Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal 41 119–131 Wuppertal, 10. 10. 88

Zur Phylogenie der Bollandiinae (Trilobita, Karbon-Perm)

GERHARD HAHN & CARSTEN BRAUCKMANN
Mit 1 Abbildung und 2 Tafeln

Zusammenfassung
Die „*Proetus*-artigen" Trilobiten des Karbons und Perms werden in der Unterfamilie der Bollandiinae n. nom. (pro Permoproetinae HUPE 1953) zusammengefaßt. Sie werden als Zweig der Phillipsiidae behandelt, der sich im hohen Ober-Devon aus ursprünglichen Formen dieser Familie entwickelt hat. Die Ähnlichkeit zu den Proetinae HAWLE & CORDA 1847 wird als Homöomorphie gedeutet; eine Verwandtschaft zwischen den Proetinae und den Bollandiinae wird aus folgenden Gründen für nicht gegeben erachtet: 1. Die Proetinae sind in mindestens 3 Merkmalen höher evoluiert als die Bollandiinae, nämlich in der Ausbildung der Occipital-Loben am Occipital-Ring, in der Ausbildung von „Impressions auxiliaires" auf der Glabella und im Übergreifen der Annular-Teilung auf den ersten Rhachis-Ring des Pygidiums. 2. Die Fund-Lücke im Ober-Devon zwischen beiden Unterfamilien ist nach wie vor nicht überbrückt. Sie ist nicht auf Fund-Zufälligkeiten begründet, sondern wurzelt in der Tatsache, daß zu dieser Zeit entsprechende Formen offensichtlich nicht existierten. Die Flachwasser-Bereiche waren im Ober-Devon weitgehend geschwunden; alle an diesen Lebensbereich angepaßten Trilobiten (nicht nur die Proetinae!) starben bis auf einige Arten der Phacopidae aus. Zu Beginn des Karbons bilden sich entsprechende Flachwasser-Bereiche im „Kohlenkalk-Milieu" neu heraus. Diese zunächst leeren ökologischen Nischen werden durch Phillipsiidae neu besiedelt. Die Ähnlichkeit dieser Formen, der Bollandiinae, mit den Proetinae ist durch die ähnliche Lebensweise bedingt („Funktions-Gestalt") und führt zu weitgehender Homöomorphie. 3. Die Herkunft der Bollandiinae von ursprünglichen Vertretern der Phillipsiidae ist nachweisbar, wie im Abschnitt „Phylogenie" gezeigt wird. Auch aus diesem Grunde ist eine Verknüpfung mit den Proetinae nicht nötig.

Summary
The "*Proetus*-like" trilobites of the Carboniferous and Permian are here grouped together within the subfamily Bollandiinae n. nom. (pro Permoproetinae HUPE 1953). The Bollandiinae are interpreted as a branch of Phillipsiidae which has evolved from basal members of this family during the uppermost Devonian. Their similarities with the Proetinae HAWLE & CORDA 1847 are interpreted as homoeomorphies, a phylogenetic connection between Proetinae and Bollandiinae is rejected. This is based on the following reasons: 1. In at least 3 morphological features the Proetinae are higher evolved than the Bollandiinae: in the presence of occipital lobes on the occipital ring, of "Impressions auxiliaires" on the glabella, and of a preannulus on the first axial ring of the pygidium. Among Bollandiinae occipital lobes are confinded to *Pudoproetus* and *Megaproetus*, a pygidial preannulus to *Bollandia* and *Neoproetus*. Both features have evolved independently from taxa without these peculiarities, and most genera of Bollandiinae have never developed them. "Impressions auxiliaires" are completely missing in Bollandiinae. If someone wants to derive the Bollandiinae from the Proetinae, he must remove these differences between both groups; it is not enough to neglect them as usually done in literature. 2. The stratigraphical gap between both subfamilies within the Upper Devonian still exists. In our opinion it is caused by vanishing of shallow water environments in this time, which led most groups of trilobites to extinction, among them the Proetinae. At the beginning of the Carboniferous, when the old

ecological conditions revived, also adequately adapted trilobites arose again, filling the empty ecological niches, and, living under similar conditions as the Proetinae before, becoming homoemorphic with them. 3. The root of this new group of "*Proetus*-like" trilobites, the Bollandiinae, can be found in *Griffithidella (Griffithidella)* HESSLER 1965. The intergeneric relationships within the Bollandiinae are discussed in detail and are illustrated in text-fig. 1. They show that a connection between Proetinae and Bollandiinae is not necessary to explain the existance of the Bollandiinae.

