Freiberger Forschungsheft C 342, S. 67–89, 17 Bilder. VEB Deutscher Verlag für Grundstoffindustrie, Leipzig 1978

Zur Entwicklung der Cytherettidae TRIEBEL 1952 (Cytherocopina, Ostracoda) im Jura und in der Kreide

Von JOACHIM GRÜNDEL, Berlin

1. Einleitung

TRIEBEL (1938) begründete die Gattung *Protocythere*. Diese inzwischen bei stark angewachsener Artenzahl in zahlreiche Gattungen und Untergattungen aufgegliederte Sammelgattung repräsentiert eine große Gruppe der Cytherocopina, die im Jura einsetzt und in der Unterkreide kräftig aufblüht. Die relative Geschlossenheit der Gruppe, ihre noch überschaubare Formenfülle, der gute Fossilbeleg, auffallende Homöomorphien zu den Gattungen um *Cythereis* und die rasche Abwandlung vieler Hartteilmerkmale regten zu taxonomischen und phylogenetischen Interpretationen an (u. a. in den Arbeiten von [41], [7], [29], [44], [24], [26], [51], [45]). Die auch heute weit divergierenden Auffassungen zur Taxonomie und Phylogenie dieser Gruppe, die Veröffentlichung wichtiger Neufunde und die Möglichkeit der Diskussion grundsätzlicher Fragen paläontologischer taxonomischer und phylogenetischer Arbeit an diesem Beispiel führten zur erneuten Auseinandersetzung des Verfassers mit der *Protocythere*-Gruppe.

2. Die Entwicklung der Cytherettidae

2.1. Zur Abgrenzung jurassischer Cytherettidae

Viele Cytherettidae zeigen eine charakteristische Ausbildung der Randkanäle: relativ lang (relativ breite verschmolzene Zone), oft etwas geschwungen, anteroventral gehäuft, distal verbreitert, vorn sind die oberen dorsalwärts aufgebogen ([59], [26], [45]). Ein Vergleich von *Pleurocythere* mit *Cytheretta* zeigt, daß die Zahl der Randkanäle ohne Einfluß auf die Grundzüge dieser Ausbildung ist.

Ein solcher Bau der Randzone ist für jurassische Cytherocopina ungewöhnlich und im Jura in ähnlicher Form (ohne distale Erweiterungen) nur bei den einer anderen Wurzel entspringenden Schulerideini zu finden. Die meisten Cytherocopina des Jura haben eine relativ schmale verschmolzene Zone mit wenigen Randkanälen, diese sind gerade und gleichmäßig über den Vorderrand verteilt, distale Erweiterungen und Aufwärtsbiegung einzelner Randkanäle fehlen. Die Ausbildung bei *Pleurocythere* ist in bezug auf diese stärker differenziert, fortgeschrittener.

Die besondere Gestaltung der Randkanäle der Gattungen um *Pleurocythere* kann als Schlüsselmerkmal (i. S. von SCHINDEWOLF, z. B. 1969) früher Cytherettidae gewertet werden und diese kennzeichnen (vgl. 2.6.). Dann sind alle Gattungen mit abweichendem Bau der Randzone von den frühen Cytherettidae auszuschließen. Dies trifft für *Palaeocytheridea*, der Typusgattung der Palaeocytherideinae LJUBIMOVA, 1955 zu. [35], [24] und [33] stellten *Palaeocytheridea* in die Nähe von *Pleurocythere*. Beide unterscheiden sich im Bau der Randzone in der oben angeführten Weise (vgl. [56] und [35]). In der Gehäuseform und in der Skulptur hat *Palaeocytheridea* nicht nur Ähnlichkeiten mit *Pleurocythere*, sondern auch mit manchen Neurocytherinae und einigen Vertretern der Schizocytherini (z. B. *Aracajuia*), die zudem den gleichen Randzonenbau aufweisen. Die taxonomische und phylogenetische Stellung von *Palaeocytheridea* ist ungeklärt. Nach ihrem Ausschluß aus den frühen Cytherettidae wird für die Gattungen um *Pleurocythere* der Name Pleurocytherini MANDELSTAM, 1960 verfügbar. Auch *Platylophocythere* OERTLI, 1959 ist trotz allgemeiner Ähnlichkeiten nach der Ausbildung der Randkanäle nicht direkt den Pleurocytherini anzuschließen.

Manche Neurocytherinae, z. B. *Nophrecythere* GRÜNDEL, 1975, haben im Hartteilbau gemeinsame Merkmale mit *Pleurocythere* (anterodorsale Rippe,

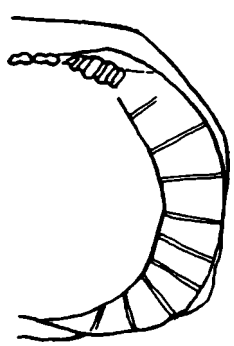

Bild 1. *Palaeocytheridea parabakirovi* MALZ 1962, mittleres Callov. Vorderende mit Randkanälen (n. MALZ 1962, Abb. 1)

hoch gelegene Ventralrippe, vorn oft verschmelzende Mittel- und Ventralrippe mit bis zum Vorderrand reichendem Rippenstück, posterodorsale Vereinigung von Dorsal- und Mittelrippe, bifide Zähnchen der Zahnplatten u. a.) und auch ähnliche Entwicklungstrends [Vergrößerung der Zahl der Längsrippen bei *P. (Sabacythere)* und bei *Neurocythere*]. Doch im Bau der Randkanäle unterscheiden sie sich in gleicher Weise wie *Pleurocythere* und *Palaeocytheridea*. Dadurch wird eine direkte phylogenetische Verwandtschaft beider nicht sehr wahrscheinlich. Es ist zu untersuchen, ob die Neurocytherinae den frühen Cytherettidae oder den frühen Trachyleberididae näher stehen.

2.2. Die Pleurocytherini MANDELSTAM, 1960

Nach der Gestaltung der Randkanäle ist *Pleurifera* (mittlerer Lias) die älteste den Cytherettidae zuzuweisende Gattung. Die Randkanäle sind anteroventral gehäuft und distal erweitert ([18]; [38] bezweifelt dies für die Typusart, doch war GRAMANNs Material glasklar erhalten, und sein Foto von Taf. 1, Fig. 6 läßt den besonderen Bau der Randkanäle gut erkennen). Der cytherettide Bau der Randzone ist bei *Pleurifera* noch unvollkommen ausgebildet; die Randkanäle sind gering an Zahl und gerade, es fehlt die Aufwärtsbiegung einzelner Kanäle. Damit nähert sich die Ausbildung bei *Pleurifera* der der Progonocytheridae (*Pleurifera* wurde als Untergattung von *Procytheridea* begründet, doch erkannte schon GRAMANN ihre Beziehungen zu *Pleurocythere*). Auf diese weisen auch die unregelmäßige Rippenskulptur (Längselemente überwiegen) und die Gehäuseform. An *Pleurocythere* erinnern außer den Randkanälen die bifiden Zähnchen der Zahnplatten, das relativ hohe Hinterende, die abgeschwächte

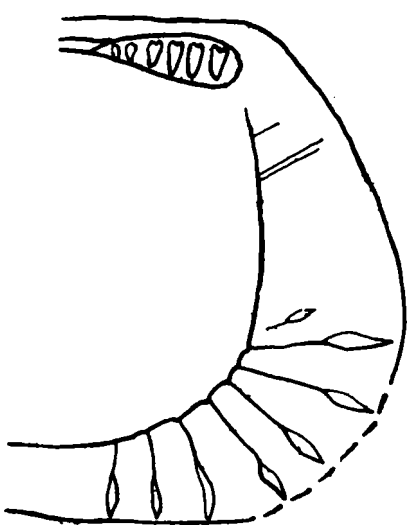

Bild 2. *Pleurifera harpa* (KLINGLER & NEUWEILER (1959), mittlerer Lias. Vorderende mit Randkanälen (n. GRAMANN 1962, Abb. 1)

Klappenkrümmung und die Vereinigung der Vorderenden zweier in der ventralen Klappenhälfte gelegener Rippen. *Pleurifera* zeigt eine Mischung progonocytherider und cytherettider Merkmale. Dadurch wird eine Ableitung dieser Gattung (und damit der Cytherettidae) von frühen Progonocytheridae wahrscheinlich. Ein fließender Übergang ist noch nicht belegt.

Bis zum Auftreten von *P. (Pleurocythere)* (ab Bajoc) sind Arten der Cytherettidae derzeit unbekannt. Morphologische Gemeinsamkeiten (siehe oben) und die zeitliche Abfolge machen wahrscheinlich, daß *Pleurifera und P. (Pleurocythere)* der gleichen phylogenetischen Einheit angehören. *P. (Pleurocythere)* hat den voll entwickelten cytherettiden Randzonenbau mit gegenüber *Pleurifera* etwas zahlreicheren und unregelmäßigeren Randkanälen. Es sind drei Längsrippen ausgebildet, von denen die dorsale oft reduziert ist. Dorsal- und Mittelrippe verschmelzen hinten. Die bis zum Vorderrand reichende Ventralrippe liegt relativ hoch (Sichtbarwerden einer ventralen Rippe, die in der Seitenansicht die ventrale Begrenzung bildet). Die vorn nach unten gebogene Mittelrippe kann sich mit der Ventralrippe vereinen (etwas vom Vorderrand entfernt). Eine anterodorsale Rippe (mit Augenschwiele ohne innere Grube), vom Vorderrand etwas getrennt, steht durch ein Rippenstück mit dem vorderen Teil der Mittelrippe in Verbindung. Die bei *Pleurifera* auftretende Mischung progonocytherider und cytherettider Merkmale ist verschwunden.

Zeitlich schließt *P. (Sabacythere)* an *P. (Pleurocythere)* an und entspricht dieser im Habitus und im Bau von Schloß und Randzone. Die frontale Narbe ist undeutlich V-förmig (nierenförmig bei *Pleurocythere* s. str.), eine kleine Augenhöhle tritt auf [61]. Dorsal- und Mittelrippe sind konvex und hinten nicht verbunden. Eine kurze vierte Längsrippe ist im hinteren Klappenteil zwischen Mittel- und Ventralrippe ausgebildet, letztere reicht nur gelegentlich bis zum Vorderrand. Das die Mittel- und die anterodorsale Rippe verbindende Rippenstück ist reduziert und erreicht die Mittelrippe nicht. Die anterodorsale Rippe ist ventralwärts verlängert. *P. (Sabacythere)* ist anscheinend ein kurzlebiger von *P. (Pleurocythere)* ausgehender Seitenast, der vermutlich blind endet. In der Reihe *P. (Pleurocythere) – P. (Sabacythere)* werden erstmals einige für die weitere Entwicklung der Cytherettidae wichtige Trends erkennbar: Reduktion der Rippe zwischen anterodorsaler und Mittelrippe, Reduktion des vorderen (zum Vorderrand ziehenden) Teils der Ventralrippe, Verlängerung der anterodorsalen Rippe, konvexe Krümmung der Mittelrippe, Ausbildung von Randdornen [bei *P. (S.)* caledonica WHATLEY, 1970], Ausbildung einer V-förmigen frontalen Narbe.

Klentnicella gleicht ebenfalls in der Lage der Ventralrippe, im Bau vom Schloß und von der Randzone

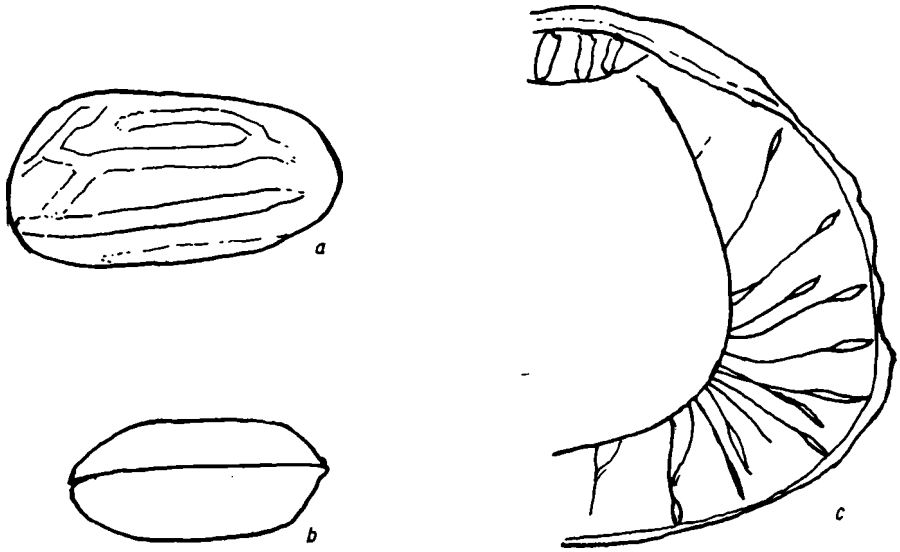

Bild 3. *Pleurocythere richteri* TRIEBEL 1951, Dogger ε (n. TRIEBEL 1951)
a — Seitenansicht (n. Taf. 44, Fig. 1), b — Dorsalansicht (n. Taf. 44, Fig. 3 a), c — Vorderende mit Randkanälen (n. Taf. 44, Fig. 6 b)

ler *P. (Pleurocythere)*, sie wurde als Untergattung ·on dieser begründet. Die frontale Narbe ist V-förnig. Das Hinterende ist deutlich niedriger als das Vorderende. Die ventralwärts verlängerte anterodorale Rippe bleibt im dorsalen Bereich am kräftigsten, as Rippenstück zwischen ihr und der Mittelrippe ehlt. Die kräftig konvexe Mittelrippe (Schließmuselhöcker teilweise angedeutet) bildet posterodorsal m Dorsalrand einen Höcker und biegt hinter diesem entralwärts um. Vom Höcker geht die schwach entickelte, teilweise fehlende Dorsalrippe aus. Da sich Iittel- und Ventralrippe auch vorn nähern, bilden eide einen fast geschlossenen (manchmal geschlosenen) Ring. Die Ventralrippe reicht bis zum Vorderand. Zwei kleine Höcker liegen zwischen Mittelnd Ventralrippe. Einer entspricht wohl dem lückenändigen Porenkegel TRIEBEL's bei den Trachyleerididae, der andere liegt nahe den Hinterenden der ippen. An der linken Klappe kann ein Schloßohr ngedeutet sein. Die Typusart von *Klentnicella* näert sich morphologisch am stärksten *P. (Pleurocylere)* durch ein relativ hohes Hinterende sowie die ar schwach diagonale und posterodorsal lediglich nen kleinen Höcker bildende Mittelrippe. *Klentcella* ist wohl von *Pleurocythere* abzuleiten.

on *Cythereis prisca* DONZE, 1968 (ob. Berrias bis alendis) ist das Schloß unvollkommen, der Randinenbau nicht bekannt. Engere Beziehungen der Art ı *Klentnicella* machen folgende Merkmale wahrheinlich: das relativ niedrige Hinterende, das fehnde deutliche Schloßohr, die reduzierte Dorsalrippe, ır posterodorsale Höcker mit in seinem Bereich sich ıreinigender Dorsal- und diagonaler Mittelrippe ıd ein von ihm nach unten ausgehendes Rippenück, die einen fast geschlossenen Ring bildende ittel- und Ventralrippe, die beiden Höcker zwischen ıiden Rippen. Abweichend von *Klentnicella* sind ındrippen an beiden Klappenenden ausgebildet, Randdornen treten auf, die Ventralrippe erreicht nicht den Vorderrand und verdeckt auch an den linken Klappen im hinteren Teil den Ventralrand, der Schließmuskelhöcker ist deutlich, das Schloß anscheinend primitiv amphidont. *Cythereis prisca* sowie evtl. *Cythereis matura* OERTLI, 1966 und *Cythereis* sp. A, aff *matura* i. S. von [14] bilden wahrscheinlich das Endstadium der *Pleurocythere*-Linie. Sie repräsentieren eine neue Gattung oder Untergattung (von *Klentnicella*).

Die Pleurocytherini als die ursprünglichsten Vertreter der Cytherettidae zeichnen sich durch relative Kleinwüchsigkeit, meist keilförmigen Seitenumriß (niedriges Hinterende), unterentwickelte Dorsalrippe und das auch bei späten Vertretern fehlende Schloßohr der linken Klappen aus. Sie werden dadurch recht deutlich von den späteren Cytherettidae getrennt. Die Zahl der Randkanäle wird in dieser Linie etwas erhöht, es entsteht eine V-förmige frontale Narbe aus einer rundlichen, die bifide Kerbung der Zähnchen der Zahnplatten wird verstärkt, möglicherweise entsteht ein primitives amphidontes Schloß. Von den sich konsolidierenden drei Längsrippen wird besonders die Mittelrippe stark abgewandelt. Die ursprünglich hoch gelegene Ventralrippe wandert ventralwärts (an den rechten eher als an den linken Klappen). Sie erreicht bei den letzten Vertretern nicht mehr den Vorderrand. Die anterodorsale Rippe wird zu einer echten Vorderrandrippe umgebildet. Das Rippenstück zwischen ihr und der Mittelrippe verschwindet. Späte Vertreter haben zwei Höcker zwischen Mittel- und Ventralrippe.

