert.

Diagnosis: *Drevermannia* with following diagnostic relevant features: Meraspis stage with three phases, which include stepwise reduction of granulation, furthermore suppression of segmentation, and weakening of relief. Transverse to much weakly bent (tr.) anterior border of cranium moderately short (sag.). Preglabellar field of late meraspids weakly developed. β - γ straight, γ weakly angulated, following portions straight and inclined abaxially. Librigenal field much wide (tr.). Adult thorax with eight segments and slightly longer (sag.) than glabella. Thoracic articulating processes ledge-like, short (sag.), situated much lower than axial rings. Pygidium of holaspids vaguely differentiated.

Morphologie (Historische Aspekte):

Die Zeichnungen nach Originalen von *D. schmidti* bei Richter (1913: Taf. 22, Fig. 1–4) zeigen vor allem Steinkerne. Zudem ist es unklar, ob es sich um Larven oder Adulte handelt (Fig. 4 dürfte eine Meraspis zeigen) und in welchem Maße die Abbildungen idealisiert sind. Dass sie es zu einem gewissen Grad sind, ist mit Blick auf die Fundumstände nicht zu bezweifeln. Daher ist die Aussagekraft dieser Abbildungen gering.

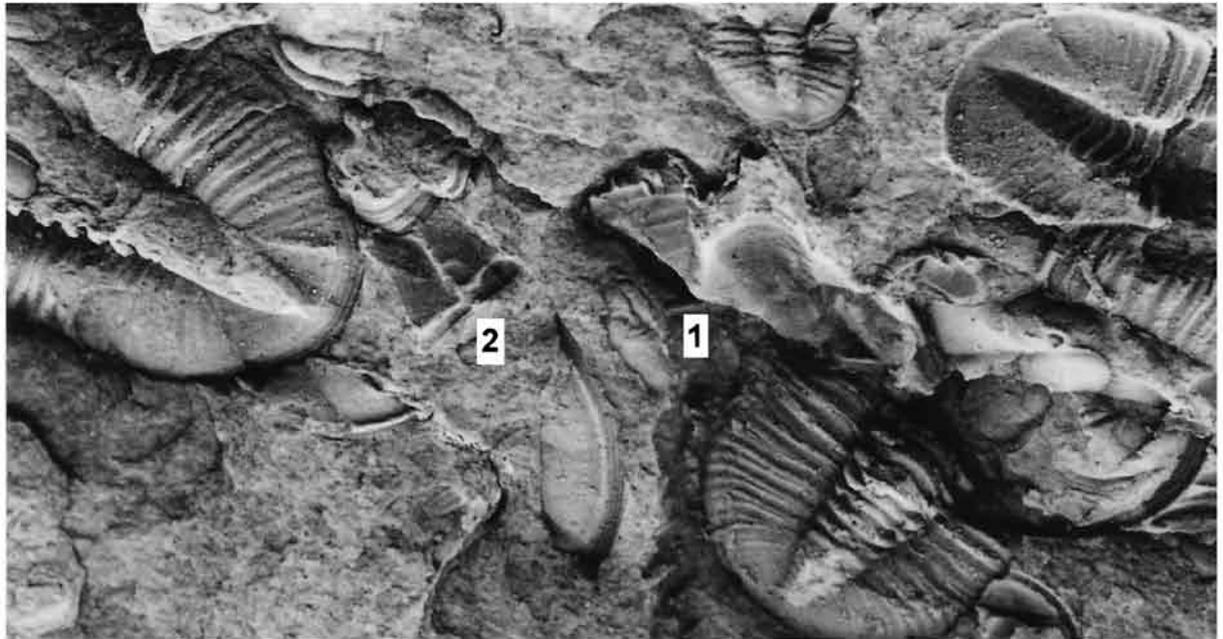
Die Zeichnung eines vollständigen Panzers bei Dacqué (1921: Abb. 5, nach E. Richter = Richter &

Richter 1926: Abb. 9) dagegen ist ein Rekonstruktionsversuch. Ob ein Steinkern und/oder Schale dargestellt ist, bleibt auch hier ungesagt. Zumindest das Pygidium dürfte auf Steinkernen basieren. Die 8-Zahl der Thoraxsegmente kennzeichnet die Holaspis. Das Cephalon ist in einiger Hinsicht korrekturbedürftig: Sein Umriss wirkt zu hochbogig. Der Vorderrand des Craniums ist zu stark gebogen. Es widerspricht den Befunden, dass bei einem adulten Exemplar der Vorderrand der Glabella noch so weit von der Vordersaumfurche entfernt bleibt wie dargestellt. Im Grenzbereich Occipitalring/Hintersaum sind beide Elemente gleich lang (exs.). Tatsächlich ist der Hintersaum hier aber nur so lang wie der Hinterast des Occipitalrings. Die Hintersaumfurche des Cephalons zeigt am Schnittpunkt mit dem Suturhinterast keinen sprungartigen Versatz. Der Wangenstachel ist für eine Holaspis zu lang. Dem Thorax fehlen individuelle Merkmale. Das vorderste Thoraxsegment reicht zu weit über die Längsprojektion von ω hinaus. Ob die dargestellten Panzerteile die Proportionen des Panzers korrekt wiedergeben, ist nicht zu klären (s.o.). Die wohl schematisch gedachten Zeichnungen von Cephalon und Pygidium bei Schmidt & Pleßmann (1961) dürften im Kern Richter & Richter (1926: Abb. 9) folgen. Darstellungsbedingt, sind sie allerdings ein Rückschritt. Richter et al. (in Moore 1959: Abb. 291.i) informierten nur über den Verlauf der Facialsutur.

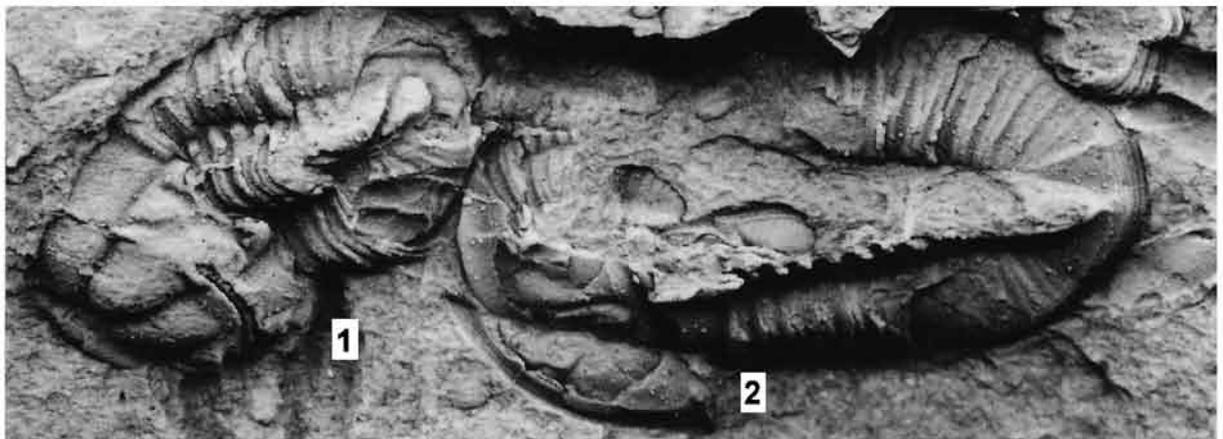
Hahn & Hahn (1975: Taf. 3, Fig. 4a [Cephalon], b [Pygidium]) beriefen sich für ihr Konzept zwar auf die Abbildungen von Richter & Richter. Sie lieferten vermutlich auch nach eigenen Untersuchungen aber eine so abgeänderte Version, dass man hier von einer Neukonzeption sprechen muss. Sie zeigt wie die älteren aber noch den sehr gekrümmten Vorderrand des Craniums, seinen proximal zu breiten (exs.) Hintersaum und die den Suturhinterast absatzlos querende Hintersaumfurche. Die meisten Merkmale deuten auf eine späte Meraspis. Spätere Rekonstruktionen von *D. schmidti* basieren auf diesen Fig. 4a,b bzw. kopieren sie: Siegfried (1980: Taf. 37/2); Brauckmann & Brauckmann (1986: Abb. 11a,b); Brauckmann et al. (1993: Abb. 12a,b); Hahn et al. (1994: Abb. 1a,b). Der letztere Beitrag korrigiert die Fig. 4a in Bezug auf den Versatz der Hintersaumfurche des Cephalons am Suturhinterast und die Proportionen am Kontakt Occipitalring/Hintersaum. Auf welcher Basis die Korrekturen erfolgten, wird nicht gesagt. Das Pygidium ist seit 1975 unverändert geblieben. Seine Darstellung trifft in Bezug auf die ausgeprägte Segmentierung allerdings nur auf ziemlich frühe Meraspides zu. Die schematisch gehaltene Zeichnung eines disartikulierten Cephalons von „*D. schmidti*“ aus Cypridinschiefern „dicht an der Grenze zum Unterkarbon“ des Steinbruchs Uh-



4



5



6

lenbruch (Wuppertal) basiert auf unveröffentlichtem Material (Sauer 1975a: Abb. 3). Somit trägt sie zur Kenntnis der Morphologie nicht unbedingt bei.

Zusammengefasst, die bisherigen Rekonstruktionen von *D. schmidti* sind teilweise unzutreffend und vermischen Merkmale von Larval- und Adultstadien sowie von Steinkernen (Pygidium) und Schalenoberseiten. Teilweise beruhen sie auf taxonomisch abweichendem Material. Zudem fehlt stets der Hinweis auf die mangelhafte Qualität der Vorlagen und damit auf den hypothetischen Charakter der Zeichnungen. Von daher sind sie revisionsbedürftig.

Die einzige Beschreibung von *D. schmidti* basiert auf sehr verschiedenem Material (Richter 1913: S. 366–368). So dürfte etwa der Hinweis auf die Schalendicke nicht von dem topo- und stratypischen Material, sondern den beschalteten Funden von „Bredelar“ (Bl. Madfeld) kommen. Diese muss man aber als *Drevermannia* sp. bezeichnen (s.u.). In welchem Maße „Bredelar“ auch noch anderswo in diesen Ausführungen steckt, bleibt unklar. Außerdem hat man nicht zwischen Larval- und Adultstadien unterschieden. Damit bestehen für die Beschreibung Unsicherheiten. Eine Neufassung ist somit notwendig.

Morphologie (Neufassung der Beschreibung):

Sofern nicht anders angegeben, liegen ihr der Neotypus und die Paraneotypen von Barmen 1 (s.o.) zu Grunde. Sie bleibt gemäß der weiter oben geäußerten Vorbehalte unvollständig.

- Metaprotaspides (Abb. 2A d.v.U.): Die schlechte Erhaltung der drei vorliegenden Exemplare lässt genaue Beschreibungen nicht zu. Bei einem Vergleich mit den etwa gleich großen Metaprotaspides von *D. richteri* (s. Lerosey-Aubril 2006: Abb. 4e–g) zeigt sich für *D. schmidti* sowohl dorsal als auch ventral ein erheblich schärferes Relief, hervorgerufen durch die scharfen Dorsalfurchen. Dass es sich hierbei nicht um eine erhaltungsbedingte Erscheinung handelt, zeigen die meraspiden Cranidien der Phase 1, deren Relief im Vergleich zu den Cranidien von *D. richteri* ebenfalls erheblich schärfer ist (s.u.). Bemerkenswert ist das Fehlen der S1–3, die in der darauffolgenden Phase 1 der Meraspis gut entwickelt sind.

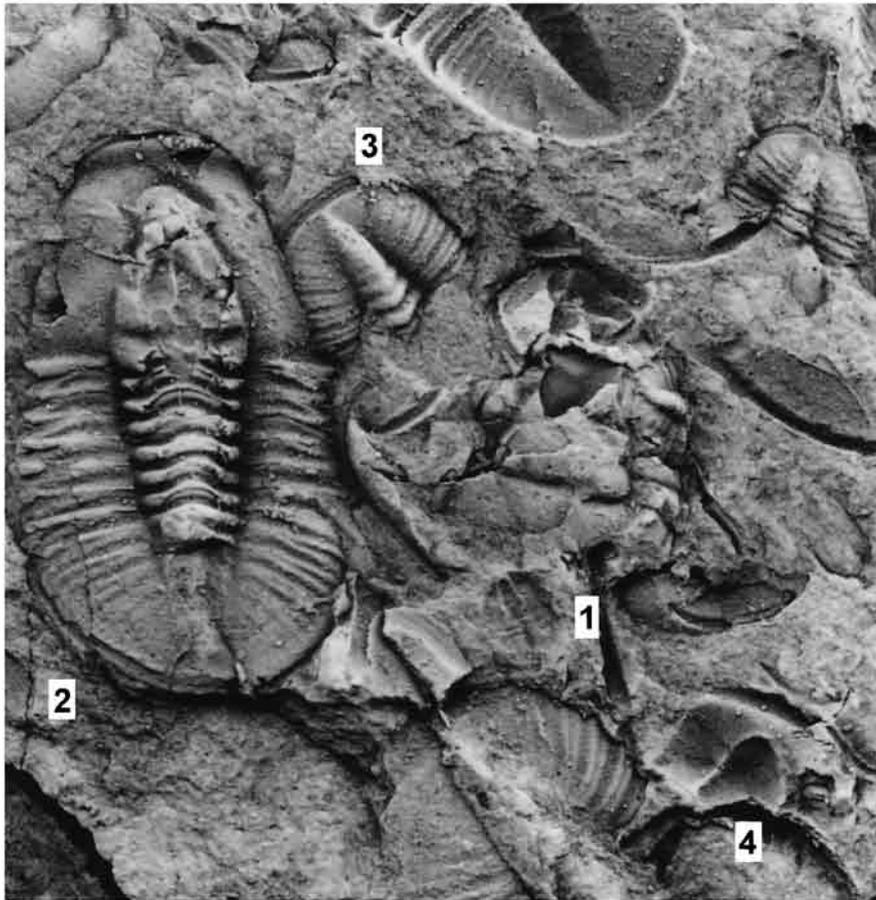
- Meraspides (Stadium unbekannt, zwischen M1 und M4) (Abb. 2B–C d.v.U.): Phase 1 (nur isolierte Cranidien sind sicher bekannt, Librigenen und Pygidien dagegen nur indirekt): Cranidium (vorwiegend nach Exemplaren M-A-1, M-B-1, M-C-1 = 1,2–1,8 mm Cranidiumlänge): Phase-1-Cranidien fallen vor allem durch die sehr feine, räumlich dichte Körnelung auf, die bei Schalenerhaltung praktisch das ganze Cranidium überzieht. Daneben sind sehr scharfe, tiefe S1 vorhanden, die vom Hinterrand der Glabella

jedoch mehr oder weniger weit entfernt bleiben. S2–S3 sind deutlich, beschränken sich aber jeweils auf einen sehr kurzen Abschnitt nahe der Dorsalfurche. Occipitalloben sind bei manchen Cranidien deutlich konvex, nicht ganz von angrenzenden Teilen des Occipitalrings abgetrennt. Bei M-C-1, dem größten aus der Phase 1, scheint diese Trennung nicht gegeben. Präglabellar kann man für die Phase 1 zunächst zwei verschiedene Konstruktionen unterscheiden: Form I (M-A-1) mit völlig abgeplattetem Vordersaum, nicht nach ventral verdrehtem Plektrum und präglabellar einer weiten (tr.) Mulde (Abb. 2B). Form II mit konvexem Vordersaum, nach ventral weisendem Plektrum und einer bis auf einen Spalt geschlossenen Mulde (Abb. 2C). Offenbar ist die letztere Form aus der ersteren hervorgegangen.

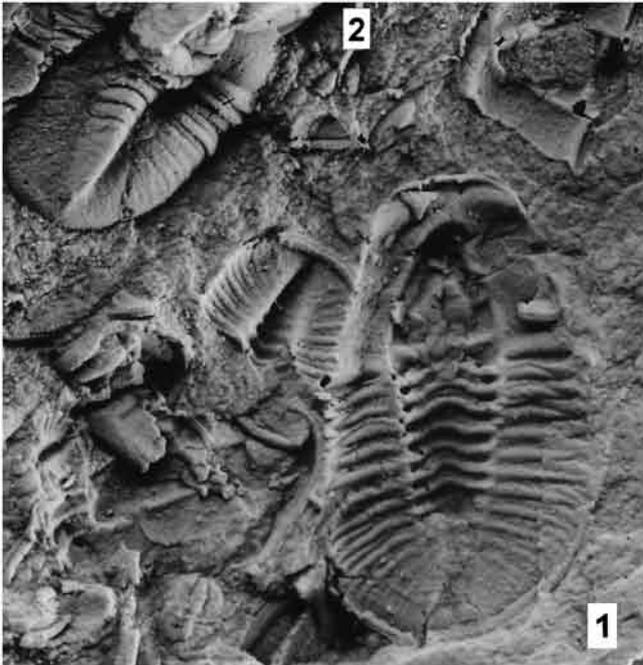
Form II: Cranidium wenig gekrümmt (sag.). Vordersaum: etwas mehr als 0,5 mal so breit (tr.) wie die basale Breite des Cranidiums; konvex, leistenartig, Vorderrand kaum gebogen, nur unmittelbar hinter dem Plektrum mit zwei Leisten. Plektrum schwach, bei M-B-1 und M-C-1 nach ventral gerichtet. Vordersaumfurchen fast transversal, schmal (sag.). Zwischen Vorderrand der Glabella, konvexen vorderen Fixigenae und Vordersaum eine deutliche Depression (anstelle eines präglabellaren Feldes). Dorsalfurche präglabellar scharf, selbstständig eingetieft. Glabella: im Querschnitt fast halbkreisförmig, scharf von den Fixigenae abgegrenzt, zwischen diesen etwas eingesenkt wirkend und etwas höher als diese (Vorderansicht); Firstlinie der Glabella ein flacher, deutlich nach vorn geneigter Bogen, Occipitalring median die Basis der Glabella nur wenig überragend (Seitenansicht); Glabella im Außenriss deutlich spitz koniform, querab γ nicht eingezogen, erheblich länger als breit, Stirnlobus mittig etwas schmaler (tr.) als eine angrenzende Fixigena, basal dagegen ist die Glabella etwas breiter. Occipitalfurchen transversal, scharf, tief, den Occipitalring vollständig von der Glabella trennend. Occipitalring median am breitesten (sag.), mit ausgedehntem, median situiertem Knötchen. Dorsalfurchen scharf, tief eingesenkt wirkend. Fixigenae kräftig gewölbt. Scharfe Hintersaumfurchen merklich weiter hinten als die Querprojektion der Occipitalfurchen gelegen, schwach nach vorn diagonal gestellt. Hintersaum: leistenartig, vom hinteren Teil des Occipitalrings nur schwach abgetrennt, distal zugespitzt und etwas nach hinten abgebogen; bei M-A-1 und M-C-1 etwas abaxial der Dorsalfurche jeweils einen feinen Knoten tragend. Facialsutur gestreckt, hinter γ schwach nach abaxial geneigt, ε und δ sind vereinigt, ε/ζ – ω biegt nicht nach abaxial um, sondern setzt δ – ε/ζ fort.

Tafel 4: *Drevermannia schmidti* Richter, 1913. **(7a)** Panzer Meta-1¹ (Abdruck der Dorsalseite), Neotypus Panzer M6-1² (Steinkern), M5?-Protopygidium M-D-2³ (Steinkern), Phase-2a-Cranidium⁴ (Abdruck), (Panzer M7-1 der Gegenplatte hier nicht erhalten), weitere Panzerteile, x 12,0. **(7b)** SikA.2 von einem Teil des vorhergehenden Ausschnitts: Ventrale des M6-1-Panzers¹ (ohne Librigenae) mit dislozierter rostraler Platte (Neotypus), Protopygidium² M-D-1, SikA.1, x 10,0. [Bei der fraktalen Struktur, die sich vom vordersten Axisring bis etwa zum Stirnlobus der Glabella zieht, handelt es sich nicht um das zerbrochene Hypostom.] **(8)** Phase-2b-morphes Cranidium M/H-A-3¹ (Steinkern) mit relativ deutlichen S1, vermutlich späte Meraspis, weitere Panzerteile, x 12,0.

7a



7b



8



Librigena: Zu den größeren der Phase-1-Cranidien zugehörige Librigenae sind nur indirekt, über ihre Dimensionen zu ermitteln. Passend kleine Exemplare sind von derselben charakteristischen Körnelung bedeckt wie die Cranidien, sie erfasst sogar die Furchen. Freiwangenfeld flach gewölbt, ziemlich breit (tr.). Vordersaum leistenartig, seine Außenkante mit einem vorderrandparallelen Leistchen. Kräftiger Wangenstachel etwas kürzer als die Strecke β - ϵ/ζ , ganz schwach gekrümmt, wenig abgespreizt, etwas nach ventral abbiegend; ventral ganz mit Leistchen bedeckt.

Thorax und Protopygidium: Der Thorax der Phase-1-Cranidien ist nicht sicher zu identifizieren. Ein wegen seiner geringen Größe wahrscheinlich entsprechendes Protopygidium (M-D-1) zeigt Taf. 4, Fig. 7b (schematisch: Abb. 2G). Wie auch etwas größere wenige weitere ist es allerdings sehr unbefriedigend erhalten. Der wesentliche Unterschied gegenüber späteren Stadien, bei denen die Segmentbänder homogen wirken, ist das sehr deutliche größen- und höhenmäßige Überwiegen der Hinterbänder über die Vorderbänder. Zudem tragen Teile der Axisringe und die Hinterbänder außen einige auffallende Körnchen. Dagegen fehlt die charakteristische Körnelung der Phase-1-Cranidien. Bisher ist bei keinem Protopygidium eine „larval notch“ am Hinterrand zu erkennen (für M-D-1, also das kleinste, ist dies erhaltungsbedingt allerdings nicht beurteilbar). Die Zuordnung derartiger kleiner (Pygidiumlänge $\ll 1,5$ mm), isoliert gefundener Protopygidien zu einem bestimmten Meraspis-Stadium ist nicht sicher möglich, da noch nicht alle späteren Segmente individualisiert sind, womit die Grenze zwischen dem späteren Thorax und Pygidium nicht festzulegen ist.