Einleitung

Die Gattung *Proetus* STEININGER 1831 bildet mit einigen verwandten Formen eine morphologisch gut gekennzeichnete, langlebige Gruppe von Trilobiten, die vom Ordovizium bis an das Ende des Mittel-Devons verbreitet ist. Kennzeichnende Merkmale sind die stark geblähte Glabella, große Augen und ein kurzes, segmentarmes Pygidium. Trilobiten von ähnlicher Gestalt sind auch im Karbon und Perm vorhanden; Gattungs-Namen wie *Neoproetus, Permoproetus, Megaproetus* und *Pudoproetus* zeigen das an. Eigenartigerweise wurden diese karbonisch-permischen „Proeten" systematisch lange Zeit hindurch auf unterschiedliche Unterfamilien oder sogar Familien verteilt; so finden sich *Pudoproetus* und *Megaproetus* bei den Proetidae, *Neoproetus* und *Permoproetus* aber bei den Phillipsiidae. Erst OSMOLSKA 1970 fügt alle karbonischen Trilobiten mit *Proetus*-Tracht systematisch zusammen, und OWENS 1983 schließt sich dem unter Hinzufügung der entsprechend gebauten permischen Formen an. Beide Autoren hängen alle in Frage kommenden Gattungen an die Proetinae HAWLE & CORDA 1847 an und geben damit zu verstehen, daß sie die devonischen und die jüngeren „Proeten" für direkt verwandt miteinander halten. Anders verfahren G. HAHN, R. HAHN & C. BRAUCKMANN 1984; auch sie vereinen die karbonisch-permischen „Proeten" (mit Ausnahme von *Pudoproetus* und *Megaproetus*) in einer systematischen Einheit, den Permoproetinae HUPE 1953, ordnen diese jedoch nicht den Proetidae, sondern den Phillipsiidae zu. Sie sind der Ansicht, daß diese Formen n i c h t auf die Proetinae zurückzuführen sind, sondern sich im höchsten Devon unabhängig von diesen neu entwickelt haben. Ihre Ähnlichkeit mit den Proetinae wird als Homöomorphie aufgefaßt und ökologisch interpretiert, indem nämlich die „Permoproetinae" die gleichen, im Ober-Devon leeren, ökologischen Nischen wie die Proetinae besiedelt und sich diesen daher morphologisch angeglichen haben. Diese Vorstellung wird in der vorliegenden Arbeit untermauert. Es werden nunmehr in die Bollandiinae (= Permoproetinae, Namens-Wechsel aus nomenklatorischen Gründen nötig) konsequent alle karbonisch-permischen Trilobiten mit „*Proetus*"-Tracht aufgenommen, auch *Pudopreotus, Megaproetus* und *Carbonoproetus.* Es werden die Gründe für die hier vertretene Auffassung der Entstehung der Gruppe erst im hohen Ober-Devon dargestellt, und es wird ein phylogenetisches Schema über die Herleitung und die Verwandtschafts-Beziehungen der zugehörigen Gattungen vorgelegt.

Familie **Phillipsiidae** (OEHLERT 1886), G. HAHN, R. HAHN & C. BRAUCKMANN 1980
Unterfamilie **Bollandiinae** n. nom. (pro Permoproetinae HUPE 1953)
+1953 Permoproetinae HUPE, Traité Paléont.: 217.
1984 Permoproetinae. – G. HAHN, R. HAHN & C. BRAUCKMANN, Tril. belg. Kohlenkalkes, 6: 66–67.

Typus-Gattung: *Bollandia* REED 1943.

Nemens-Änderung: Ein neuer Name für die hier zu diskutierende Unterfamilie wurde nötig, weil *Permoproetus* nur noch bedingt in diesen Verwandtschafts-Kreis gestellt werden kann. *Bollandia* ist eine der zentralen und allgemein bekannten Gattungen, weshalb von ihr der neue Name abgeleitet wird.

Revidierte Diagnose. – Eine Unterfamilie der Phillipsiidae mit folgenden Besonderheiten. – **Cephalon:** Glabella plump, kräftig bis sehr kräftig gewölbt, den Vorder-Rand des Cranidiums erreichend und vielfach überdeckend; vorderer Glabella-Lobus nur wenig breiter oder schmaler als der hintere Glabella-Abschnitt, Einbuchtung bei γ zumeist deutlich. Hintere Glabella-Furchen (S1) stets entwickelt, seitliche Präoccipital-Loben (L1) fast oder völlig von der Glabella abgetrennt; vordere Glabella-Furchen (S2–S4) kurz bis fehlend; „Impressions auxiliaires" nicht entwickelt; medianer Präoccipital-Lobus gleichfalls fehlend (nur bei der nicht mit Sicherheit hierher gehörigen Gattung *Permoproetus* vorhanden). Occipital-Loben nur bei einigen Gattungen *(Pudoproetus, Megaproetus)* entwickelt. Vorder-Abschnitt der Festwangen um β schmal bis sehr schmal; Augen-Deckel und Augen mäßig lang bis kurz, gerader Abschnitt ε–ς am Hinter-Ast der Facial-Sutur zumeist entwickelt, mäßig lang. Wangen-Stacheln kurz bis völlig fehlend. – **Thorax:** Zumeist mit 9 Segmenten (bekannt bei *Bollandia, Kathwaia* und *Neoproetus*), selten noch mit 10 Segmenten (bei *Pudoproetus*); Annular-Teilung mehr oder weniger deutlich ausgebildet. – **Pygidium:** kurz und breit, mit 6–13 Rhachis-Ringen und 5–9 Rippen-Paaren. Rippen-Vorderäste dominierend, Rippen-Hinteräste jedoch stets erhalten, Ausprägung im einzelnen unterschiedlich. Annular-Teilung am ersten Rhachis-Ring nur bei einigen Gattungen entwickelt *(Bollandia* und *Neoproetus).* Rand-Saum ausgebildet, mehr oder weniger konvex zum Rand abgebogen, Saum-Furche deutlich entwickelt bis fehlend.

Verbreitung: Vom hohen Ober-Devon bis in das Ober-Perm in Europa, Asien, Australien und Nord-Amerika.