2.3. Die Paracytherettini GRÜNDEL 1969

Die Paracytherettini haben folgende gemeinsame, sie gegen die Pleurocytherini abgrenzende Merkmale: *Cythereis*-Gestalt (relativ hohes und zugespitz-

tes Hinterende), relative Großwüchsigkeit, eine kräftig entwickelte Dorsalrippe, ein deutliches vorderes Schloßohr an den linken Klappen, eine hoch gelegene Ventralrippe zumindest an den linken Klappen (mit sichtbar werdendem Schalenstreifen zwischen ihr und dem Ventralrand), ein schwaches bis kräftiges Stragulum an den linken Klappen, gegen die Klappenwölbung abgesetzte Bereiche an den Gehäuseenden (Dorsalansicht). Alle Vertreter haben die cytherettide Ausbildung der Randkanäle. *Hechticythere (Reticythere)* als älteste Untergattung (seit dem Kimmeridge) hat viele Merkmale mit den Pleurocytherini gemeinsam: die diagonale und hinten mit der Dorsalrippe verbundene Mittelrippe, die Vereinigung von Mittel- und Ventralrippe vorn mit Ausbildung eines gemeinsamen Rippenstücks bis zum Vorderrand, die hoch gelegene und vorn nach oben gebogene Ventralrippe, die beiden Höcker zwischen Mittel- und Ventralrippe, die bifide Kerbung der Zähnchen der Zahnplatten des merodonten Schlosses, eine V-förmige frontale Narbe, den gleichen Randzonenbau. Sie machen trotz fehlenden fließenden Übergangs wahrscheinlich, daß die Paracytherettini aus den Pleurocytherini (der *Klentnicella*-Gruppe?) hervorgingen. Eine anterodorsale Rippe fehlt den ersten Paracytherettini. Innerhalb des Tribus sind zumindest zwei Entwicklungslinien erkennbar.

2.3.1. Die Golcocythere-Linie

Ihr gehören *Hechticythere (Reticythere)*, H. (n. sg.), *Louvecythere* und *Golcocythere* an. Außer den allgemeinen Merkmalen der Paracytherettini wird sie durch die diagonale und hinten mit der Dorsalrippe verbundene Mittelrippe sowie die (meist erfolgende) Ausbildung einer Vorderrandrippe gekennzeichnet. Alle sicheren Vertreter haben die beiden Höcker zwischen Mittel- und Ventralrippe. Die phylogenetische Zusammengehörigkeit kann aus der sehr ähnlichen morphologischen Ausbildung [so ist *Golcocythere* in der Gehäuseform, der Reticulation sowie der Ausbildung und Anordnung der Rippen der *H.* (n. sg.) auffallend ähnlich] und der zeitlichen Abfolge erschlossen werden. *Louvecythere* vermittelt mit ihrem amphidonten Schloß, aber einfachem Innenrand der verkalkten Innenlamelle zwischen *H.* (n. sg.) und *Golcocythere*.

Mit Ausnahme von *H. (Reticythere)* haben alle Vertreter eine voll entwickelte Vorderrandrippe. Parallel zu deren Ausbildung wird das bis zum Vorderrand reichende Teilstück der Ventralrippe reduziert, erstmals bei *H.* (n. sg.). Bei *Golcocythere* nähern sich zwar die Vorderenden von Mittel- und Ventralrippe, vereinigen sich aber nicht mehr. Später als die Vorderrandrippe wird auch am Hinterende eine Randrippe ausgebildet *(Golcocythere)*. Ein für *Golcocythere* charakteristisches Merkmal, die Verbindung

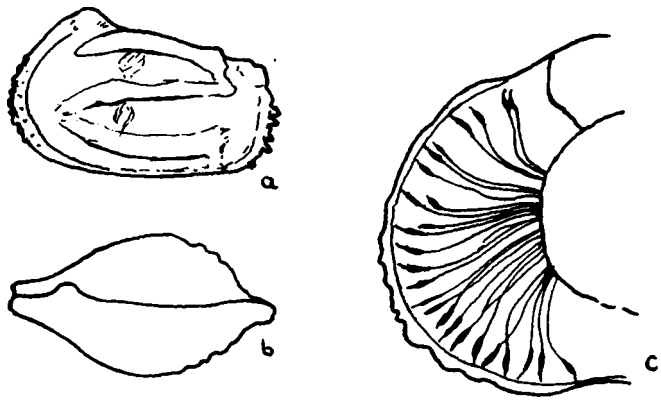

Bild 4. *Golcocythere ptygmata* (TRIEBEL & MALZ 1969), höheres Santon (n. TRIEBEL & MALZ 1969)
a — Seitenansicht (n. Taf. 2, Fig. 7 a), b — Dorsalansicht (n. Taf. 2, Fig. 11 c), c — Vorderende mit Randkanälen (n. Taf. 2, Fig. 8 c)

des Hinterendes der Ventralrippe mit einer Rippe der Ventralfläche, tritt erstmals bei einer noch unbeschriebenen Art von *H.* (n. sg.) aus dem Hauterive Englands auf. Randdornen an beiden Klappenenden werden in der *Golcocythere*-Linie angelegt und verstärkt. Das anfangs nur angedeutete Stragulum wird bei *Louvecythere* und *Golcocythere* kräftig und zahnartig. Aus dem merodonten Schloß von *H. (Reticythere)* und *H.* (n. sg.) entsteht ein amphidontes Schloß *(Louvecythere)*, die Kerbung seiner Teile wird schließlich weitgehend reduziert *(Golcocythere)*. Die verkalkte Innenlamelle wird breiter und ein unregelmäßiger Innenrand entsteht *(Golcocythere)*. Die Zahl der Randkanäle vergrößert sich merklich bei prinzipiell gleichbleibender Ausbildung und Anordnung. *Golcocythere* hat am Hinterende auffallend zahlreiche, dicht gedrängte Randkanäle. Mit *Golcocythere* endet die Linie wahrscheinlich im Maastricht (zur Stellung von *Paracytheretta* siehe 2.3.2.).

2.3.2. Die Saxocythere-Linie

Ihr gehören *H. (Hechticythere)*, *Saxocythere*, *Batavocythere*, wahrscheinlich *Robustacythere* und *Paracytheretta*, fraglich *Farkacythere* an. Gekennzeichnet wird sie neben den allgemeinen Merkmalen der Paracytherettini durch die annähernd horizontale und hinten frei endende Mittelrippe sowie fast stets fehlende durchgängig entwickelte Vorderrandrippe. Soweit bekannt, haben alle Vertreter den cytherettiden Randzonenbau und bis auf *Paracytheretta* (?) die beiden Höcker zwischen Mittel- und Ventralrippe. *H. (Hechticythere)* unterscheidet sich von *H. (Reticythere)* lediglich durch die Ausbildung der Mittelrippe und ist von dieser abzuleiten. Trotz der geringen Unterschiede werden zwei Untergattungen ausgeschieden, weil beide Ausbildungsformen der Mittelrippe (bei fehlender Vorderrandrippe) innerhalb der Gattung *Hechticythere* in getrennten stra-

tigraphischen Niveaus auftreten und durch relative Konstanz in der Folgezeit ganze Gattungsgruppen charakterisieren.

H. (Hechticythere), Saxocythere und *Batavocythere* sind im Oberapt durch Übergänge verbunden [29]. In dieser Reihe erfolgt eine Größenzunahme, eine kräftige Reticulation wird ausgebildet, die Längsrippen werden zunehmend schmaler und stärker zugeschärft, die vordere Verbindung der (sich stark nähernden) Mittel- und Ventralrippe verschwindet, das vordere zum Vorderrand führende Stück der Ventralrippe wird reduziert. Die bei einigen *Saxocythere*-Arten auftretende anterodorsale Rippe verstärkt sich bei *Batavocythere.* Kräftiger wird der bei *H. (Hechticythere)* nur angedeutete Schließmuskelhöcker. An beiden Endrändern treten kleine Dornen auf *(Saxocythere, Batavocythere).* Ein Stragulum ist generell nur angedeutet. Das antimerodonte Schloß von *H. (Hechticythere)* wird zum *Batavocythere*-Typ .. S. KEMPER's modifiziert (Betonung einzelner Zähnchen der Zahnplatten). Kaum verändert wird die Randzone. Frühontogenetische Stadien von *S. tricostata* bilden eine (im Verlauf der Ontogenese wieder unterdrückte) Rippe zwischen anterodorsaler und Mittelrippe aus [29]. Dies und die anterodorsale Rippe ist als Wiederaufleben pleurocytherider Merkmale zu deuten.

Es ist fraglich, ob *Robustacythere* von frühen *Saxocythere*-Arten abzuleiten ist, wie [29] vermutet. Unterschiede zu dieser sind relative Größe, die stärker verkalkten Klappen, die breiteren und gerundeteren Längsrippen, die fehlende anterodorsale Rippe, die unbedornten Endränder. Die Mittelrippe und die an den linken Klappen hoch gelegene Ventralrippe nähern sich vorn, ohne zu verschmelzen. Gegenüber *Saxocythere* ist das Stragulum kräftiger und ein amphidontes Schloß ist ausgebildet (glatter Zahn am Vorderende der Schloßleiste der linken Klappe, alle anderen Elemente sind gekerbt). Die Zugehörigkeit zur *Saxocythere*-Linie wird durch die fehlende Vorderrandrippe und die Gestaltung der Mittelrippe wahrscheinlich. Die Randkanäle sind unbekannt.

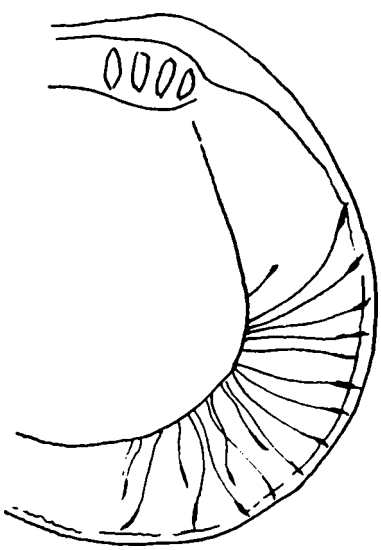

Abb. 5. *Hechticythere (Hechticythere)* sp., Hauterive?, 6282 (Mat. leg. SZTEJN). Vorderende mit Randkanälen

Paracytheretta ähnelt stark der *Robustacythere* durch Gehäuseform, Gestaltung des Hinterendes, Anordnung der Längsrippen, kräftige Reticulation, dorsalen Gehäuseumriß, fehlende Randdornen, kräftiges Stragulum, amphidontes Schloß. Es ist eine schwache Vorderrandrippe ausgebildet, die Schloßkerbung ist reduziert. In der Gestaltung der Innenlamelle (breit, unregelmäßiger Innenrand) unterscheidet sich *Paracytheretta* in gleicher Weise von *Robustacythere* wie *Golcocythere* von *Hechticythere* (n. sg.). Im Innenbau stimmt *Paracytheretta* weitgehend mit *Golcocythere* überein. Sie weicht von dieser durch das relativ hohe Hinterende, die horizontale und hinten frei endende Mittelrippe, die schwächeren Endrippen, die fehlende Höckerung besonders der Ventralrippe, die fehlenden Randdornen, den abweichenden Reticulationstyp, die hinten frei endende Ventralrippe u. a. (vgl. [42]) so deutlich ab, daß die generische Trennung beider voll gerechtfertigt ist. *Paracytheretta* weist die wesentlichen Merkmale der *Saxocythere*-Linie auf. Eine direkte phylogenetische Verbindung mit *Golcocythere* wird damit zumindest fraglich. Beide sind möglicherweise Endformen zweier getrennter Entwicklungslinien der Paracytherettini. Die Beziehungen von *Paracytheretta* zu *Cytheretta* werden im Abschnitt 2.7. erörtert.

Die Stellung von *Farkacythere* bleibt unsicher (vgl. [24]). Die allgemeinen Form- und Skulpturmerkmale (u. a. die beiden Höcker zwischen Mittel- und Ventralrippe) sowie der cytherettide Bau der Randzone belegen die Zugehörigkeit zu den frühen Cytherettidae. Merkmale der Protocytherini sind der Gehäuseumriß (Seitenansicht) und der fehlende von der Klappenwölbung abrupt abgesetzte Teil am Vorderende (Dorsalansicht); auf die Paracytherettini weisen die hohe Lage der Ventralrippe, ihre Verlängerung bis zum Vorderrand und die Randdornen.

2.4. Die Mandocytherini GRÜNDEL 1969

Die *Cythereis*-Gestalt und das kräftige Schloßohr verbinden die Mandocytherini mit den Paracytherettini. Die Homöomorphien zu manchen Trachyleberididae sind teilweise so weitgehend, daß eine Unterscheidung beider schwierig wird. Wichtigste trennende Merkmale sind der cytherettide Randzonenbau und die fehlenden Augenhöhlen bei den Mandocytherini. Unterschiede zu den Paracytherettini sind die generell stärkere Verkalkung (massigere, robustere Gehäuse), die allgemein gerundeteren Längsrippen, die stets vor dem Vorderrand endende Ventralrippe, die fast immer ausgebildete Vorderrandwulst, die kräftigen Randdornen, die Lage der Ven-

tralrippe (sie verdeckt in der Seitenansicht an beiden Klappen den Ventralrand), das kräftige Stragulum. Die Klappenenden sind von der Klappenwölbung deutlich abgesetzt (Dorsalansicht). Soweit bekannt, ist der Randzonenbau cytherettid. Bei vielen Vertretern sind zwei Höcker zwischen Mittel- und Ventralrippe nachgewiesen. Der Tribus enthält mehrere Entwicklungslinien.

2.4.1. Die Valendocythere-Linie

Ihr gehören *Valendocythere, Pseudoprotocythere, Strigosocythere, Herrigocythere,* wahrscheinlich *Cythereis* IR K 26 (Apt; i. S. von [20] und *Idiocythere* an. Kennzeichnende Merkmale sind die Gehäuseform, die kurze (bis fehlende) und vom Schließmuskelhöcker getrennte Mittelrippe, der kräftige Schließmuskelhöcker, die groben Randdornen, die zweigeteilte Dorsalrippe, die feine Grubenskulptur.
Valendocythere hat, abgesehen von der fehlenden Vorderrandwulst, alle Merkmale der Mandocytherini. Bei der Art *H. (Reticythere)* ? *entremontensis* DONZE 1973 (Berrias/Valendis) weisen die diagonale und hinten mit der Dorsal-, vorn mit der Ventralrippe verbundene Mittelrippe sowie der unscheinbare und nicht isolierte Schließmuskelhöcker auf *Hechticythere;* die relative Größe, die starke Verkalkung, die zweigeteilte Dorsalrippe, die Randdornen und die Lage der Ventralrippe auf *Valendocythere.* Bei *Valendocythere* ? cf. *pustulata* (BART. & BRAND) i. S. von [10] (Berrias) erinnert nur die diagonale Mittelrippe an *Hechticythere.* Diese Übergangsformen im morphologischen und zeitlichen Sinne machen eine Ableitung der Gattung *Valendocythere* von *H. (Reticythere)* wahrscheinlich. Sichere Arten der Gattung sind seit dem höheren Berrias bekannt. Aus dem Unterhauterive beschriebene [15] und zu Valendocythere gestellte Arten [24] sind durch abweichende Merkmale in ihrer Gattungszugehörigkeit noch etwas unklar.

Pseudoprotocythere steht der Gattung *Valendocythere* nahe durch die nur angedeutete Vorderrandwulst, den kräftigen äußeren Höcker in der Augengegend sowie die beiden gemeinsamen Merkmale der *Valendocythere*-Linie. Sie weicht vor allem durch das primitive amphidonte Schloß ab (die vorderen Zähnchen der Schloßleiste der linken Klappe sind vergrößert und haben die Tendenz, zu einem Zahn zu verschmelzen). Beide setzen etwa zeitgleich ein. Eine Ableitung der Gattung *Pseudoprotocythere* (deren Randkanäle anscheinend noch unvollkommen bekannt sind) von *Valendocythere* ist daher weniger wahrscheinlich als die Annahme einer gemeinsamen Ursprungsgruppe (frühe Paracytherettini).
In der Reihe *Pseudoprotocythere — Strigosocythere — Cythereis* IR K 26 — *Herrigocythere* wird das Gehäuse verkürzt, das vordere Schloßohr vergrößert, eine Vorderrandwulst erst angelegt *(Pseudoprotocythere)* und dann kräftig entwickelt *(Strigosocythere, Herrigocythere),* das primitiv-amphidonte Schloß *(Pseudoprotocythere)* über ein gekerbt-amphidontes mit kräftigem glatten Zahn am Vorderende der Schloßleiste in der linken Klappe *(Strigosocythere)* zu einem amphidonten Schloß mit glatten Elementen *(Herrigocythere)* umgewandelt, eine Randrippe am Hinterende gebildet, die Mittelrippe bis zum fast völligen Verschwinden reduziert, die Ventralrippe verkürzt (erst in Höhe des Schließmuskelhöckers einsetzend, ab Alb: C. IR K 26), der äußere Höcker in der Augengegend abgebaut. Die Zweiteilung der Dorsalrippe ist zumindest durch eine Anschwellung ihres hinteren Teils angedeutet. Bei *Herrigocythere* sind die Randkanäle (ohne distale Erweiterungen ?) in Gruppen fächerförmig angeordnet.
Idiocythere (Paläozän) zeigt die charakteristische cytherettide Ausbildung der Randkanäle und die Merkmale der Mandocytherini. Gemeinsame Merkmale mit *Herrigocythere* sind der fehlende äußere Höcker in der Augengegend, die groben Randdornen, die Grubenskulptur, der Schließmuskelhöcker,