Meraspides (Stadium unbekannt): Phase 2a (nur etwa die vorderen 2/5 eines Cranidium sind bekannt) (Taf. 6, Fig. 11): Die Frage, ob mit diesem Cranidium tatsächlich ein konkretes ontogenetisches Stadium vorliegt, ist für Üllendahl mangels Material noch nicht eindeutig zu beantworten. Da die Phase 2a aber auch bei *Drevermannia* sp. L und *D.* sp. S nachzuweisen ist, scheint es sich um ein konstantes Element in der Ontogenie mancher Arten zu handeln. In Phase 2a hat sich die charakteristische Körnelung des Cephalons der Phase 1 von den Festwangenabschnitten etwa vor γ und dem entsprechenden Anteil der Glabella zurückgezogen; auf dem Vordersaum dagegen und hinter γ ist sie vorhanden. Ein scharf nach ventral weisendes, kleines Plektrum ist entwickelt. Dorsalfurche scharf und tief.

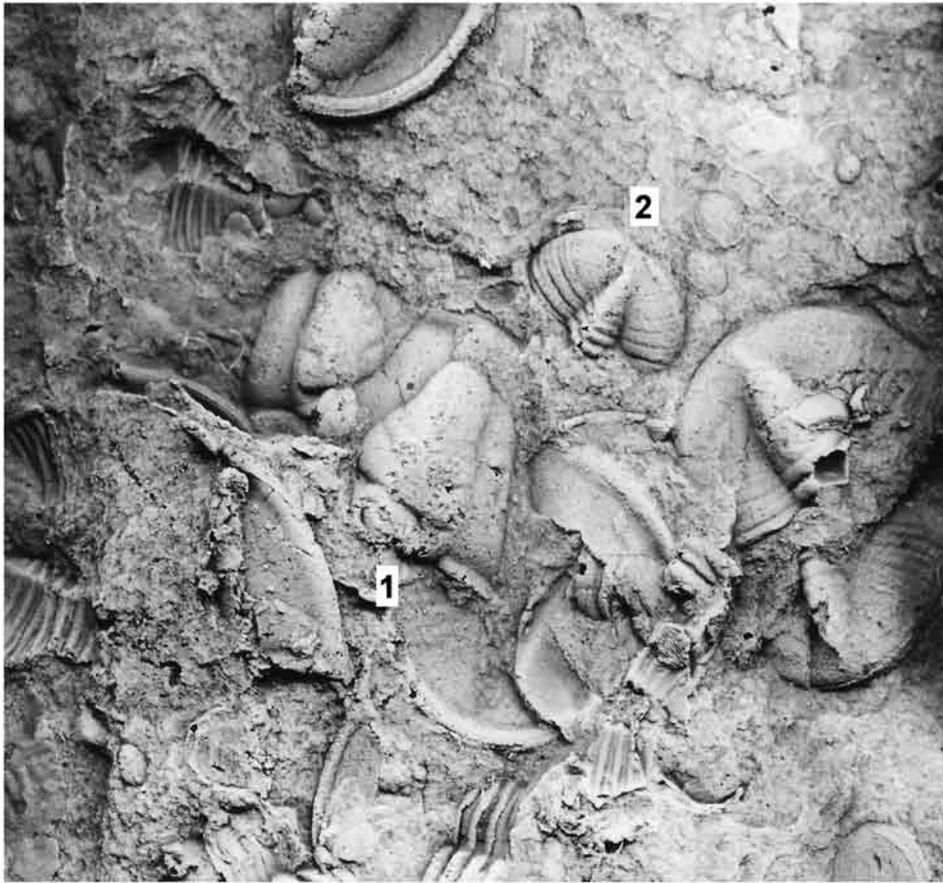
Andere Panzerteile sind dieser Phase nicht eindeutig zuzuordnen. Hingewiesen sei auf einige kleine Librigenae, bei denen nur der Vordersaum die charakteristische Körnelung trägt.

Es mag Zufall sein, dass für die Phasen 1 und 2a keine artikulierten Panzer(teile) vorliegen. Alle artikulierten Reste gehören zu Phase-2b-Meraspides, einer vielleicht zu einer Holaspis.

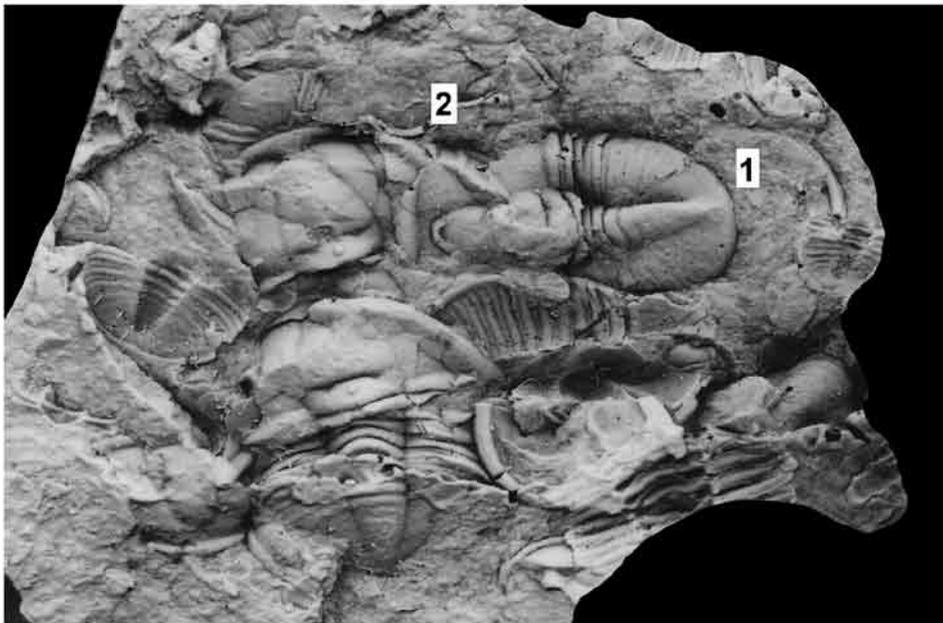
Meraspides (M4?; Phase 2b) (Taf. 5, Fig. 10): Dieses Stadium ist nicht gesichert, da der Panzer M4?-1 etwas ineinandergeschoben ist, was Überlagerung von Thoraxsegmenten bewirkt haben könnte. Bemerkenswert ist die noch relativ scharfe Dorsalfurche am Cranidium. Ansonsten nähert sich dieser Panzer sehr an die M5-M7 an. Damit scheint M4?-1 durchaus zwischen Phase-1- und Phase-2-Cranidien von der M5 an zu vermitteln. Ab diesem Stadium biegt der sehr kurze Suturabschnitt ϵ/ζ - ω deutlich nach abaxial um. Wie schon erwähnt, ist dies bei früheren Stadien nicht so.

Meraspides (M5-M7; Phase 2b) (Taf. 6; Abb. 2D,F): Spätestens mit der M4/M5 ist es im Panzer von *D. schmidti* zu deutlichen Umbauten gekommen. Am auffälligsten ist das vollständige Fehlen der charakteristischen Körnelung der Phasen 1 und 2a. Das Cephalon ist nun glatt, nur am Hinterrand des Occipitalrings ist noch eine Reihe grober Körnchen vorhanden, die zumindest außerhalb der Occipitalloben auch etwas auf den Occipitalring übergreifen können. Das Relief des Cranidiums wirkt ausgeglichener, indem die Fixigenae nur unterbrochen durch die sehr flache Dorsalfurche die geringe Neigung der Glabella fortsetzen. Ein Plektrum ist immer noch entwickelt und weist wie bei älteren Stadien scharf nach ventral. Unmittelbar hinten schließt sich daran ein vorderrandparalleles Leistchen an. Die Proportionen des trapezoidal umrissenen Cranidiums entsprechen weitestgehend denen der älteren Stadien. Die Außenkante des cranidialen Vordersaums von M6-1 trägt vorderrandparallele Leistchenstücke. Die präglabellare Depression ist durch ein präglabellares Feld ersetzt, das gelegentlich etwas eingesenkt wirkt. Sehr verändert hat sich die Glabella, die jetzt von vorwärts stärker konvergierenden Seiten begrenzt ist, die querab γ zudem stärker eingezogen sind; außerdem ist die basale Glabella erheblich breiter als eine angrenzende Fixigena. S2 und S3 sind praktisch nicht mehr zu erkennen, die S1 ist in der Regel noch schwach angedeutet. Der Occipitalring wirkt nun homogener, weil seine Elemente fast vollständig miteinander verschmolzen sind. Ein relativ feines Occipitalknötchen ist vorhanden, das merklich vor der Mitte des Rings sitzt. Das am Günstigsten erhaltene Exemplar (M6-1) zeigt im Verlauf der Facialsuturen keine deutlichen Unterschiede gegenüber den älteren Phasen. Hintersaumfurche nun flacher, Hintersaum wie zuvor nur an die rückwärtigen Teile des Occipitalrings anschließend, distal genau auf Höhe der Endigung des vordersten Tho-

9



10



raxsegments endend, hier zugespitzt, dabei nicht mehr nach hinten abgebogen (teste M6-1).

Rostrale Platte (M6-1) (Taf. 4, Fig. 7b; Abb. 2E): Umriss ausgesprochen trichterförmig, wobei der stark verjüngte Teil das präglabellare Feld nicht ganz überbrückt, also von der Manifestation der präglabellaren Furche etwas entfernt bleibt. Vorderrand transversal, gleichzeitig ist ein Plektrum vorhanden. Danach und dem abgescrägten Bau der proximalen Endigungen der Umschläge der Librigenae ergibt sich die in Abb. 2E dargestellte Konstruktion mit Lücken. Sie ist in situ bisher nicht dokumentiert.

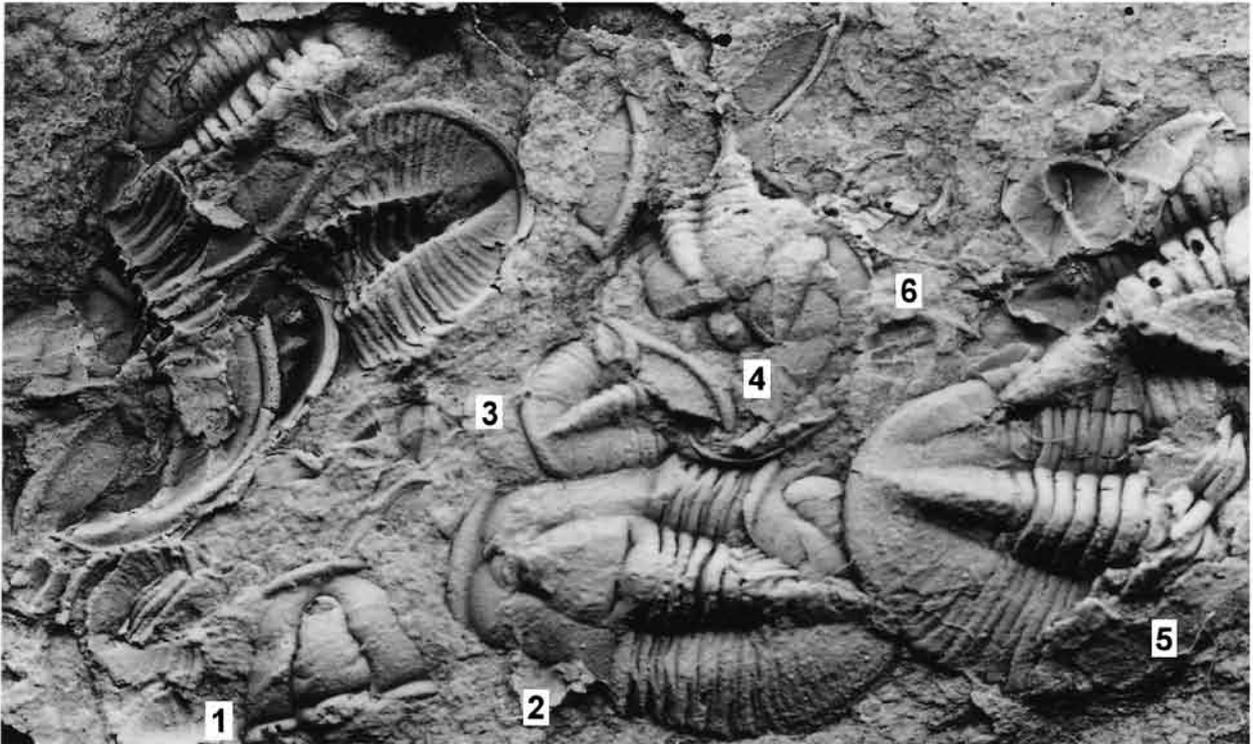
Hypostom: Mehrere in diese Größenkategorie passende Elemente sind zu schlecht erhalten oder befinden sich in Seitenlagen, womit sie nicht genau beschreibbar sind. Erhebliche Unterschiede gegenüber den Hypostomen bei Lerosey-Aubril (2006) sind so nicht zu erkennen. Schalenoberfläche völlig glatt.

Librigena: Panzer M6-3 überliefert die passenden Librigenae, davon eine fast in situ (Taf. 7, Fig. 20) Ihre maximale Breite entspricht nicht ganz 0,5 mal der basalen Craniumbreite. Dadurch und wegen der fast gestreckten und nur wenig nach adaxial geneigten Facialsutur befinden sich Teile der Librigena außerhalb der Längsprojektion der Endigungen der Segmente des Thorax. Vordersaum konvex, dorsoventral ziemlich hoch, nur seine Außenkante mit ein bis zwei vorderrandparallelen Leistchen. Freiwangengebiet erheblich breiter (tr.) als die Fixigena, glatt. Vordersaumfurche ein Schalenknick. In welchem Verhältnis die Hintersaumfurche des Craniums zu derjenigen der Librigena steht – kongruent oder versetzt –, war hier nicht zu klären. Im Wangeneck ein kurzer Dorn. ω von dessen Basis deutlich entfernt. Dagegen zeigen isoliert vorliegende Librigenae, die aufgrund ihrer Dimensionen zu M5- bis M7-Stadien passen dürften, noch einen deutlichen Wangenstachel. Vordersaumfurche bei isoliert gefundenen kleinen Exemplaren deutlich, kurz vor Erreichen der Hintersaumfurche verlöschend. Hintersaumfurche dagegen deutlich schärfer, distal nach hinten abbiegend, aber nur sehr wenig auf den Wangenstachel übergreifend. Bei größeren Exemplaren wird das Relief in diesen Bereichen deutlich unschärfer. Ventralansicht: Abgeplatteter Umschlag median etwa halb so breit (tr.) wie das Wangengebiet, am Hintersaum etwa halb so breit (tr.) wie dieser, ganz mit vorderrandparallelen Leistchen bedeckt. Daran adaxial anschließend zunächst eine scharfe Furche, dann, parallel dazu, eine relativ breite (tr.), schwach schlauchartige Aufwölbung der Schale. Das darauf folgende Festwangengebiet bis zur Facialsutur ist glatt. Zu distalen Abschnitten der Librigena s.o. bei „Rostrale Platte“.

Thorax: Hochgewölbte Axis sich nach rückwärts deutlich verschmälernd (tr.), vorn erheblich breiter (tr.) als ein Pleuralfeld, hinten schmaler. Axisringe leistenartig, lateral ohne Axialloben, Hinterränder bis nahe an die Dorsalfurche mit einer Reihe grober Körnchen, die manchmal auch auf andere Teile der Ringe übergreifen. Soweit feststellbar, je ein Präannulus an den vorderen vier Ringen, die vorderen zwei relativ groß und deutlich, dritter und vierter schwächer bis relikthhaft; an nachfolgenden Ringen waren Präannuli nicht festzustellen (es wäre allerdings denkbar, dass an manchen gelegentlich relikthafte Elemente auftreten). Vordere Präannuli fast so lang (sag.) wie die Gelenkschuppe und von dieser durch eine scharfe Furche getrennt. Gelenkschuppe gegenüber dem Axisring tief herabgedrückt wirkend. Gelenkschuppen der rückwärtigsten zwei Ringe stehen näher an diesen als bei den vorhergehenden beiden Ringen der Fall. Dorsalfurche flach. Pleuren von vorn nach hinten an Breite (tr.) allmählich zunehmend, stark abgeplattet, ihre schwach konvexen Bänder von gleicher Länge (exs.). Vorderste zwei bis drei Pleuren distal deutlich zugespitzt, dabei fast transversal gestellt; nachfolgende neigen zur Entwicklung schräg bis quer abgestutzter Endigungen, wobei offensichtlich vor allem bei frühen Stadien das hintere Ende deutlich dornartig zugespitzt sein kann (Abb. 2F). Das größte, beschädigte Exemplar (vermutlich frühe *Holaspis*) hat die rückwärtigsten vier Segmente distal quer abgestutzt mit jeweils einer ganz schwachen Zuspitzung der hinteren Ecke. Gelenkende Facette etwa 3/5 der Breite (tr.) des Pleurons einnehmend, fulcraler Fortsatz schwach.

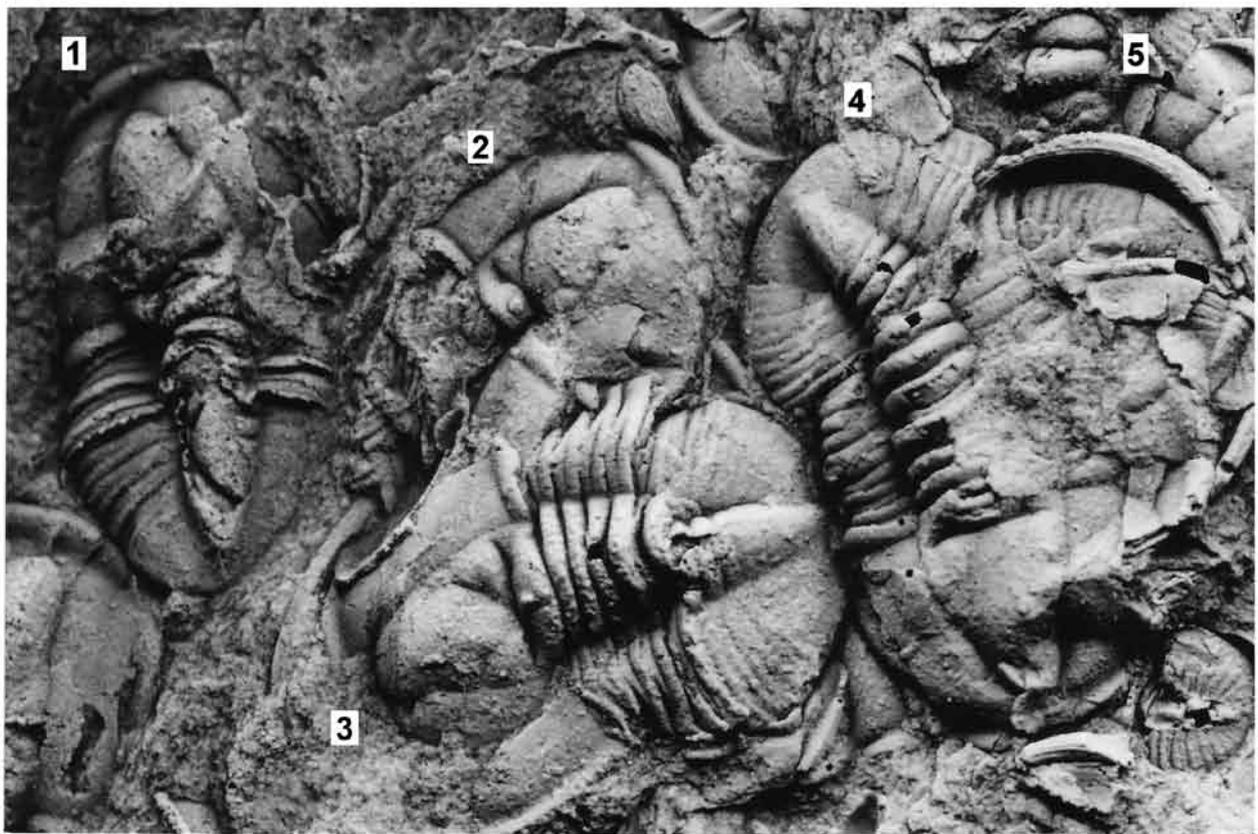
Protopygidium (M4?, M5–M7): Die Identifizierung entsprechender ontogenetischer Stadien ist auch für isolierte Protopygidien möglich (passende Erhaltung vorausgesetzt): Der Axisring des späteren achten Thoraxsegments ist von dem späteren vordersten Rhachisring durch eine scharfe axiale Querfurche getrennt, welche distal etwas erweitert (exs.) ist und sich, wieder verschmälert (exs.), über die Dorsalfurche und noch ein Stück in die Interpleuralfurche hinein fortsetzt. Dagegen ist der spätere vorderste Rhachisring nach hinten nur sehr unscharf begrenzt. Zudem wirken die späteren thorakalen Pleuren reliefstärker und differenzierter als die pygidialen, was sich auch ventral deutlich zeigt. Damit kann für die Beschreibung dieser ontogenetischen Stadien auch auf isolierte Protopygidien Bezug genommen werden. – Protopygidium in der Hinteransicht nur schwach gewölbt (tr.). Rhachis zwar durchaus hoch aufragend, Pleuralfelder jedoch sehr niedrig bleibend. Vorderrand des Protopygidium transversal.

Tafel 6: *Drevermannia schmidti* Richter, 1913. (11) Phase-2b-Cranidium M-A-2¹, M6-1-Panzer², M5?-Protopygidium M-D-2³ (beachte die Hintersaumfurche am späteren Pygidium), meraspide Librigena⁴, disartikulierter M7-1-Panzer⁵ (ohne Librigenae), Metaprotaspis Meta-1⁶ (SikA.2), weitere Panzerteile, (bis auf Meta-1 und Unnummerierte alle SikA.1), x 9,8. (12) M5-2-Panzer¹, Phase-2b-Cranidium M-B-2² (mit Plektrum), M5-1-Panzer³, M6-2-Panzer⁴ (beachte die ungewöhnlich scharfe hintere Begrenzung des vordersten Rings der späteren Rhachis), weitere Panzerteile (stark verdrücktes Phase-1-Cranidium⁵), alle SikA.1, x 11,5.