Zugehörige Gattungen: *Bollandia* REED 1943, *Carbonoproetus* GANDL 1987, *Kathwaia* GRANT 1966, *Megaproetus* JELL 1977, *Neogriffithides* TOUMANSKY 1930 (incl. *Siciliproetus* KOBAYASHI & HAMADA 1980), *Neoproetus* TESCH 1923, ?*Permoproetus* TOUMANSKY 1930, *Pudoproetus* HESSLER 1963 (incl. *Zhifangia* ZHANG T. R. 1983), *Reediella* OSMOLSKA 1970 und ?*Triproetus* KOBAYASHI & HAMADA 1979.

Vergleich mit den Proetinae. – Proetinae und Bollandiinae ähneln einander vor allem in der Form der stark geblähten Glabella und der Kürze des Pygidiums, woraus häufig auf eine nähere systematische Verwandtschaft zwischen beiden Gruppen geschlossen wird. Bereits in G. HAHN, R. HAHN & C. BRAUCKMANN 1984: 66–67 wurde darauf hingewiesen, daß eine entsprechend geblähte und vergrößerte Glabella sich unabhängig voneinander in mehreren Unterfamilien der Phillipsiidae herausgebildet hat – so bei Gattungen der Cystispininae, Cummingellinae, Griffithidinae und Ditomopyginae – und daß ein segment-armes Pygidium als symplesiomorphes Merkmal nur geringe systematische Bedeutung hat. Es kommt jetzt darauf an, weitere morphologische Merkmale zu diskutieren und auch auf andere Umstände hinzuweisen, die gegen einen direkten Zusammenhang der Bollandiinae mit den Proetinae sprechen; zu nennen sind die Fund-Lücke im Ober-Devon und die Tatsache, daß die Bollandiinae sich mühelos von primitiven Phillipsiidae an der Devon/Karbon-Grenze herleiten lassen.

Drei morphologische Merkmale sollen hier diskutiert werden, in denen nach unserer Ansicht die Proetinae stärker abgeleitet sind als die Bollandiinae, so daß sie als Ahnengruppe für diese ausscheiden; es sind dies die Ausbildung der Occipital-Loben am Occipital-Ring, das Auftreten der „Impressions auxiliaires" auf der Glabella und das Übergreifen der Annular-Teilung auf den ersten Rhachis-Ring des Pygidiums. In den meisten Diagnosen für die Proetinae werden diese Merkmale nicht erwähnt (RUD. RICHTER & E. RICHTER & STRUVE im „Treatise", 1959: 384; PILLET 1969: 62; OWENS 1973: 8), wodurch ihre Bedeutung für die Unterfamilie verschleiert wird.

Occipital-Loben sind ein Merkmal, das als Apomorphie durch Abschnürung vom Occipital-Ring mehrmals unabhängig voneinander bei Proetidae und Phillipsiidae auftritt, also

jeweils als Autapomorphie zu bewerten ist. Formen ohne Occipital-Loben können nicht von solchen mit Occipital-Loben abgeleitet werden, es sei denn, daß eine solche „Rückwärts-Entwicklung" stufenweise in einer Evolutions-Reihe belegt werden kann, was bis jetzt nirgendwo der Fall ist. Bei den Proetinae und Dechenellinae sind Occipital-Loben allgemein verbreitet oder doch zumindest angedeutet. Innerhalb der Phillipsiidae bleiben sie jedoch auf wenige Gattungen beschränkt, die dazu noch unterschiedlichen Unterfamilien angehören. Innerhalb der Archegoninae zeigen *Liobole* und *Cyrtoproetus* entsprechende Bildungen, bei den Weaniinae *Weania* und bei den Bollandiinae *Bollandia* und *Megaproetus*. Alle übrigen Gattungen dieser Unterfamilie entwickeln keine Occipital-Loben! Sie verhalten sich ursprünglicher als die Proetinae. Wer die Bollandiinae von den Proetinae herleiten will, muß in der Lage sein, diesen Gegensatz befriedigend zu erklären (ihn einfach totzuschweigen reicht nicht).

Bei den „Impressions auxiliaires" handelt es sich um zusätzliche Eindrücke neben den Glabella-Furchen auf der Glabella der Proetinae. G. ALBERTI (1969: 73, Abb. 11) hat besonders auf sie hingewiesen. Zumindest ein Paar dieser zusätzlichen Eindrücke (la1 oder la2) ist danach immer vorhanden. Bei den Bollandiinae (und allen übrigen Phillipsiidae) fehlen sie völlig. Auch in diesem Merkmal sind also die Proetinae weiter spezialisiert als die Bollandiinae, was einem Zusammenhang zwischen ihnen im Wege steht.