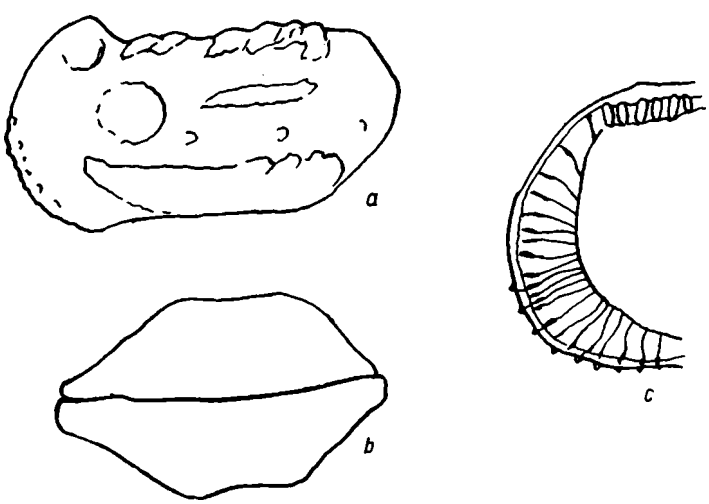

Bild 6. a — *Valendocythere divisa* OERTLI 1966, Seitenansicht, Obervalendis (n. OERTLI 1966, Taf. 2, Fig. 12); b — *V. emslandensis* BART. & BURRI 1955, Dorsalansicht, basales Valendis (n. OERTLI 1966, Taf. 1, Fig. 10 b); c — *V. emslandensis* BART. & BURRI 1955, Vorderende mit Randkanälen, „Wealden 4" (n. BART. & BURRI 1955, Fig. 4 c)

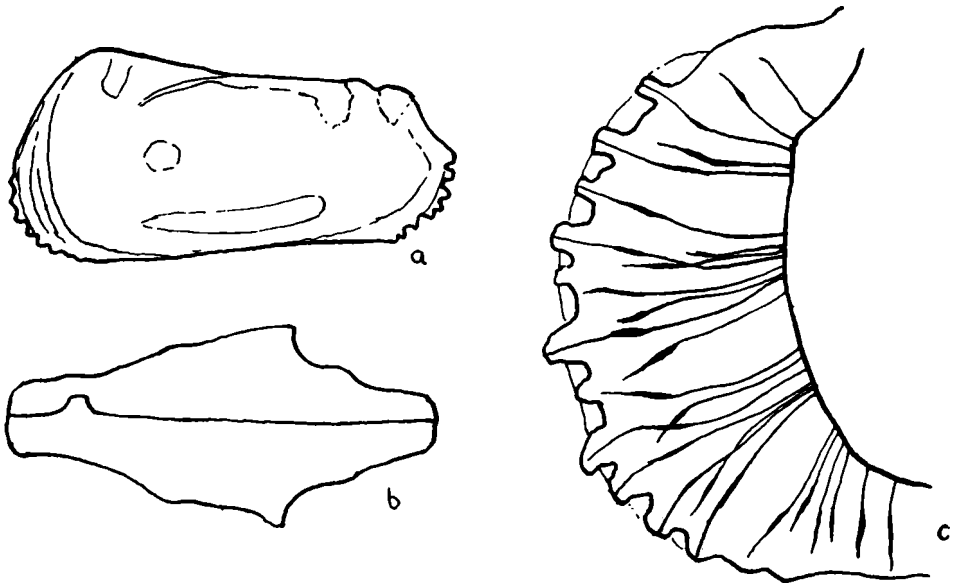

Bild 7. *Idiocythere lutetiana* TRIEBEL 1958, Lutet (n. TRIEBEL 1958)
a – Seitenansicht (n. Taf. 1, Fig. 3 a), b – Dorsalansicht (n. Taf. 1, Fig. 3 c), c – Vorderende mit Randkanälen (n. Taf. 1, Fig. 4 a)

lie fehlende Mittelrippe, die verkürzte Ventralrippe, lie in Gruppen angeordneten vorderen Randkanäle. lie machen die nahe verwandtschaftliche Stellung eider Gattungen wahrscheinlich. Ungewöhnlich für lie *Valendocythere*-Linie sind das schlanke Gehäuse, as fehlende Schloßohr (das sonst innerhalb der 'aracytherettini und Mandocytherini nicht reduziert vird) und die durchlaufende Dorsalrippe.

lerpigella KRÖMMELBEIN 1967 (Apt-Alb) und *'oolongella* BATE 1972 (Campan-Santon) haben urch den Habitus, der Massigkeit und starken Verlkung der Schalen, den abgeflachten Endrändern, er Vorderrandwulst und der Lage der Ventralrippe Merkmale der Mandocytherini. Durch den kräftigen Schließmuskelhöcker und der von diesem getrennten Mittelrippe, der teilweise vorhandenen Grubenskulptur und der manchmal zweigeteilten Dorsalrippe nähern sie sich morphologisch am stärksten der *Valendocythere*-Linie. Sie könnten nach dem zeitlichen Auftreten und der Entwicklungshöhe des Schlosses (holamphidont) ein Seitenzweig von dieser sein. Die Randkanäle sollen jedoch einfach und gerade, ohne distale Erweiterungen und gleichmäßig über den Vorderrand verteilt sein. Damit wird ihre Zugehörigkeit zu den Cytherettidae fraglich (vergleiche Abschnitt 2.6.).

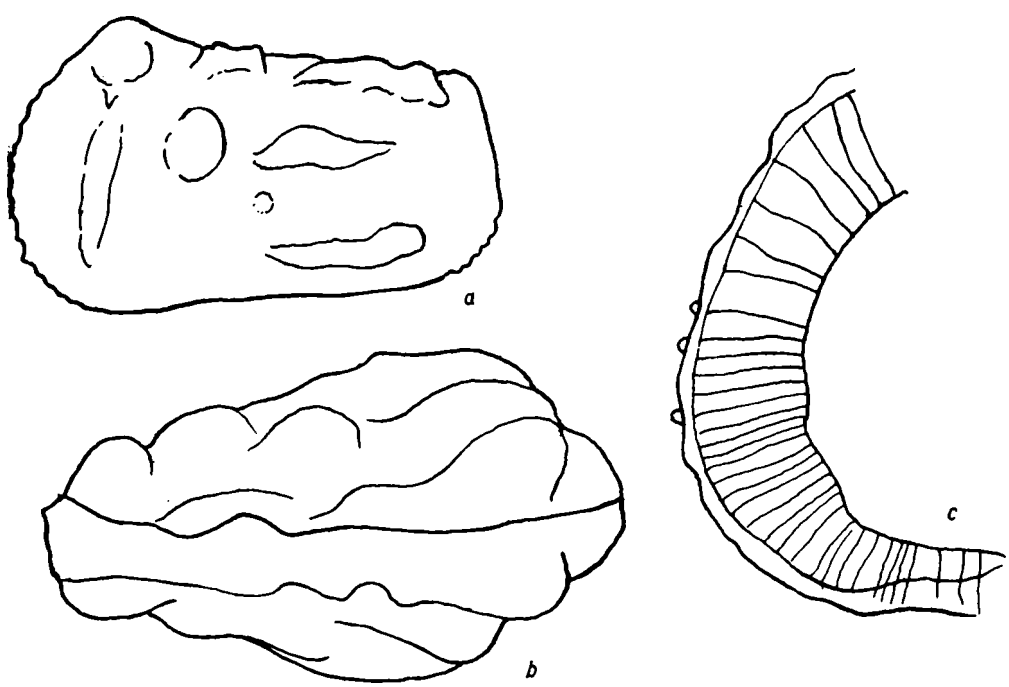

Bild 8
Toolongella mimica BATE 1972, Santon-Campan (n. BATE 1972)
a – Seitenansicht (n. Taf. 20, Fig. 1), b – Dorsalansicht (n. Abb. 38 A), c – Vorderende mit Randkanälen (n. Abb. 39 B)

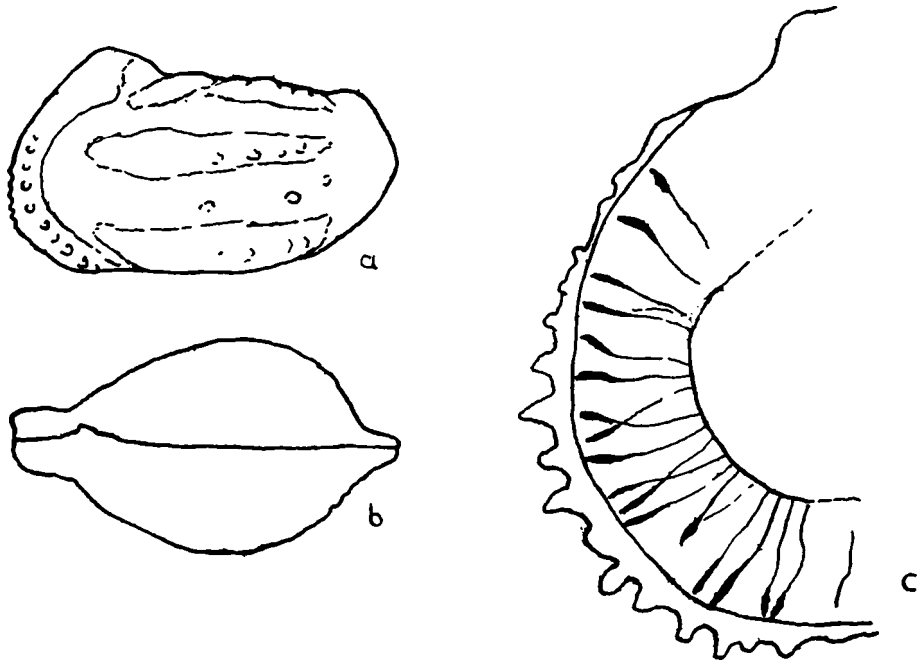

Bild 9. *Mandocythere (Mandocythere) howei* (MALZ 1974), Unteralb (n. MALZ 1974) a – Seitenansicht (n. Taf. 1, Fig. 4), b – Dorsalansicht (n. Taf. 1, Fig. 8 a), c – Vorderende mit Randkanälen (n. Taf. 1, Fig. 10 b)

2.4.2. Die Mandocythere-Linie

Ihr gehören *Protocythere orientalis* ANDREEV & OERTLI, *M. (Mandocythere)* und *M. (Donmacythere)* an. Neben den Merkmalen der Mandocytherini kennzeichnen diese Linie das relativ langgestreckte Gehäuse (besonders das der ♂), die durchlaufende Dorsalrippe, der nur angedeutete und mit der kräftigen Mittelrippe verbundene Schließmuskelhöcker und die unverkürzte Ventralrippe. Eine nahe Verwandtschaft zu frühen Vertretern der *Valendocythere*-Linie belegen die gleiche Gestalt der ♂, die primär schwach entwickelte Vorderrandwulst, die gelegentlich zweigeteilte Dorsalrippe *(M. howei)*, das Fehlen einer Verbindung zwischen der etwa horizontalen Mittelrippe und der Dorsalrippe, die Ausbildung der gleichen Grubenskulptur (wird innerhalb der Gattung *Mandocythere* abgebaut). Die Randkanäle sind bei *M. (Mandocythere)* cytherettid (sonst unbekannt), zumindest in dieser Untergattung treten zwischen Mittel- und Ventralrippe zwei Höcker auf. Die *Mandocythere*-Linie ging entweder aus dem Umkreis von *Valendocythere* hervor oder beide sind als unabhängige Linien von frühen Vertretern der Gattung *Hechticythere* abzuleiten.

Innerhalb der Linie wird die ursprünglich schwache Vorderrandrippe *(P. orientalis*, oberes Valendis ? bis unteres Hauterive) zu einer Vorderrandwulst *(Mandocythere)* umgebildet, eine Hinterrandrippe entsteht, die Randdornen werden kräftiger. Das Stragulum ist groß. Das merodonte Schloß vom *Protocythere*-Typ *(P. orientalis)* wird über ein gekerbt-amphidontes bei *M. (Mandocythere)* zu einem nahezu holamphidonten Schloß bei *M. (Donmacythere)* (Cenoman, Kerbung nur angedeutet) umgewandelt. Die Zahl der Randkanäle steigt von ca. 20 vorn bei *M. (Mandocythere)* auf 35–40 vorn bei *M. (Donmacythere)*. Sekundär entsteht bei der Typusart von *M. (Mandocythere)* eine diagonale, hinten mit der Dorsalrippe verbundene Mittelrippe (erneute Ausprägung eines ursprünglichen Merkmals der Vorfahren). *P. orientalis* ist wahrscheinlich ein Vertreter einer neuen Gattung.

2.4.3. Costacythere

Costacythere (mit zwei Höckern zwischen Mittel- und Ventralrippe, cytherettidem Bau der Randkanäle und bifider Kerbung der Zähnchen der Zahnplatten) hat neben Merkmalen der Mandocytherini

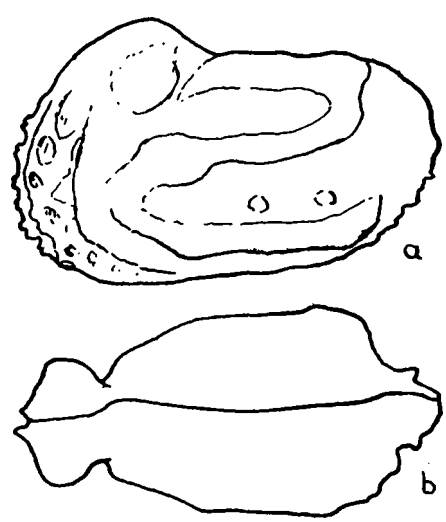

Bild 10. *Costacythere frankei* (TRIEBEL 1938), Unterhauterive (n. NEALE 1962)
a – Seitenansicht (n. Taf. 11, Fig. 3 a), b – Dorsalansicht (n. Taf. 11, Fig. 7 b)

eine diagonale Mittelrippe, die vorn mit der Ventral- und hinten mit der Dorsalrippe verbunden ist. Sie ähnelt stark *Hechticythere* (n. sg.), von der sie durch die Mandocytherini-Merkmale zu trennen ist (massige und stark verkalkte Klappen, kräftige Vorderrandwulst, Lage der Ventralrippe, großes Stragulum, deutliche z. T. bifide Randdornen). Es ist unbekannt, ob *Costacythere* direkt von H. (n. sg.) abzuleiten ist oder beide unabhängig aus *H. (Reticythere)* hervorgingen. Die Rippenanordnung trennt *Costacythere* von zeitgleichen Vertretern der Mandocytherini. Wahrscheinlich erreichte die Gattung parallel und unabhängig von diesen das Mandocytherini-Stadium der Merkmalsausprägung.

Unter Betonung der Grubenskulptur und dem Hinweis auf die Variabilität der Vorderrandwulst stellen [44] und [45] zu *Costacythere* auch Arten ohne Vorderrandrippe, ohne Mittelrippe, mit hoch gelegener Ventralrippe und ohne deutlichem Stragulum. Zweifellos wird die Vorderrandrippe bei frühen Cytherettidae mehrfach unabhängig herausgebildet. Zur Zeit ihrer Entstehung kann sie innerhalb einzelner Populationen variabel sein, bis sich das neue Merkmal konsolidiert hat. [44] bearbeitete Material aus einem Zeitraum, in dem verschiedene Merkmale erstmals angelegt wurden und die Differenzierung der supragenerischen Taxa noch nicht abgeschlossen war. Die Grubenskulptur von *Costacythere* (im Sinne von [24]) tritt in ganz ähnlicher Ausbildung auch innerhalb der Gattungen *Valendocythere, Pseudoprotocythere, Strigosocythere* und *H. (Reticythere)* auf. Eine vorwiegend nach diesem Merkmal gefaßte Gattung *Costacythere* ist sehr heterogen hinsichtlich der Form, dem Berippungsplan und dem Schloßbau. Sie vereinigt Arten verschiedener Entwicklungslinien und verschiedener Entwicklungsetappen unterkretazischer Cytherettidae und ist keine natürliche Einheit. In der engeren Fassung von [24] wird *Costacythere* nicht nur durch die Vorderrandwulst und das merodonte Schloß, sondern durch eine charakteristische Kombination vieler Merkmale umgrenzt und enthält phylogenetisch nahe verwandte Arten.