11

12



Hinterrand etwas mehr als ein Halbkreis gebogen, dabei auch median nicht verflachend. Protorhachis vorn merklich schmaler (tr.) als ein Pleuralfeld, im Umriss schmal projektilförmig, hinten zugespitzt, dem Hinterrand des Pygidiums ziemlich genähert. Protorhachis bis auf die Protothoraxringe und den späteren vordersten Rhachisring nur ganz schwach gegliedert: Anzahl der hinteren Ringe nicht abschätzbar. Postrhachiale Elevation schwach angedeutet. Pleuralfelder bis auf die Kandidaten für den Thorax (Protopleuren) sehr undifferenziert wirkend, Postprotopleuren sind nur schwach angedeutet (stärkere Differenzierung in diesem Bereich dürfte vor allem auf verdrückungsbedingte Überbetonung zurückzuführen sein). Protopleuren ausgesprochen zur Rippenbildung neigend. Rippen durch scharfe und tiefe Pleurfurchen voneinander getrennt. Interpleurfurchen nur außen entwickelt, schwache Gabelung bewirkend. Hintersaumfurchen bei sehr kleinen Exemplaren (z.B. M-D-2, Taf. 6, Fig. 11) nur entlang des späteren Pygidiums individualisiert. Bei größeren Tieren fehlt sie (Taf. 11, Fig. 52–53). Hier gelegentlich auftretende Furchung dürfte eine erhaltungsbedingte Manifestation des Umschlags sein. Hintersaum dorsoventral sehr niedrig, dorsal und peripher ohne Leistchen. Schale glatt. Ventralansicht: Umschlag nach ventral schwach konvex; schmal (sag.): um etwas mehr als seine Länge (sag.) von der Manifestation des Rhachishinterrandes entfernt (dabei scheint es allerdings individuelle Unterschiede zu geben, indem der Umschlag bei gleich großen Individuen verschieden weit nach vorn reichen kann), bei kleinen Tieren median etwa so lang (sag.) wie lateral, bei größeren dagegen lateral deutlich schmaler als median; ganz mit vorderrandparallelen Leistchen bedeckt.

- Holaspides: Wie bemerkt, kann man unter den Paraneotypen nur ein einziges Panzerteil einigermaßen sicher als Holaspis identifizieren: Pygidium H-A-4 mit vier Thoraxsegmenten fast in situ (Taf. 11, Fig. 53). (Eventuell gehört auch noch das Pygidium Taf. 11, Fig. 52 dazu.) Der Status Holaspis ergibt sich aus dem weitestgehend undifferenzierten Bau. Danach sieht es nicht so aus, als ob der vorderste Ring später thorakal wird. (Längenmäßig bleibt H-A-4 hinter denjenigen der zwei gesicherten Holaspides von *D. sp. cf. D. schmidti* allerdings jeweils merklich zurück.) Daneben liegt der Panzer SMF 58989 („Hypotypus“) vor. Wegen seiner starken Verdrückung liefert er allerdings praktisch keine Informationen. Überlegungen zur Morphologie von Holaspides von typischen *D. schmidti* werden sich also auf diese Exemplare beschränken müssen. Dies begrenzt die Möglichkeiten für Vergleiche mit Holaspides anderer Taxa. Die gut erhaltenen Thoraxsegmente bei H-A-4 unterscheiden sich nicht erkennbar von denen der M6–M7. Das Pygidium ist durch seine Undifferenziertheit gut charakterisiert, schwach entwickelt sind nur die vorderste rhachiale Querfurchen und die vorderen zwei Pleurfurchen. Der Umschlag des Pygidiums ist sehr lang

(sag.) und völlig abgeplattet (im Gegensatz zu deutlich konvex bei manchen älteren Stadien).

Rostrale Platte (in situ, mögliche Holaspis; Craniumlänge: 3,7 mm) (Taf. 11, Fig. 54): Im Bau sind keine Unterschiede gegenüber der Konstruktion bei einer M6 (s.o.) festzustellen. Anders als bei dieser ist die winklige Konstruktion des Plektrums durch eine transversale ersetzt, die absatzlos an die Platte anschließt.

- Morphologie des Cephalons ab Meraspis-Phase 1 unabhängig vom ontogenetischen Stadium: Sämtlichen Cranidien gemein ist die Abwesenheit okularer Strukturen in Form von Palpebrallöben oder Palpebralleisten. Selbst bei Steinkernen, sie zeigen Palpebralleisten gelegentlich deutlicher als die Schale oder diese manifestieren sich überhaupt nur dort, finden sich in der Regel keinerlei Hinweise. Nur bei erhaltungsbedingten Breitformen findet man sich am Orte der (extrem schwachen) Palpebralleisten bei Meraspides von *D. richteri* (s. Lerosey-Aubril 2006: Abb. 4k) schwache Falten, die an ursprünglichen Schwächezonen der Schale entstanden sein könnten. Umschlag des cranialen Hintersaums entweder nicht entwickelt oder, wahrscheinlicher, nicht erhalten. Allen Librigenae fehlen Ocellen.

Zusammenfassung zur Ontogenie: Für *D. schmidti* sind (mindestens) ein Metaprotaspis-Stadium, M4? und M5–M7 identifiziert. Frühere Meraspis-Stadien sind in isolierten, deutlich segmentierten Cranidien zwar vorhanden, können aber keinem Stadium (M1–M3) zugeordnet werden: Das kleinste dieser Cranidien ist 0,35 mm länger als das Cranium der größten Metaprotaspis (Tab. 1). Damit sollte die Lücke zwischen Metaprotaspis und Meraspis hier nicht allzu groß sein. Bei der kambrischen *Arthricocephalus chauveaui* Bergeron setzt Segmentierung der Glabella mit der M2 ein, bei *A. xinzhaiheensis* Chien & Lin (in Lu et al.) ist sie spätestens in der Metaprotaspis vorhanden (McNamara et al. 2003: Abb. 3–4). Der Übergang von der Metaprotaspis zur Meraspis dürfte sich bei *D. schmidti* in Größenordnungen ab 0,85 und vor 1,2 mm Craniumlänge vollzogen zu haben. Das Meraspis-Stadium scheint zu enden, nachdem das Cranium eine Länge von 3,5 mm überschritten hat. Das entspräche einem Zuwachs während des Meraspis-Stadiums um $\pm 300\%$. Diese Werte sind selbstverständlich zwar nur als grobe Annäherungen zu sehen, da mit individuellen Abweichungen zu rechnen ist. Dennoch vermitteln sie durchaus einen Einblick in entsprechende Größenordnungen. Wie wenig Potenzial darin für Verallgemeinerungen liegt, zeigt etwa das bereits erwähnte Beispiel der kambrischen *Akoldinioidia dydimacantha* Peng, deren kleinster bekannter holaspider Panzer 1,0 mm Länge kaum überschreitet (Peng et al. 2003: Abb. 2A). Bemerkenswert an diesen oberdevonischen Metaprotaspides sind die deutlich begrenzten Axialloben. Im Meraspis-Stadium sind parallel zur Größenzunahme mindestens drei Phasen zu erkennen: Phase 1 kennzeichnet ein intensiv und

fein gekörneltes Cephalon bei gleichzeitig deutlichen S1–3 und gut erkennbaren occipitalen Loben. Hier sind zwei Formen I und II zu unterscheiden, die in Bezug auf den präglabellaren Bereich unterschiedlich sind, wobei Form II den Bauplan späterer Meraspides entwickelt. In Phase 2a hat sich diese Körnelung aus vorderen Teilen des Cranidiums außer dem Vordersaum zurückgezogen; wahrscheinlich betrifft dies auch die Freiwangfelder. In Phase 2b fehlt diese Art der Körnelung völlig. Spätestens ab Phase 2a schwächen sich das Relief des Cephalons und die glabellare und occipitale Segmentierung ab und das Plektrum verlagert sich von subhorizontal so nach außen, dass seine Spitze nach weißt. Für andere Prozesse kann man dagegen noch keine genauen Zeitpunkte festlegen: Die Entwicklung eines präglabellaren Feldes aus einer präglabellaren Mulde

scheint sich im Übergangsbereich zwischen Phase 1 und 2a durch Verflachung der Mulde zu vollziehen, ebenso die Verkleinerung des Occipitalknötchens und seine scheinbare Verlagerung vor das Zentrum des Occipitalrings. Weitestgehend unklar bleiben die Modalitäten bei der Verkürzung der Wangenstacheln und für den sich zunehmend verflachenden Umschlag des Pygidiums. Das kleinste Protopygidium ist von den Protopygidien der M5–M7 drastisch verschieden, indem die Segmente der Flanken sehr deutlich entwickelt sind.

Wie und ob überhaupt die spätesten, adultformen Meraspides von den frühen Holaspides (außer durch die Anzahl der Thoraxsegmente) zu trennen sind, ist noch ungeklärt. Unbeantwortet bleibt etwa die Frage, wann genau die winklige Konstruktion des Plektrums durch eine transversale ersetzt wird. In der

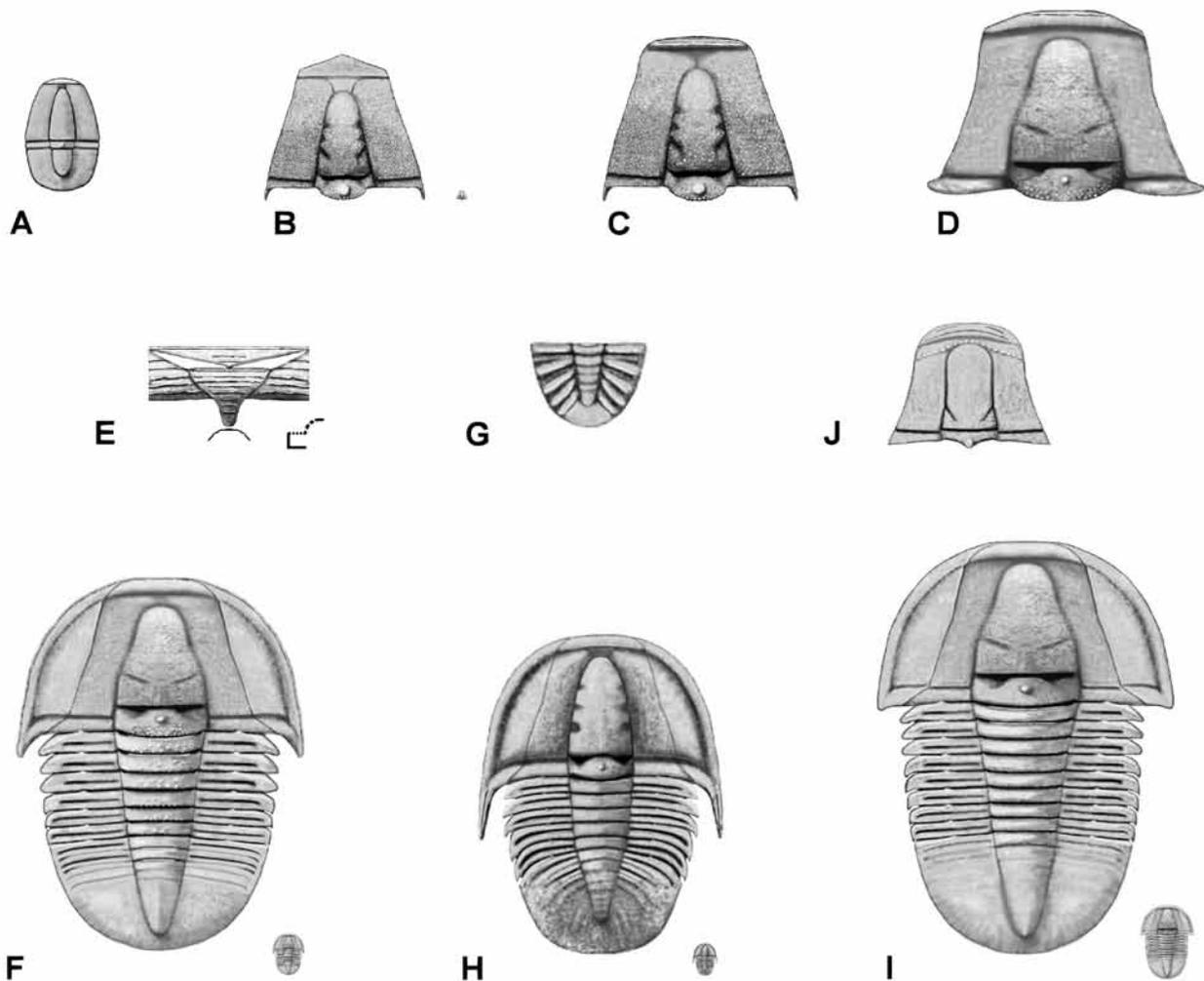


Abbildung 2: Rekonstruktionsversuche für verschiedene Taxa und ontogenetische Stadien von *Drevermannia* sowie für *Silesiops?* sp. (**A–G**) *D. schmidti* (nach dem Neotypus und Paraneotypen). (A) Metaprotaspis (schematisch). (B) Kleinstes vorliegendes Cranidium, Meraspis, Stadium unbekannt (vor M4), Phase 1/Form I. (C) Cranidium, Meraspis, Stadium unbekannt (vor M4), Phase 1/Form II. (D) Cranidium, Meraspis, M5–M6, Phase 2b. (E) Plektrum (hier: Außenkante des Vordersaums) und rostrale Platte relativ zum Vorderrand der Glabella, späte Meraspis, in die Ebene projizierte Ansicht und Längsschnitt. (F) M6-Panzer, Phase-2b-Cranidium (Librigenen ergänzt; die Kontinuität der Hintersaumfurche am Suturast ist nicht gesichert). (G) Kleinstes Protopygidium, Stadium unbekannt, sehr frühe Meraspis, schematisch. (**H, I**) *D. sp. cf. D. schmidti* (s.u.). H: M5-Panzer, Phase-2b-morphe. I: Panzer, Holaspis. (**J**) *Silesiops?* sp. von Grimminghausen (s. bei *Silesiops?* sp.2), Cranidium, vermutlich Meraspis. – Maßstäbe: Für B, F, H, I Wiedergabe der Originalgröße jeweils hinten rechts. Für A, C, D, G siehe Tab. 1. E = unmaßstäblich. Für J siehe Taf. 8, Fig. 28. Erläuterungen im Text

typischen „Population“ fehlen Holaspides weitestgehend. Für die Unterschiede zwischen einer M6 und einem holaspiden Panzer von *D. sp. cf. D. schmidtii* bleibt es unentschieden, welche Bedeutung ihnen zukommt und, falls sie ontogenetisch bedingt sind, für welche Größenklassen sie zutreffen. Ein Vergleich mit Daten bei Lerosey-Aubril (2006) lässt immerhin vermuten, dass das weitestgehende Fehlen eines präglabellaren Feldes bei Holaspis SMF 80765 ontogenetische Ursachen hat.

Zur postlarvalen Ontogenie liegen keine Daten vor.

Aspekte der zuvor vermittelten Informationen und zu einigen Vergleichen sind in Abb. 2 grafisch dargestellt.

Vergleiche: Die verglichenen Taxa erscheinen hier in aufsteigender geochronologischer Reihenfolge (soweit sicher zu ermitteln). Bezugsgröße sind der Neotypus und die Paraneotypen von *D. schmidtii*, sofern nicht anders ausgeführt.

Drevermannia antecurvata (Lerosey-Aubril 2006: Abb. 7a–y): Insgesamt lagen hier ca. 150 Exemplare vor; hohe Dasberg- bis untere Wocklum-Stufe bei allerdings unsicherem Verlauf der Stufengrenze, Thüringen. Das silifizierte Material stammt vermutlich aus verschiedenen Abschnitten eines etwa 4,0 m mächtigen Schichtpakets. Von artlicher Identität darf man zunächst ausgehen. Die Ontogenie der nach Stadien nicht unterscheidbaren Meraspides ist sehr gut dokumentiert, mutmaßliche Holaspides liegen vor, artikuliertes Material dagegen nicht. Cranidien der Größenordnung 1,0–3,5 mm Länge sind abgebildet. Lerosey-Aubril wies die Größe um 2,0 mm mit Vorbehalt, Größen ab 2,9 mm vorbehaltlos Holaspides zu. Mit Blick auf die Befunde bei *D. schmidtii* wären 2,0 mm lange Cranidien sichere Meraspides, während die Kategorien 2,9–3,5 mm in den Grenzbereich Meraspis/Holaspis gehören. Eine eindeutige Festlegung ist jedoch nicht möglich. Wie das Beispiel *D. sp. cf. D. schmidtii* zu zeigen scheint (s.u.), kann man die Verhältnisse bei *D. schmidtii* nicht ohne Weiteres auf *D. antecurvata* übertragen. Somit bleibt es auch für das 3,5 mm lange Holotypus-Cranidium von *D. antecurvata* unklar, welches ontogenetische Stadium es repräsentiert.

Eine Unterscheidung in Phasen 1 und 2 wie bei *D. schmidtii* ist für meraspide Cranidien von *D. antecurvata* nicht möglich. Larvale Entwicklungen äußern sich hier vor allem in Hinsicht auf das Relief, das allmählich ausgeglichener wird. Zudem verkürzt sich das Plektrum und es verlagert sich von horizontal nach ventral. Die Außenränder der Glabella stehen zunehmend vorwärts (schwach) konvergent. Bei den zwei größten Cranidien fehlt das präglabellare Feld bzw. reicht die Glabella bis unmittelbar an die Vordersaumfurche. Bei den Cranidien ist gegenüber denen von *D. schmidtii* der Vorderrand mehr gerundet; der Vordersaum stärker abgeflacht; die Vordersaumfurche mehr gebogen; das Plektrum deutlicher ausgeprägt; die Außenränder der Glabella stehen

weniger deutlich konvergent und sind querab γ praktisch nicht eingezogen. Allen Stadien fehlt deutliche Segmentierung der Axialloben. Die als Holaspides interpretierten Cranidien von *D. antecurvata* unterscheiden sich von dem gleich großen Cranidium der sicheren Holaspis von *D. sp. cf. D. schmidtii* (SMF 80765) von Barmen 3 durch den stark gerundeten Vorderrand des Cranidiums, den abgeplatteten Vordersaum und etwas breitere Fixigenae.

Die kleineren der abgebildeten Librigenae sind offensichtlich Meraspides. Sie divergieren von vergleichbar großen von *D. schmidtii* vor allem durch den flacheren Vordersaum, das schmalere (tr.) Freiwangenfeld und den Verlauf der Facialsutur: γ weit gerundet, δ recht deutlich, Suture daher bikonvex erscheinend (*D. schmidtii*: bei γ schwach gescheitelt, δ nicht in Erscheinung tretend). Während bei den kleineren Elementen ein ziemlich langer Wangenstachel auftritt, trägt die größte Librigena nur einen kurzen Dorn. Dies deutet wie bei *D. schmidtii* auf Verkürzung des Elements im Verlauf der Ontogenie. Der Umschlag ist anders als bei *D. schmidtii* angeblich ohne Leistchen. Die Hypostome kann man nicht näher vergleichen, rostrale Platten sind nicht bekannt.

Lerosey-Aubril bildete neun Pygidien ab. Dabei werden Größen von 0,7–1,4 mm Pygidiumlänge als Meraspides, 1,5 mm als fragliche Meraspis und 1,9–3,0 mm ohne nähere Begründung als Holaspides gedeutet. Bei *D. schmidtii* scheint der Grenzbereich zwischen Meraspis und Holaspis bei einer Pygidiumlänge von ca. 2,0 mm zu liegen. Danach erscheinen die Befunde von Lerosey-Aubril zwar zutreffend, abgesichert sind sie dadurch allerdings nicht (s.o.). Die beiden kleinsten (0,7–0,87 mm Länge) abgebildeten Protopygidien von *D. antecurvata* haben in dem Protopygidium M-D-1 (0,8 mm) von Barmen 1 ein größenmäßiges Äquivalent. Bemerkenswert ist die weitestgehende Undifferenziertheit der Thüringer Protopygidien. Anders als bei *D. schmidtii* ist kein reliefmäßiges Überwiegen der Segmenthinterbänder über die Vorderbänder festzustellen, sondern deren völlige Gleichheit. Bei *D. schmidtii* ist diese Heterogenität noch bis zu einer Pygidiumlänge von mindestens 1,0 mm gegeben. Erst danach kommt es auch hier zu einer Homogenisierung. Zudem fehlen bei *D. antecurvata* auffallende Körnchen auf den Hinterbändern. (Ob dieser Habitus bei noch kleineren als den abgebildeten *D. antecurvata* auftritt, bleibt zwar unklar. Es sei aber darauf hingewiesen, dass das kleinste meraspide Protopygidium dieser Art kaum größer ist als das Protopygidium einer Metaprotaspis von *D. richteri*. Danach würde hier kaum Raum für zusätzliche Morphologien bestehen.) Anders als bei *D. schmidtii* scheint also bei *D. antecurvata* in Bezug auf diese Merkmale wenigstens in der bezeichneten Größenklasse keine Entwicklung stattgefunden zu haben. Diese Ereignislosigkeit erinnert an die Situation bei deren Cranidien. Zwei jeweils etwa 1,4 mm lange Pygidien von *D. antecurvata* kennzeichnen ein sehr langer (sag.), abgeplatteter Umschlag mit

nur wenigen Leistchen. Bei vergleichbar großen und deutlich größeren *D. schmidti* ist der Umschlag erheblich kürzer, zudem konvexer und meistens ganz mit gut entwickelten Leistchen bedeckt. Derart lange Umschläge scheinen bei *D. schmidti* erst nahe vor dem oder sogar erst mit dem Holaspis-Stadium aufzutreten. Bei den zwei von Lerosey-Aubril als Holaspides interpretierten Pygidien (1,9 und 2,8 mm Länge) wirkt die gesamte Rhachis einheitlich differenziert. Dies ist bei *D. schmidti* nur bei sehr frühen Meraspides der Fall.

Zusammengefasst, *D. antecurvata* unterscheidet sich von *D. schmidti* vor allem in dem Meraspis-Stadium: Bei *D. antecurvata* treten bei frühen Meraspides keine stark differenzierten Formen auf, sondern solche, die diesbezüglich den späteren Meraspides sehr ähnlich sind. Anders als bei *D. schmidti* mit ihrem deutlich mehrphasigen Meraspis-Stadium bleibt es bei *D. antecurvata* also weitestgehend einphasig und damit ereignisärmer.

Drevermannia sp. 1 (Lerosey-Aubril 2006: Abb. 8a–h): Insgesamt lagen hier ca. 20 Exemplare vor; hohe Dasberg-Stufe bei unsicherer Grenze zur Wocklum-Stufe, Thüringen. Die Ontogenie ab der Metaprotaspis ist lückenhaft bekannt, weder sichere Holaspides noch artikulierte Panzer liegen vor: Die zusammen mit *D. antecurvata* vorkommenden Panzerteile sind anhand einer Metaprotaspis und fünf Cranidien der Größenordnung 1,0–2,1 mm sowie zwei Librigenen abgebildet. Lerosey-Aubril hielt die beiden größten dieser Cranidien für fragliche Holaspides. Der Vergleich mit *D. schmidti* würde sie dagegen als M4 oder früher ausweisen. Dieses Problem ist allerdings nicht sicher lösbar (s.o.). Bei der relativ kleinen Metaprotaspis (Panzerlänge: 1,1 mm) sind die axialen Loben schwächer betont als bei entsprechenden *D. schmidti*. Für die isolierten Cranidien deutet sich makroskopisch keine in Phasen zerlegbare Entwicklung an, die Schale ist immer glatt. Zudem ist die Vorderaumfurche gebogen; der breitere (sag.), weniger leistenartige Vordersaum ist nur wenig schmaler (tr.) als die Basis des Cranidiums, das daher im Umriss nicht so ausgeprägt trapezoidal wirkt; Glabella und Occipitalring sind unsegmentiert; die Fixigenae sind deutlich breiter (Hauptunterschied gegenüber *D. antecurvata* und *D. richteri*); γ und δ sind etwas schärfer ausgeprägt. Ähnlich wie bei *D. schmidti* scheint sich das Plektrum aus einer zunächst horizontalen Position nach ventral zu verlagern.