Mit der Annular-Teilung und ihrer Bedeutung haben sich RUD. RICHTER & E. RICHTER 1956 eingehend befaßt. Auch hierbei handelt es sich um ein abgeleitetes Merkmal, das mehrmals unabhängig voneinander entstanden ist. Im Normal-Fall beschränkt sich die Annular-Teilung auf die Thorax-Segmente. Bei extremer Ausbildung greift sie auf den ersten Rhachis-Ring des Pygidium über. Das ist der Fall bei allen Proetinae, aber nur bei wenigen Bollandiinae, nämlich *Bollandia* und *Neoproetus*. Wiederum erweisen sich die Bollandiinae als ursprünglicher als die Proetinae, wiederum müssen Befürworter des Zusammenhanges zwischen beiden Unterfamilien nachweisen, wann und ob es zu einer „Rückentwicklung" der Annular-Teilung am Pygidium gekommen ist. (Nebenher sei darauf hingewiesen, daß bei den Ditomopyginae Annular-Teilung am Pygidium viel weiter verbreitet ist als bei den Bollandiinae; sie ist in dieser Unterfamilie unabhängig von den Bollandiinae entwickelt worden.) Zusammenfassend ist festzustellen: keine einzige Gattung der Bollandiinae zeigt die Kombination von Occipital-Solution, „Impressions auxiliaires" und Annular-Teilung am Pygidium, welche die Proetinae kennzeichnet. Alle Gattungen der Bollandiinae verhalten sich primitiver, indem sie nur das eine, das andere oder auch gar keines der drei genannten Merkmale neu herausbilden. Ein Zusammenhang zwischen den Bollandiinae und den Proetinae wird dadurch äußerst unwahrscheinlich.

Ein nicht-morphologisches, für die Evolution der Bollandiinae aber gleichfalls zu berücksichtigendes Merkmal ist das völlige Fehlen von Proetinae bzw. Bollandiinae im Ober-Devon I–V. Diese Verbreitungs-Lücke konnte bis heute nicht geschlossen werden. Mit dem Ende des Mittel-Devons, spätestens im Adorfium, kommt es offenbar weltweit zur Vertiefung des Meeres unter Verlust der gut durchlichteten Flachwasser-Regionen, die vielen Trilobiten, darunter auch den Proetinae, Lebensraum boten. Die Folge ist das Aussterben fast aller an diesen Lebensraum angepaßten Trilobiten: Harpidae, Scutelluidae, Odontopleuridae, Lichadidae, Calymenidae, Homalonotidae, Dalmanitidae und eben auch die Proetinae verschwinden endgültig von der Bildfläche. Neben kleinäugigen, tieferes und schlammiges Wasser bewohnenden Proetacea bleiben nur einige großäugige Phacopidae übrig, die dann eigenartigerweise am Ende des Devons, als die Verhältnisse sich wieder bessern, aussterben. In Begleitung dieser Phacopidae sollte man ober-devonische, zu den Bollandiinae überleitende Proetinae erwarten; nicht einer hat sich gefunden. Dieser Befund spricht eindeutig dafür, daß eben zusammen mit all den anderen genannten Gruppen auch die Proetinae zu Beginn des Ober-Devons ausstarben und daß mit der Wiederausbrei-

tung des gut durchlichteten Flachwasser-Milieus eine Neu-Besiedlung von kleinäugigen Tiefwasser-Formen her einsetzte. Gleichartige ökologische Bedingungen führen zu ähnlichen äußeren Gestalten: die sich neu in diesen Bereichen entwickelnden Formen, eben die Bollandiinae, näherten sich in ihrer Morphologie den Proetinae an, sie wurden ihnen weitgehend homöomorph. Nicht systematische Verwandtschaft, sondern ökologische Zwänge bedingen diese als Funktions-Form zu interpretierende „*Proetus*-Gestalt".

Wenn hier davon ausgegangen wird, daß die Bollandiinae sich im hohen Ober-Devon neu aus ursprünglichen Phillipsiidae heraus entwickelt haben, muß gezeigt werden können, aus welchen Formen dieser Neu-Anfang zustande kam. Die Herausbildung der Bollandiinae dürfte über die Ahnen-Reihe *Waribole* (= Archegoninae, Wurzel-Gruppe der Phillipsiidae) – *Pseudowaribole* – *Griffithidella (Griffithidella)* unter stetiger weiterer Umwandlung, vor allem der Glabella, abgelaufen sein. Das Pygidium hat sich dabei weniger stark verändert. Wie dieser Ablauf im einzelnen vonstatten gegangen sein kann und wie die Gattungen der Bollandiinae miteinander zusammenhängen, wird im folgenden unter „Phylogenie" erläutert.

Phylogenie (Abb. 1). – Die Bollandiinae sind ein langlebiger Evolutions-Zweig innerhalb der Phillipsiidae, der vom hohen Ober-Devon bis in das Ober-Perm ausdauert. Es lassen sich zwei Perioden deutlicher systematischer Aufgliederung (Radiationen) erkennen, die eine zu Beginn des Karbons (bzw. im hohen Ober-Devon), die andere zu Beginn des Perms (bzw. im Ober-Karbon). Im einzelnen stellt sich dieser Ablauf wie im folgenden ausgeführt dar.