2.5. Die Protocytherini LJUBIMOVA 1955

Dem Tribus sicher zuordbar sind *Protocythere* (n. sg.?) *obsoleta* POKORNÝ 1973, *P. (Protocythere), P. (Kempercythere)* und *Abyssocythereis*. Er wird durch die relative Großwüchsigkeit, die *Protocythere*-Gestalt mit vorderem Schloßohr, den fehlenden Augenhöhlen, die fehlende Vorderrandrippe, die tief gelegene Ventralrippe, die an beiden Enden allmählich mit der Lateralfläche verfließenden Längsrippen, dem Fehlen deutlich von der Klappenwölbung abgesetzter Bereiche an beiden Enden (Dorsalansicht) und den höchstens angedeuteten Randdornen ge-

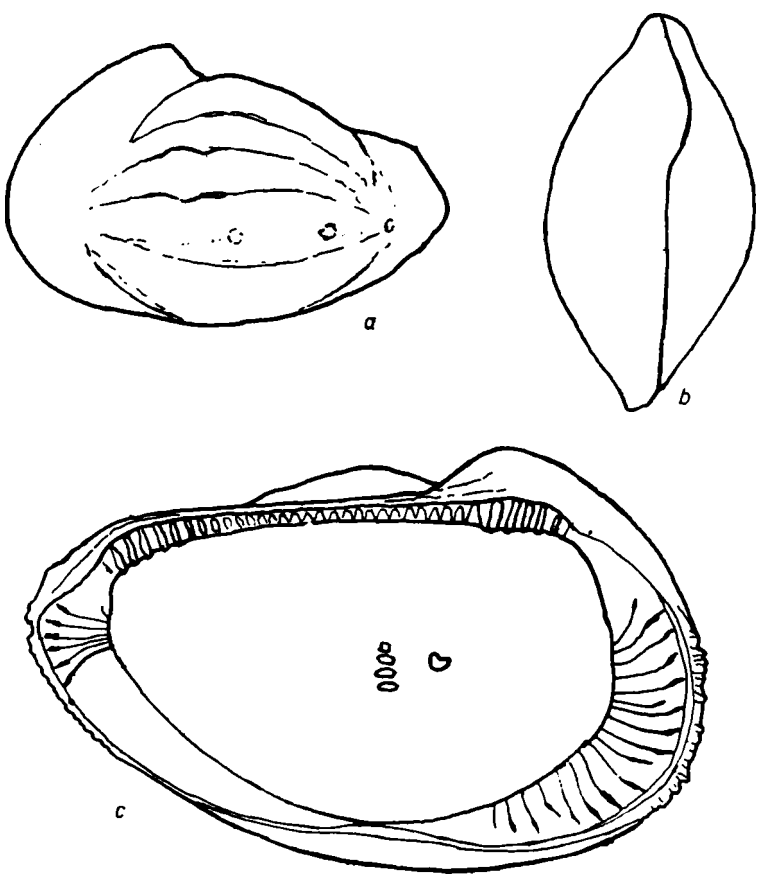

Bild 11. *Protocythere (Protocythere) triplicata* (ROEMER 1841), Hauterive
a – Seitenansicht (n. BARTENSTEIN & OERTLI 1975, Taf. 3, Fig. 16), b und c – Dorsalansicht und Innenansicht einer linken Klappe mit Randkanälen (n. TRIEBEL 1938, Taf. 1, Fig. 3, Taf. 3, Fig. 33 a)

kennzeichnet. Der Randzonenbau ist cytherettid. Die beiden Höcker zwischen Mittel- und Ventralrippe sind bei *Protocythere* teils deutlich, teils nicht sicher erkennbar. Ein Stragulum ist nur angedeutet, das Schloß ist merodont. Die Zahl der Randkanäle bleibt relativ niedrig.

P. (n. sg. ?) obsoleta (Tithon?) als älteste bekannte Art des Tribus zeigt eine Mischung protocytherider Merkmale mit solchen der Paracytherettini und Pleurocytherini. Merkmale der letzteren sind das nur angedeutete Schloßohr, der gerundet-rechteckige Seitenumriß beider Geschlechter (relativ hohes Hinterende), der ausgeprägte Geschlechtsdimorphismus, die Grubenskulptur, die vorwiegend bifide Kerbung der Zähnchen der Zahnplatten. Auf die Protocytherini weisen die wulstartigen und beidseitig mit der Lateralfläche verfließenden Längsrippen (nur die Mittelrippe ist stärker betont), der im mittleren Bereich durch laterale Gehäuseteile verdeckte Ventralrand, die fehlende Vorderrandrippe, fehlende Randdornen, die gleichmäßige Klappenwölbung ohne Ausbildung abgesetzter Bereiche an den Enden (Dorsalansicht), die teilweise dreifach gekerbten Zähnchen der Zahnplatten (wie bei *Protocythere*). Es überwiegen die *Protocythere*-Merkmale. Die Merkmalskombination belegt für *P.* (n. sg.?) *obsoleta* eine morphologische und zeitliche Zwischenstellung zwischen Pleurocytherini, Paracytherettini und Protocytherini. Sie dokumentiert die nahe Verwandtschaft des ganzen Formenkreises einerseits sowie die beginnende Herausdifferenzierung der Protocytherini andererseits. Die Protocytherini gingen entweder aus frühen Paracytherettini [Umkreis von *H. (Reticythere)*] hervor oder (was wahrscheinlicher ist) Paracytherettini und Protocytherini sind parallele, unabhängige Entwicklungslinien, die von den Pleurocytherini (wohl der *Klentnicella*-Gruppe) ausgehen.

P. (Protocythere) ist sicher seit dem Valendis bekannt. Abgesehen von den Längsrippen können die Gehäuse glatt, grubig oder reticuliert sein. Ein Schließmuskelhöcker ist nur angedeutet und nicht von der Mittelrippe getrennt. Der Innenbau der Typusart wurde von [54] eingehend beschrieben. *P. (P.) praetriplicata* BART. & BRAND 1959 (höheres Valendis) steht durch die schwach betonten Längsrippen und die Grubenskulptur der *P.* (n. sg.?) *obsoleta* nahe. Morphologie und zeitliche Stellung der Art sind ein weiterer Hinweis auf die Abstammung der echten *Protocythere* von Formen ähnlich der *P.* (n. sg.?) *obsoleta*. Innerhalb von *P. (Protocythere)* werden die Längsrippen verschmälert und zugeschärft [24]. Arten wie *P.? gondranensis* DONZE 1964 und *P. paquieri* DONZE 1965, die von typischen *P. (Protocythere)*-Arten merklich abweichen, weisen auf eine stärkere generische Differenzierung der Protocytherini in der Unterkreide hin.

Die kurzlebige *P. (Kempercythere)* zweigt im Apt von *P. (Protocythere)* ab ([29], [30]). Sie weicht von der typischen Untergattung durch die relativ grobe Grubenskulptur, den kräftigen Schließmuskelhöcker und der von diesem durch eine Einkerbung getrennten etwa horizontalen Mittelrippe ab. Auch in dieser Untergattung werden die Längsrippen z. T. zugeschärft [30]. Ähnlichen Arten aus anderen stratigraphischen Niveaus (z. B. *P. hannoverana*, höheres Valendis) fehlen die scharfe Abgrenzung des Schließmuskelhöckers von der Mittelrippe und der Lateralfläche sowie die Verschmälerung des vorderen Teils der Mittelrippe. Sie sind als Konvergenzen zu *P. (Kempercythere)* zu deuten.

Die Entwicklung des Tribus ab Turon ist unbekannt. Die Tiefseeform *Abyssocythereis* ist ein rezenter Vertreter [51]. Die Gattung zeigt die wesentlichen Merkmale der Protocytherini: protocytheride Gehäuseform (durch posteroventral überhängende Teile der Ventralrippe wird an den linken Klappen ein relativ hohes Hinterende vorgetäuscht: [51], Fig. 3a), Lage und Form der Ventralrippe, deutliches Schloßohr, an den Enden verfließende Längsrippen, angedeuteter Schließmuskelhöcker, fehlende Vorderrandrippe, merodontes Schloß, nur angedeutetes Stragulum, einen Randzonenbau wie bei Protocythere, das Fehlen von der Klappenwölbung abgesetzter Bereiche an den Enden (Dorsalansicht). Progressiv gegenüber *Protocythere* sind die kleinen Randdornen, die abgeschwächte Kerbung der Schloßelemente, die zweigeteilte frontale Narbe. *Saxocythere* (zu der [51] wohl wegen der ähnlichen Reticulation nähere Beziehungen vermutet) weicht durch die Merkmale der Paracytherettini ebenso von *Abyssocythereis* ab wie von *Protocythere*.

Abyssocythereis hat ursprüngliche Merkmale der Cytherettidae bis in die Jetztzeit bewahrt. Der Weichkörper zeigt nur geringe Unterschiede zu rezenten Trachyleberididae. [51] führt daher seine Protocytherini (die alle unterkretazischen Cytherettidae und die *Veenia*-Gruppe umschließen) als Tribus der Trachyleberididae. Die bekannte geringe Differenzierung der Trachyleberidacea im Weichkörperbau wird durch seine Befunde erneut bestätigt. Doch reicht die absolute Größe der Unterschiede im Weichkörperbau für sich allein nicht zur Abschätzung der phylogenetischen (und damit taxonomischen) Eigenständigkeit einer Gruppe aus. Es sind u. a. auch die Dauer der selbständigen Entwicklung und die realisierte Formenfülle zu berücksichtigen.

2.6. Bemerkungen zur Veenia-Gruppe

Veenia im heutigen Sinne ist eine Sammelgattung. Ihre systematische Stellung ist umstritten (vgl. [39], [24], [27], [33]). Mit *Protocythere* besteht eine fast vollständige Übereinstimmung in Form und Skulptur, manche Arten sind nur anhand des Innenbaues gattungsmäßig zuordbar. *Veenia* hat ein amphidontes Schloß (die Typusart ein holamphidontes, bei an-

deren Arten ist eine Kerbung einzelner Elemente erkennbar). In der höheren Unterkreide und in der tieferen Oberkreide existiert eine Artengruppe („*Posteroprotocythere*" i. S. von [37]), die im Schloßbau zwischen beiden Gattungen vermittelt (amphidontes Schloß mit gekerbten Elementen). In der Schloßentwicklung besteht ein allmählicher Übergang zwischen *Protocythere* und *Veenia* bei gleichbleibender Gehäusegestalt und Skulptur. Manche jüngeren Formen der *Veenia*-Gruppe im weiteren Sinne (z. B. *Mosaeleberis*) nähern sich in Form und Skulptur stark Arten aus dem Umkreis von *Cytheretta*, so daß eine Entwicklungsreihe *Protocythere* – *Veenia*-Gruppe – *Cytheretta*-Gruppe als wahrscheinlich angesehen wurde [24].

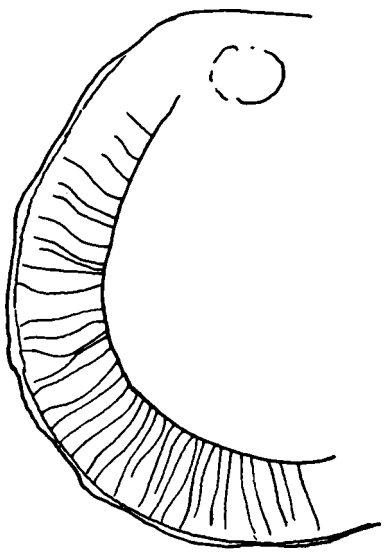

Bild 12. *Veenia vallocostata* GRÜNDEL 1968, Santon, X 6283 (Mat. leg. GRÜNDEL). Vorderende mit Randkanälen

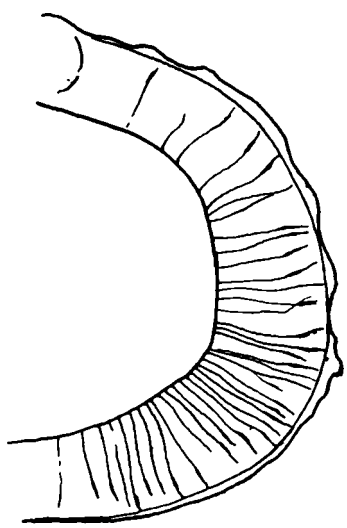

Bild 13. *Mosaeleberis* sp., Mittelturon, X 6284 (Mat. leg. POKORNÝ). Vorderende mit Randkanälen

Gegenüber *Protocythere* abweichende Merkmale von *Veenia* sind äußerer Augenhöcker mit inneren Augenhöhlen zumindest bei vielen Arten und der einfachere Bau der Randkanäle: bei der Typusart *V. ozanana* nach [5] eine schmale verkalkte Innenlamelle mit einfachen und geraden, gleichmäßig über den Vorderrand verteilten Randkanälen ohne distale Erweiterungen. Bei anderen Arten sind die Randkanäle etwas unregelmäßiger und anterodorsal können einige nach oben gebogen sein. Auch *Karsteneis* hat einen ähnlichen Bau der Randkanäle [43]. Der *Veenia*-Gruppe fehlen anscheinend die schon bei *Protocythere* teilweise undeutlichen Höcker zwischen Mittel- und Ventralrippe.

Alle gut bekannten Vertreter der Cytherettidae zeigen den cytherettiden Bau der Randkanäle (vgl. aber *Serpigella* und *Toolongella* bei den Mandocytherini). Es ist unbekannt, wie sich der einfachere Bau von *Veenia* herausbildete, wenn die Gattung auf *Protocythere* zurückgeführt wird. Eine direkte Verbindung beider Gattungen muß daher beim gegenwärtigen Kenntnisstand als fraglich erscheinen. Sollten sich beide phylogenetisch nahe stehen, dann ist aufgrund des abweichenden Randzonenbaues eine größere Zäsur zwischen beiden wahrscheinlich (die *Veenia*-Gruppe eine Unterfamilie der Cytherettidae?). Doch ist zu prüfen, ob *Veenia* nicht besser von anderen Gruppen der Trachyleberidacea abzuleiten ist. Aufgrund der Augenhöhlen, des amphidonten Schlosses und des Randzonenbaues vermuten manche Autoren eine nähere Verwandtschaft mit unterkretazischen Trachyleberididae. Angesichts der großen Unterschiede in Form und Skulptur ist dies wenig wahrscheinlich. Dagegen spricht auch, daß in der *Veenia*-Gruppe anscheinend erst in der höchsten Unterkreide der Übergang vom merodonten zum amphidonten Schloß erfolgte. Innerhalb der Trachyleberididae ist dagegen das amphidonte Schloß seit der Basis des Hauterives voll entwickelt.

Viel näher stehen der *Veenia*-Gruppe nach Gestalt und Skulptur und auch hinsichtlich der wahrscheinlich gleichen Ursprungsgruppe (Progonocytheridae) die Buntoniinae. Die Vertreter aus der Unterkreide haben merodonte, die aus der höheren Oberkreide amphidonte Schlösser. Aus dem Zeitraum dazwischen ist wenig bekannt. Die *Veenia*-Gruppe würde in zeitlicher Hinsicht diese Kenntnislücke gut füllen, auch mit ihrer Schloßentwicklung. Der Bau der Randzone und der Randkanäle ist bei beiden Gruppen ähnlich ([47], [48], u. a.). Gelegentlich bei den Buntoniinae auftretende Erweiterungen der Randkanäle im distalen Bereich und Aufwärtsbiegung einzelner vorderer Kanäle erinnern an sichere Cytherettidae, ohne daß die volle cytherettide Ausbildung erreicht wird. Viele Arten der Buntoniinae haben innere Augenhöhlen, doch ist dieses Merkmal wie auch in der *Veenia*-Gruppe nicht bei allen Formen ausgebildet.

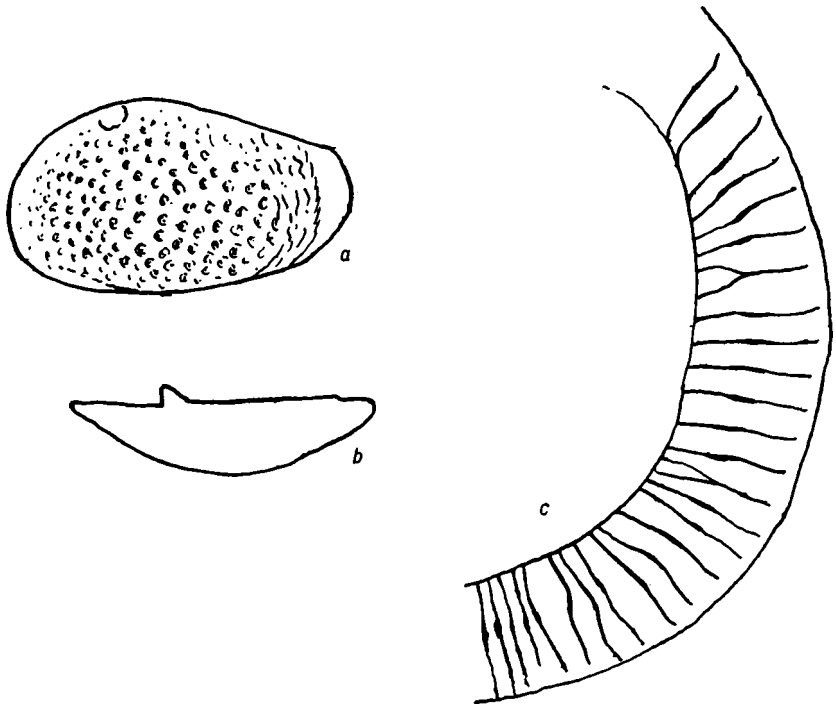

Bild 14. *Buntonia (Protobuntonia) punctata* REYMENT 1963, Paläozän (n. REYMENT 1963)
a – Seitenansicht (n. Taf. 20, Fig. 5), b – Dorsalansicht einer linken Klappe (n. Taf. 20, Fig. 6), c – Vorderende mit Randkanälen (n. Taf. 20, Fig. 8)

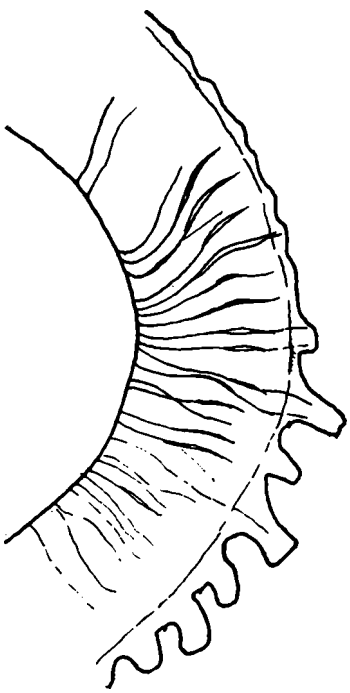

Bild 15. *Buntonia olokundudui* REYMENT & VALEN 1969, rezent. Vorderende mit Randkanälen (n. REYMENT & VALEN 1969, Taf. 4, Fig. 4)

Die Buntoniinae weichen von der *Veenia*-Gruppe durch das fehlende Schloßohr, den verkürzten Schloßrand, die gerundete und nach hinten verlagerte anterodorsale Ecke sowie die abgeschwächte bis fehlende Skulptur aus drei Längsrippen gestaltlich merklich ab. Die *Buntonia*-Gestalt ist in Verbindung mit dem einfacheren Randzonenbau seit dem Jura nachweisbar [24]. Sichere Belege für eine Herausbildung der *Protocythere*-Gestalt bei den Buntoniidae als Parallelentwicklung zu den Protocytherini fehlen noch. Doch muß beim gegenwärtigen Kenntnisstand als möglich angesehen werden, daß die *Veenia*-Gruppe ein Seitenzweig der *Buntonia*-Linie ist mit deutlichen Konvergenzen zu den Cytherettinae. Die Tendenz zur Reduktion des Schloßohrs haben die *Veenia*- und die *Cytheretta*-Gruppe gemeinsam [24].