Zusammengefasst, *D. sp. 1* unterscheidet sich von *D. schmidti* vor allem durch das abweichende, in Bezug auf die Veränderlichkeit bestimmter Merkmale ereignislose Meraspis-Stadium, darin *D. antecurvata* sehr ähnlich.

Drevermannia richteri (s. Lerosey-Aubril 2006: Abb. 3a–f, Abb. 4a–u): Insgesamt lagen hier mehr als 1300 Exemplare von verschiedenen Vorkommen vor; hier auch Auswahl eines irrtümlich als Holotypus bezeichneten Lectotypus; tiefe bis mittlere Wocklum-Stufe bei unsicherer Grenzziehung zur

Dasberg-Stufe, Thüringen. Die Ontogenie der Art ist recht gut bekannt, Meraspides sind nicht nach Stadien differenzierbar. MB.T.4866.36 ist ein artikulierter, wahrscheinlich holaspider Panzer mit den Maßen: Panzer: 12,6 mm, Cranidium: 5,0 mm, Pygidium: 4,8 mm, maximale Thoraxbreite (am achten Segment): 8,2 mm.

Drei Metaprotaspides gleichen sich größenmäßig an diejenigen von *D. schmidti* an. In einem Streudiagramm dokumentierte Lerosey-Aubril (2006: Abb. 5) das Verhältnis Panzerlänge/-breite für die Ana- und Metaprotaspides von *D. richteri*. Darin hat die einzige vermessbare Metaprotaspis von *D. schmidti* eine Position, die weit außerhalb der Punktwolke für die Metaprotaspides von *D. richteri* liegt: Sie ist schmaler (tr.) als jede Metaprotaspis von *D. richteri*, dabei etwa 10% schmaler als vergleichbar lange Tiere. Wegen erhaltungsbedingten messtechnischen Problemen am Wuppertaler Material soll dies aber zunächst nicht interpretiert werden. Wie bereits bemerkt, sind die Axialloben bei *D. richteri* nicht oder nur ganz schwach ausdifferenziert, gegenüber sehr scharf bei *D. schmidti*. Das kleinste abgebildete meraspide Cranidium ist insgesamt noch sehr undifferenziert. Außerdem trägt es keine Körnelung und Furchung der Axialloben ist nicht zu erkennen. Für die meraspide Ontogenie von *D. richteri* trifft in Bezug auf *D. schmidti* also das bei *D. antecurvata* Gesagte zu. Ein 1,85 mm langes Cranidium bezeichnete Lerosey-Aubril unter Vorbehalt als Meraspis. Nach den Befunden bei *D. schmidti* wäre es als sichere Meraspis einzustufen. Der Lectotypus von *D. richteri*, ein etwa 3,0 mm langes Cranidium, könnte in den Grenzbereich Meraspis/Holaspis gehören. Wegen der erheblichen Ähnlichkeit zwischen *D. richteri* und *D. antecurvata* kann für weitere Vergleiche auf die Letztere verwiesen werden. Sie unterscheidet sich von *D. richteri* anscheinend nur durch die bei γ etwas weniger eingezogene Glabella, die an der Librigena weniger in Erscheinung tretenden Wendepunkte γ und δ und das etwas schärfere Relief der etwas längeren (sag.) (Proto-)Pygidien. In Bezug auf diese Unterschiede steht *D. richteri* näher an *D. schmidti* als *D. antecurvata*.

Zusammengefasst ist für die saxothuringischen Arten festzuhalten, dass sie sich von *D. schmidti* vor allem durch das Fehlen der Phasen 1 und 2a sowie von ausgeprägter Segmentierung bei früh meraspiden Cranidien und Protopygidien bzw. durch ein einheitlicher wirkendes, (bis auf die Größenzunahme und Umbauten am Vordersaum des Cranidiums) weitgehend ereignisloses Meraspis-Stadium unterscheiden.

Für Vergleiche mit *Drevermannia* sp. cf. *D. schmidti*, *D. sp. L* und *D. sp. S* siehe unten.

Rostrale Platten sind vor allem von ordovizischen bis mitteldevonischen Proetida bekannt (z.B. die teilweise korrekturbedürftigen Abbildungen bei Owens 1973, Lütke 1980, 1990, Šnajdr 1980). Ab dem Oberdevon herrscht dagegen eine deutliche Kenntnislücke.

cke. Aus dem Unterkarbon (Aprathium) liegt inzwischen ein Rostrum von *Menorcaspis tiedti* vor (s.o.). Für das Oberdevon dürfte dies vor allem auf das bereits erwähnte faziesbedingte Fehlen artikulierter Exemplare zurückzuführen sein. Aber sicherlich auch darauf, dass isolierte Rostren klein und daher leicht zu übersehen sind. Rostren von zwei früh- und mittelfamennischen Cyrtosymbolinae (Lerosey-Aubril & Feist 2005a: Abb. 3S, 2006: Abb. 26–27) sowie diejenigen der Gruppe von *D. schmidti* (Taf. 4, Fig. 7b d.v.U.) dürften die ersten oberdevonischen überhaupt sein, die bekannt gemacht worden sind. Vorausgesetzt, die separat gefundenen Elemente dieser zwei Cyrtosymbolinae sind hinterrandlich unbeschädigt und ontogenetisch unveränderlich, unterscheiden sie sich von gleich großen Rostren von *D. schmidti* durch ihren trapezoidalen Umriss (gegenüber ausgeprägt [Meraspides] bis mäßig [Holaspides] trichterförmig bei *D. schmidti*). Darin scheint allerdings kein fundamentaler Unterschied zu liegen, da auch bei *D. schmidti* im Wesentlichen ein Trapezoid vorliegt, das nur nach hinten verlängert ist.

Bei präoberdevonischen Proetoidea treten trichterförmige Rostren bei sehr verschiedenen Genera auf. Deswegen und wegen der deutlichen Kenntnislücken dazu scheint es momentan wenig sinnvoll, sie zu Fragen der Systematik heranzuziehen.

Drevermannia sp. cf. *Drevermannia schmidti*

Richter, 1913

Abb. 2H–I; Taf. 7, Fig. 14–16

?	1933	<i>Drevermannia</i> cf. <i>schmidti</i> – Schmidt: S. 6.
?	1974	<i>Drevermannia</i> cf. <i>schmidti</i> – Alberti et al.: S. 269 (nicht näher dargestellte Fundmeldung aus „Dasberg-Schichten“ des Sauerlandes).
?	1984	<i>Drevermannia</i> cf. <i>schmidti</i> – Brauckmann & Hahn: Abb. 2 (stratigrafische Tabelle nach → Alberti et al. 1974).
?	1986	<i>Drevermannia</i> cf. <i>schmidti</i> – Bartsch & Weyer: 149 (thüringisches Vorkommen).
v	1994	<i>Drevermannia schmidti</i> – Owens: S. 210 (Bezug auf „fig. 4n“ [recte: 5n] des nachfolgenden Zitats).
v	1995	<i>Drevermannia schmidti</i> – Owens & Tilsley: Abb. 5n (= → Müller & Brauckmann 2010: Taf. 1, Fig. 7, Abguss) (v: Abguss).
	2009	<i>Drevermannia</i> cf. <i>schmidti</i> – Weber & Weber:

S. 34, Abb. 28B,E.

v	2010	<i>Drevermannia schmidti</i> – Müller & Brauckmann: Taf. 1, Fig. 7–8 (Abgüsse).
v	2011	<i>Drevermannia</i> sp. cf. <i>Drevermannia schmidti</i> – Basse & Lemke: Taf. 4, Fig. 28 (= SMF 80729).

Material (alles gesammelt im 20. Jahrhundert): Barmen 3, Straßenböschung im Umfeld von „Paackelmanns Fundpunkt ehemalige Dampfziegelei Üllendahl (zuvor: Ziegelei „Müller & Preuß“), Bl. Wuppertal-Barmen. Vollständiger, flachgedrückter Panzer (Steinkern, Abdruck), Holaspis, unnummeriert (SikA.1 = SMF 80765), Slg. Bialas; vollständiger, sagittal gestauchter, holaspider Panzer (Steinkern und Abdruck), unnummeriert (SikA.2 = SMF 80729), Slg. Paul.

Stratigrafie: Nach Fuchs & Paackelmann (1928: S. 36) liegt das Hauptfossilvorkommen bei der ehemaligen Dampfziegelei „nahe der oberen Grenze“ der Oberen Cypridinschiefer und lieferte an Ammonoideen u.a. *Clymenia laevigata* (Münster) und *Ornatoclymenia ornata* (Münster). Dies wären wichtige Zonenfossilien der mittleren Dasberg-Stufe (Clausen & Korn 2008: Tab. 2). Nach R.T. Becker und D. Korn (Emails, Januar 2009) sollte man die aus unbekanntem Fundzusammenhängen stammenden, vermutlich nur teilweise korrekt bestimmten und noch nicht modern bearbeiteten Ammonoideen aus dem vielleicht mehrere Ammonoideenzonen umfassenden Profil biostratigrafisch vorsichtig bewerten. Danach scheint derzeit nur eine vorbehaltliche Einstufung in die mittlere Dasberg-Stufe sinnvoll.

Barmen 2, Umfeld „E“ Paul-Löbe-Straße, R 81600, H 83600“ (Sauer 1984: S. 130), Bl. Wuppertal-Barmen: Panzer M5-1 (SikA.1 = SMF 80728), fünf Cranidien, zwei Librigenen, ein Protopygidium, (SikA.1, tw. SikA.2 = SMF 88181–88188), Originale: Slg. Müller.

Ziegelei „Am Haken“, vermutlich Locus et Stratum typicum von *D. schmidti* (oder deren näheres Umfeld): M7-3-Panzer, Steinkern, FMWTD01 (Owens & Tilsley 1995: Abb. 5n).

Maße: Siehe Tab. 2.

Tafel 7: (13) *Drevermannia* sp., Bredelar, Bl. Madfeld, Diemelsee-Gebiet, karbonatischer Tonstein der Dasberg- oder Wocklum-Stufe. Phase-2b-morphes Cranidium (beachte das weit hinten liegende Occipitalknötchen), späte Meraspis oder frühe Holaspis, Thoraxsegmente, Pygidium, Schale, SMF 80754, x 9,0. **(14–16)** *Drevermannia* sp. cf. *Drevermannia schmidti* Richter, 1913, Bl. Wuppertal-Barmen, Obere Cypridinschiefer, Dasberg-Stufe. Barmen 2. (14) Sehr flachgedrückter, vollständiger Panzer, Holaspis, SikA.1 SMF 80765 (Original: Slg. Bialas), x 7,7. (15) Vollständiger, sagittal etwas gestauchter Panzer mit rostraler Platte in situ, Holaspis, SikA.2 SMF 80729 (Original: Slg. Paul), x 8,8. [!]: Erhaltungsbedingter Durchbruch der Umschläge der Librigenae jeweils bei β (Pseudosutur).] Barmen 3. (16) Verdrückter, im Bereich des Stirnlobus und davor etwas beschädigter M5-Panzer, SikA.1 SMF 80728 (Original: Slg. Müller), x 9,2. **(17–22)** *Drevermannia schmidti* Richter, 1913, Locus typicus und Stratum typicum, Paraneotypen und angeblicher Lectotypus. (17) Phase-1-Cranidium (Form I) M-A-1 (Steinkern) mit subzylindrischer Glabella und scharf abgegrenzten L1 = kleinstes meraspides Cranidium, x 11,5. (18) Phase-1-Cranidium (Form II) M-B-1 (SikA.1) mit gut entwickelter Körnelung, scharfen S1, deutlichen S2 und S3 und innen merklich begrenzten Occipitalloben, weitere Panzerteile, x 13,0. (19) M4?-1-Panzer (SikA.1) zum Größenvergleich mit M5-1 von *D. sp. cf. D. schmidti* (s. Fig. 16), x 8,4. (20) M6-3-Panzer (SikA.1) mit mehr oder weniger dislozierten Librigenae, weitere Panzerteile, x 10,5. (21) Phase-2b-morphes Cranidium M/H-C-3 (SikA.1), vermutlich späte Meraspis, Reste zweier Librigenae (SikA.2), x 9,5. (22) Zwei von vier Gipsabgüssen des angeblichen Lectotypus, M7-Panzer ohne Librigenae, künstliche Steinkerne, SMF X 156d [= SMF 80762b,-c], x 5,6.



13



14



17



18



19



20



16



15



21



22

Tabelle 2: Maße für Teile des zuvor erwähnten Materials. Vermittelt ist jeweils die Länge (sag.).

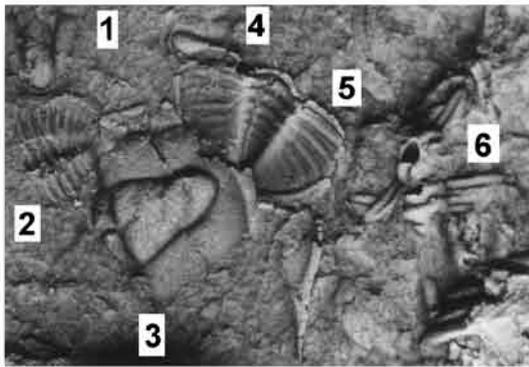
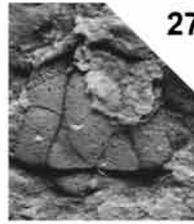
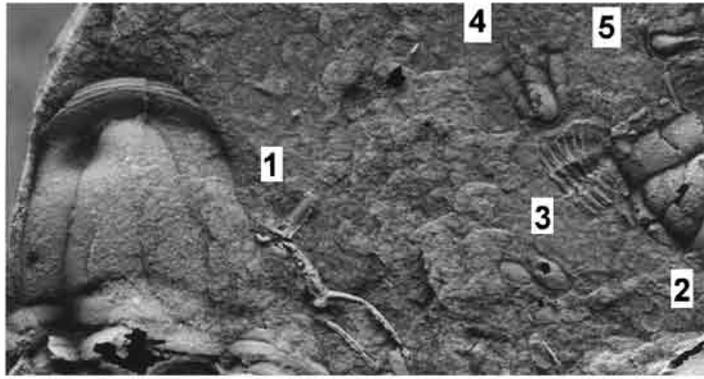
Katalognummer	Panzer	Cranidium	Protopygidium / Pygidium	Maximale Thoraxbreite	Dokumentation
Metaprotaspides: 0					
Phase-2a-morphe: 0					
Meraspides, Stadium unbekannt, Phase-1-morphe					
SMF 88185		mind. 2,8 mm			
Meraspides, Stadium unbekannt, Phase-2b-morphe					
SMF 88181		1,1 mm			
SMF 88182		mind. 1,8 mm			
SMF 88183		1,9 mm			
SMF 88184		2,1 mm			
M5- und M7-Meraspis, z.T. Phase-2b-morphe					
SMF 80728, M5-1	3,4 mm	1,6 mm	1,1 mm	2,0 mm (am 5. Segment)	Abb. 2H; Taf. 7, Fig. 16
Abguss von FMWTD01, M7-3	7,7 mm	ca. 3,3 mm	2,7 mm	4,2 mm (am 7. Segment)	Owens & Tilsley 1995: Abb. 5n
Holaspides					
SMF 80729	ca. 9,7 mm	3,5 mm	2,9 mm	6,2 mm (am 8. Segment)	Taf. 7, Fig. 15
SMF 80765	10,0 mm	4,0 mm	3,0 mm	6,5 mm (am 8. Segment)	Taf. 7, Fig. 14
Protopygidium (mit anhängendem Thoraxsegment), M7					
SMF 88186			1,2 mm	2,6 mm	

Erläuterungen: Diese Funde sind geologisch und morphologisch nahe an typischen *D. schmidti*. Fundensembles, die in ihrer Aussagekraft denen von Barmen 1 auch nur nahekommen, liegen nicht vor. Das Material von Barmen 2 stammt von verschiedenen Schichtflächen. Damit können die erfassten morphologischen Daten nicht ohne Weiteres in einen ontogenetischen Zusammenhang miteinander

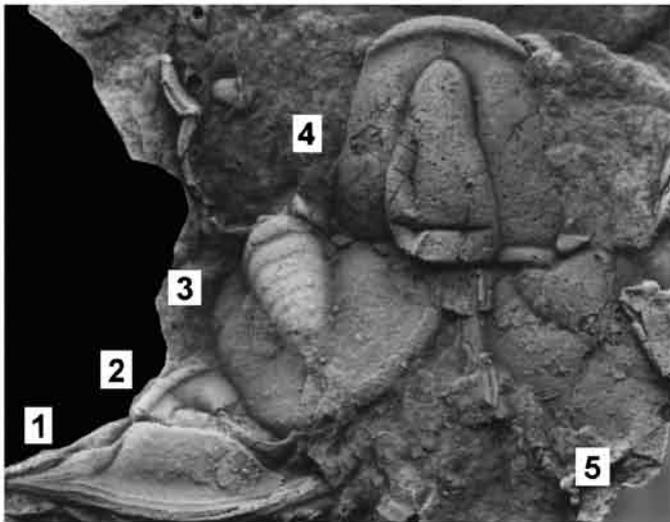
gebracht werden, da zumindest verschiedene Schichtpopulationen vorliegen dürften. Diese müssen ontogenetisch nicht gleich sein.

Es ist bemerkenswert, dass der sichere M5-Panzer SMF 80728.M5-1 viel kleiner ist als selbst die M4?-1 von *D. schmidti* (Taf. 7, Fig. 16 vs. 19). Außerdem kombiniert er bei nur 1,6 mm Cranidiumlänge einen Phase-2-Habitus mit deutlich segmentierten

Tafel 8: (23–27) Drevermannia sp. L und *Silesiops?* sp. 2, nordöstlich Weringhausen, Bl. Lennestadt, östliches Sauerland, Schiefer-Sandstein-Folge (Clausen 1978), Dasberg- oder Wocklum-Stufe. Fig. 23–26 zeigen dieselbe Schichtfläche. (23) *Silesiops?* sp. 2?, Phase-2b-morphes Cranidium mit einem fast anhängenden Thoraxsegment M/H-B-1¹ (SikA.1), mögliche Holaspis; *Drevermannia* sp. L, Phase-2a-morphes Cranidium M- α -2² (SikA.1), späte Meraspis, Protopygidium M-a-3³ vielleicht von *Silesiops?* sp. 2 (SikA.2), Cranidien M-a-1⁴ und M-a-2⁵ der drei sicheren meraspiden Cranidien von *Silesiops?* sp. 2, Abguss von SMF 80761a, x 9,0. (24) *Silesiops?* sp. 2, Cranidium¹ (SikA.1), Meraspis; Protopygidium² vielleicht von *Silesiops?* sp. 2 (SikA.2); *Drevermannia* sp. L, Phase-2a-morphes Cranidium M- α -2³ (SikA.1), späte Meraspis; *Silesiops?* sp. 2, Cranidium⁴ (SikA.1), Meraspis; *Drevermannia* sp. L?, Pygidium⁵ (SikA.2) (!: kurzer Umschlag); Thoraxsegmente indet.⁶ (SikA.1), Abguss von SMF 80761a, x 9,5. (25) *Silesiops?* sp. 2?, Librigena M/H-B-2¹; *Drevermannia* sp. L, Rest eines Phase-2a-morphes Cranidiums² (mit schwach entwickeltem Plektrum), Meraspis, Pygidium³, Phase-2b-morphes Cranidium M/H- β -3⁴, späte Meraspis oder frühe Holaspis, Rest eines ziemlich großen Cranidiums⁵, (alle SikA.1), Abguss von SMF 80761a, x 10,0. (26) *Drevermannia* sp. L, Phase-2b-morphes Cranidium M/H- γ -3¹ (SikA.1), späte Meraspis oder frühe Holaspis, artlich wahrscheinlich dazugehöriges Pygidium² (SikA.1), Librigena indet.³ (SikA.2), Abguss von SMF 80761a, x 8,5. (27) *Silesiops?* sp. 2, Cranidium mit gut entwickelter Pseudotropidia, späte Meraspis oder frühe Holaspis, SikA.1 von SMF 80756b, x 10,0. (28) *Silesiops?* sp., Grimminghausen, Bl. Eslohe, östliches Sauerland, Wocklum-Stufe. - [Siehe bei *Silesiops?* sp. 2.] Rest eines kleinen Cranidiums mit gut entwickelter Pseudotropidia, sehr wahrscheinlich Meraspis, SikA.1 von SMF 80750, x 10,0. (29–33) *Drevermannia* sp. S, StraÙe Wissinghausen-Küstelberg, Bl. Niedersfeld, östliches Sauerland, Tonstein der *Palmatolepis expansa*-Conodontenzonenzone, Dasberg-Stufe; späte Meraspis oder frühe Holaspis, sofern nicht anders angegeben; jeweils x 9,5. (29) Phase-2a-morphes Cranidium M-c-1 (SikA.1), Meraspis, und Pygidium (SikA.1), Abguss von SMF 80766b.2. (30) Phase-2b-morphes Cranidium M/H-b-3 (SikA.1), Abguss von SMF 80766b.3. (31) Phase-2b-morphes Cranidium M/H-a-3 (SikA.1), Abguss von SMF 80766a.1. (32) Phase-2b-morphes Cranidium M/H-d-3 (SikA.1), Abguss von SMF 80766d.1. (33) Phase-2b-morphes Cranidium M/H-c-3 (SikA.1), Abguss von SMF 80766d.2.



23 28



Glabella und Occipitalring. Bei typischen *D. schmidti* gibt es so eine Kombination nicht: Hier ist Phase-2-Habitus nur von deutlich größeren Tieren bekannt und an nur schwach segmentierte Axialloben gebunden bzw. deutlich segmentierte an Phase-1-Habitus. Fast alle Phase-2b-morphe von Barmen 2 fallen in die Größenordnung der Phase-1-Cranidien von *D. schmidti*. Das vermessene M7-Protopygidium bleibt hinter vergleichbaren Stadien von *D. schmidti* größenmäßig deutlich zurück. Am Cranidium SMF 88182 sind dorsal rudimentäre palpebrale Leisten in Form zweier punktartiger Erhebungen entwickelt. Sie fehlen bei typischen *D. schmidti* stets.