1. Die gemeinsame Wurzel der Unterfamilie kann bei Formen aus der Verwandtschaft von *Griffithidella (Griffithidella)* HESSLER 1965 gesucht werden. Hier liegen Formen vor – z. B. *G. (G.) doris* (HALL 1860) (HESSLER 1965: Taf. 37 Fig. 21, hier Taf. 1 Fig. 1), die im Cranidien-Bau bereits wesentliche Merkmale der Bollandiinae erkennen lassen. Die Glabella ist plump mit gerundetem, betontem vorderen Lobus, die S1 (bzw. L1) treten deutlich gegenüber den schwächer entwickelten vorderen Glabella-Furchen hervor, und der Stirn-Saum wird bereits von der Glabella berührt oder teilweise überdeckt. Die vorderen Festwangen um β sind relativ schmal, die mäßig langen Augen-Deckel ragen kräftig zur Seite vor, ein kurzer gerader Sutur-Abschnitt ε–ξ ist ausgebildet. Die Wangen-Stacheln sind kurz. Occipital-Loben fehlen. Der wesentlichste Unterschied gegenüber den Bollandiinae ist die nur mäßig stark gewölbte Glabella, untypisch für diese Unterfamilie. Ursprünglich ist der Bau des Thorax mit noch 10 Segmenten. Das Pygidium von *G. (Griffithidella)* ist kurz und zeigt einen abgesetzten Rand-Saum; Annular-Teilung am ersten Rhachis-Ring fehlt. Es entspricht damit dem der usprünglichen Bollandiinae. Neben Arten mit stark unterschiedlich gebauten Rippen-Ästen – z. B. *G. (G.) doris:* HESSLER 1965: Taf. 37 Fig. 1, 5 – stehen andere, bei denen die Rippen-Vorderäste nur wenig höher liegen als die Rippen-Hinteräste und auch nur wenig breiter (exsag.) sind als diese. Zu nennen ist *G. (G.) depressa* (GIRTY 1926) (HESSLER 1965: Taf. 38 Fig. 1–7, hier Taf. 1 Fig 2). *G. (Griffithidella)* tritt im unteren Unter-Karbon Nord-Amerikas auf und dauert in der Sowjet-Union bis in das Unter-Viseum aus. Sie dürfte sich im hohen Ober-Devon aus *Pseudowaribole (Pseudowaribole)* G. HAHN & R. HAHN 1967 entwickelt haben, worauf der deutlich abgesetzte vordere Glabella-Lobus hinweist. Bei *Ps. (Pseudowaribole)* ist die Glabella noch flach im Vergleich zu *G. (Griffithidella),* die in diesem Merkmal zwischen *Ps. (Pseudowaribole)* und den Bollandiinae vermittelt. Die systematische Stellung von *G. (Griffithidella)* wird unterschiedlich interpretiert, da das Taxon Merkmale mehrerer Unterfamilien in sich vereint. So könnte man es nach dem ursprünglichen Bau des Pygidiums – kurz mit wenigen Segmenten – durchaus noch in die Nähe von *Pseudowaribole* stellen, also zu den Weaniinae OWENS 1983, wie von OWENS (1983: 21) und von GANDL (1987: 33) vorgeschlagen wird. Einer solchen Zuodnung widerspricht aber der Bau der Glabella: ihr vorderer Lobus ist breiter als der Bereich zwischen

δ–δ, statt der „Geigen-Form" der Weaniinae wird eher die „Birnen-Form" der Ditomopyginae angestrebt. Die Zuordnung zu den Weaniinae lediglich nach dem Rippen-Bau des Pygidiums vernachlässigt nicht nur die Gestalt der Glabella, sondern wird auch vom Arten-Spektrum her nicht unterstützt; denn grat-artig hervortretende, „Weaniinae-artige" Rippen-Vorderäste zeigt nur *G. (G.) doris,* wohingegen bei den übrigen Arten beide Rippen-Äste ähnlich gestaltet sind (vgl. HESSLER 1965: Taf. 37–38). So ist wegen der pyriformen Tendenz der Glabella die Eingruppierung bei den Ditomopyginae vorzuziehen: *G. (Griffithidella)* steht sowohl an der Basis dieser Unterfamilie als auch an derjenigen der Bollandiinae. Die wichtigsten Abwandlungen hin zu den „typischen" Ditomopyginae betreffen die weitere Verbreiterung des vorderen Glabella-Lobus (bei nur geringer weiterer Erhöhung der Glabella) und die Verlängerung des Pygidiums unter Erhalt des Rand-Saumes und etwa gleich hoher hinterer Rippen-Äste. Die wichtigste Abwandlung hin zu den Bollandiinae betrifft die zunehmende Aufblähung der Glabella. Das Pygidium der Bollandiinae wird nicht oder nur wenig gegenüber dem Zustand bei *G. (Griffithidella)* vergrößert, jedoch wird der Rippen-Bau in unterschiedliche Richtung abgewandelt, wie noch darzustellen ist.