2.7. Zur Stellung der Gattung Cytheretta

Betrachtet man den cytherettiden Randzonenbau als Schlüsselmerkmal der Cytherettidae, dann ist *Cytheretta* in die gleiche Einheit vom Familienrang zu stellen wie die Paracytherettini, Mandocytherini usw., denn der Bau ihrer Randkanäle zeigt alle Merkmale der cytherettiden Ausbildung (vgl. 2.1.). Diese Zuweisung gilt unabhängig von der Bewertung der *Veenia*-Gruppe. Auch den Gattungen um *Cytheretta* fehlen Augenhöhlen. Im Innenbau stimmt *Cytheretta* bis in Details (z. B. die zahlreichen, dicht gestellten Randkanäle am Hinterende, [59]) mit *Paracytheretta* und *Golcocythere* überein. [59] begrenzen ihre Cytherettinae unter Vernachlässigung von Unterschieden in der äußeren Hartteilmorphologie auf Vertreter mit dem Innenbau von *Cytheretta*. Im Anschluß daran stellen viele Autoren den vorwiegend känozoischen Cytherettidae (-nae) gleichwertig die vorwiegend jurassisch-unterkretazischen Protocytheridae (-nae) gegenüber.

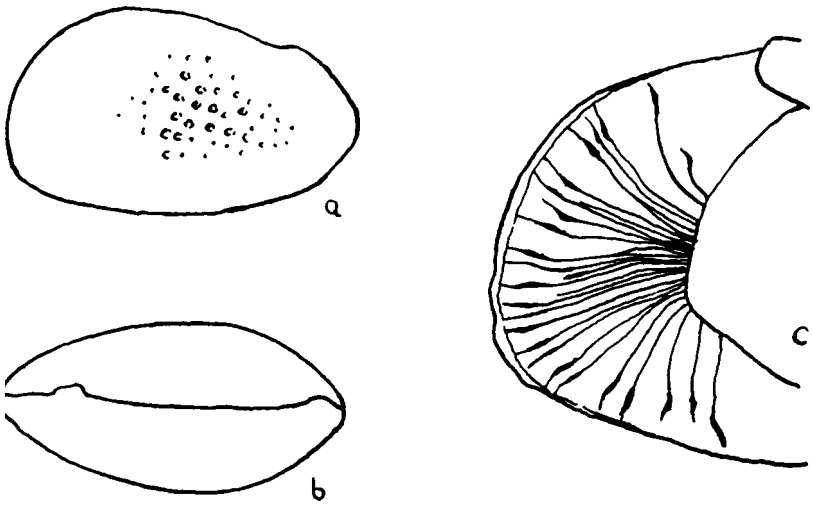

Bild 16. a – *Cytheretta jurinii* (v. MÜNSTER 1830), Chatt, Seitenansicht (n. TRIEBEL 1952, Taf. 3, Fig. 16); o – *Cytheretta posticalis* TRIEBEL 1952, Dorsalansicht, Rupel (n. TRIEBEL 1952, Taf. 3, Fig. 18 c); c – *Cytheretta rhenana rhenana* TRIEBEL 1952, Rupel, Vorderende mit Randkanälen (n. TRIEBEL 1952, Taf. 4, Fig. 25 c)

ist zu prüfen, ob ein solches Vorgehen nicht horintal ausgerichtete taxonomische Kategorien schafft, e mit einem phylogenetischen System unvereinbar ıd. Viele Merkmalskomplexe (z. B. das Schloß, Vereiterung der verkalkten Innenlamelle, Zahl der ındkanäle u. a., vgl. 3.1.) werden innerhalb der rtherettidae parallel in mehreren unabhängigen ıtwicklungslinien in ähnlicher Weise umgestaltet. ergleichbare Trends sind in vielen Gruppen der Cyerocopina nachweisbar. Alle diese Merkmale sind um für die Umgrenzung supragenerischer Einheiı geeignet [24]. Der cytherettide Bau der Randnäle (von [26] sowie [45] für die Abgrenzung der terkretazischen Cytherettidae gegen die Trachyeididae herangezogen) ist dagegen ein relativ nstantes Merkmal und kennzeichnet die meisten le?) Cytherettidae. Er ist in dieser Form bei anren Gruppen der Cytherocopina nicht bekannt und ıß in taxonomischer und phylogenetischer Hinsicht lativ hoch bewertet werden.

ährend der Innenbau (unter Beibehaltung der cyerettiden Randkanäle) stark abgewandelt wird, iben einzelne Merkmalskombinationen von Form d Skulptur über längere Zeiträume unverändert gl. 3.1.). Darauf aufbauend wurden vorstehend lcocythere und *Paracytheretta* als Endglieder eier nahe stehender Entwicklungslinien der Parartherettini gedeutet. An diese können morpholoch *Cytheretta* und verwandte Gattungen nicht dirt angeschlossen werden. Sie weichen durch gendeteren Seitenumriß, fehlende Vorderrandrippe, deren Berippungstyp oder ganz fehlender Skulp-, verkürzten Schloßrand, nach hinten verlagerter terodorsaler Ecke, fehlendem deutlichen Schloßr, dem Fehlen von der Klappenwölbung abgesetz- Bereiche an den Klappenenden (Dorsalansicht) Nicht alle Gattungen mit den Gehäusemerkmalen ı *Cytheretta* haben einen unregelmäßigen Innenıd ([17] u. a.).

ısgehend von einem Überblick über die Familie Cytherettidae, ihrer zeitlichen Entfaltung und der in ihr ablaufenden Trends wird wahrscheinlich, daß die Cytherettinae i. S. von [59] eine horizontal gefaßte Einheit mit Vertretern verschiedener Entwicklungslinien sind. Die nächsten Verwandten der *Cytheretta*-Gruppe sind zweifellos die hier als Paracytherettini, Mandocytherini und Protocytherini geführten Gruppen. Sie bilden zusammen eine phylogenetische und taxonomische Einheit höherer Ordnung, die Familie Cytherettidae. Eine Aufspaltung dieser Gruppe in eine Familie Cytherettidae und eine Familie Protocytheridae zerreißt durchlaufende Entwicklungslinien, sie weist relativ undifferenzierte Frühformen und relativ differenzierte Endformen verschiedenen Familien zu.

Die Gattungen um *Cytheretta* mit der oben gegebenen Merkmalskombination sind derzeit am besten als Tribus zu werten. Die Cytherettinae i. S. von [59] sind aufzulösen, ihre Gattungen gehören den Paracytherettini und den Cytherettini an. Unklar ist noch die Ableitung der Cytherettini. Die Rückführung auf die *Veenia*-Gruppe [24] ist wegen des verschiedenen Randzonenbaues unwahrscheinlich. Die morphologischen Ähnlichkeiten beider können auch als Folge gleicher Trends gedeutet werden. Gehäuseform und Skulptur nähern die Cytherettini am stärksten den Protocytherini. Belegende Fossilfunde für eine solche Ableitung fehlen noch.

3. Allgemeine Bemerkungen

3.1. Grundlagen der supragenerischen Gliederung der Cytherettidae

Die vorliegende Übersicht beruht auf der Auswertung der Hartteilmerkmale, der zeitlichen Stellung der Fossilfunde und der aus beiden erkennbar werdenden Abwandlungen. Erst diese Zusammenschau ermöglicht eine Rekonstruktion des Entwicklungsab-

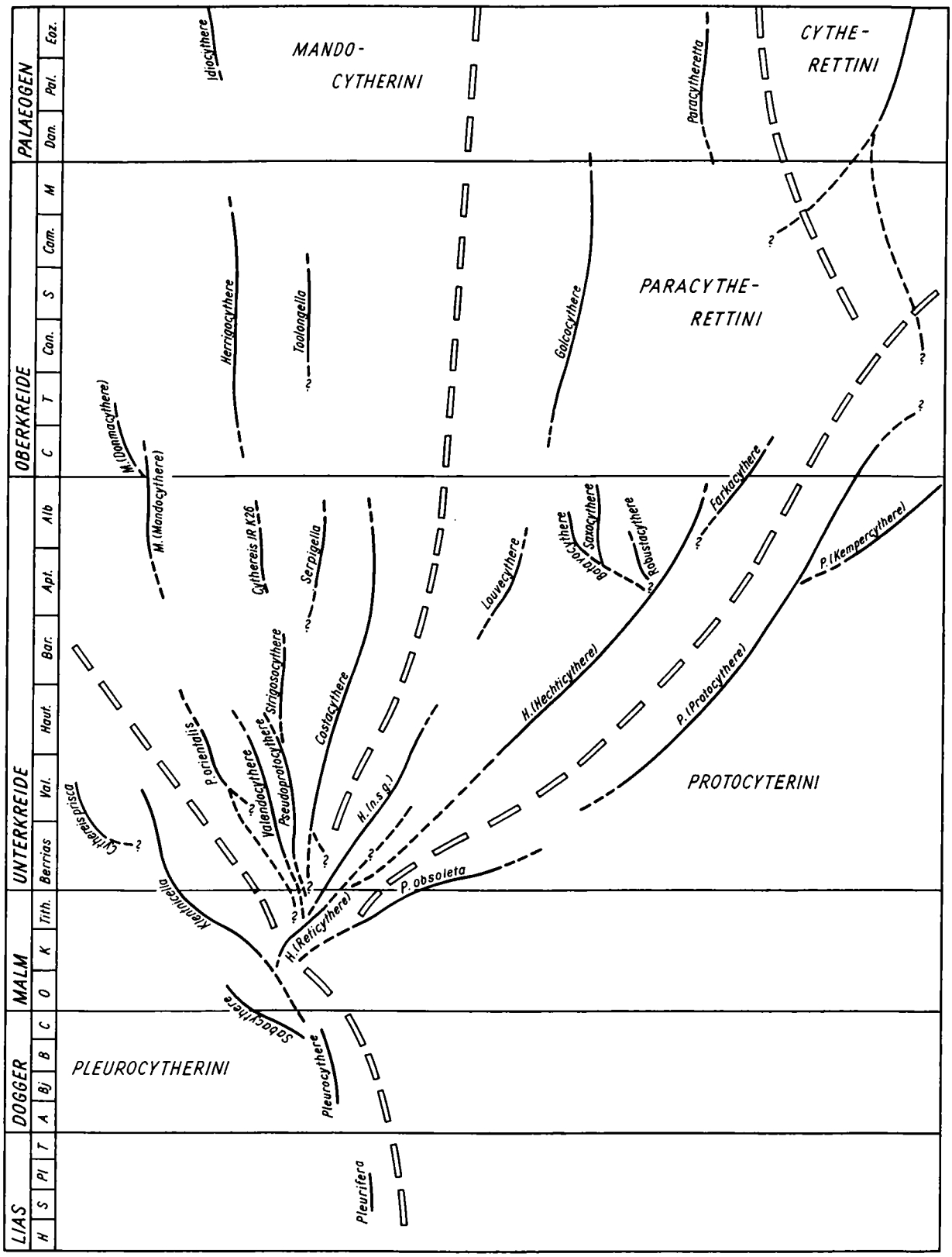

Bild 17. Überblick über die Taxonomie und Phylogenie der Cytherettidae im Zeitraum Lias bis Palaeogen

laufes in seinem morphologischen und zeitlichen Rahmen. Zahlreiche Merkmale unterliegen innerhalb der Cytherettidae einer parallelen Umgestaltung in mehreren Entwicklungslinien. So die Herausbildung einer Vorderrandrippe bzw. -wulst, die Entwicklung eines Schloßohres (bei einigen späten Vertretern wieder reduziert), die Verlagerung der primär hoch gelegenen Ventralrippe ventralwärts, die Reduktion des vorderen (den Vorderrand erreichenden) Teilstücks der Ventralrippe, die Auflösung der Verbindung der Mittelrippe mit der Dorsalrippe hinten und mit der Ventralrippe vorn, die Entwicklung eines *Cythereis*-Habitus in Form und Skulptur, die Ausbildung von Randdornen, die Verstärkung des Stragulums, die Entwicklung von amphidonten Schlössern aus merodonten und der Abbau der Kerbung bei den ersteren, die Ausbildung einer V-förmigen frontalen Narbe, die Verbreiterung der verkalkten Innenlamelle und das Auftreten unregelmäßiger Innenränder, die Erhöhung der Zahl der Randkanäle. Nicht alle Trends sind in allen Linien nachweisbar, sie äußern sich z. T. zudem in unterschiedlicher Stärke. Schnell und parallel abwandelnde Merkmale sind für die Taxonomie und die Deutung phylogenetischer Zusammenhänge von relativ geringer Bedeutung.
Andere Merkmale sind wesentlich konstanter. So der cytherettide Randzonenbau, das Fehlen innerer Augenhöhlen, die Ausbildung zweier Höcker zwischen Mittel- und Ventralrippe. Sie sind in allen Entwicklungslinien bei allen oder den meisten Vertretern nachweisbar und belegen die Zugehörigkeit einer Art zu den Cytherettidae. Für eine taxonomische Untergliederung der Familie sind sie dagegen weniger geeignet.
Innerhalb der Cytherettidae sind mehrere morphologische Typen erkennbar (gekennzeichnet durch Form- und Skulpturmerkmale), die über längere Zeiträume zu verfolgen sind und in deren Rahmen andere Merkmale (Vorderrandrippe, Stragulum, Schloß, Randzone u. a.) einer Umgestaltung unterliegen. Welche Merkmale relativ konstant bleiben, ist jeweils verschieden und nur aus einem Überblick über die ganze Gruppe abzuleiten. Für die Taxonomie und Phylogenie der Cytherettidae ist wesentlich, ob ein bestimmter morphologischer Typ mehrfach iterativ von einer Ursprungsgruppe abspaltete oder ob jeder Typ eine unabhängige Entwicklungslinie bildet.
Es ist auch aus anderen Gruppen der Cytherocopina bekannt, daß gewisse Form- und Skulpturtypen recht langlebig sein können. Eine konservative, langlebige Stammgruppe, auf die die nachgewiesenen Vorkommen der einzelnen morphologischen Typen zurückgeführt werden könnten, ist für die Cytherettidae unbekannt. Innerhalb eines morphologischen Typs treten schnell abwandelnde Merkmale mit ihren einzelnen Entwicklungsstufen zeitlich in solcher Reihenfolge auf, daß die Entwicklung jeweils von ursprünglicheren zu fortgeschritteneren Ausbildungsformen führt. Andererseits sind gleiche Entwicklungsstufen schnell abwandelnder Merkmale innerhalb verschiedener morphologischer Typen nachweisbar, häufig sogar etwa zur gleichen Zeit. Eine Zusammenfassung gleicher Entwicklungsstufen schnell abwandelnder Merkmale zu einer taxonomischen Einheit würde folglich zu einer horizontalen Klassifikation führen. Man muß wohl in den morphologischen Typen echte Entwicklungslinien sehen. Sie sind die Grundlage der hier vorgeschlagenen supragenerischen Gliederung der Cytherettinae. Durch unterschiedlich starke Abstraktion erhält man morphologische Typen unterschiedlichen Verallgemeinerungsgrades, die verschiedene taxonomische Niveaus charakterisieren.

3.2. Zur Fassung taxonomischer Kategorien oberhalb der Artebene

Für einzelne Merkmale lassen sich häufig durch Vergleich verwandter Formen unter Berücksichtigung ihres zeitlichen Auftretens morphologische Reihen zusammenstellen, die erfolgende Umgestaltungen fast lückenlos belegen. Sie verdeutlichen evolutive Trends, ohne daß diese Reihen echte phylogenetische Reihen sein müssen. Eine bestimmte Merkmalskombination jedoch, gewöhnlich vertreten durch eine Artengruppe, erscheint im Fossilbeleg in der Regel recht unvermittelt und ist nach einer gewissen Existenzdauer nicht mehr nachweisbar. Bei zeitlich aufeinander folgenden Artengruppen einer phylogenetischen Linie, jede gekennzeichnet durch eine besondere Merkmalskombination, wandeln einzelne Merkmale derart ab, daß die Umwandlungen den für die ganze Gruppe kennzeichnenden Trends entsprechen. Die Zugehörigkeit einzelner Artengruppen zu einer phylogenetischen Linie ist durch verbindende morphologische Gemeinsamkeiten und dem zeitlichen Auftreten zu erschließen (vgl. 3.1.).
Eine bestimmte Merkmalskombination wird nur einmal während einer begrenzten Zeitspanne verwirklicht. Zeitlich aufeinander folgende Merkmalskombinationen einer phylogenetischen Linie sind historische Entwicklungsetappen dieser Linie. Sie entsprechen jeweils einem bestimmten Organisationsniveau. Jedes Organisationsniveau ist — als eine neue, verbesserte Stufe der Anpassung — in der Regel durch eine Radiation auf der Artebene gekennzeichnet. Übergangsformen zwischen zwei verschiedenen Organisationsniveaus sind meist im Fossilbeleg nicht nachweisbar oder selten (relativ schlecht angepaßte Formen mit geringer regionaler Verbreitung und geringer Individuenzahl, vgl. [52]). Die Entwicklung verläuft im allgemeinen nicht gleichmäßig durch allmähliche Anhäufung kleiner Veränderungen. Es ist vielmehr eine Gliederung in Phasen rascher und schlecht dokumentierter Abwandlungen beim Über-

gang zwischen zwei Organisationsniveaus und in Phasen der Radiation nach Erreichen eines neuen Organsiationsniveaus (denen die überwiegende Mehrzahl der fossilen Funde entstammen) erkennbar. Dieser phasenhafte Verlauf des Evolutionsgeschehens ist seit langem bekannt (vgl. [49], [52], [40] u. a.) und wird neuerdings wieder stärker betont (z. B. [16], [53]).