Für die Population um den Panzer SMF 80728. M5-1 könnte die geschilderte Merkmalskombination bedeuten, dass das M5-Stadium bei kleineren Tieren einsetzte als bei *D. schmidti* bzw. dass der postcephalare Bereich sich schneller entwickelte als das Cranidium. Ob man deswegen schon von einer Phasenverschiebung reden sollte, ist unklar. Ökologisch bedingte Kleinwüchsigkeit dieser Population hätte allerdings sicherlich ein anderes Erscheinungsbild. Die Gesamtheit aller weiterer Funde von Barmen 2 lässt wenigstens den Schluss zu, dass sie eine Ontogenie repräsentieren, die in einzelnen Aspekten nicht mit derjenigen von typischen *D. schmidti* identisch ist.

Holaspis SMF 80765: Das Holaspis-Stadium scheint durch die 8-Zahl der Thoraxsegmente angezeigt zu sein. Zumindest liegen Panzer mit höherer Anzahl nicht vor. Dieser bislang größte Fund aus der Gruppe der *D. schmidti* unterscheidet sich von dem adultiformen M6-1-Panzer von typischen *D. schmidti* durch: das Fehlen eines präglabellaren Feldes; deutlich relativ schmalere (tr.) Fixigenae und Hintersaum; merklich nach rückwärts divergierende Facialsuturen hinter dem etwas markierten γ ; kürzere

(tr.) Flanken der vorderen Thoraxsegmente bzw. sich nach hinten stärker verbreiternde (tr.) Flanken. An dieser Holaspis ist die librigenale Hintersaumfurchung gegenüber der fixigenalen etwas nach vorn versetzt. Innerhalb *Drevermannia* ist nur für SMF 80728.M5-1 gesichert, dass kein derartiger Versatz vorhanden ist. Damit könnte ein ontogenetisch bedingter Unterschied vorliegen. Da SMF 80765 sehr verdrückt ist, sollte man diese Vergleiche an besser erhaltenen Funden überprüfen.

Über die Verbreitung der unterbrochenen Hintersaumfurchung innerhalb Proetoidea ab dem Oberdevon ist nur sehr wenig bekannt. Hahn & Hahn (1975: Taf. 3ff.) gaben für das Gros der Taxa der Artgruppe Rekonstruktionen des Cephalons. Diese dürften zu einem erheblichen Teil durch Kombination isolierter Panzerteile entstanden sein, da der fossile Befund ein derartiges Potenzial gar nicht hergibt. Alle zeigen eine kontinuierliche Furchung. In welchem Maße das tatsächlich so ist, bleibt jedoch unklar. Es sieht nämlich so aus, als sei Diskontinuität stärker verbreitet, als es bei Hahn & Hahn zum Ausdruck kommt (e.g. *Drevermannia*, *Helioproetus* [Taf. 10, Fig. 41 d.v.U.], *Phillibole* Richter & Richter [Yuan & Xiang 1998: Taf. 26, Fig. 1]). Im Mitteldevon kennt man diskontinuierliche Hintersaumfurchungen von zahlreichen Holaspides der Proetida (z.B. Basse 2002: Taf. 1 Fig. 3, 5, 6, 8; Chatterton et al. 2006: Taf. 41, Fig. 5).

Damit liegen vor allem ontogenetische Gründe vor, dieses Material in Offener Nomenklatur zu beschreiben. Weitere Funde aus dem Umfeld von Barmen 2 und 3 wird man nur auf der Basis umfangreicher Schichtpopulationen sinnvoll behandeln können.

Drevermannia sp. S
Taf. 8, Fig. 29–33

Tabelle 3: Übersicht über die Materialgrundlage und Maße für Teile derselben. Vermittelt ist jeweils die Länge (sag.).

Katalognummer	Panzer	Cranidium	Protopygidium /Pygidium	Maximale Thoraxbreite	Dokumentation
Metaprotaspides: 0					
Meraspides, Stadium bekannt: 0					
Meraspides, Stadium unbekannt, Phase-1-morphe: 0					
Holaspides: Keine sicher bekannt					
Meraspides, Stadium unbekannt, Phase-2a-morphe					
SMF 80766, M-a-1		1,4 mm			
-, M-b-1		1,5 mm			
-, M-c-1		1,9 mm			Taf. 8, Fig. 29
Möglicher weiterer Grenzbereich Meraspides/Holaspides, Phase-2b-morphe					
-, M/H-a-3		2,2 mm			Taf. 8, Fig. 31
-, M/H-b-3		3,3 mm			Taf. 8, Fig. 30
-, M/H-c-3		3,4 mm			Taf. 8, Fig. 33
-, M/H-d-3		4,0 mm			Taf. 8, Fig. 32

v e.p.	1956	<i>Drevermannia schmidti</i> – Rabiens: S. 29, 31–32 (pars <i>Frithjofia weddigei</i> Basse).
e.p.	1972	<i>Drevermannia schmidti</i> – Leuteritz: S. 83 (cit. → Rabiens 1956).
v non	1981	<i>Drevermannia schmidti</i> – Leuteritz: S. 61 (cit. → Rabiens 1956).
v	2007	„Teile des bei Rabiens als <i>Drevermannia schmidti</i> bezeichneten Materials gehören zweifellos zu <i>Drevermannia</i> “ – Basse: S. 73.

Material: R 74312, H 77450, Straße Wissinghausen-Küstelberg bei Kilometer 2,6 (= 335 m WNW P. 520) (= Fundpunkt „W7“ Rabiens 1956), Bl. Niedersfeld, Waldecker Hauptmulde, östliches Sauerland, rechtsrheinisches Schiefergebirge, Rhenohertzynikum: Mehrere kleine Cranidien, Librigenen und Pygidien (Steinkerne, z.T. Abdrücke), Nr. 71a,b und 77a,b Rabiens [= SMF 80766a–d], Originale zu Rabiens (1956); geschieferter, schwach karbonatischer, dunkelgrauer Tonstein aus dem Grenzbereich Dasberg-/Wocklum-Stufe, „dsVß“ (stratigrafische Problematik wie für den *Locus typicus* von *D. schmidti*), Handstücke mit reichlich *Richterina* (*Richterina striatula* (Reinh. Richter) („Entomozoacea“: Ostracoda) (Verbreitung: Hemberg- bis höhere Wocklum-Stufe) und vereinzelt *Guerichia venusta* (Münster) (Bivalvia), Nr. 77b zusammen mit bisher unbeschriebenen, kleinen Cranidien und Pygidien (Steinkerne, Abdrücke; hiermit: Hypotypen) von *Frithjofia weddigei* (Taf. 11, Fig. 49 d.v.U.); vermutlich *Palmatolepis expansa*-Conodontenzone, wahrscheinlich Dasberg-Stufe, Famennium, Oberdevon (s. auch das Profil bei Leuteritz 1981: Abb. 8).

Maße: Siehe Tab. 3.

Erläuterungen: Die Identifizierung der Meraspides geschieht hier zunächst analog zu den Verhältnissen bei *D. schmidti*, deren Phase-2a-Morphologien (so weit erkennbar) Meraspides repräsentieren.

Diese Funde dürften sich im Wesentlichen an typische *D. schmidti* angleichen, was sich vor allem im konvexen Vordersaum des Cranidiums und im Umriss der Glabella dokumentiert. Einige Abweichungen gegenüber *D. schmidti* scheinen jedoch eine nomenklatorische Separation zu erfordern: Bei *D. sp. S* ist der Vorderrand des Cranidiums deutlich gebogen (*D. schmidti*: gestreckt); der Vordersaum ist stärker konvex; Phase 1 ist für *D. sp. S* bisher nicht festgestellt worden, obwohl die entsprechende Größenordnung (1,2–1,8 mm Länge bei *D. schmidti*) dokumentiert wäre. Die kleinsten *D. sp. S* sind alle Phase-2a-morphe. Sollte die Phase 1 bei *D. sp. S* nur bei kleineren als den gefundenen Individuen auftreten, wäre der Unterschied gegenüber *D. schmidti* in einer Verschiebung zu sehen, die den Zeitpunkt des Beginns der Phase 2a betrifft. Vielleicht fehlt sie aber auch völlig. Dann wäre bei *D. sp. S* die Phasenhaftigkeit weniger ausgeprägt. Der Übergang von Phase-2a- zu Phase-2b-morphen scheint bei *D. sp. S* in der gleichen Größenordnung zu erfolgen wie bei

D. schmidti von Phase 2a zu 2b.

Sollte bei *D. sp. S* die Phase 1 tatsächlich fehlen, erschiene die Art hinsichtlich der Phasenhaftigkeit der larvalen Ontogenie wie ein Mittler zwischen *D. schmidti* (Phasen 1, 2a und 2b vorhanden) und den saxothuringischen *D. antecurvata*/*D. richteri* (jeweils einphasig). Was dies für die Systematik bedeutet, bleibt unklar. Dafür sind fehlende Einsichten in vergleichbare Entwicklungen bei anderen Proetida verantwortlich. Für manche Proetioidea, vor allem Dechenellinae und manche Proetinae, aus dem Mitteldevon des Rheinischen Schiefergebirges sieht es so aus, als ob Körnelung am Cranidium in frühen Stadien der Ontogenie vorhanden war, sich offensichtlich vorwiegend postlarval deutlich abschwächte und endlich völlig bis weitestgehend fehlte (Beispiele bei Basse 1996, 1997, 2002). Andererseits kennt man z.B. Phillipsiidae, bei denen bereits die ontogenetisch frühesten Individuen glatt sind (Lerosey-Aubril & Feist 2005a,b). Beim derzeitigen geringen Kenntnisstand kann man daraus keine weitreichenden Schlussfolgerungen ziehen. Denkbare Ursachen wären Aktivitäten auf der Ebene von Hox-Genen, die als Feedback auf ökologische Veränderungen zeitliche Abläufe bestimmter, offenbar vor allem relativ früh ontogenetischer Prozesse (hier: vor der Phase 2) neu einstellten und manche Phasen sogar völlig unterdrückten. Für die Systematik wären die Folgen dieser Prozesse weitestgehend bedeutungslos.

Drevermannia sp. L
Taf. 8, Fig. 23–26

v	1913	<i>Drevermannia</i> n. sp. a – Richter: S. 375, Taf. 22, Fig. 10 [Wer(r)inghausen].
v e.p.	1926	<i>Drevermannia schmidti</i> – Richter & Richter: S. 79, 290 = Wer(r)inghausen, pars → <i>Drevermannia</i> sp. L, pars <i>Silesiops?</i> sp. 2 (s.u.).
	1969	<i>Drevermannia</i> (<i>Drevermannia</i>) <i>schmidti?</i> – Alberti: S. 324 (Bezug auf → Richter 1913: Taf. 22, Fig. 10).
?	1978	<i>Drevermannia schmidti</i> – Clausen: S. 233 (Bezug auf Vorkommen im Bereich von Bl. Lennestadt).

Material: (~) R 31062, H 71487, heute überwachsene Straßenböschung 1 km nordöstlich Weringhausen (auch: Werringhausen), Bl. Lennestadt, östliches Sauerland, rechtsrheinisches Schiefergebirge, Rhenohertzynikum: Schichtfläche (Platte und unvollständige Gegenplatte) mit Cranidien, Librigenen und Pygidien, (Steinkerne, Abdrücke), Nr. 775 (dies ist keine gültige SMF-Katalognummer) [= SMF 80761a,b], anscheinend keine ursprünglichen Syntypen zu *D. schmidti*, (zusammen mit *Silesiops?* sp. 2; s.u.); Schiefer-Sandstein-Folge, Dasberg- oder Wocklum-Stufe (wegen Problemen bei der genauen Abgrenzung beider Stufen voneinander hier nicht genau festzulegen), spätes Famennium, Oberdevon (Clausen 1978).

Tabelle 4: Übersicht über die Materialgrundlage und Maße für Teile derselben. Vermittelt ist jeweils die Länge (sag.).

Katalognummer	Panzer	Cranidium	Protopygidium / Pygidium	Maximale Thoraxbreite	Dokumentation, Auswahl
Metaprotaspides: 0					
Meraspides, Stadium bekannt: 0					
Meraspides, Phase 1: 0					
Holaspides: Keine sicher bekannt					
Meraspis, Stadium unbekannt, Phase 2a-morphe					
SMF 80761, M- α -2		2,2 mm			Taf. 8, Fig. 23-24
Möglicher weiterer Grenzbereich Meraspides/Holaspides, Phase-2b-morphe					
-, M/H- α -3		2,8 mm			
-, M/H- β -3		3,4 mm			Taf. 8, Fig. 25
-, M/H- γ -3		3,6 mm			Taf. 8, Fig. 26

Maße: Siehe Tab. 4.

Erläuterungen: Zur nicht immer ganz sicheren Unterscheidung der mit *D. sp. L* vergesellschafteten Panzerteile von *Silesiops? sp. 2* siehe bei dieser. Morphologie: Anders als bei *D. sp. S* kann bei *D. sp. L* das Fehlen von Phase-1-morphen noch nicht kommentiert werden, da potenziell infrage kommende kleine Individuen nicht vorhanden sind. Phase-2a-morphe dagegen sind einwandfrei anhand zweier Cranidien (davon kann man eines nicht vermessen) zu identifizieren. Bei dem kleineren dieser beiden Cranidien ist die Dorsalfurche tief und scharf, bei den nachfolgenden Größen dagegen deutlich verflacht. Larvalontogenetisch scheinen danach stärkere Beziehungen zu *D. schmidtii* oder *D. sp. S* (beide mit mehrphasiger Ontogenie im Meraspis-Stadium) als zu den saxothuringischen *D. antecurvata/D. richteri* (jeweils monomische Ontogenie) zu bestehen. Im Unterschied zu *D. schmidtii* ist bei *D. sp. L*: der Vorderrand des Cranidiums stärker gebogen; der Vordersaum ist kürzer (sag.), stärker konvex und bei Phase-2-morphen Cranidien ist seine Außenkante mit zahlreichen vorderrandparallelen Leistchen bedeckt; bei Cranidien der Größenordnung um 3,5 mm Länge ist noch ein deutliches, nicht eingemuldetes

präglabellares Feld entwickelt (*D. schmidtii*: Feld kürzer, von muldenartigem Charakter). Das größte Cranidium von *D. sp. L* unterscheidet sich von dem gleich großen der sicheren Holaspis SMF 80765 von *D. sp. cf. D. schmidtii* von Barmen 3 durch erheblich breitere (tr.) Fixigenae und mehr gestreckte Facialsuturen. Isoliert gefundene Thoraxsegmente im Umfeld von *D. sp. L* sind taxonomisch nicht beurteilbar. Sie unterscheiden sich allerdings nicht von vergleichbar großen Elementen mit Präannuli von *D. schmidtii*. Für die vergesellschafteten Pygidien ist es nicht ganz sicher, ob sie alle zu *Drevermannia* gehören. Daher sollen auch sie hier nicht näher behandelt werden.

Drevermannia sp.

Taf. 7, Fig. 13

- | | | |
|---|------|--|
| v | 1913 | <i>Drevermannia schmidtii</i> – Richter: S. 368–369 (Bredelar, Bl. Madfeld). |
| v | 1926 | <i>Drevermannia schmidtii</i> – Richter & Richter: S. 79, 262 (Bredelar, „Fp. c ohne nähere Angabe“, Bl. Madfeld). |

Material: Richter & Richter (1926: S. 79) nannten als Aufbewahrungsort für verschiedene „*Drevermannia schmidtii*“ die (Philipps-)Universität Marburg.

Tafel 9: (34–37) *Menorcaspis tiedti* Hahn et al., 1994, Cala Mica I, Nordküste von Menorca, Balearen, Spanien, rote, geschieferte Tonsteine, Unter-Aprathium, cu III₀₂, Unterkarbon; Schalenerhaltung. – [Siehe Vergleiche zu „*Drevermannia*“.] (34) Paratypus, disartikulierter Panzer, Holaspis, SMF 80748, x 7,5. [Präannuli nicht entwickelt.] (35) Holotypus, disartikulierter Panzer, eine Librigena fehlend, Holaspis, gesamte Schale überlackiert, SMF 42871, x 4,0. [Fraglich vollständiger Thorax mit neun Segmenten. Präannuli nicht entwickelt.] (36) Holotypus der ungültigen Art *Drevermannia calamicensis* Hahn et al., 1997, disartikulierter Panzer, Librigenae weitestgehend fehlend, Holaspis, SMF 42979a, x 5,2. [Thorax mit sieben erhaltenen Segmenten. Präannuli nicht entwickelt.] (37) Paratypus von *D. calamicensis*, disartikulierter Panzer, Meraspis (Stadium unsicher, M3 oder höher), SMF 42981, x 9,3. [Präannuli nicht entwickelt. Paar segmentaler Randanhänge am Pygidium.] (38) *Chaunoproetus stockumensis* Alberti, 1974?, Grimminghausen, Bl. Eslohe, östliches Sauerland, Wocklum-Stufe. – [Siehe Diskussion oberdevonischer Thoraces bei „*Drevermannia*“.] (38a) Disartikulierter, beschädigter Panzer, Holaspis, Steinkern, SMF 27563, x 4,3. [Zehn Thoraxsegmente, der dorsale Habitus der Axisringe manifestiert sich ventral nicht.] (38b) Abguss SikA.2 von Fig. 38a, x 10,0. (39) *Pseudowaribole quaesita* Hahn & Brauckmann, 1984, topo- und stratotypisch, (begrünte) Böschung am Autobahnknotenpunkt Velbert-Langenhorst, Bl. Velbert, Bergisches Land, *Siphonodella praesulcata*-Conodontenzone, Etroeungt-Schichten, Wocklum-Stufe; Original: Slg. Lemke. – [Siehe Diskussion oberdevonischer Thoraces bei „*Drevermannia*“.] Disartikulierter, (analog zum Holotypus von *P. quaesita*) als vollständig interpretierter Panzer, Hypotypus (hiermit), SikA.1 SMF 80759, x 6,0. [Präannuli an allen neun Thoraxsegmenten, sich nach hinten deutlich abschwächend, am rückwärtigsten Axisring nur noch eine schwache Elevation.]



34



35



38a

39



36



38b

37



Davon war hier anno 2008 nichts mehr aufzufinden. Dagegen liegt folgendes Marburger Material im SMF: Ziemlich verdrückte Reste von disartikulierten Panzern („Schale“) in hellgrauem Mergelschiefer mit einzelnen *Guerichia venusta* (Münster) (Bivalvia), leg. J.J. Clarke, 1888, unnummeriert [= SMF 80754–80755], ursprünglich Syntypen bzw. später Paralectotypen zu *D. schmidti*; Fundpunkt „c) ohne nähere Angabe“, Bredelar, Bl. Madfeld, Diemelsee-Gebiet, rechtsrheinisches Schiefergebirge, Rhenohertzynikum (es dürfte sich nur um einen Teil des bei Richter & Richter 1926: S. 79 von diesem Vorkommen erwähnten Materials handeln); Dasberg- oder Wocklum-Stufe, Famennium, Oberdevon.

Maße (Längen, sag.): Cranidium: 3,1 mm; individuell vielleicht dazugehöriges Pygidium: 2,7 mm.

Erläuterungen: Die bislang einzigen rhenohertzynischen *Drevermannia* in Schalenerhaltung lassen sich dieser Gattung zwanglos anschließen. Das ontogenetische Stadium der aneroierten Panzerteile ist nicht sicher festzulegen. Vergleicht man mit *D. schmidti*, gehören sie in den Grenzbereich Meraspis/Holaspis. Mangels Informationen zur Ontogenie wird selbst auf eine ungefähre artliche Zuordnung verzichtet. Das occipitale Medianknötchen sitzt hier fast hinterrandlich, dagegen etwas vor der Mitte des Occipitalrings bei ähnlich großen Individuen anderer *Drevermannia*.

Gattung *Chaunoproetus* Richter & Richter, 1919

Typusart: „*Proetus*“ (subg.?) *palensis* Richter, 1913, aus Kalken der Dasberg- oder Wocklum-Stufe (Famennium, Oberdevon) des Großen Pal, Karnische Alpen (Österreich).

Diagnose: Yuan (1988: S. 43).

Chaunoproetus? sp.

Taf. 11, Fig. 50

- | | | |
|---|------|---|
| v | 1926 | <i>Drevermannia schmidti</i> – Richter & Richter: S. 79 (Berge), 260 (Berge), Taf. 6, Fig. 70A. |
| v | 1974 | <i>Chaunoproetus stockumensis</i> – Alberti: Abb. 10, Fig. 22. |

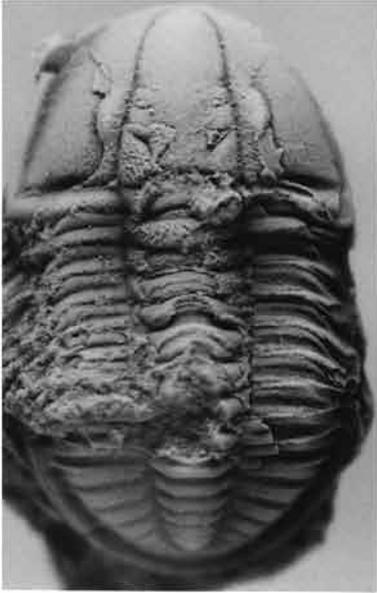
Material: Berge, „Bahnstrecke nördlich des Bahnhofs, 3 m südlich Km. 32,9, Ostseite“, Bl. Meschede, nördliches Sauerland, rechtsrheinisches Schiefergebirge, Rhenohertzynikum: Cephalon, Steinkern, SMF 156g [= SMF 80764], leg. H. Schmidt, 1925, Original zu den zwei Synonymiezitaten; „vermutlich Vß“, danach: Dasberg- oder Wocklum-Stufe, Famennium, Oberdevon.

Vergleiche: Das knapp 4,0 mm lange (sag.) Cephalon könnte eine frühe Holaspis sein. Alberti (1974: S. 250) Vergleich mit *D. schmidti* ist dahingehend zu präzisieren, dass der wesentliche Unterschied gegenüber ähnlich großen *D. schmidti* (und *Drevermannia* allgemein) in den völlig gestreckten Außenrändern der Glabella besteht. Zudem ist der cranidiale Vorderrand deutlich gekrümmt gegenüber fast transversal bei *D. schmidti*. Gegen eine Zuordnung von SMF 80764 zu *Chaunoproetus stockumensis* Alberti, 1974 im Speziellen und zu *Chaunoproetus* im Allgemeinen votieren die nicht gedrunen wirkende Glabella, der sehr an *D. schmidti* erinnernde, gestreckte Verlauf der Facialsutur (adaxial konvex bei *Chaunoproetus*) und das Vorhandensein von kurzen Wangenstacheln. In gewisser Weise vermittelt SMF 80764 morphologisch zwischen *Chaunoproetus* und *Drevermannia*.