2. Als urpsrünglichstes Taxon, das bereits den Bollandiinae zugerechnet werden kann, ist *Reediella* OSMOLSKA 1970 zu werten. Der wesentliche Unterschied gegenüber *G. (Griffithidella)* liegt in der stärkeren vertikalen Aufblähung der Glabella, die damit den typischen Bau der Bollandiinae erreicht hat. Ihr vorderer Lobus bleibt in der Aufsicht relativ schmal. Occipital-Loben fehlen. Im Verlauf der Facial-Sutur, der Größe und Länge des Augen-Deckels und dem Umriß der Freiwangen bleibt das Gepräge von *G. (Griffithidella)* erhalten (Taf. 1 Fig. 3). Auf dem Pygidium sind die Rippen-Vorderäste erhöht, und es ist ein deutlich abgesetzter Rand-Saum vorhanden. Bei den ursprünglichen Arten – z. B. *R. karagandensis* (WEBER 1937) (OSMOLSKA 1970: Taf. 2 Fig. 2, hier Taf. 1 Fig. 4) – ist das Pygidium kurz und von demjenigen von *G. (Griffithidella)* nicht sonderlich verschieden. Bei stärker evoluierten Arten wird es verlängert, so z. B. bei *R. granifera* OSMOLSKA 1970: Taf. 2 Fig. 4, 9. Bei dieser Art tritt auch eine Annular-Teilung am ersten Rhachis-Ring auf, die bei *R. karagandensis* noch fehlt. Eine Autapomorphie von *Reediella* liegt in der medianen Aufbiegung des Stirn-Saumes am Cranidium. Die Anzahl der Thorax-Segmente ist nicht bekannt. Der Schwerpunkt der Verbreitung von *Reediella* liegt im Tournaisium. – Von *Reediella*-artigen Formen aus entwickeln sich zu Beginn des Karbons 3 Evolutions-Zweige, die als *Bollandia*-Zweig, *Neogriffithides*-Zweig und *Pudoproetus*-Zweig bezeichnet werden können. Sie unterscheiden sich voneinander im Umriß der Glabella, Fehlen oder Auftreten von Occipital-Loben und der Struktur der Rippen auf dem Pygidium. Für ihre gemeinsame Stammform darf ein *Reediella*-artiges Cephalon, jedoch ohne mediane Aufbiegung des Stirn-Saumes, angenommen werden, während beim Pygidium Arten wie *R. karagandensis* als Ahnen-Form in Frage kommen.

3. Der *Bollandia*-Zweig ist gekennzeichnet durch Verbreiterung des vorderen Glabella-Bereiches und zunehmende Reduktion der vorderen Glabella-Furchen gegenüber *Reediella*. Der Stirn-Saum wird von der Glabella überdeckt. Occipital-Loben werden nicht entwickelt. Das Pygidium bleibt kurz, die Rippen treten deutlich hervor. Annular-Teilung am ersten Rhachis-Ring tritt auf. Der Thorax besteht aus 9 Segmenten. Im Unter-Karbon wird dieser Evolutions-Zweig durch *Bollandia* vertreten. Auf der Glabella sind die vorderen Furchen-Paare zumeist noch nicht völlig reduziert (Taf. 1 Fig. 6). Auf dem Pygidium sind Rippen-Vorderäste (etwas erhöht) und Rippen-Hinteräste deutlich durch die Rippen-Furche voneinander getrennt, der Rand-Saum ist deutlich abgesetzt (Taf. 1 Fig. 7).

4. Im Ober-Karbon entwickelt sich aus *Bollandia* die Gattung *Neoproetus,* die bis in das Ober-Perm verbreitet ist. Bei ihr verschwinden die vorderen Glabella-Furchen völlig, nur S1 (bzw. L1) bleiben deutlich erhalten (Taf. 1 Fig. 8). Auf dem Pygidium werden die Rippen-Furchen unterdrückt, so daß die Rippen als einheitliche, stumpfe Grate sehr betont

hervortreten. Die Rippen treten zunehmend auf den Rand-Saum über, der schließlich fast völlig unterdrückt wird (Taf. 1 Fig. 9).

5. Vielleicht auf *Bollandia* zurückzuführen ist *Triproetus*. Die Glabella ist im hinteren Bereich (zwischen den L1) stärker verschmälert als bei *Bollandia* und *Neoproetus* und nimmt dadurch eine pyriforme Gestalt an; auch bleiben die vorderen Glabella-Furchen erhalten. Damit nähert sich die Glabella von *Triproetus* dem Aussehen der Ditomopyginae an. Die starke Aufwölbung der Glabella erinnert jedoch an *Bollandia* (Taf. 1 Fig. 10). Das kurze Pygidium mit den als Einheit hervortretenden Rippen gleicht weitgehend dem von *Neoproetus* (nur der Rand-Saum bleibt deutlicher erhalten) und spricht für einen Zusammenhang der Gattung mit den Bollandiinae (Taf. 1 Fig. 11). *Triproetus* kommt im Unter-Perm SE-Asiens vor.

6. In seiner systematischen Zugehörigkeit nicht eindeutig festlegbar ist *Permoproetus*. Für die Glabella-Gestalt gilt das für *Triproetus* Gesagte. Zudem tritt ein innerhalb der Bollandiinae sonst nirgendwo in Erscheinung tretender medianer Präoccipital-Lobus auf. Die Glabella ist zwar hoch gewölbt, jedoch liegt der größte Wölbungs-Grad nicht wie bei den Bollandiinae vorn, sondern hinten, im Bereich zwischen den Augen. Ein solches eher *Ditomopyge*-artiges Cephalon ist jedoch mit einem kurzen, segment-armen Pygidium gekoppelt, das mehr an dasjenige von *Neoproetus* oder *Triproetus* als an das von *Ditomopyge* erinnert. Die Zugehörigkeit von *Permoproetus* zu den Ditomopyginae ist daher nicht auszuschließen. Eine völlige Synonymierung mit *Ditomopyge*, wie von OWENS (1983: 26) vorgenommen, ist jedoch abzulehnen. Dazu sind die Unterschiede zwischen beiden Gattungen vor allem in der Glabella-Wölbung und der Länge des Pygidiums doch zu beträchtlich.