Eine phylogenetische Linie ist also auf natürliche Weise phasenhaft gegliedert, wobei jede Phase auch morphologisch durch eine bestimmte, einmalige Merkmalskombination charakterisiert ist. Wertet man solche Phasen als Gattungen oder Untergattungen, dann enthalten die so entstehenden Taxa morphologisch abgrenzbare Artengruppen, die gleichzeitig historischen Entwicklungsetappen einer phylogenetischen Linie entsprechen. Sie sind bei richtiger Fassung nicht willkürliches Ergebnis der ordnenden Tätigkeit des Bearbeiters, sondern zeichnen eine dem Stoff unabhängig von ihm innewohnende Gliederung nach. Sie können und müssen als natürliche Einheiten gewertet werden. Sie haben gegenüber den zoologischen Taxa den Vorzug, durch Berücksichtigung des zeitlichen Momentes dem historischen Charakter der Evolution besser zu entsprechen. Wie in der Zoologie nähert sich das System der fossilen Formen entsprechend dem jeweiligen Kenntnisstand schrittweise und allmählich diesem Idealzustand. Kenntnisbedingte falsche Einschätzungen sind kein Argument gegen die prinzipielle Richtigkeit dieses Weges. Dem Paläontologen fehlt gegenüber dem Zoologen die Vollständigkeit des Materials. Dafür kann nur er die Entwicklung in der Zeit verfolgen. Beide Arbeitsrichtungen ergänzen sich in ihren Ergebnissen.

Ähnlich wie im Gattungsniveau treten auch oberhalb der Gattungsebene Merkmalskombinationen auf, die ganze Gattungsgruppen charakterisieren und in ihrer morphologischen sowie zeitlichen Stellung Entwicklungsetappen einer größeren phylogenetischen Linie entsprechen. Ihr Erkennen wird durch die wachsende morphologische Vielfalt und den allgemeiner werdenden kennzeichnenden Merkmalen schwieriger. Nur aus einem Überblick über die rezenten und fossilen Formen ist abzuleiten, welche morphologischen Merkmale ihre Kennzeichnung ermöglichen. Die Größe der morphologischen Unterschiede ist dabei von geringerer Bedeutung als ihre Konstanz und der Zeitpunkt ihres erstmaligen Auftretens. Die Bedeutung morphologischer Unterschiede für die Taxonomie und Phylogenie einer Gruppe kann daher aus den rezenten Formen allein nicht mit Sicherheit abgeleitet werden. Solche Gattungsgruppen werden vorstehend als Tribus geführt. Auch sie sind nicht das Ergebnis willkürlicher Konstruktionen oder veralteter Formkonzepte, sondern vom Material abgeleitet und an diesem jederzeit nachprüfbar. Jeden Tribus kennzeichnet eine Kombination mehrerer Merkmale. Deshalb, und auf Grund der phylogenetischen Stellung, können Gattungen auch dann mit großer Wahrscheinlichkeit einem supragenerischen Taxon zugewiesen werden, wenn das eine oder andere kennzeichnende Merkmal uncharakteristisch ausgebildet ist. Die Überbetonung einzelner Merkmale führte dazu, daß die Tribus in der Fassung von [24] noch Anklänge an horizontal ausgerichtete Taxa zeigen.

Zumindest innerhalb der Paracytherettini und Mandocytherini treten mehrere Entwicklungslinien auf. Sie gehen entweder auf die gleiche Untergattung zurück (Paracytherettini) oder der Tribus besteht aus mehreren nahe stehenden, aber doch vom Ursprung her unabhängigen Linien (wahrscheinlich bei den Mandocytherini). Letzteres steht im Widerspruch zum Monophyliebegriff, wie er von manchen Autoren vertreten wird. In extremer Fassung bedeutet Monophylie, daß alle Mitglieder einer höheren taxonomischen Einheit auf eine einzige Art (Unterart) oder gar ein einziges Elternpaar zurückzuführen sind. Den Paläontologen wird der Vorwurf gemacht, immer wieder gegen ein auf diesem Prinzip aufbauendes „konsequent phylogenetisches System" zu verstoßen [28].

Es ist aber eine ebenfalls alte Erfahrung der Paläontologen, daß die Entwicklung von einem ursprünglichen zu einem fortgeschrittenen Organisationsniveau meist in einem breiten Strom erfolgt. In vielen parallelen Linien erscheint bald das eine, bald das andere Merkmal des neuen Organisationsniveaus (Mosaikentwicklung, vgl. [21]), nähert sich die morphologische Ausbildung diesem. Man erhält den Eindruck, daß verschiedene Kombinationsmöglichkeiten alter und neuer Merkmale auf ihren Anpassungswert geprüft werden. Viele dieser Kombinationen erweisen sich als wenig effektiv und die tragenden Entwicklungslinien sterben aus. Die Grenze zum neuen Organisationsniveau wird meist nicht nur von einer, sondern von mehreren verwandten Linien überschritten. Sie entwickeln sich nebeneinander weiter und bilden eine neue, natürliche Einheit. Eine strenge Anwendung des Monophyliebegriffs wird diesem Geschehen nicht gerecht. Es entspricht den beobachtbaren Verhältnissen besser, wenn man im Anschluß an [50] phylogenetische und taxonomische Gruppen dann als monophyletisch ansieht, wenn sie auf eine taxonomische Gruppe kleineren oder gleichen Ranges zurückgeführt werden können. In diesem Sinne sind die Mandocytherini eine monophyletische Einheit.

3.3. Bemerkungen zur Entwicklung der Cytherettidae und zum Verhältnis paläontologischer und zoologischer Untersuchungen

Die Cytherettidae entwickelten sich vom Lias bis zum tiefen Malm relativ langsam und in verhältnismäßig

engen morphologischen Grenzen (vor allem im Artniveau, wenige Gattungen). Im höchsten Jura und in der tiefsten Unterkreide wächst der morphologische Formenbestand durch Erscheinen vieler neuer Merkmale beträchtlich an. Mehrere neue Entwicklungslinien werden eingeschlagen, ohne daß schon eine scharfe Trennung erfolgt. Erst ab Valendis sind die die einzelnen Linien kennzeichnenden Merkmalskombinationen deutlich ausgeprägt und konsolidiert. Drei Tribus setzen nahezu gleichzeitig ein, die Mandocytherini eventuell etwas später als die Paracytherettini und die Protocytherini. Da auch die einzelnen Entwicklungslinien innerhalb der Tribus sehr früh beginnen, ist die kretazische Blütezeit der Cytherettidae durch ausgeprägte basale Aufspaltung gekennzeichnet.

In der Unterkreide erfolgt eine schnelle Entwicklung in den einzelnen Linien bei paralleler Umgestaltung zahlreicher Merkmalskomplexe. In rascher Folge erscheinen und verlöschen meist kurzlebige Gattungen (Untergattungen). Die Zahl der auch in Mittel- und Westeuropa noch nicht vollständig erfaßten Arten ist relativ groß. Im höchsten Alb bzw. im Cenoman verschwinden zahlreiche Gruppen (Formenverarmung), nur wenige Linien sind in der höheren Oberkreide nachweisbar. Die Gattungen dieses Zeitraums sind artenarm, ausgenommen *Golcocythere*. Im Paläogen erlöschen anscheinend die Paracytherettini und die Mandocytherini endgültig, von den Protocytherini ist aus dem Zeitraum Turon bis Tertiär (einschließlich) nichts bekannt. Spätestens im Paläogen setzen die Cytherettidae ein, deren Ursprungsgruppe noch nicht ermittelt ist. Sie werden im Tertiär recht formenreich, ihre Blütezeit reicht bis rezent.

Auch Paläontologen vertreten teilweise die Auffassung, daß ohne Nachprüfung am Weichkörper taxonomische und phylogenetische Schlüsse grundsätzlich unsicher bleiben. Das bedeutet ein in Frage stellen des Wertes paläontologischer Untersuchungen in Hinblick auf Taxonomie und Phylogenie überhaupt und eine weitgehende Unterordnung der Paläontologie unter die Zoologie. Für eine solche Bescheidung besteht kein sachlicher Grund. Im Abschnitt 3.2. wurde dargelegt, daß bei ausreichender fossiler Überlieferung und guter Durcharbeitung der Paläontologe natürlich umgrenzte taxonomische Einheiten erkennen und fassen kann. Jede Phylogenese ist ein weit in die Vergangenheit reichender Prozeß, von dem die heutige Fauna nur ein Augenblicksbild liefert. Die Fossilien sind, trotz aller ihnen anhaftender Mängel, die wichtigsten realen Zeugen phylogenetischer Wandlungen. Nur sie erschließen die zeitliche Dimension. Ein historischer Prozeß kann nicht von den Verhältnissen in einer Zeitebene ausgehend voll erkannt und verfolgt werden. Viele Ereignisse auch innerhalb der Cytherettidae haben keine Spuren bei den heute lebenden Formen hinterlassen. Es ist prinzipiell nicht möglich, allein anhand der rezenten Arten solche Fragen wie den Ursprung der Cytherettidae, das Wie und Wann der Umgestaltung zahlreicher Merkmalskomplexe, die rasche Aufspaltung der Familie im Jura/Kreide-Grenzbereich, die divergierende Entwicklung zahlreicher Linien in der Unterkreide, die Formenverarmung im Cenoman mit dem endgültigen Erlöschen großer Gruppen im Paläogen, die Entfaltung der Cytherettini ab Tertiär u. a. zu erkennen und zu verfolgen.

Es wird oft und nicht immer berechtigt auf die Grenzen paläontologischer Aussagemöglichkeiten hingewiesen. Es ist wohl nicht unkorrekt, auch einmal die begrenzten Möglichkeiten zoologischer Untersuchungen in taxonomischer und phylogenetischer Hinsicht zu betonen. Wo infolge fehlender bzw. unvollständiger Überlieferung oder infolge unzureichender Durcharbeitung des vorliegenden fossilen Materials die Fakten mehreren Deutungen zugänglich bleiben, werden notwendigerweise taxonomische und phylogenetische Auffassungen über die betreffende Gruppe unsicher. Die taxonomische Gliederung der rezenten Formen, sie mag für diese richtig sein, ist keine Taxonomie aller (d. h. auch der ausgestorbenen) Vertreter der betreffenden Gruppe. Es entspräche einem unhistorischen Denken, wollte man die Rezenttaxonomie schematisch auf die fossilen Formen übertragen unter Außerachtlassung der zeitlichen Dimension jeder Phylogenie und der Tatsache, daß alle Teile eines Organismus phylogenetischen Wandlungen unterliegen.

Der Verfasser möchte nicht den Eindruck erwecken, eine Vernachlässigung rezenttaxonomischer Untersuchungen für die Taxonomie fossiler Formen zu befürworten. Er lehnt aber Vorstellungen ab, die zu einer unkritischen Übertragung taxonomischer Kategorien, umgrenzt lediglich nach Merkmalen rezenter Formen, auf das fossile Material führen und in diesen das entscheidende Richtmaß für die taxonomische (und damit in einem natürlichen System für die phylogenetische) Einordnung der Fossilien sehen. Die taxonomische und phylogenetische Bedeutung eines Merkmals ist nicht allein eine Funktion der Größe des durch ihn gekennzeichneten morphologischen Unterschiedes. Sie kann erst dann mit hoher Sicherheit abgeschätzt werden, wenn die Rolle des Merkmals in der Geschichte der betreffenden Gruppe ausreichend bekannt ist. Das ist ohne Kenntnis der fossilen Formen nicht möglich und erst aus einem Überblick über möglichst alle bekannten fossilen und rezenten Vertreter abzuleiten.

Es besteht eine enge Wechselwirkung zwischen paläontologischen und rezentbiologischen Untersuchungen. Die Einbeziehung des fossilen Materials beeinflußt die Wertung morphologischer Unterschiede rezenter Formen. Durch sie werden deren Gliederung und gegenseitigen Beziehungen erst voll verständlich. Gleiches gilt für die Einbeziehung rezentbiolo-

gischer Untersuchungen bei paläontologischen Forschungen. Nur aus einer gleichberechtigten und kritischen Auseinandersetzung von Paläontologen und Zoologen, verbunden mit der Bereitschaft beider, Ergebnisse und Argumente der Gegenseite sachlich und möglichst vorbehaltlos zu prüfen, kann eine größtmögliche Annäherung unserer phylogenetischen und taxonomischen Vorstellungen über eine Gruppe an die durch die Evolution geschaffenen Verhältnisse erwachsen.

4. Taxonomie

Familie Cytherettidae TRIEBEL 1952
Unterfamilie Cytherettinae TRIEBEL 1952

Diagnose: Gehäuseform unterschiedlich: ähnlich *Pleurocythere, Protocythere* oder *Cythereis*. Es sind meist drei Längsrippen ausgebildet. Die Mittelrippe ist oft hinten mit der Dorsal-, vorn mit der Ventralrippe verbunden (mit der Tendenz zur Ausbildung eines bis zum Vorderrand reichenden Rippenstücks der Ventralrippe). Klappen glatt, grubig oder reticuliert. Vorderrandrippe bzw. -wulst und Schloßohr an den linken Klappen sind ausgebildet oder fehlen. Bei vielen Vertretern sind zwischen Mittel- und Ventralrippe zwei kleine Höcker erkennbar; einer entspricht wohl dem lückenständigen Porenkegel TRIEBELs, der andere liegt nahe den Hinterenden beider Rippen. Äußere Höcker in der Augengegend sind häufig, es fehlen (stets?) innere Augenhöhlen. Schloß mero- bis amphidont, häufig mit zwei- oder dreifach gekerbten Zähnchen der Zahnplatten. Verkalkte Innenlamelle relativ breit bis sehr breit, mit einfachem oder unregelmäßigem Innenrand. Randkanäle in unterschiedlicher Zahl mit cytherettider Ausbildung: etwas geschwungen, anteroventral gehäuft, mit distalen Erweiterungen, vorn sind die oberen nach oben gebogen. Geschlechtsdimorphismus ist meist sehr deutlich.

Bemerkungen: Innerhalb der Cytherettinae im hier vertretenen Umfang (die evtl. ebenfalls hierher zu stellenden Loculicytherettini GRÜNDEL 1976 werden nicht in die Betrachtung einbezogen) ist eine von den Pleurocytherini in zwei Richtungen erfolgende morphologische Differenzierung erkennbar: 1) Pleurocytherini — Paracytherettini — Mandocytherini (Herausbildung und Verstärkung der *Cythereis*-Anklänge), 2) Pleurocytherini — Protocytherini — Cytherettini. Beide Richtungen können evtl. als getrennte Unterfamilien gewertet werden (vgl. [24]). Wegen der fraglich gewordenen Stellung der *Veenia*-Gruppe, der von der Oberkreide bis rezent unbekannten Entwicklung der Protocytherini und der ungeklärten Abstammung der Cytherettini wird eine solche Aufteilung vorerst nicht vorgenommen.

Vorkommen: Lias bis rezent.

Tribus Pleurocytherini MANDELSTAM 1960

Diagnose: Relativ kleinwüchsig. Seitenumriß meist keilförmig (Hinterende deutlich niedriger als das Vorderende). Eine gewöhnlich unvollständige Vorderrandrippe ist weit verbreitet. Die Ventralrippe ist meist hoch gelegen (zumindest an den linken Klappen), die Dorsalrippe schwach entwickelt. Randdornen fehlen weitgehend, ebenso ein deutliches Schloßohr. Schloß meist merodont. Ein deutliches Stragulum fehlt. Der Innenrand ist einfach, die Zahl der Randkanäle bleibt relativ niedrig.

Zugewiesene Gattungen: *Klentnicella* POKORNÝ 1973, *Pleurifera* GRAMANN 1962, *P. (Pleurocythere)* TRIEBEL 1951, *P. (Sabacythere)* WIENHOLZ 1967, die Artengruppe um *Cythereis prisca* DONZE 1968.

Vorkommen: Lias bis Valendis.

Tribus Paracytherettini GRÜNDEL 1969
Synonym: Hechticytherini GRÜNDEL 1974

Diagnose: Relativ großwüchsig (im Verhältnis zu den Pleurocytherini). Gehäuseumriß *Cythereis*-ähnlich (etwa rechteckig mit relativ hohem und dreieckig zugespitztem Hinterende). Die Dorsalrippe ist kräftig entwickelt, Mittelrippe mit schwachem bis deutlichem Schließmuskelhöcker. Die Ventralrippe liegt an den linken Klappen hoch und verdeckt nicht den Ventralrand (Seitenansicht). Eine Vorderrandrippe fehlt oder ist vorhanden. Randdornen sind meist ausgebildet. Ein deutliches Schloßohr ist ausgebildet. Das Stragulum ist angedeutet bis kräftig. Schloß mero- bis amphidont. Innenrand einfach bis geschwungen mit variabler Zahl von Randkanälen. In der Dorsalansicht sind beide Enden meist deutlich gegen die Klappenwölbung abgesetzt.