Gattung *Silesiops* Chlupáč, 1966

Typusart: *Typhloproetus Schindewolfi* Richter &

Tafel 10: (40) *Haasproetus aprickensis* (Feist in Feist et al., 2000), Apricke, Bl. Iserlohn, westliches Sauerland, Wocklum-Stufe (ibid.: S. 519–520). – [Siehe Diskussion oberdevonischer Thoraces bei „*Drevermannia*“.] (40a) Artikulierter, nicht ganz vollständiger, z.T. entschalter Panzer, Holaspis, SMF 57462, x 10,0, Ansicht A. [Acht Thoraxsegmente. Axisring nur des vordersten Segments vollständig erhalten, mit schmalem, aber deutlichem Präannulus.] (40b) x 10,0, Ansicht B. **(41–43)** *Helioproetus carintiacus* (Drevermann, 1901)?, Apricke, Bl. Iserlohn, nordwestliches Sauerland, Wocklum-Stufe (Feist et al. 2000: S. 519–520). – [Siehe Diskussion oberdevonischer Thoraces bei „*Drevermannia*“.] (41) Disartikulierter, unvollständiger Panzer, sehr wahrscheinlich Holaspis, Schale, SMF 57450, x 8,0. [Sechs Thoraxsegmente überliefert. Präannuli extrem schwach. Hintersaumfurchen am Suturast etwas versetzt.] (42a) Cephalon mit anhängenden Thoraxsegmenten, sehr wahrscheinlich Holaspis, Schale, 112-WOK.1 (Slg. Lemke), x 8,6. [Sieben Thoraxsegmente überliefert. Präannuli extrem schwach.] (42b) Rückwärtige Segmente des gleichen Individuums, x 8,6. (43) Pygidium mit vier anhängenden Thoraxsegmenten, sehr wahrscheinlich Holaspis, Schale, 112-WOK.2 (Slg. Lemke), x 9,0. [Präannuli extrem schwach.] **(44)** *Chaunoproetus palensis* (Richter, 1913)?, Bahneinschnitt bei Oberrödinghausen, Hönnetal, Bl. Balve, nordwestliches Sauerland (Richter & Richter 1926: S. 27, „Hönne-Tal g“), Wocklum-Stufe, Slg. Lemke. – [Siehe Diskussion oberdevonischer Thoraces bei „*Drevermannia*“.] Mittlere Thoraxsegmente eines disartikulierten, eingerollten Individuums (Librigenae fehlend), sehr wahrscheinlich Holaspis, Schale, 90-WOK.1, x 9,0. [Acht Thoraxsegmente überliefert. Präannuli relativ deutlich. Einziger bekannter Panzer von *Chaunoproetus*.] **(45)** *Palpebralia* sp. cf. *Palpebralia nodannulata* (Richter, 1913), Sessacker (auch: Seßacker), Oberscheld, Bl. Oberscheld, Dill-Mulde, Kalk der Adorf-Stufe, Frasnium, Oberdevon, Slg. Müller. – [Siehe Diskussion oberdevonischer Thoraces bei „*Drevermannia*“.] Protopygidium mit einem individualisierten Thoraxsegment, Schale, M-1716, x 9,2. [Präannulus fehlend. Einziges sicher bekanntes Thoraxsegment von *Palpebralia*.] **(46–47)** *Platybole bergica* (Richter, 1913), Üllendahl = ehemalige Ziegelei „Müller & Preuß“, Bl. Wuppertal-Barmen, Bergisches Land, Paeckelmanns „Rote Mergelschiefer, Clymenienmergel der Oberen Cypridinenschiefer“, Dasberg- oder Wocklum-Stufe. – [Siehe Diskussion oberdevonischer Thoraces bei „*Drevermannia*“.] [*Cyrtosymbole bergica* ist die Typusart von *Platybole* Basse & Lemke 2011.] (46) Cranidium zusammenhängend mit acht überlieferten Thoraxsegmenten und Pygidium, SikA.2 von SMF 88174b.1.18, x 10,0. (47) Vier zusammenhängende mittlere oder hintere Thoraxsegmente, SikA.2 von SMF 88174b.1.16, x 10,0. [Präannuli nicht individualisiert.]



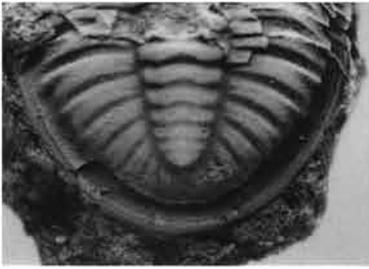
40a



42a



41



40b



42b



45



44



43



47



46

Richter, 1919, aus Kalken der Wocklum-Stufe (Famennium, Oberdevon) von Dzikowiec (= Ebersdorf) bei Nowa Ruda, Sudeten (Polen).

Diagnose: Feist in Feist et al. (2000: S. 523)

Silesiops? sp. 1
Taf. 11, Fig. 51

Material: Originaletikett A: „*Drevermannia schmidtii*“, Originaletikett B: „nicht *schmidtii*“, Wuppertal-Üllendahl, ehemalige Ziegelei „Am Haken“ = Barmen 1, Bl. Wuppertal-Barmen, rechtsrheinisches Schiefergebirge, Rhenoherynikum: Platte (ohne Gegenplatte) mit Resten von kleinen Cranidien, Librigenen, Pygidien, vorwiegend wohl Meraspides, (Steinkerne, Abdrücke, Relief erhaltungsbedingt unscharf), SMF 156b [= SMF 80760], leg. H. Schmidt, 1909, anscheinend keine ursprünglichen Syntypen zu *D. schmidtii*; „Cypridinenschiefer unter dem Clymenienkalk“, Obere Cypridinenschiefer, dsVß (Paeckelmann 1924), Famennium, Oberdevon, unter Vorbehalt: Dasberg-Stufe.

Erläuterungen: Die artliche Identität der verschiedenen Panzerteile ist nicht gesichert. Morphologie: Vorderrand des Cranidiums gerundet, nur bei einem Exemplar mit schwachem Plektrum. Präglabellares Feld nur bei sehr kleinen Individuen vorhanden, kurz (sag.). Pseudotropidia nicht entwickelt. Glabella auffallend projektilförmig, bei Steinkernen vorn sehr hoch über die angrenzenden Teile emporgewölbt. S1 bei Steinkernen und Schale kleiner Individuen sehr deutlich, bei etwas größeren (Meraspides?) dagegen erheblich schwächer. Palpebrallöben fehlend. Fixigenae vorn und hinten deutlich breiter (tr.) als

median. Facialsutur ein adaxial deutlich konvexer Bogen, γ dessen deutlicher Scheitel, δ nicht individualisiert, ϵ/ζ miteinander verschmolzen. Cranidien glatt oder zumindest nicht auffallend gekörnelt. Wangenstacheln bei unbekanntem ontogenetischen Stadien lang. Ocellen fehlend. Sehr kleine, vermutlich meraspide Pygidien zeigen scharf differenzierte Pleuralfelder. Größere sind dagegen erheblich reliiefschwächer, zudem haben sie eine deutliche Hinterrandsfurche, die bei noch größeren fehlt. Für den Vergleich mit *Silesiops?* sp. 2 siehe bei dieser.

In diese Formengruppe scheint auch „*Drevermannia* cf. *pruvosti* Richter & Richter“ aus dem späten Famennium Polens zu gehören (Kościelniakowska 1966: Taf. 5, Fig. 9, 11).

Silesiops? sp. 2
Abb. 2J; Taf. 8, Fig. 23–25, 27

v e.p. 1926 *Drevermannia schmidtii* – Richter & Richter: S. 79 (nur Material von Weringhausen = SMF 156e,f, 80761a,b) (pars = → *Drevermannia* sp. L).

Material: (~) R 31062, H 71487, heute überwachsene Straßenböschung 1 km nordöstlich Weringhausen (auch: Werringhausen), Bl. Lennestadt, östliches Sauerland, rechtsrheinisches Schiefergebirge, Rhenoherynikum: Reste dreier meraspider Cranidien (Steinkerne, z.T. Abdrücke) M-a-1 bis -3 (das sichere Protopygidium M-A-3 könnte artlich zu diesen Cranidien gehören, dito das vielleicht holaspide Cranidium M/H-B-1 und die Librigena M/H-B-2), Nr. 775 (dies ist keine gültige SMF-Katalognummer) [= SMF 80761a,b], Schichtfläche mit *Drevermannia* sp. L; zwei Reste von Cranidien (Steinkerne, ein Abdruck)

Tabelle 5: Übersicht über die Materialgrundlage und Maße für Teile derselben. Vermittelt ist jeweils die Länge (sag.).

Katalognummer	Panzer	Cranidium oder Librigena	Protopygidium / Pygidium?	Maximale Thoraxbreite	Dokumentation, Auswahl
Metaprotaspides: 0					
Meraspides, Stadium bekannt: 0					
Meraspides, Stadium unbekannt, Phase-2a-morphe: 0					
Holaspides: Keine sicher bekannt					
Meraspides, Stadium unbekannt, Phase-1-morphe					
SMF 80761, M-a-1		ca. 1,2 mm			Taf. 8, Fig. 23
-, M-a-2		1,4 mm			Taf. 8, Fig. 23
Meraspis, taxonomisch unsicher (s.u.)					
-, M-a-3			1,2 mm		Taf. 8, Fig. 23
Möglicher Grenzbereich Meraspides/Holaspides, Phase-2b-morphe					
SMF 80756b		ca. 2,5 mm			Taf. 8, Fig. 27
Mögliche Holaspides, taxonomisch unsicher (s.u.), Phase-2b-morphe					
SMF 80761, M/H-B-1		3,9 mm			Taf. 8, Fig. 23
-, M/H-B-2, Librigena		4,5 mm incl. Wangenstachel			Taf. 8, Fig. 25

von anderen Schichtflächen, SMF 156e [= SMF 80756–80757], anscheinend keine ursprünglichen Syntypen zu *D. schmidtii*; Schiefer-Sandstein-Folge (Clausen 1978), Dasberg- oder Wocklum-Stufe (Stufe wegen Problemen bei der genauen Abgrenzung beider Stufen voneinander hier nicht genau festzulegen), spätes Famennium, Oberdevon.

Maße: Siehe Tab. 5.

Morphologie: M-a-1 bis -3 (SikA.1): Die Interpretation dieser Cranidien als Meraspides geschieht ausschließlich aufgrund ihrer geringen Dimensionen, dabei in Analogie zu den Verhältnissen bei *D. schmidtii*. Vorderrand des Cranidium etwas und gleichmäßig gebogen. Vordersaum (SikA.2) median mit horizontal gestelltem, schwachem Plektrum. Vordersaum schmal (sag.), etwas konvex, jedoch nicht leistenartig, ganz mit kräftigen vorderrandparallelen Leistchen bestanden. Präglabellares Feld anscheinend sehr schmal (sag.), angezeigt durch eine reliefstarke Pseudotropidia: Sie zieht zwischen der präglabellaren Furche und der flachen Vordersaumfurche nicht ganz die Kontur des Vorderrandes der Glabella nach und setzt sich lateral am Vorderrand der Fixigenae fast gestreckt bis zu einem Punkt der Facialsutur fort, der etwas hinter β liegt. (SikA.2 zeigt präglabellar anstelle der Pseudotropidia ein schmales [sag.] präglabellares Feld.) Glabella relativ zu ihrer Breite sehr lang (sag.), Vorderrand eng gerundet, Außenränder vor γ zunächst schwach vorwärts divergierend, dahinter merklich rückwärts divergierend. Stirnlobus hochgewölbt. S1 deutlich. S2–S3 selbst auf dem Steinkern fehlend. Der Occipitalring ist für kein Exemplar beschreibbar. Dorsalfurche zumindest entlang den Seitenrändern der Glabella scharf eingetieft. Fixigenae vorn mäßig schmal (tr.), nach rückwärts bis γ sich wenig verschmälernd (tr.), dahinter wieder wenig verbreitert. Hintersaum ziemlich kurz (tr.). Palpebrallöben fehlend. β etwa querab der präglabellaren Furche, also gegenüber dem vordersten Punkt des Cranidium nur wenig nach hinten versetzt. Suture hinter β sofort etwas nach adaxial abbiegend, dahinter ein nach adaxial etwas konvexer Bogen (besonders deutlich am diesbezüglich besser erhaltenen Steinkern), γ etwa querab der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel der Glabella gelegen. δ nicht entwickelt. ε und ζ miteinander vereinigt. $\varepsilon/\zeta-\omega$ sehr kurz, etwas divergent stehend. Glabella und Fixigenae sehr fein gekörnelt.

Meraspis oder Holaspis SMF 80756b: Dieses Cranidium hat eine gut entwickelte Pseudotropidia, die Glabella ist von nach adaxial gleichmäßig konvexen Seiten begrenzt, die Fixigenae sind vorn etwa so breit wie die Glabella und die Facialsuturen verlaufen fast parallel zu den Dorsalfurchen.

Mögliche Holaspis M/H-B-1: Cranidium im Umriss subtrapezoidal, Vorderrand deutlich gebogen. Vordersaum: etwa 0,6 mal so breit (tr.) wie die Basis des Cranidium und median so lang (sag.) wie der

Occipitalring; merklich gepolstert und schwach nach dorsal aufgestellt, Außenkante ganz mit scharfen vorderrandparallelen Leistchen bedeckt, dorsal dagegen nur weit vorn mit zwei Leistchen; hinten median reicht der Saum bis fast unmittelbar an die Glabella, präglabellares Feld also fehlend. Vordersaumfurche ein undeutlicher Schalenknick. Glabella glatt, deutlich länger als breit, im Umriss koniform, Vorderrand eng gerundet, Außenränder gestreckt, bei γ praktisch nicht eingezogen, gleichmäßig vorwärts konvergierend. Mittlere Abschnitte der Occipitalfurche ziemlich weit (sag.) (?Erhaltung). Occipitalring mit feinem, etwas vor seiner Mitte platziertem Knötchen, occipitale Loben nicht individualisiert. Fixigenae überall von fast gleicher Breite (tr.). Palpebrallöben nicht entwickelt. Hintersaumfurche scharf und tief. Sehr kurzer (tr.) Hintersaum proximal nur an rückwärtige Partien des Occipitalrings anschließend. $\beta-\beta$ gegenüber dem Vorderrand der Glabella etwas nach hinten versetzt; γ und δ äußerst schwach angedeutet (wobei es unklar bleibt, in welchem Maße dies erhaltungsbedingt ist); ε mit ζ vereinigt; $\varepsilon/\zeta-\omega$ kurz, deutlich divergent stehend.

Meraspis oder Holaspis M/H-B-2: Die relativ große Librigena könnte in den Grenzbereich Meraspis/Holaspis gehören. Vordersaum mäßig breit, ganz mit kräftigen vorderrandparallelen Leistchen bedeckt, die sich auf äußeren Teilen des Wangenstachels bis in seine Spitze fortsetzen. Vordersaumfurche ein schwacher Schalenknick. Wangenfeld flach gewölbt (tr.), wesentlich breiter als der Vordersaum, glatt. Hintersaumfurche scharf, kurz (exs.), kaum in den Wangenstachel einschneidend. Hintersaum sehr kurz (tr.), sofort steil nach hinten gestellt. Facialsutur ähnlich wie bei *D. schmidtii*, Suture vor γ jedoch nicht exsagittal, sondern scharf nach abaxial geneigt, ε/ζ unmittelbar an der Hintersaumfurche; ω sehr dicht an der Innenkante des Wangenstachels. Wangenstachel deutlich mehr als dornartig, hinten sich recht abrupt verjüngend (tr.), sein innerer Anteil wie der äußere mit Leistchen.

Thoraxsegmente (Taf. 8, Fig. 24): Die mehr oder weniger isolierten Elemente, z.T. mit relativ deutlichen Präannuli, auf dem Handstück SMF 80761 werden hier nicht näher diskutiert. Ihre Taxonomie ist unsicher (*Silesiops?* vs. *Drevermannia*).

Protopygidium M-a-3: An dem nicht näher beschreibbaren Element fällt besonders der Rippenbau des späteren Pygidium auf: Die kaum voneinander getrennten Rippenäste sind durch weite (exs.) Pleuralfurchen voneinander getrennt, wodurch der Eindruck einer ziemlich zerklüfteten Struktur entsteht. Körnelung ist nicht zu erkennen.

Taxonomie: Eine Zugehörigkeit der meraspiden Cranidien M-a-1 bis -3 zu den dagegen größeren von *Drevermannia* sp. L, mit denen sie vergesellschaftet sind, ist aus folgenden Gründen auszuschließen: Die Glabellen vergleichbar kleiner Cranidien aller *Drevermannia* sind durch gestreckte, dabei gleichmäßig

vorwärts konvergierende Außenränder gekennzeichnet. Die bei M-a-1 bis -3 auftretende Pseudotropidia fehlt bei allen *Drevermannia*. Das präglabellare Feld dieser drei Cranidien ist deutlich relativ kürzer als bei *D. sp. L.* Bei artlicher Identität der verglichenen Funde würde dies auf eine Ontogenie weisen, die man bisher nicht kennt.

Das Cranidium M/H-B-1 unterscheidet sich von dem fast gleich großen Cranidium M/H- γ -3 von *D. sp. L.* deutlich durch den viel längeren (sag.), nicht wulstartigen Vordersaum, das fehlende präglabellare Feld, die von weniger deutlich konvergierenden Seiten begrenzte Glabella und den breiteren (exs.) Hintersaum. Bei *D. schmidtii* und *D. richteri* ändert sich bei Exemplaren im Grenzbereich Meraspis/Holaspis der Vordersaum habituell nicht mehr sehr. Daher scheinen hier artverschiedene Cranidien vorzuliegen. Allerdings unterscheidet sich M/H-B-1 von den sicheren *Silesiops?* sp. 2 durch die nach adaxial nicht konvexe Dorsalfurche.

Librigena M/H-B-2 sollte wegen des breiten Vordersaums artlich eher zu dem Cranidium M/H-B-1 als zu *D. sp. L.* gehören. Das sich nahe bei M/H-B-2 befindliche Cranidium M/H-B-3 von *D. sp. L.* passt größenmäßig zwar sehr gut zu dieser Librigena. Fügt man beide zusammen, verbreitern sich Vordersaum und -furche ab der Librigena allerdings ungewöhnlich absatzlos und drastisch.

Das Protopygidium M-a-3 erinnert in seinem Rippenbau sowohl an vergleichbar große *D. schmidtii* als auch an *Silesiops? asperulus* (s. Chlupáč 1966: Taf. 18, Fig. 5). Wegen dieser taxonomischen Unsicherheit wird es nachfolgend nicht näher behandelt.

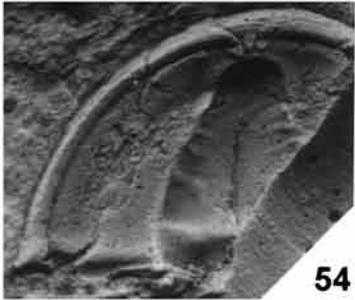
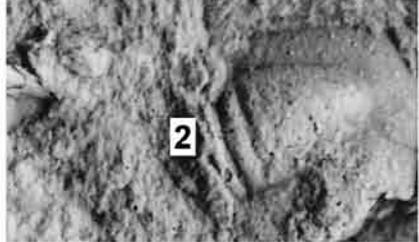
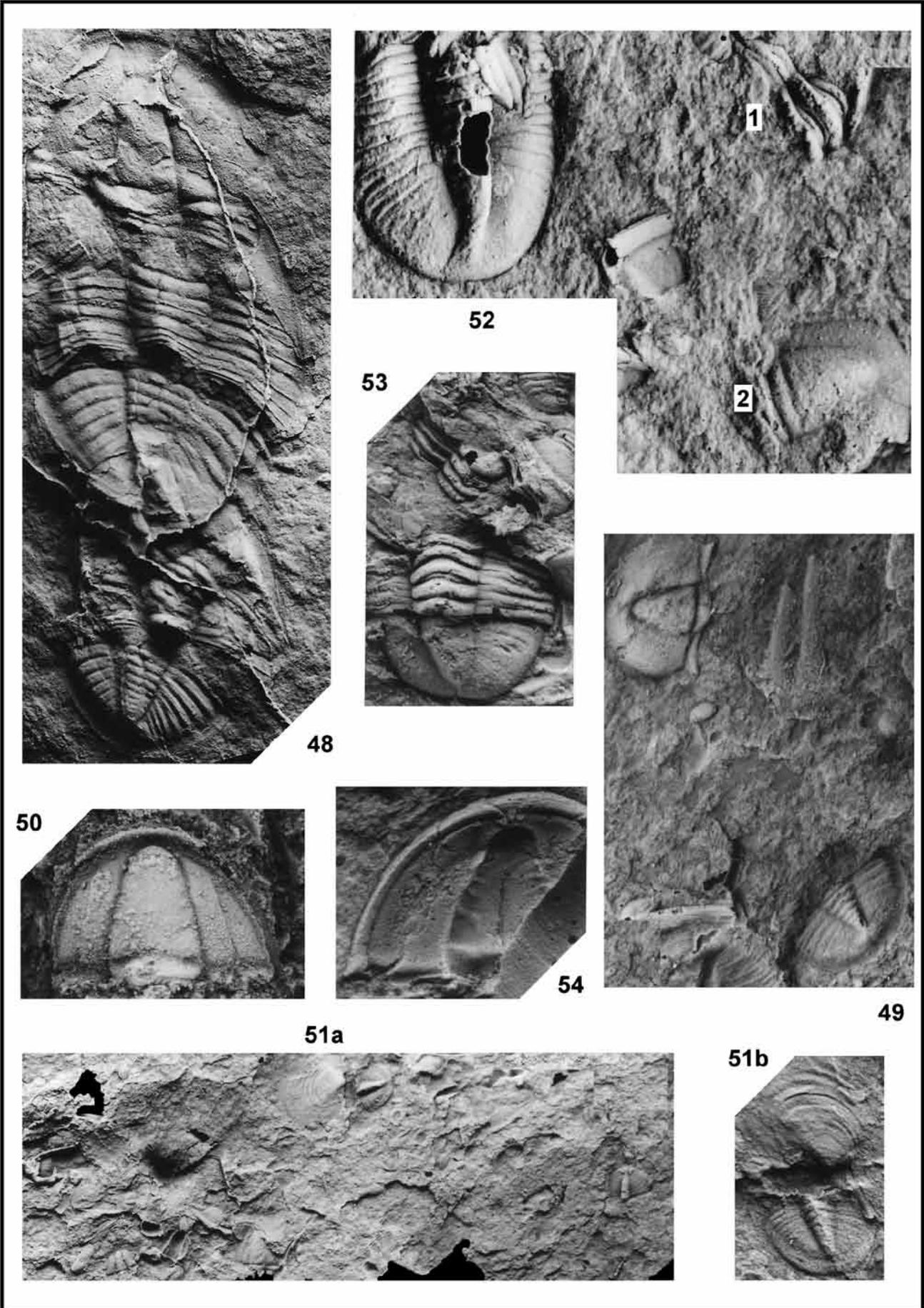
Vergleiche: Den meraspiden Cranidien M-a-1 bis -3 ähnlich ist der nur von schlecht erhaltenen Steinkernen her bekannt gemachte Archegoninae *Chlupacula (Chiides) moravica* (Chlupáč) (Chlupáč 1966: Taf. 17, Fig. 1–3). Sie unterscheidet sich zunächst, d.h. vorbehaltlich besser erhaltenen Materials, nur durch die relativ etwas längere Glabella und den vermutlich weiter hinten liegenden Punkt β . Dagegen ähnlicher ist *Silesiops? asperulus* (s. Chlupáč 1966: Taf. 18, Fig. 2–3, 7–8, 11). Bei ihren Meraspides? stehen die Außenränder der Glabella vor γ allerdings merklich konvergent. Bemerkenswert ist das Auftre-

ten einer Pseudotropidia an einigen Cranidien von *S.? asperulus* (s. Chlupáč 1966: Taf. 18, Fig. 2, und auch auf der Librigena der Taf. 18, Fig. 1). Neben dieser und *Silesiops korni* (deutlich bei Feist in Feist et al. 2000: Taf. 3, Fig. 30 = Meraspis oder frühe Holaspis) sind die meraspiden Cranidien von *Silesiops?* sp. 2 sowie das (meraspide?) Cranidium von *Silesiops?* sp. von Grimminghausen (Taf. 8, Fig. 28 d.v.U.) die bislang einzigen mit einer derartigen Struktur. Bei *S. korni* scheint sie allerdings nur präfixigonal bzw. nicht präglabellar entwickelt zu sein. Vielleicht homolog, habituell jedoch verschieden sind präfixigonale leistenartige Verdickungen bei Cranidien aus Marokko, die Alberti (1974: Abb. 10.6, .8, .13) nur schwer nachvollziehbar als *Mirabole kielanae* (Osmólska) beschrieben hat. Vergleichbares auch bei zwei chinesischen *Mirabole*, wie bereits bemerkt immer nur bei sehr kleinen Individuen (Yuan & Xiang 1998: Taf. 29, Fig. 15, Taf. 30, Fig. 9). Die entsprechenden Cranidien unterscheiden sich von *S.? sp. 2* durch die hinten flügelartig verbreiterten Fixigenae.