7. Im *Neogriffithides*-Zweig wird die Glabella im Vorder-Abschnitt nicht so stark verbreitert wie im *Bollandia*-Zweig. Die Glabella-Einschnürung bei γ bleibt deutlicher erhalten, ebenso die vorderen Glabella-Furchen. Damit werden *Reediella*-Merkmale deutlicher bewahrt als bei *Bollandia* und ihren Abkömmlingen. Occipital-Loben können auftreten. Der Thorax umfaßt 9 Segmente. Sehr einheitlich gebaut und sehr gut gekennzeichnet ist das Pygidium. Die Rippen-Furchen werden nämlich im Gegensatz zu ihrem Verhalten im *Bollandia*-Zweig nicht reduziert, sondern im Gegenteil sehr stark betont. Das führt dazu, daß visuell die Pleuren anstatt der Rippen als Einheit hervortreten. Annular-Teilung am ersten Rhachis-Ring tritt nicht auf. – Die im Bau des Cephalons ursprünglichste Gattung ist *Neogriffithides*. Sie wird hier so aufgefaßt, wie von OWENS (1983: 18) definiert. Die Glabella ist bei γ deutlich eingeschnürt, ihr vorderer Lobus ist etwa so breit wie der Bereich um δ, ihre Wölbung ist mäßig stark bis sehr stark. Occipital-Loben werden nicht angelegt (Taf. 2 Fig. 14). Das Pygidium zeigt den für die Gruppe typischen Rippen-Bau. Der Rand-Saum ist undeutlich abgesetzt, und die Rippen-Furchen treten auf ihn über; sie können sich bis gegen den Außen-Rand erstrecken (Taf. 2 Fig. 15). *Neogriffithides* ist vom Unter-Karbon (?Ober-Tournaisium) bis in das Mittel-Perm (Kasanium) verbreitet.

8. *Carbonoproetus* unterscheidet sich von *Neogriffithides* vor allem durch die geringere Glabella-Wölbung und die Tendenz zur Reduktion der Glabella-Furchen einschließlich S1 und L1. Die sehr schmalen vorderen Festwangen um β können auch bei *Neogriffithides* bereits angedeutet sein. Die Ausbildung von Occipital-Loben kommt wie bei *Neogriffithides* über die Ausbildung von Zweig-Furchen nicht hinaus (Taf. 2 Fig. 16). Die Gattung ist vom ?Unter-Tournaisium bis in das Westfalium verbreitet.

9. Ein anderer unter-karbonischer Seiten-Ast ist *Megaproetus*. Er unterscheidet sich von *Neogriffithides* und *Carbonoproetus* vor allem durch die Anwesenheit von Occipital-Loben, auch wenn diese nur relativ schwach entwickelt sind. Die Glabella verjüngt sich etwas nach vorn und ist dort abgestumpft eckig begrenzt (Taf. 2 Fig. 18); ihr Wölbungs-Grad ist

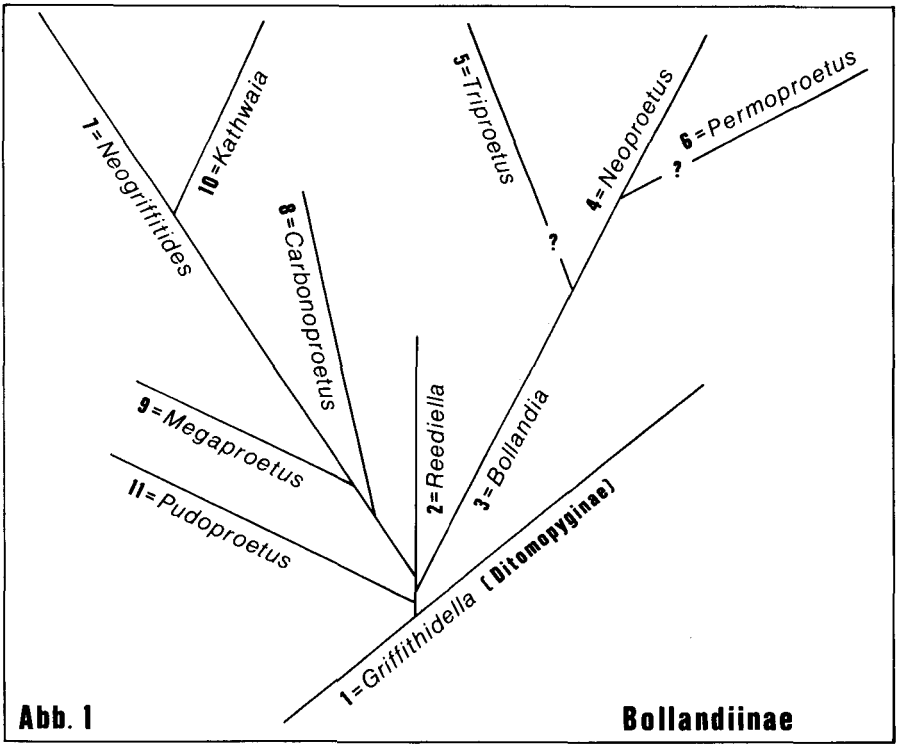


Abb. 1: Die phylogenetischen Zusammenhänge zwischen den Gattungen der Bollandiinae n. nom. Der Zeit-Faktor ist bei der Angabe der Gabel-Punkte nur annähernd berücksichtigt, kein „Stammbaum"! Die einzelnen Taxa sind unter ihren jeweiligen Ziffern im Text: 123–127 diskutiert.

beträchtlich. Das Pygidium stimmt auch bei dieser Gattung weitgehend mit demjenigen von *Neogriffithides* und *Carbonoproetus* überein (vgl. Taf. 2 Fig. 15, 17, 19).