Zugewiesene Gattungen: *Batavocythere* KEMPER 1971, ? *Farkacythere* GRÜNDEL 1974, *Golcocythere* GRÜNDEL 1968, *H. (Hechticythere)* GRÜNDEL 1974, *H. (Reticythere)* n. sg., *H.* (n. sg.), *Louvecythere* n. g., *Paracytheretta* TRIEBEL 1941, *Robustacythere* GRÜNDEL 1974, *Saxocythere* KEMPER 1971.

Vorkommen: Höherer Malm bis Eozän.

Gattung *Hechticythere* GRÜNDEL 1974

Bemerkungen: Gegenüber der Fassung von 1974 werden auch Arten mit Vorderrandrippe zur Gattung gestellt. Auch bei *Hechticythere* treten zwei Höcker zwischen Mittel- und Ventralrippe auf.

Vorkommen: Kimmeridge bis Alb.

Untergattung *Hechticythere (Hechticythere)* GRÜNDEL 1974

Diagnose: Mit den Merkmalen der Gattung. Eine Vorderrandrippe fehlt. Mittelrippe etwa horizontal, hinten nicht mit der Dorsalrippe verbunden. Eine Grubenskulptur kann auftreten, doch sind viele Arten glatt.

Zugewiesene Arten: Siehe [24], ohne die nachfolgend zu *H. (Reticythere)* gestellten Arten.

Vorkommen: Hauterive bis Alb.

Untergattung *Hechticythere (Reticythere)* n. sg.

Typusart: *Protocythere bireticulata* MALZ 1958. Derivatio nominis: Willkürliche Wortbildung mit der Endung „*-cythere*".

Diagnose: Mit den Merkmalen der Gattung. Eine Vorderrandrippe fehlt. Die Mittelrippe läuft diagonal über die Klappe und ist hinten mit der Dorsalrippe verbunden. Klappen meist grubig bis reticuliert.

Zugewiesene Arten: *Protocythere bireticulata* MALZ 1958, ?*Protocythere entremontensis* DONZE 1973, *Protocythere fusca* BIELECKA, BŁASZYK & STYK 1976, *Protocythere (Costacythere) juettneri* POKORNÝ 1973, *Cythereis serpentina* ANDERSON 1941, *Protocythere sigmoidea* STEGHAUS 1951.

Vorkommen: Kimmeridge bis Tithon, Berrias bis Valendis?

Untergattung *Hechticythere* (n. sg.)

Diagnose: Mit den Merkmalen der Gattung. Eine Vorderrandrippe ist ausgebildet. Mittelrippe diagonal und hinten mit der Dorsalrippe verbunden. Klappen reticuliert.

Zugewiesene Arten: *Protocythere (Valendocythere) bireticulata crassior* POKORNÝ 1973, *P. (V.)* cf. *bireticulata crassior* POKORNÝ 1973, ?*Protocythere (Costacythere) palavensis* POKORNÝ 1973, eine unbeschriebene Art aus dem Hauterive des Tealby Clay/Lincolnshire (England).

Vorkommen: Tithon bis Hauterive.

Gattung *Louvecythere* n. g.

Typusart: *Cythereis louvemontensis* DEROO 1956 (gut abgebildet bei DAMOTTE & GROSDIDIER 1963, Taf. 3, Fig. 14a–b). Derivatio nominis: Abgeleitet vom Namen der Typusart und der Endung „*-cythere*".

Diagnose: Gehäuseform und Skulptur ähnlich *Golcocythere*. Die diagonale Mittelrippe ist hinten mit der Dorsalrippe verbunden, vorn nähert sie sich stark der nach oben gebogenen Ventralrippe. Beide Gehäuseenden mit Randrippe und Randdornen. Die Ventralrippe liegt an den linken Klappen hoch (sie bildet in der Seitenansicht nicht die ventrale Begrenzung). Schloßohr und Stragulum sind deutlich. Schloß amphidont mit gekerbten terminalen Zähnen in der rechten Klappe sowie glatter Schloßfurche, die sich vorn zu einer Grube vertieft. Verkalkte Innenlamelle mit einfachem Innenrand. Die Randkanäle sind unbekannt.

Zugewiesene Arten: *Cythereis louvemontensis* DEROO 1956, *Cythereis angulata* KAYE 1964.
Beziehungen: *Louvecythere* unterscheidet sich von *Hechticythere* (n. sg.) durch das amphidonte Schloß, das deutliche Stragulum, die kräftigeren Randdornen, die fehlende Verbindung der Vorderenden von Mittel- und Ventralrippe. Sie weicht von *Golcocythere* durch den einfachen Innenrand der verkalkten Innenlamelle, die deutliche Kerbung der Schloßzähne der rechten Klappe, die fehlende Hökkerung der Ventralrippe und einen deutlichen Hökker in der Augengegend ab.

Vorkommen: Apt.

Tribus Mandocytherini GRÜNDEL 1969

Diagnose: Relativ großwüchsig. Habitus ausgesprochen *Cythereis*-artig. Klappen stark verkalkt, Gehäuse massig. Die drei oft breiten und gerundeten Längsrippen sind im allgemeinen kräftig entwickelt, die Mittelrippe kann reduziert sein. Schließmuskelhöcker schwach bis kräftig. Die Ventralrippe liegt an beiden Klappen tief und bildet in der Seitenansicht die ventrale Begrenzung. Eine Vorderrandwulst fehlt nur einigen frühen Vertretern. Die Randdornen sind generell kräftig. Das Schloßohr und das Stragulum an den linken Klappen sind stets deutlich. Schloß mero- bis amphidont. Verkalkte Innenlamelle mit einfachem Innenrand. Die Zahl der Randkanäle variiert, bleibt aber auch bei späten Vertretern relativ niedrig. In der Dorsalansicht sind beide Enden deutlich gegen die Klappenwölbung abgesetzt.

Zugewiesene Gattungen: *Costacythere* GRÜNDEL 1966, *Herrigocythere* GRÜNDEL 1973, ?*Homocythere* KAYE 1963, *Idiocythere* TRIEBEL 1958, *M. (Mandocythere)* GRÜNDEL 1964, *M. (Donmacythere)* GRÜNDEL 1976, *Pseudoprotocythere* OERTLI 1966, ?*Serpigella* KRÖMMELBEIN 1967, *Strigosocythere* n. g., ?*Toolongella* BATE 1972, *Valendocythere* GRÜNDEL 1969.

Vorkommen: Berrias bis Eozän.

Gattung *Strigosocythere* n. g.

Typusart: *Protocythere*? *strigosa* GROSDIDIER 1964. Derivatio nominis: Abgeleitet vom Namen der Typusart mit der Endung „*-cythere*".

Untergattung *Hechticythere (Hechticythere)* GRÜNDEL 1974

Diagnose: Mit den Merkmalen der Gattung. Eine Vorderrandrippe fehlt. Mittelrippe etwa horizontal, hinten nicht mit der Dorsalrippe verbunden. Eine Grubenskulptur kann auftreten, doch sind viele Arten glatt.

Zugewiesene Arten: Siehe [24], ohne die nachfolgend zu *H. (Reticythere)* gestellten Arten.

Vorkommen: Hauterive bis Alb.

Untergattung *Hechticythere (Reticythere)* n. sg.

Typusart: *Protocythere bireticulata* MALZ 1958. Derivatio nominis: Willkürliche Wortbildung mit der Endung „*-cythere*".

Diagnose: Mit den Merkmalen der Gattung. Eine Vorderrandrippe fehlt. Die Mittelrippe läuft diagonal über die Klappe und ist hinten mit der Dorsalrippe verbunden. Klappen meist grubig bis reticuliert.

Zugewiesene Arten: *Protocythere bireticulata* MALZ 1958, ?*Protocythere entremontensis* DONZE 1973, *Protocythere fusca* BIELECKA, BŁASZYK & STYK 1976, *Protocythere (Costacythere) juettneri* POKORNÝ 1973, *Cythereis serpentina* ANDERSON 1941, *Protocythere sigmoidea* STEGHAUS 1951.

Vorkommen: Kimmeridge bis Tithon, Berrias bis Valendis?

Untergattung *Hechticythere* (n. sg.)

Diagnose: Mit den Merkmalen der Gattung. Eine Vorderrandrippe ist ausgebildet. Mittelrippe diagonal und hinten mit der Dorsalrippe verbunden. Klappen reticuliert.

Zugewiesene Arten: *Protocythere (Valendocythere) bireticulata crassior* POKORNÝ 1973, *P. (V.)* cf. *bireticulata crassior* POKORNÝ 1973, ?*Protocythere (Costacythere) palavensis* POKORNÝ 1973, eine unbeschriebene Art aus dem Hauterive des Tealby Clay/Lincolnshire (England).

Vorkommen: Tithon bis Hauterive.

Gattung *Louvecythere* n. g.

Typusart: *Cythereis louvemontensis* DEROO 1956 (gut abgebildet bei DAMOTTE & GROSDIDIER 1963, Taf. 3, Fig. 14a–b). Derivatio nominis: Abgeleitet vom Namen der Typusart und der Endung „*-cythere*".

Diagnose: Gehäuseform und Skulptur ähnlich *Golcocythere*. Die diagonale Mittelrippe ist hinten mit der Dorsalrippe verbunden, vorn nähert sie sich stark der nach oben gebogenen Ventralrippe. Beide Gehäuseenden mit Randrippe und Randdornen. Die Ventralrippe liegt an den linken Klappen hoch (sie bildet in der Seitenansicht nicht die ventrale Begrenzung). Schloßohr und Stragulum sind deutlich. Schloß amphidont mit gekerbten terminalen Zähnen in der rechten Klappe sowie glatter Schloßfurche, die sich vorn zu einer Grube vertieft. Verkalkte Innenlamelle mit einfachem Innenrand. Die Randkanäle sind unbekannt.

Zugewiesene Arten: *Cythereis louvemontensis* DEROO 1956, *Cythereis angulata* KAYE 1964.
Beziehungen: *Louvecythere* unterscheidet sich von *Hechticythere* (n. sg.) durch das amphidonte Schloß, das deutliche Stragulum, die kräftigeren Randdornen, die fehlende Verbindung der Vorderenden von Mittel- und Ventralrippe. Sie weicht von *Golcocythere* durch den einfachen Innenrand der verkalkten Innenlamelle, die deutliche Kerbung der Schloßzähne der rechten Klappe, die fehlende Hökkerung der Ventralrippe und einen deutlichen Hökker in der Augengegend ab.

Vorkommen: Apt.

Tribus Mandocytherini GRÜNDEL 1969

Diagnose: Relativ großwüchsig. Habitus ausgesprochen *Cythereis*-artig. Klappen stark verkalkt, Gehäuse massig. Die drei oft breiten und gerundeten Längsrippen sind im allgemeinen kräftig entwickelt, die Mittelrippe kann reduziert sein. Schließmuskelhöcker schwach bis kräftig. Die Ventralrippe liegt an beiden Klappen tief und bildet in der Seitenansicht die ventrale Begrenzung. Eine Vorderrandwulst fehlt nur einigen frühen Vertretern. Die Randdornen sind generell kräftig. Das Schloßohr und das Stragulum an den linken Klappen sind stets deutlich. Schloß mero- bis amphidont. Verkalkte Innenlamelle mit einfachem Innenrand. Die Zahl der Randkanäle variiert, bleibt aber auch bei späten Vertretern relativ niedrig. In der Dorsalansicht sind beide Enden deutlich gegen die Klappenwölbung abgesetzt.

Zugewiesene Gattungen: *Costacythere* GRÜNDEL 1966, *Herrigocythere* GRÜNDEL 1973, ?*Homocythere* KAYE 1963, *Idiocythere* TRIEBEL 1958, *M. (Mandocythere)* GRÜNDEL 1964, *M. (Donmacythere)* GRÜNDEL 1976, *Pseudoprotocythere* OERTLI 1966, ?*Serpigella* KRÖMMELBEIN 1967, *Strigosocythere* n. g., ?*Toolongella* BATE 1972, *Valendocythere* GRÜNDEL 1969.

Vorkommen: Berrias bis Eozän.

Gattung *Strigosocythere* n. g.

Typusart: *Protocythere? strigosa* GROSDIDIER 1964. Derivatio nominis: Abgeleitet vom Namen der Typusart mit der Endung „*-cythere*".

Diagnose: Gehäuse bei *Cythereis*-artigem Habitus mit großem Schloßohr an der linken Klappe. Die kräftige Vorderrandwulst ist vom deutlichen Höcker in der Augengegend getrennt. Auch Hinterende mit Randrippe, beide Enden mit kräftigen Randdornen. Dorsalrippe zweigeteilt, hinterer Teil posterodorsal höckerartig. Eine Mittelrippe fehlt. Der Schließmuskelhöcker ist kräftig. Ventralrippe nach hinten wulstartig verdickt, vorn ist sie nach oben gebogen. Lateralfläche einschließlich der Rippen bedeckt mit einer feinen Grubenskulptur. Oberhalb der Ventralrippe sind zwei kleine Höcker ausgebildet. Schloß amphidont, in der rechten Klappe mit gekerbten terminalen Zähnen, verbunden durch eine crenulierte Schloßfurche, die sich nach vorn zu einer glatten Grube erweitert. Linke Klappe mit kräftigem vorderen Stragulum. Randzonenbau unvollkommen bekannt.

Zugewiesene Arten: *Cythereis villierensis* STCHEPINSKY 1954, *Protocythere? strigosa* GROSDIDIER 1964, eine noch unbeschriebene Art aus dem höheren Hauterive Englands.

Beziehungen: *Pseudoprotocythere* hat keine deutliche Vorderrandwulst, das Schloß hat Übergangscharakter vom merodonten zum amphidonten Typ, es fehlt die posterodorsale Verdickung der Dorsalrippe. *Herrigocythere* hat eine verkürzte Ventralrippe, im Schloß fehlt die Kerbung der Elemente, ein Höcker in der Augengegend fehlt.

Vorkommen: Oberhauterive bis Unterbarrême.

Gattung *Mandocythere* GRÜNDEL 1964
Untergattung *Mandocythere (Mandocythere)* GRÜNDEL 1964

Bemerkungen: Zugerechnete Arten wie bei [24], aber ohne die hier zu *Strigosocythere* gestellten Arten, jedoch mit *Homocythere howei* MALZ 1974. *Mandocythere* weicht durch die Merkmale der *Mandocythere*-Linie (vgl. 2.4.2.) von *Strigosocythere* (die der *Valendocythere*-Linie angehört) ab. Eine Gleichsetzung von *Mandocythere* GRÜNDEL 1964 (= *Neocytherettina* LJUBIMOVA 1965) mit *Homocythere* KAYE 1963 wird für möglich, beim gegenwärtigen Kenntnisstand aber als verfrüht angesehen (vgl. hierzu [24] und [36]).

Vorkommen: Alb bis Cenoman.

Tribus Protocytherini LJUBIMOVA 1955

Diagnose: Relativ großwüchsig. Habitus *Protocythere*-artig mit vorderem Schloßohr an den linken Klappen. Drei Längsrippen sind ausgebildet, sie verfließen vorn und hinten mit der Lateralfläche. Die Mittelrippe verläuft ± diagonal. Die meist wulstige Ventralrippe bildet an beiden Klappen zumindest im mittleren Teil die ventrale Begrenzung. Eine Vorderrandrippe fehlt. Schließmuskelhöcker schwach bis kräftig. Randdornen fehlen oder sind — wie auch das Stragulum — schwach entwickelt. Das Schloß ist merodont. Verkalkte Innenlamelle mit einfachem Innenrand, die Zahl der Randkanäle ist relativ niedrig. Die frontale Narbe kann sekundär in zwei Narben aufspalten. In der Dorsalansicht sind beide Klappenenden oder zumindest das Vorderende nicht deutlich von der Klappenwölbung abgesetzt.

Zugewiesene Gattungen: *Abyssocythereis* SCHORNIKOV 1975, *Protocythere (Protocythere)* TRIEBEL 1938, *Protocythere (Kempercythere)* n. sg.

Vorkommen: Tithon bis rezent.

Gattung *Protocythere* TRIEBEL 1938
Untergattung *Protocythere (Protocythere)* TRIEBEL 1938

Diagnose: Gestalt und Innenbau charakteristisch für die Gattung. Zwei Höcker zwischen Mittel- und Ventralrippe sind teilweise ausgebildet. Mittelrippe diagonal. Schließmuskelhöcker meist nur schwach entwickelt, nicht deutlich von der Mittelrippe abgesetzt. Klappen meist glatt bis feingrubig, selten reticuliert.

Zugewiesene Arten: Siehe [24], ohne *P. nodigera* TRIEBEL 1941.

Vorkommen: Valendis bis Cenoman.

Untergattung *Protocythere (Kempercythere)* n. sg.
Typusart: *Protocythere nodigera* TRIEBEL 1941.
Derivatio nominis: Nach Dr. KEMPER, Hannover, der die beste Darstellung der Gruppe gegeben hat.

Diagnose: Gestalt und Innenbau charakteristisch für die Gattung, mit zwei Höckern zwischen Mittel- und Ventralrippe. Mittelrippe etwa horizontal. Schließmuskelhöcker kräftig, von der Mittelrippe durch eine deutliche Abschwächung und von der hinteren Lateralfläche durch eine Schaleneintiefung abgesetzt. Ventralrippe hinten breit und plump, vorn stark verschmälert. Eine relativ grobe Grubenskulptur ist ausgebildet.

Zugewiesene Arten: *Protocythere divergens divergens* KEMPER 1975, *P. divergens acuta* KEMPER 1975, *P. mertensi* KAYE 1963, *P. nodigera nodigera* TRIEBEL 1941, *P. nodigera raropunctata* KEMPER 1975, *P. voehrumensis* KEMPER 1975.

Beziehungen: Die neue Untergattung weicht von *P. (Protocythere)* in den in der Diagnose genannten Merkmalen ab.