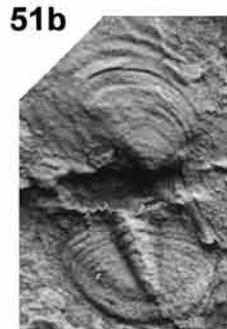
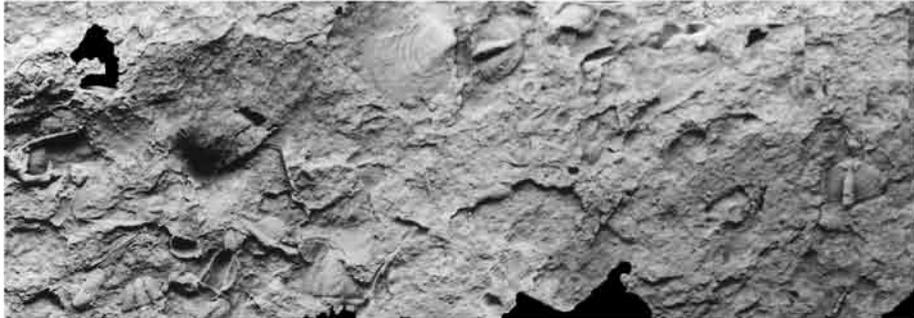
Silesiops? sp. 1 (s.o.) ist für einen detaillierten Vergleich zwar nicht gut genug erhalten. Die hier deutlich abaxial konkaven Facialsuturen und demgemäß hinten ziemlich verbreiterten Fixigenae sowie die fehlende Pseudotropidia bei wahrscheinlich Meraspides unterscheiden aber zunächst offensichtlich von *S.? sp. 2*. Damit steht jene näher an *Silesiops* als diese.

Diskussion: Unter diesen Voraussetzungen erscheint eine Zuordnung der meraspiden Cranidien M-a-1 bis -3 zu *Silesiops?* vertretbar. Die Situation ändert sich, wenn man das mutmaßlich holaspide Cranidium M/H-B-1 mit einbezieht: Wegen seiner an *Drevermannia* erinnernden Facialsutur ist es nur schwierig bei *Silesiops* mit seiner deutlich bis sehr deutlich konkaven Suture unterzubringen. Dieses Problem löst sich jedoch dann auf, wenn man den Umfang von *Silesiops* um *Silesiops? asperulus* erweitert. In *S.? asperulus* verläuft die Suture sehr ähnlich wie bei Cranidium M/H-B-1. Feist (in Feist et al. 2000) hatte diese Möglichkeit im Rahmen der Behandlung von *Silesiops* nicht diskutiert. Dagegen rückte Lerosey-Aubril (2006: S. 98) *S.? asperulus* in die Nähe von *Silesiops korni*. Die Frage, ob eine Erweiterung von

Tafel 11: (48–49) *Frithjofia weddigei* Basse, 2007, Straße Wissinghausen–Küstelberg, Bl. Niedersfeld, östliches Sauerland, Tonstein der *Palmatolepis expansa*-Conodontenzonenzone, Dasberg- oder Wocklum-Stufe. – [Siehe Diskussion oberdevonischer Thoraces bei „*Drevermannia*“ und *Drevermannia* sp. S.] (48) Holotypus (vorn) und Paratypus, Holaspides, SikA.1 von SMF 79454.1b, 79454.2b, x 3,5. [Präannuli soweit erkennbar nicht individualisiert.] (49) Hypotypen (hiermit), sehr kleines Cranidium (SikA.1), vermutlich Meraspis, und zwei Pygidien (SikA.1 bzw. .2), Abguss von SMF 80766b, x 10,5. (50) *Chaunoproetus?* sp., Berge, Bl. Meschede, nördliches Sauerland, „vermutlich V β “, somit: Dasberg- oder Wocklum-Stufe. Cephalon, Steinkern, SMF 156g [= SMF 80764], x 7,0. (51) *Silesiops?* sp. 1, Barmen 1, Bl. Wuppertal-Barmen, „Cypridinenschiefer unter dem Clymenienkalk“, Obere Cypridinenschiefer, Dasberg- oder Wocklum-Stufe. (51a) Cranidien, Librigenen, Pygidien, vorwiegend wohl Meraspides (SikA.1 und .2), Abguss von SMF 156b [= SMF 80760], x 4,5. (51b) Ausschnitt aus Fig. 51a, Pygidium mit langer Rhachis und deutlicher Hintersaumfurche (SikA.1), wahrscheinlich späte Meraspis, x 10,0. (52–54) *Drevermannia schmidtii* Richter, 1913, Locus typicus und Stratum typicum, Paraneotypen. (52) Zwei vordere Thoraxsegmente, T-1¹ (SikA.1) (Präannuli gut entwickelt), M7- oder holaspides Pygidium² (SikA.1) (beachte die nur vorn entwickelte Segmentierung), weitere Panzerteile (SikA.1), x 12,5. (53) Pygidium und fünf zugehörige Thoraxsegmente, mutmaßliche Holaspis, H-A-4 (SikA.1) (Präannuli nicht entwickelt), x 8,5. (54) Cephalon mit trichterförmiger rostraler Platte in situ, frühe Holaspis?, SikA.2 von SMF 156a.1 [= SMF 80758.2], x 10,0. [Der Tubus des Trichters überbrückt die Unterseite des präglabellaren Feldes nicht ganz.]



51a



Silesiops um *S. ? asperulus* sinnvoll ist, kann hier im Detail nicht behandelt werden. Neben den Cranidien und meraspiden Protopygidien von *S. ? asperulus* müssten dazu auch die holaspiden Pygidien bekannt gemacht werden. Ein *Drevermannia*-Habitus der Facialsutur kann in sehr verschiedenen Gattungen auftreten und wird hier jeweils neben deutlich anderen Morphologien oft als zulässig betrachtet (Hahn et al. 1994). Von daher scheint es sinnvoll, *Silesiops* entsprechend zu erweitern. Für *S. ? sp. 2* wäre das Vorhandensein eines *Drevermannia*-Habitus durchaus mit der Besiedlung gleicher Habitate wie *Drevermannia* und daraus folgenden strukturellen Adaptionen zu erklären. Alternativ müssten *S. ? asperulus* und *S. ? sp. 2* in einer neuen Gattung untergebracht werden. Dies ist beim gegenwärtigen Materialbestand jedoch wenig zweckmäßig. So betrachtet, erscheint die Kombination *S. ? sp. 2* derzeit am sinnvollsten.

7. Diskussion

Hauptthema dieses Beitrags sind Aspekte der larvalen Ontogenie einer revidierten *D. schmidti*. Die erhaltenen Ergebnisse eignen sich für verschiedene Anwendungen. Für die Taxonomie von *D. schmidti* ergibt sich, dass die Art ohne Kenntnis der Ontogenie zunächst nicht sicher identifiziert werden kann. Selbst Einzelfunde die morphologisch in das oben vermittelte Schema von *D. schmidti* passen, muss man nun in Offener Nomenklatur führen. Das ist zunächst die Konsequenz aus der Übereinstimmung verschiedener Arten von *Drevermannia* hinsichtlich bestimmter Stadien bei gleichzeitig abweichenden Phasen der Ontogenie.

Ob die neuen Daten zur Ontogenie den Umfang von *Drevermannia* beeinflussen, kann man noch nicht beurteilen. Dazu bedarf es der Kenntnis der Ontogenien anderer, möglichst nah verwandter Taxa, um die festgestellten Unterschiede überhaupt bewerten zu können. Noch weniger ist diesbezüglich zu den Drevermanniinae zu sagen, so man sie als gültig betrachten will. Denn von anderen Genera als *Drevermannia* sind keine Ontogenien bekannt.

Damit soll und kann diesen Aspekten der larvalen Ontogenie noch keine Bedeutung für die Systematik unterstellt werden. Wenn Unterschiede in den Ontogenien von Taxa vorhanden sind, muss man sie zunächst erfassen und darstellen. Daraus kann an sich noch keine Wertigkeit abgeleitet werden. Der nächste Schritt ist dann die Erfassung in größerem Maßstab, um eventuell vorhandene Muster und ihre Veränderung in Raum und Zeit zu erkennen. Erst daraus ergäben sich die Voraussetzungen für eine Bewertung, auch indem man unbedeutende von bedeutenden Mustern unterscheiden kann.

Gegenwärtig, also auf einer sehr schmalen Datengrundlage möchte man den behandelten Aspekten der larvalen Ontogenie, vor allem dem Grad der Phasenhaftigkeit, allerdings keine hohe systematische

Bedeutung einräumen. Arten von *Drevermannia*, die sich morphologisch sehr ähneln und geologisch gesehen synchron sind, scheinen in ihren Ontogenien rein quantitativ schwach individuell und vielleicht auch durch Übergänge miteinander verbunden zu sein. Dies lässt eher an Aktivitäten auf der Ebene von Hox-Genen denken. Das kann aber im Wesentlichen ein Feedback auf Umweltbedingungen bedeuten, womit die morphologischen Folgen noch nicht einmal Trennungen von Arten bedingen müssten.

Sollte sich diese Einschätzung als zutreffend erweisen, läge die eigentliche Bedeutung dieser Revision in der Identifizierung von Aspekten der Ontogenie, denen kein großer Wert für die Systematik zukommt. Bislang liegt sie darin, verschiedene larvale Ontogenien bei Taxa nachgewiesen zu haben, deren Adultstadien einander sehr ähneln.

Im gegenteiligen Fall würde sich ganz allgemein die Frage stellen, welchen Wert eine Systematik hat, die sich ausschließlich auf Ähnlichkeiten von *Holaspides* gründet.

8. Schlussfolgerungen

Das Typusmaterial von *Drevermannia schmidti* wurde auf topo- und stratotypische Funde begrenzt. Untersuchungen daran zeigen, dass ältere Bearbeiter die Art nur unzureichend charakterisiert haben. Im Meraspis-Stadium sind am Cranium nun Phasen zu erkennen, die sich durch unterschiedliche Grade der Differenziertheit und Körnelung unterscheiden. Daneben liegen neue Kenntnisse zu *Holaspides* und zum Bau des Thorax vor. Damit ist die Ontogenie von *D. schmidti* besser dokumentiert als von jedem anderen Proetida. Diese Informationen werden zunächst ausschließlich für die Systematik von Taxa der Artgruppe verwendet bzw. nicht für höhere.

Vergleiche werden so interpretiert, dass *D. schmidti* zunächst auf dieses Typusmaterial zu beschränken ist. Alle anderen *Drevermannia* zeigen vor allem in ihrer Ontogenie subjektiv kleine Unterschiede: Entweder ist hier überhaupt keine derartige Phasenhaftigkeit zu erkennen, oder es deuten sich zeitliche Verschiebungen im Auftreten der Phasen an, oder es kommt zum Ausfall einer einzelnen Phase. Für einige ursprünglich zu *D. schmidti* gestellte Funde kommen ganz andere Taxonomien infrage.

In den Ontogenien von *D. schmidti* und *D. sp. c.* *D. schmidti* festgestellte Muster kann man versuchsweise auf Funde aus dem Unterkarbon von Menorca projizieren. Danach ist *Drevermannia pruvosti* als pädomorphen Taxon aus der Gruppe um *Menorcaspis* zu interpretieren.

Thoraces oberdevonischer Phillipsiidae sind, soweit bekannt, durch schwach entwickelte Präannuli gekennzeichnet, die auch teilweise oder ganz fehlen können. Bei den Archegoninae des Unterkarbons scheint die Situation ähnlich zu sein. Im Mitteldevon haben die Proetidae gut entwickelte, die Tropido-

coryphidae gar keine Präannuli. Aus einem dieser zwei Taxa sind die Phillipsiidae abzuleiten. Für die Präannuli der Phillipsiidae bedeutet dies, sie sind entweder degeneriert oder stellen ein apomorphes Merkmal dar.

Danksagung

Dr. Karsten Weddige (seinerzeit Senckenberg Forschungsinstitut, Frankfurt am Main) gestattete Untersuchungen im Institut und Ausleihe von umfangreichem Material. Das Review führte Prof. Carsten Brauckmann (TU Clausthal) durch. Stephan Bialas (Wuppertal), Ulrich Lemke (Wetter/Westfalen), Peter Müller (Langenhahn) und Thomas Paul (Oberbettingen) stellten Funde leihweise zur Verfügung. P. Müller vermittelte zudem Forschungsergebnisse, U. Lemke führte einige Literaturrecherchen durch. Allart P. van Viersen (Naturhistorisch Museum Maastricht, Niederlande) überarbeitete das Englisch. Prof. Michael Amler (seinerzeit Philipps-Universität, Marburg) ermöglichte Recherchen in der Marburger Sammlung. Profs. R. Thomas Becker (Westfälische Wilhelms-Universität, Münster) und Dieter Korn (Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlin) informierten über das dsVß von Wuppertal. Für diese Unterstützung danke ich sehr herzlich!

9. Literaturverzeichnis

- Alberti G. 1969. Trilobiten des jüngeren Siluriums sowie des Unter- und Mitteldevons. I. Mit Beiträgen zur Silur-Devon-Stratigraphie einiger Gebiete Marokkos und Oberfrankens. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft 520, 692 S.
- Alberti H. 1974. Neue Trilobiten (Chaunoproetiden, Mirabolen) aus dem Ober-Devon IV–VI (Nord-Afrika und Mittel-Europa) – Beitrag 2. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 146(2), 221–261.
- Alberti H. 1975. Neue Trilobiten (*Waribole*) aus dem Ober-Devon IV bis V (Nord-Afrika und Mittel-Europa) – Beitrag 4 – nebst Revision einiger Typus-Spezies der Proetidae Salter, 1864, aus dem Ober-Devon II–V. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 150(2), 207–226.
- Alberti H, Groos-Uffenorde H, Streef M, Uffenorde H, Walliser OH. 1974. The stratigraphical significance of the *Protognathodus* fauna from Stockum (Devonian/Carboniferous boundary, Rhinish Schiefergebirge). Newsletter Stratigraphy 3(4), 263–276.
- Archinal A. 1990. Revision von *Kulmiella leei* (Trilobita, Unter-Karbon). Senckenbergiana Lethaea 70(1/3), 105–131.
- Archinal A. 1991. Neudefinition der Untergattung *Archegonus* (*Phillibole*) und die Gattungen *Semiproetus* und *Proliobole* (Trilobita, Ober-Devon und Unter-Karbon). Senckenbergiana Lethaea 71(3/4), 189–202.
- Bartzsch K, Weyer D. 1986. Biostratigraphie der Devon/Karbon-Grenze im Bohlen-Profil bei Saalfeld (Thüringen, DDR). Zeitschrift für geologische Wissenschaften 14(2), 147–152.
- Bartzsch K, Hahne K, Weyer D. 1998. Der Hangenberg-Event (Devon/Karbon-Grenze) im Bohlen-Profil von Saalfeld (Thüringisches Schiefergebirge). Abhandlungen und Berichte für Naturkunde (Museum für Naturkunde Magdeburg) 20, 37–58.
- Basse M. 1996. Trilobiten aus mittlerem Devon des Rhenohercynikums: I. Corynexochida und Proetida (1). Palaeontographica Abt. A 239(4–6), 89–182.
- Basse M. 1997. Trilobiten aus mittlerem Devon des Rhenohercynikums: II. Proetida (2), Ptychopariida, Phacopida (1). Palaeontographica Abt. A 246(3–6), 53–142.
- Basse M. 2002. Eifel-Trilobiten. 1. Proetida. Goldschneck-Verlag, 152 S.
- Basse M. 2007. *Frithjofia weddigei* sp.n. (Drevermanniinae; Trilobita) aus Schiefen der Dasberg-Stufe (spätes Famennium; Oberdevon) des östlichen Sauerlandes (Rheinisches Schiefergebirge; Rhenohercynikum). Senckenbergiana Lethaea 87(1), 71–77.
- Basse M. 2009a. Referat 265. „Vela, J.A. & Corbacho, J. (2007): Note about larval stages of *Drevermannia* (Lower Carboniferous) from Cànoves (Barcelona, Spain). Scripta Musei Geologici Seminarii Barcinonensis, Series Palaeontologica II, 19–30.“, Zentralblatt für Geologie und Paläontologie Teil II 2009(1/2), 315–317.
- Basse M. 2009b. Catalogus typorum trilobitorum Germaniae: I. Trilobites Cambrii, Ordovici et Silurici – saxa erratica inclusa. II. Trilobites Devonici et Infracarbonici. In: Fossilium Catalogus I: Animalia 2009(147). Leiden, Backhuys und Weikersheim, Margraf Publishers, 380 S.
- Basse M. 2009c. Referat 642. „Lerosey-Aubril, R. (2006): Ontogeny of *Drevermannia* and the origin of blindness in Late Devonian proetoid trilobites. Geological Magazine, 143: 89–104.“, Zentralblatt für Geologie und Paläontologie Teil II 2009(3/4), 720–723.
- Basse M, Lemke U. 2011. *Cyrtosymbolina nieensis* n. gen. et n. sp., *Tireisiasibole* n. gen. und *Platybole* n. gen. (Cyrtosymbolinae: Trilobita) aus dem Famennium (Ober-Devon) Deutschlands. Dortmunder Beiträge zur Landeskunde, naturwissenschaftliche Mitteilungen 43, 51–93.
- Basse M, Weddige K. 2004. Typen-Katalog der Trilobiten-Sammlung des Naturmuseums und Forschungsinstituts Senckenberg. Senckenbergiana Lethaea 84(1/2), 141–172.
- Brauckmann C. 1985. Eine weitere Art der Cyrtosymbolinae mit vollständig erhaltenem Thorax (Trilobita, Ober-Devon). Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal 38, 150–153.
- Brauckmann C, Brauckmann B. 1986. Famennian trilobites: an outline on their stratigraphical importance. Annales de la Société géologique de Belgique 109, 9–17.
- Brauckmann C, Hahn G. 1984. Trilobites as index fossils at the Devonian–Carboniferous Boundary. In: E Paproth, M Streef (Hrsg.), The Devonian–Carboniferous Boundary. – Courier Forschungsinstitut Senckenberg 67, 11–14.
- Brauckmann C, Chlupáč I, Feist R. 1993. Trilobites at the Devonian–Carboniferous boundary. Annales de la Société géologique de Belgique 115(2), 507–518.
- Chatterton B, Fortey R, Brett K, Gibb S, McKellar R. 2006. Trilobites from the upper Lower to Middle Devonian Timrhanhart Formation, Jbel Gara el Zguilma, southern Morocco. Palaeontographica Canadiana 25, 177 S.
- Chlupáč I. 1956. Nález spodnokarbonské fauny u Hranic na Moravě. Věstník Ústředního ústavu geologického 31, 268–273.
- Chlupáč I. 1961. Preliminary Report on Some New Upper Devonian Trilobites from the Moravian Karst. Věstník Ústředního ústavu geologického 36, 477–481.
- Chlupáč I. 1966. The Upper Devonian and Lower Carboniferous trilobites of the Moravian Karst. Sborník geologických Věd, Paleontologie 7, 143 S.
- Chlupáč I, Feist R, Morzadec P. 2000. Trilobites and standard Devonian stage boundaries. In: P Bultynck (Hrsg.), Subcommission on Devonian Stratigraphy. Fossil groups important for boundary definition. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 220, 87–98.
- Clausen C-D. 1978. Geologische Karte Nordrhein-Westfalen 1:25000, Erläuterungen, 4814 Lennestadt. Krefeld, Geologisches Landesamt Nordrhein-Westfalen, 474 S.
- Clausen C-D, Korn D. 2008. Höheres Mitteldevon und Oberdevon des nördlichen Rheinischen Schiefergebirges (mit Velberter Sattel und Kellerwald). In: Deutsche Stratigraphische Kommission (Hrsg., Koordination u. Redaktion: K Weddige für die