Vorkommen: Höheres Apt bis Mittelalb.

Tribus Cytherettini TRIEBEL 1952

D i a g n o s e : Relativ großwüchsig und kräftig verkalkt. Gestalt ähnlich *Cytheretta* mit relativ hohem Hinterende, aber fließendem Übergang vom Ventralrand zum Hinterende. Ein vorderes Schloßohr fehlt oder ist nur angedeutet, die anderodorsale Ecke ist weit nach hinten verlagert. Rippenskulptur meist abgeschwächt und undeutlich (mit der Lateralfläche verfließende Längsrippen), eine deutliche Vorderrandrippe fehlt. Stragulum meist kräftig. Schloß amphidont. Innenrand der verkalkten Innenlamelle einfach oder unregelmäßig. Randkanäle vorn und hinten zahlreich bis sehr zahlreich.

Z u g e w i e s e n e G a t t u n g e n : *Argenticytheretta* GARCIA 1968, *Bensonia* GARCIA 1968, *Cytheretta* G. W. MÜLLER 1894, ?*Flexus* NEVIANI 1928, *Grekoffiana* GARCIA 1968, *Protocytheretta* PURI 1958.

V o r k o m m e n : Tertiär bis rezent.

5. Zusammenfassung

Nach Besonderheiten von Form und Skulptur wird eine supragenerische Gliederung der Cytherettidae begründet und durchgeführt. Als Schlüsselmerkmal der Familie wird der cytherettide Randzonenbau gewertet, mit dessen Hilfe eine Abgrenzung der Cytherettidae gegen verwandte Formen erfolgt. Fraglich bleibt die Stellung der *Veenia*-Gruppe. *Cytheretta* ist zweifellos eng verwandt mit den jurassisch-kretazischen Cytherettidae. Eine Zuweisung beider zu verschiedenen Familien (Cytherettidae und Protocytheridae) wird als eine mit einem natürlichen System nicht vereinbare horizontal ausgerichtete Klassifikation abgelehnt.
Zumindest innerhalb der Paracytherettini und der Mandocytherini sind mehrere Entwicklungslinien erkennbar, in denen zahlreiche Gehäusemerkmale in ähnlicher Weise einer parallelen Umgestaltung unterliegen. Die Fassung generischer und supragenerischer Kategorien anhand der fossil erhaltenen Hartteile wird erörtert hinsichtlich deren Aussagewert für ein natürliches, die durch die Phylogenie geschaffenen Verhältnisse widerspiegelndes System. Das führt zur Problematik der Beziehungen paläontologischer und neontologischer Untersuchungen hinsichtlich taxonomischer und phylogenetischer Fragestellungen. Neu sind die Gattungen (Untergattungen) *Hechticythere (Reticythere), Louvecythere, Strigosocythere* und *Protocythere (Kempercythere).*

Summary

From peculiarities of the form and sculpture a suprageneric division of Cytherettidae is proved and accomplished, evaluating the cytherettide marginal zone structure as a key character of the family, by which Cytherettidae are delimitated against related forms. The position of the *Veenia* group is still problematical. *Cytheretta* is no doubt closely related with the Jurassic-Cretaceous Cytherettidae. It is refused to assign both of them to various families (Cytherettidae and Protocytheridae) because this is a horizontally orientated classification incompatible with a natural system.
Within the Paracytherettini and Mandocytherini at least several lines of evolution can be recognized, in which numerous shell characters are similarly subjected to a parallel transformation. The determination of generic and suprageneric categories by means of fossil-preserved hard parts is discussed in view of their conclusive force for a natural system reflecting conditions provided by phylogeny. This leads to the problematic character of relations between palaeontological and neontological investigations when it is a question of taxonomical and phylogenetic problems. New are the genera (subgenera) *Hechticythere (Reticythere), Louvecythere, Strigosocythere,* and *Protocythere (Kempercythere).*

Резюме

Разработанное здесь супрародовое расчленение Cytherettidae основывается на особенностях морфологических и скульптурных признаков. Основным признаком данного семейства считается цитереттидное строение краевой зоны, на основе которого представители *Cytherettidae* выделяются от родственных форм. Нерешенным остается систематическое положение группы *Veenia. Cytheretta* несомненно тесно связано с Cytherettidae юрского и мелового возрастов. Отнесение их к двум различным семействам (Cytherettidae и Protocytheridae) считается необоснованным, поскольку такое деление отвечает только не связанной с естественной системой горизонтальной классификации.
В пределах Paracytherettini и Mandocytherini прослеживаются несколько ветвей развития, характеризующимися сходным преобразованием многочисленных признаков раковин независимо друг от друга. Обсуждается определение родовых и супрародовых категорий на основе палеонтологических остатков и его значение для создания естественной, отражающей филогенетические соотношения системы. В связи с этим актуальной является проблема взаимосвязи палеонтологических и неонтологических исследований относительно их таксономических и филогенетических вопросов. Новыми являются родовые таксоны (подроды) *Hechticythere (Reticythere), Louvecythere, Strigosocythere и Protocythere (Kempercythere).*

Literaturverzeichnis

[1] ANDREEV, J. N., MANDELSTAM, M. I.: K nomenklature i morfologii roda *Cytherettinella* nom. nov. (pro *Cytherettina* MANDELSTAM 1956), Ostracoda, Cytheracea. – Paleontologija Tadžikistana, S. 67 bis 73, (1964)

[2] ANDREEV, J. N., OERTLI, H. J.: Nekotorye melovye ostrakody srednej Asii i blizkie im formy Evropy. — Vopr. Mikropaleont., 13, S. 95—121, Moskva 1970

[3] BARTENSTEIN, H.: Feinstratigraphisch wichtige Ostracoden aus dem nordwestdeutschen Valendis. — Paläont. Z., 33, S. 224—240, Stuttgart 1959

[4] BATE, R. H.: Upper Cretaceous Ostracoda from the Carnavon Basin, Western Australia. — Spec. Pap. Palaeont., 10, 85 S., London 1972

[5] BENSON, R. H., TATRO, J. O.: Faunal description of Ostracoda of the Marlbrook Marl (Campanian), Arkansas. — Univ. Kansas Paleont. Contr. Arthropoda, 7, 32 S., Lawrence 1964

[6] BIELECKA, W., BŁASZYK, J., STYK, O.: Lower Kimmeridgian Ostracoda from the NW border of the Holy Cross Mountains, Poland. — Acta Palaeont. Polon., 21, S. 203—244, Warszawa 1976

[7] DAMOTTE, R.: *Protocythere* TRIEBEL 1938, *Mandocythere* GRÜNDEL 1964 et *Costacythere* GRÜNDEL 1966 (Ostracodes) dans le Crétacé du Bassin de Paris. — Bull. Soc. Géol. France, 7. Ser., 10, S. 384 bis 392, Paris 1968

[8] DAMOTTE, R., GROSDIDIER, E.: Quelques Ostracodes du Crétacé inférieur de la Campagne Humide. 2. Aptien. — Rev. Micropaléont., 6, S. 153—168, Paris 1963

[9] DEROO, G.: Etudes critiques au sujet des Ostracodes marins du Crétacé inférieur et moyen de la Champagne Humide et du Bas-Boulonnais. — Rev. Inst. Franc. Petrol., 11, S. 1499—1535, Paris 1956

[10] DONZE, P.: Ostracodes berriasien des massivs subalpins septentrionaux (Bauges et Chartreuse). — Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, N. S. 11, S. 103—158, Lyon 1964

[11] DONZE, P.: Espèces nouvelles d'Ostracodes des couches de base du Valanginien de Berrias (Ardèche). — Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, N. S. 12, S. 87—107, Lyon 1965

[12] DONZE, P.: Deux espèces nouvelles d'Ostracodes du Crétacé inférieur Vocontien. — Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, N. S. 14, S. 63—67, Lyon 1967

[13] DONZE, P.: Espèces nouvelles d'Ostracodes du Crétacé inférieur Vocontien. — Geobios, 1, S. 71—80 (1968)

[14] DONZE, P.: Corrélations stratigraphiques dans le Berriasien-Valanginien inférieur du Sud-Est de la France, sur la base de nouveaux Trachyleberidinae (Ostracodes). Remarques paléoécologiques. — Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, 57, S. 1—13, Lyon 1973

[15] DREYER, E.: Hauterive-Ostracoden Südwestbrandenburgs. — Ber. dt. Ges. geol. Wiss. A Geol. Paläont., 13, S. 239—246, Berlin 1968

[16] ELDREDGE, N., GOULD, S. J.: Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. — In: T. J. M. SCHOPF (Ed.) „Models in paleobiology", S. 82—115, San Francisco 1972

[17] GARCIA, E. R. de: Amendement a la subfamille Cytherettinae TRIEBEL 1952 (Familie Cytherettidae TRIEBEL) HOWE 1961. — Proc. 3. Afric. Micropal. Coll. 1968, S. 217—223, Cairo 1969

[18] GRAMANN, F.: Skulptierte Ostracoden aus dem niederrheinischen Lias. — Fortschr. Geol. Rheinld. Westf., 6, S. 185—198, Krefeld 1962

[19] GROSDIDIER, E.: Quelques Ostracodes nouveaux du Crétacé inférieur de Champagne Humide. III. Barrémien-Hauterivien. — Rev. Micropaléont., 6, S. 223—236, Paris 1964

[20] GROSDIDIER, E.: Associations d'Ostracodes du Crétacé d'Iran. — Rev. Inst. Franc. Pétrol., 28, S. 131 bis 170, Paris 1973

[21] GROSS, W.: Über die „Watsonsche Regel". — Paläont. Z., 30, S. 30—40, Stuttgart 1956

[22] GRÜNDEL, J.: Taxionomische, biostratigraphische und variationsstatistische Untersuchungen an den Ostracoden der Unterkreide in Deutschland. — Freib. Forsch.-H. C 200, 105 S., Leipzig 1966

[23] GRÜNDEL, J.: Neue taxonomische Einheiten der Unterklasse Ostracoda (Crustacea). — N. Jb. Geol. Paläont. Mh., H. 6, S. 353—361, Stuttgart 1969

[24] GRÜNDEL, J.: Zur Taxonomie und Phylogenie der Cytherettidae TRIEBEL 1952 (Ostracoda, Crustacea). — Freib. Forsch.-H. C 298, S. 81—99, Leipzig 1974

[25] GRÜNDEL, J.: Zur Entwicklung der Trachyleberididae (Ostracoda) im Jura. — Z. geol. Wiss., 3, S. 363 bis 374, Berlin 1975

[26] GRÜNDEL, J., KOZUR, H.: Systematische Gliederung und phylogenetische Beziehungen der triassischen und jurassischen Cytherocopina. — Freib. Forsch.-H. C 309, S. 135—160, Leipzig 1975

[27] HARTMANN, G., PURI, H. S.: Summary of neontological and paleontological classification of Ostracoda. — Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 70, S. 7—73, Hamburg 1974

[28] HENNIG, W.: Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. — 370 S., Berlin 1950

[29] KEMPER, E.: *Batavocythere* und *Saxocythere*, zwei neue Protocytherinae-Gattungen (Ostracoda) der Unterkreide. — Senck. leth., 52, S. 385—431, Frankfurt/M. 1971

[30] KEMPER, E.: Zur Biostratigraphie und Palökologie der Schichtenfolge Ober-Apt/Unter-Alb im Beckenzentrum nördlich und östlich von Hannover. — Ber. Naturhist. Ges., 119, S. 49—85, Hannover 1975

[31] KRÖMMELBEIN, K.: Ostracoden aus der marinen „Küsten-Kreide" Brasiliens. 2.: *Serpigella transatlantica* n.g., n.sp., und *Aracajuia benderi* n.g., n.sp., aus dem Ober-Aptium/Albium. — Senck. leth., 48, S. 525—533, Frankfurt/M. 1967

[32] LIEBAU, A.: Homologe Skulpturmuster bei Trachyleberididen und verwandten Ostrakoden. — 117 S., Berlin 1971

[33] LIEBAU, A.: Comment on suprageneric taxa of the Trachyleberididae s. n. (Ostracoda, Cytheracea). — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 148, S. 353—379, Stuttgart 1975

[34] MALZ, H.: Die Gattung *Macrodentina* und einige andere Ostracoden-Arten aus dem oberen Jura von NW-Deutschland, England und Frankreich. — Abh. senck. nat. Ges., 497, 67 S., Frankfurt/M. 1958

[35] MALZ, H.: *Palaeocytheridea* im oberen Dogger NW-Deutschlands (Ostracoda). — Senck. leth., 43, S. 235 bis 241, Frankfurt/M. 1962

[36] MALZ, H.: *Homocythere howei* n. sp.: A contribution toward retaining a „juvenile genus". — Geosc. and Man, 6, S. 41—45, Baton Rouge 1974

[37] MANDELSTAM, M. I. u. a.: Ostracoda. — In „Materialy po paleontologii (novye semejstva i rody)", VSEGEI, S. 87—144, Moskva — Leningrad 1956

[38] MICHELSEN, O.: Lower Jurassic biostratigraphy and ostracods of the Danish Embayment. — Danmarks Geol. Unders., 2. Serie, 104, 287 S., Kopenhagen 1975

[39] MORKHOVEN, F. P. C. M. van: Post-Palaeozoic

Ostracoda. Their morphology, taxonomy, and economic use. Vol. II. Generic descriptions. — 478 S. Amsterdam — London — New York 1963

[40] MÜLLER, A. H.: Großabläufe der Stammesgeschichte. — 116 S., Jena 1961

[41] OERTLI, H. J.: Die Gattung *Protocythere* (Ostracoda) und verwandte Formen im Valanginien des zentralen Schweizer Jura. — Eclogae Geol. Helv., 59, S. 87—127 (1966)

[42] OHMERT, W.: Die Ostracodengattung *Golcocythere* aus der Oberkreide Südbayerns. — Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 10, S. 205—228 (1970)

[43] POKORNÝ, V.: *Karsteneis* gen. n. (Ostracoda, Crustacea) from the Upper Cretaceous of Bohemia. — Čas. Min. Geol., 1, S. 39—42, Praha 1963

[44] POKORNÝ, V.: The Ostracoda of the Klentnice Formation (Tithonian ?) Czechoslovakia. — ÚÚG, 40, 107 S., Praha 1973

[45] POKORNÝ, V., COLIN, J. P.: *Kamajcythereis* gen. n. (Ostracoda, Crust.) and the parallelism in the phylogeny of the Protocytheridae and the Trachyleberididae. — Čas. Min. Geol., 21, S. 23—30, Praha 1976

[46] PURI, H. S.: Ostracode subfamily Cytherettinae. — Gulf Coast Ass. Geol. Soc. Trans., 8, S. 183—189 (1958)

[47] REYMENT, R. A.: Studies on Nigerian Upper Cretaceous and Lower Tertiary Ostracoda. Part 2: Danian, Paleocene, and Eocene Ostracoda. — Stockh. Contr. Geol., 10, 286 S., Stockholm 1963

[48] REYMENT, R. A., VALEN, L. van: *Buntonia olokundudui* sp. nov. (Ostracoda, Crustacea). — Bull. Univ. Uppsala, Geol. Inst., N. S. 1, S. 83—94, Uppsala 1969

[49] SCHINDEWOLF, O. H.: Grundfragen der Paläontologie. — 506 S., Stuttgart 1950

[50] SCHINDEWOLF, O. H.: Über den „Typus" in morphologischer und phylogenetischer Biologie. — Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abh. math.-nat. Klasse, Nr. 4, 77 S., Mainz 1969

[51] SCHORNIKOV, E. I.: „Živoe iskopaemoe" — predstavitel Protocytherini (Ostracoda) iz Kurilo-Kamtschatskoj vpadiny. — Zool. Ž., 54, S. 517—524 (1975)

[52] SIMPSON, G. G.: Zeitmaße und Ablaufformen der Evolution. — 331 S., Göttingen 1951

[53] STANLEY, S M.: A theory of evolution above the species level. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 72, S. 646 bis 650 (1975)

[54] TRIEBEL, E.: Ostracoden-Untersuchungen. 1. *Protocythere* und *Exophthalmocythere*, zwei neue Ostracoden-Gattungen aus der deutschen Kreide. — Senck., 20, S. 179—200, Frankfurt/M. 1938

[55] TRIEBEL, E.: Zur Morphologie und Ökologie der fossilen Ostracoden, mit Beschreibung einiger neuer Gattungen und Arten. — Senck., 23, S. 294—400, Frankfurt/M. 1941

[56] TRIEBEL, E.: Einige stratigraphisch wertvolle Ostracoden aus dem höheren Dogger Deutschlands. — Abh. senck. nat. Ges., 485, S. 87—102, Frankfurt/M. 1951

[57] TRIEBEL, E.: Ostracoden der Gattung *Cytheretta* aus dem Tertiär des Mainzer Beckens. — Notizbl. hess. L.-A. Bodenforsch., (6), 3, S. 15—30, Wiesbaden 1952

[58] TRIEBEL, E.: Zwei neue Ostracoden-Gattungen aus dem Lutet des Pariser Beckens. — Senck. leth., 39, S. 105—117, Frankfurt/M. 1958

[59] TRIEBEL, E., MALZ, H.: *Paracytheretta calkeri* und ähnliche Arten aus dem Santon. — Senck. leth., 50, S. 433—445, Frankfurt/M. 1969

[60] WHATLEY, R. C.: Scottish Callovian and Oxfordian Ostracoda. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Geol., 19, S. 299—358, London 1970

[61] WIENHOLZ, E.: Neue Ostracoden aus dem norddeutschen Callov. — Freib. Forsch.-H. C 213, S. 23 bis 51, Leipzig 1967