- Subkommission Devon), Stratigraphie von Deutschland VIII. Devon. Schriftenreihe der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften 52, 439–481.
- Dacqué E. 1921. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Borntraeger, VIII + 777 S.
- Deutsche Stratigraphische Kommission (Hrsg.). 2002. Stratigraphische Tabelle von Deutschland 2002.
- Drevermann F. 1901. Die Fauna der oberdevonischen Tuffbreccie von Langenaubach bei Haiger. Jahrbuch der Königlich Preussischen Geologischen Landesanstalt und Bergakademie von Berlin 21 [für 1900], 99–207.
- Erben HK. 1961. Blinding and extinction of certain Proetidae (Tril.). Journal of the Palaeontological Society of India 3, 82–104.
- Erben HK, Zagora K. 1967. Devonian of Germany. In: DH Oswald (Hrsg.), International Symposium of the Devonian System Vol. I. Calgary, Alberta Society of Petroleum Geologists, 53–68.
- Ernst HU, Rudolph F. 2002. Trilobiten Weltweit – Die Welt der Dreilapper und ihr Spiegelbild in der Philatelie. Pfeil-Verlag, 118 S.
- Feist R. 1992. Trilobiten aus dem Devon/Karbon-Grenzprofil an der Grünen Schneid (Zentrale Karnische Alpen, Österreich). In: HP Schönlaub, A Daurer (Hrsg.), Neuergebnisse aus dem Paläozoikum der Ost- und Südalpen. Jahrbuch der Geologischen Bundes-Anstalt 135(1), 21–47.
- Feist R, Lerosey-Aubril R. 2005. The type species of *Cyrtosymbola* and the oldest (Famennian) cyrtosymboline trilobites. Acta Palaeontologica Polonica 50(3), 465–475.
- Feist R, Lemke U, Korn D. 2000. Trilobiten aus der *Wocklumeria*-Stufe des höchsten Oberdevon von Apricke, Sauerland. Senckenbergiana Lethaea 79(2), 517–539.
- Fenner J. (sine anno). Makro- und Megafauna - Originale Geowissenschaftliche Sammlungen der BGR, Berlin, 104 S. HTTP://www.bgr.bund.de
- Fortey R, Owens RM. 1975. Proetida – a new order of trilobites. Fossils and Strata 4, 227–239.
- Fuchs A, Paeckelmann W. 1928. Blatt Barmen. Erläuterungen zur geologischen Karte von Preußen und benachbarten deutschen Ländern Bl. Nr. 2721. Berlin, Preußische geologische Landes-Anstalt, 99 S.
- Fuchs A, Paeckelmann W. 1979. Erläuterungen zu Blatt 4709 Wuppertal-Barmen, 2. Auflage. Krefeld, Geologisches Landesamt Nordrhein-Westfalen, VII + 96 S.
- Gallwitz H. 1928. Stratigraphische und tektonische Untersuchungen an der Devon-Carbongrenze des Sauerlandes. Jahrbuch der Preussischen Geologischen Landesanstalt 48 [für 1927], 487–527.
- Grabert H. 1964. Ebbe-Antiklinorium und Attendorner Muldensystem. Decheniana 116, 120–129.
- Grabert H. 1967. Devonian Strata in the Central part of the Rhenish Massif (Rheinisches Schiefergebirge, North Rhine-Westphalia, Germany). CSPG Special Publications 1967, 1–10.
- Hahn G. 1967. Die Gattung *Archegonus* Burmeister 1843 (Trilobita) im Etroengt des Morvan (Zentral-Frankreich). Paläontologische Zeitschrift 41(1/2), 91–103.
- Hahn G, Brauckmann C. 1984. Zur Kenntnis ober-devonischer Trilobiten aus dem Bergischen Land. Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal 37, 116–124.
- Hahn G, Hahn R. 1969. Trilobitae carbonici et permici I. (Brachymetopidae, Otarionidae, Proetidae: Proetinae, Dechenellinae, Drevermanniinae, Cyrtosymbolinae). Fossilium Catalogus. I: Animalia 1969(118). `s-Gravenhage, W. Junk, 3–160.
- Hahn G, Hahn R. 1975. Die Trilobiten des Ober-Devon, Karbon und Perm. In: K Krömmelbein (Hrsg.), LEITFOSSILIEN 1. Berlin, Stuttgart, Borntraeger. VIII + 127 S.
- Hahn G, Hahn R. 2002. Phylogenie und Systematik von *Chlupacula* und verwandten Gattungen (Trilobita, Unter-Karbon). Geologica et Palaeontologica 36, 45–77.
- Hahn G, Wunn-Petry I. 1983. Seltene Trilobiten aus der *nasutus*-Zone (Kulm-Fazies, Unter-Karbon). Senckenbergiana Lethaea 64(2/4), 237–255.
- Hahn G, Hahn R, Brauckmann C. 1980. Die Trilobiten des belgischen Kohlenkalkes (Unter-Karbon). 1. Proetinae, Cyrtosymbolinae und Aulacopleuridae. Geologica et Palaeontologica 14, 165–188.
- Hahn G, Hahn R, Brauckmann C. 1994. Trilobiten mit „*Drevermannia*-Habitus“ im Unter-Karbon. Courier Forschungsinstitut Senckenberg 169, 155–193.
- Hahn G, Hahn R, Müller P. 1997. Drevermanniinae (Trilobita) aus dem Aprathium (Unter-Karbon) von Menorca (Balearen, Spanien). Geologica et Palaeontologica 31, 153–178.
- Hawle, I, Corda, A.J.C. 1847. Prodom einer Monographie der böhmischen Trilobiten. Calve, 176 S.
- Hesemann J. 1975. Geologie Nordrhein-Westfalens. Bochumer Geographische Arbeiten, Sonderreihe 2, 416 S.
- Hupé P. 1955. Classification des trilobites. Annales de Paléontologie 41, 111–345 [91–325].
- Jell P, Adrain J. 2003. Available generic names for trilobites. Memoirs of the Queensland Museum 48(2), 331–553.
- Kobayashi T, Hamada T. 1973. Contributions to the geology and palaeontology of southeast Asia, CXIV. Cyrtosymbolids (Trilobita) from the Langgon Red Beds in Northwest Malaya, Malaysia. Geology and Palaeontology of Southeast Asia 12, 288 S.
- Koenen A von. 1886. Ueber Clymenienkalk und Mitteldevon resp. Hercynkalk? bei Montpellier. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie 1886(I), 163–167.
- Kościelniakowska O. 1959. The Upper Devonian in the Northern Synclinorium of the Holy Cross Mts. Bulletin de l'Académie polonaise des Sciences 7(6), 453–456.
- Kościelniakowska O. 1966. Dewon Górny w Północnej części gór Świętokrzyskich. Biuletyn Geologiczny Uniwersitet Warszawski 8, 54–118.
- Kühne F. 1938. Erläuterungen zu Blatt Arnsberg-Süd Nr. 2656 (Neue Nr. 4614). Geologische Karte von Preussen und benachbarten deutschen Ländern. Berlin, Preußische geologische Landes-Anstalt, 52 S.
- Lardeux H, Cavet P. 1994. Paleozoic of the Ligerian Domain. In: JD Keppie (Hrsg.), Pre-Mesozoic Geology in France and Related Areas. Berlin, Heidelberg, Springer, 152–156.
- Legrand-Blain M, Gand G. 2004. Réévaluation de la faune à brachiopodes du Famennien supérieur (Strunien) de la région de Bourbon-Lancy (Morvan, Massif Central Français). Bulletin de la Société d'Histoire naturelle d'Autun 189, 7–26.
- Lerosey-Aubril R. 2006. Ontogeny of *Drevermannia* and the origin of blindness in Late Devonian proetoid trilobites. Geological Magazine 143, 89–104.
- Lerosey-Aubril R, Feist R. 2005a. Ontogeny of a new cyrtosymboline trilobite from the Famennian of Morocco. Palaeontologica Polonica 50(3), 449–464.
- Lerosey-Aubril R, Feist R. 2005b. First Carboniferous protaspid larvae (Trilobita). Journal of Paleontology 79(4), 702–718.
- Lerosey-Aubril R, Feist R. 2005c. Post-protaspid ontogeny of the blind cyrtosymboline *Helioproetus* (Trilobita) from the late Famennian of Thuringia, Germany. Senckenbergiana Lethaea 85(1), 119–129.
- Lerosey-Aubril R, Feist R. 2006. Late ontogeny and hypostomal condition of a new cyrtosymboline trilobite from the Famennian of Morocco. Palaeontology 49(5), 1053–1068.
- Leuteritz K. 1972. Geologische Karte Nordrhein-Westfalen 1:25000, Erläuterungen Blatt 4817 Hallenberg. Krefeld, Geologisches Landesamt Nordrhein-Westfalen, 215 S.
- Leuteritz K. 1981. Geologische Karte Nordrhein-Westfalen 1:25000, Erläuterungen Blatt 4717 Niedersfeld. Krefeld, Geologisches Landesamt Nordrhein-Westfalen, 174 S.
- Linnemann U, Romer RL (Hrsg.). 2010. Pre-Mesozoic Geology of Saxo-Thuringia. From the Cadomian Active Margin to the Variscan Orogen (with contributions of 35 authors). Stuttgart, Schweizerbart, XII + 488 S.
- Lütke F. 1980. Zur Evolution der altpaläozoischen Proetina (Trilobita). Senckenbergiana Lethaea 61(1/2), 73–144.
- Lütke F. 1990. Contributions to a phylogenetical classification of the subfamily Proetinae Salter, 1864 (Trilobita). Senckenbergiana Lethaea 71(1/2), 1–83.
- Maksimova ZA. 1960. Nadsemejstvo Proetoidea Hawle & Corda. In: YA Orlov (Hrsg.), Osnovy paleontologii. Tschlenistonogie, trilobitoobrasnye i rakoobrasnye, 131–140. [In Kyrillisch.]

- McNamara KJ, Feng Yu, Zhou Zhiyi. 2003. Ontogeny and heterochrony in the oryctocephalid trilobite *Arthricocephalus* from the early Cambrian of China. In: PD Lane, DJ Siveter, RA Fortey (Hrsg.), *Trilobites and their relatives. Contributions from the Third International Conference, Oxford 2001. Special Papers in Palaeontology* 70, 103–126.
- Mempel G. 1938. Die marsische Phase der bretonischen Faltung in der Attendorn-Elsper Mulde. *Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt* 58, 566–585.
- Müller P. 2000. Die Trilobiten des belgischen Kohlenkalkes (Unterkarbon). *Nachträge*, 2. *Geologica et Palaeontologica* 34, 89–109.
- Müller P, Brauckmann C. 2010. Trilobiten-Funde aus dem Unterkarbon im Hut-Tal (Ober-Harz, Deutschland). *Geologica et Palaeontologica* 43, 83–91.
- Oehlert DV. 1886. Étude sur quelques trilobites du groupe de Proetidae. *Bulletin de la Société d'Études Scientifiques d'Angers, nouvelle série* 15(1885), 121–143.
- Osmólska H. 1962. Famennian and lower Carboniferous Cyrtosymbolinae (Trilobita) from the Holy Cross Mountains, Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 7, 53–204.
- Owens RM. 1973. British Ordovician and Silurian Proetidae (Trilobita). *Palaeontographical Society Monographs* 127, 98 S.
- Owens RM. 1994. Pseudoextinctions in late Devonian proetide trilobites. *Historical Biology* 9(3), 207–221.
- Owens RM, Tilsley JW. 1995. An atheloptic trilobite assemblage from the Carboniferous of North Devon. *Geological Magazine* 132(6), 713–728.
- Paeckelmann W. 1913. Das Oberdevon des Bergischen Landes. *Abhandlungen der Königlich Preußischen Geologischen Landesanstalt Neue Folge* 70, 356 S.
- Paeckelmann W. 1922. Über das Oberdevon und Untercarbon des Südfügels der Herzkämper Mulde auf Blatt Elberfeld. *Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt* 42 [für 1921], 257–306.
- Paeckelmann W. 1924. Das Devon und Carbon der Umgebung von Balve i. Westf. *Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt* 44 [für 1923], 51–97.
- Paeckelmann W. 1928. Blatt Elberfeld. Erläuterungen zur geologischen Karte von Preußen und benachbarten deutschen Ländern, Bl. Nr. 2720. Berlin, Preußische geologische Landesanstalt, 91 S.
- Paeckelmann W. 1932. Ueber den Nachweis der Wocklumeria-Zone im Oberdevon des Bergischen Landes. *Berichte über die Versammlungen des Niederrheinischen geologischen Vereins* 1931, 96–100.
- Paul H. 1939. Die Etroengt-Schichten des Bergischen Landes. *Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt* 59 [für 1938], 647–726.
- Péneau J. 1929. Études stratigraphiques et paléontologiques dans le Sud-Est du Massif Armoricaïn (Synclinal de Saint-Julien-de-Vouvantes). *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France* 8 [für 1928], 300 S.
- Peng Shanchi, Babcock LE, Hughes NC, Huanling Lin. 2003. Upper Cambrian shumardiids from north-western Hunan, China. In: PD Lane, DJ Siveter, RA Fortey (Hrsg.), *Trilobites and their relatives. Contributions from the Third International Conference, Oxford 2001. Special Papers in Palaeontology* 70, 197–212.
- Pfeiffer H. 1954. Der Bohlen bei Saalfeld/Thür. *Geologie, Beihefte* 11, 105 S.
- Pfeiffer H. 1959. Neue Beobachtungen und Funde aus dem Saalfelder Oberdevon. *Geologie* 8(3), 262–279.
- Pfeiffer, H. (1967): Stratigraphisches Korrelationsschema für das Devon der Deutschen Demokratischen Republik und angrenzender Gebiete. *Abhandlungen des Zentralen Geologischen Instituts*, 6: 74 S.
- Pillet J. 1953. Quelques *Proetidae* (Trilobites) dévoniens du Massif armoricaïn. *Bulletin de la Société géologique de France* 2, 597–618.
- Rabien A. 1956. Zur Stratigraphie und Fazies des Ober-Devons in der Waldecker Hauptmulde. *Abhandlungen des hessischen Landesamtes für Bodenforschung* 16, 83 S.
- Rabien A. 1960. Zur Ostracoden-Stratigraphie an der Devon/Karbon-Grenze im Rheinischen Schiefergebirge. *Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen* 3(1), 61–106.
- Rabien A, Rabitz A. 1958. Das Ober-Devon von Meschede. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung in Wiesbaden* 86, 159–184.
- Reich H. 1935. Erläuterungen zu Bl. Berleburg. *Geologische Karte von Preußen und benachbarten deutschen Ländern* 1:25000, Erläuterungen 4916. Berlin, Preußische geologische Landesanstalt, 24 S.
- Reich H. 1984. Erläuterungen zur Geologischen Karte von Hessen 1:25000 Blatt Nr. 4917 Battenberg (Eder), 2. Aufl. Wiesbaden, Hessisches Landesamt für Bodenforschung, 70 S.
- Ribbert K-H. 1998. Remscheid-Altenaer Sattel, Herzkämper Mulde, Mbl. 4708 SE, 4709, 4609, 4610. In: K Weddige (Hrsg.), *Devon-Korrelationstabelle. Senckenbergiana Lethaea* 77(1/2), 319, Tabellen-Spalte R006ds97.
- Richter D. 1977. Ruhrgebiet und Bergisches Land. *Zwischen Ruhr und Wupper. Sammlung geologischer Führer* 55, 186 S.
- Richter R. 1909. Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten aus dem Rheinischen Schiefergebirge. *Vorbericht zu einer Monographie der Trilobiten der Eifel. Dissertation, Universität Marburg*, 96 S.
- Richter R. 1913. Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten. *Zweiter Beitrag. Oberdevonische Proetiden. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 31, 341–393.
- Richter R. 1937. Von Bau und Leben der Trilobiten. 8. Die „Salter'sche Einbettung“ als Folge und Kennzeichen des Häutungs-Vorgangs. *Senckenbergiana* 19(5/6), 413–431.
- Richter R, Richter E. 1919. Proetiden aus neueren Aufsammlungen im vogtländischen und sudetischen Oberdevon. *Senckenbergiana* 1(4), 97–130.
- Richter R, Richter E. 1926. Die Trilobiten des Oberdevons. *Beiträge zur Kenntnis devonischer Trilobiten. IV. Abhandlungen der Preußischen Geologischen Landesanstalt Neue Folge* 99, 314 S.
- Richter R, Richter E. 1927. Unterlagen zum Fossilium Catalogus, Trilobitae. IV. *Senckenbergiana* 9(6), 248–252.
- Richter R, Richter E. 1928. Trilobitae neodevonic. In: C Diener (Hrsg.), *Fossilium Catalogus I: Animalia*, 1928(37). Berlin, W. Junk, 160 S.
- Richter R, Richter E. 1939. Unterlagen zum Fossilium Catalogus, Trilobitae. VIII. Proetidae von oberdevonischer Tracht im deutschen, englischen und mittelmeerischen Unter-Karbon. *Senckenbergiana* 21(1/2), 82–112.
- Richter R, Richter E. 1953. Trilobites del Carbonífero inferior español. *Publicaciones extranjeras sobre Geología de España* 7(2), 113–137.
- Richter R, Richter E. 1955. Oberdevonische Trilobiten, *Nachträge*. – 1. Trilobiten aus der *Prolobites*-Stufe III. – 2. Phylogenie der oberdevonischen Phacopidae. *Senckenbergiana Lethaea* 36(1/2), 49–72.
- Richter R, Richter E. 1956. Annular-Teilung bei Trilobiten am Beispiel besonders von *Proetus (Pr.) cuvieri* und *prox.* *Senckenbergiana Lethaea* 37(3/4), 343–381.
- Richter R, Richter E, Struve W. 1959. Family Proetidae Salter, 1864. In: R Moore (Hrsg.), *Treatise on Invertebrate Paleontology* 1959. Part O, Arthropoda 1 (Trilobitomorpha). Lawrence/Kansas, University of Kansas Press, Geological Society of America, 382–398.
- Sauer E. 1975a. Sicherer Nachweis von Häutungshemden bei Trilobiten, aufgezeigt an Funden aus oberdevonischen Schichten der Ziegelei-Grube Uhlenbruch in Wuppertal-Nächstebreck. *Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal* 28, 77–80.
- Sauer E. 1975b. Die Ziegelei-Grube Uhlenbruch in Wuppertal-Nächstebreck – ein geologischer Nachruf. *Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal* 28, 80–91.
- Sauer E. 1984. Die ehemaligen Ziegeleien in Wuppertal. *Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal* 37, 125–133.
- Schmidt H. 1909. Beiträge zur Kenntnis des Elberfelder Devon.

- Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins in Wuppertal 12, 37–64.
- Schmidt H. 1924. Zwei Cephalopodenfaunen an der Devon-Carbongrenze im Sauerland. Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt 44 [für 1923], 98–171.
- Schmidt H. 1933. Der Kellerwaldquarzit mit einer Beschreibung seiner Fauna und der aus der Tanner Grauwacke. Geologische und Paläontologische Abhandlungen Neue Folge 19(5), 55 S.
- Schmidt H, Pleßmann W. 1961. Sauerland. Sammlung geologischer Führer 39, 151 S.
- Siegfried P. 1980. Trilobita. In: M Kaeffer, K Oekentorp, P Siegfried, Fossilien Westfalens. Invertebraten des Oberdevons. Münsterische Forschungen zur Geologie und Paläontologie 50, 217–237.
- Steinbach W. 1974 Devon (mit Beitrag von H Blumenstengel). In: W Hoppe, G Seidel (Hrsg.), Geologie von Thüringen. Gotha/Leipzig, VEB Hermann Haak, 209–256.
- Størmer L. 1942. Studies on trilobite morphology, Part II. The larval development, the segmentation and the sutures, and their bearing on trilobite classification. Norsk Geologisk Tidsskrift 21, 25–68.
- Stubblefield CJ. 1936. Cephalic sutures and their bearing on current classification of trilobites. Biological Reviews 11, 407–440.
- Stubblefield CJ. 1980. Trilobita. In: MA Edwards (Hrsg.), The Zoological Record 113(11). London, The Zoological Society, 1–79.
- Šnajdr M. 1980. Bohemian Silurian and Devonian Proetidae (Trilobita). Rozprawy Ústředního ústavu geologického 45, 324 S.
- Vela JA, Corbacho J. 2007. Note about larval stages of *Drevermannia* (Lower Carboniferous) from Canoves (Barcelona, Spain). Scripta Musei Geologici Seminarii Barcinonensis, Series Palaeontologica II, 19–30.
- Vogdes AW. 1917. Palaeozoic Crustacea. The publications and notes on the genera and species during the past 20 years, 1895–1917. Transactions San Diego Society on Natural History 3(1), 141 S.
- Weber H. 1934. Das Oberdevon der Attendorn-Elsper Doppelmulde. Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft 86, 537–574.
- Weber HM, Weber K. 2009. Panzerwürmer und Calcichordaten – überraschende Fossilfunde aus Wuppertal-Uellendahl. Archäologie im Rheinland 2008, 33–35.
- Whittington HB, Kelly SRA. 1997. Morphological terms applied to Trilobita. In: RL Kaesler (Hrsg.), Treatise on Invertebrate Paleontology. Part O, Arthropoda 1. Trilobita, Revised, Vol. 1: Introduction, Order Agnostida, Order Redlichiida. Boulder, Colorado, The Geological Society of America und Lawrence, Kansas, The University of Kansas Press, 313–329.
- Wiese T. (sine anno). Mega-Originale Sammlung BGR/LBEG. Ref. L3.9, Paläontologie, Sammlungen. Hannover, BGR/LBEG, 287 S. [HTTP://www.bgr.bund.de](http://www.bgr.bund.de)
- Yuan Jinliang. 1988. Proetiden aus dem jüngeren Oberdevon von Süd-China. Palaeontographica Abt. A 201(1–3), 102 S.
- Yuan Jinliang, Xiang Liwen. 1998. Trilobite fauna at the Devonian–Carboniferous boundary in South China (S-Guizhou and N-Guangxi). National Museum of Natural Science, Special Publication 8, VI + 281 S.
- Ziegler B. 1998. Einführung in die Paläobiologie, Teil 3. Spezielle Paläontologie. Würmer, Arthropoden, Lophophoraten, Echinodermen. Heidelberg, Springer, 666 S.
-