10. Ein letzter, permischer Seiten-Ast ist *Kathwaia*. Kennzeichnend ist die sehr starke Wölbung der Glabella, die auch den Stirn-Saum völlig überdeckt und damit an die Verhältnisse bei *Bollandia* und *Neoproetus* erinnert (Taf. 2 Fig. 20). Da jedoch das Pygidium auch bei *Kathwaia* eine ähnliche Rippen-Struktur wie *Neogriffithides* zeigt, dürfte es sich um einen Abkömmling dieser Gattung handeln (Taf. 2 Fig. 21). Occipital-Loben am Cranidium treten nicht auf.

11. Der dritte Evolutions-Zweig wird allein durch *Pudoproetus* vertreten. Kennzeichnend ist auch hier der Rippen-Bau auf dem Pygidium. Die Rippen treten sehr betont hervor. Vorder-Äste und Hinter-Äste bleiben voneinander getrennt, die Vorder-Äste ragen höher auf als die Hinter-Äste. Weder kommt es zur Unterdrückung der Rippen-Furchen wie bei *Neoproetus*, noch zu ihrer besonderen Betonung wie im *Neogriffithides*-Zweig. Auch vom Bau bei *Bollandia* bleiben sie durch ihre grat-artige Hervorwölbung der einzelnen Rippen-Äste sehr deutlich geschieden (Taf. 2 Fig. 23). Übergangs-Formen wie *P. auriculatus*

(HALL 1862) (HESSLER 1963: Taf. 59 Fig. 7) mit noch weniger kraß hervortretenden Rippen zeigen die Herkunft von *Reediella*-artigen Formen an. Das Cranidium von *Pudoproetus* ist gekennzeichnet durch seine nach vorn verjüngte, semi-ovoide Glabella und Anwesenheit von Occipital-Loben. Als einzige Gattung innerhalb der Bollandiinae kann *Pudoproetus* noch längere Wangen-Stacheln aufweisen (Taf. 2 Fig. 22). Bemerkenswert ist die Anwesenheit von noch 10 Thorax-Segmenten, die auf eine sehr frühe Abspaltung von der gemeinsamen Wurzel der Bollandiinae hinweist. Auf die gleiche Anzahl von Thorax-Segmenten auch bei *G. (Griffithidella)* sei noch einmal hingewiesen. *Pudoproetus* bleibt auf das Unter-Karbon beschränkt.

Literatur

ALBERTI, G. K. B. (1969): Trilobiten des jüngeren Siluriums sowie des Unter- und Mittel-Devons. I. – Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., **520:** 1–692, Abb. 1–55, Tab. 1–8, Taf. 1–52; Frankfurt am Main.

GANDL, J. (1987): Die Karbon-Trilobiten des Kantabrischen Gebirges (NW-Spanien), 4: Trilobiten aus dem höheren Namur und tieferen Westfal. – Abh. senckenberg. naturforsch. Ges., **543:** 1–79, Abb. 1–32, Tab. 1–4, Taf. 1–9; Frankfurt am Main.

GRANT, R. E. (1966): Late Permian trilobites from the Salt Range, West Pakistan. – Palaeontology, **9** (1): 64–73, Abb. 1, Taf. 13; London.

HAHN, G., & HAHN, R. (1971): Revision von *Griffithides (Bollandia)* (Tril., Unter-Karbon). – Palaeontographica, Abt. A, **137** (4/6): 109–154, Abb. 1–21, Tab. 1–8, Taf. 25–27; Stuttgart.

HAHN, G., HAHN R., & BRAUCKMANN, C. (1980): Die Trilobiten des belgischen Kohlenkalkes (Unter-Karbon). 1. Proetinae, Cyrtosymbolinae und Aulacopleuridae. – Geologica et Palaeontologica, **14:** 165–188, Abb. 1–11, Tab. 1, Taf. 1–2; Marburg.

– (1984): Die Trilobiten des belgischen Kohlenkalkes (Unter-Karbon). 6. *Bollandia* und *Parvidumus*. – Geologica et Palaeontologica, **18:** 65–79, Abb. 1–12, Tab. 1–2, Taf. 1; Marburg.

HESSLER, R. R. (1963): Lower Mississippian trilobites of the family Proetidae in the United States, part I. – J. Paleont., **37** (3): 543–563, Tab. 1, Taf. 59–62; Tulsa/Okl.

– (1965): Lower Mississippian trilobites of the family Proetidae in the United States, part II. – J. Paleont., **39** (2): 248–264, Abb. 1, Tab. 1–3, Taf. 37–40; Tulsa/Okl.

HUPE, P. (1953): Trilobites. – In: Traité de Paléontologie. Tome III, Onychophores, Arthropodes, Echinodermes, Stomocordés (Editor: J. PIVETEAU): 44–296, Abb. 1–140; Paris (Masson et Cie).

JELL, P. A. (1977): A new subgenus of *Proetus* (Trilobita) from the Lower Carboniferous of Queensland. – J. Paleont., **51** (1): 169–176, Taf. 1–2; Tulsa/Okl.

KOBAYASHI, T., & HAMADA, T. (1979): Contributions to the geology and palaeontology of Southeast Asia, CCII. Permo-Carboniferous trilobites from Thailand and Malaysia. – Geol. Palaeont. SE-Asia, **20:** 1–21, Abb. 1, Tab. 1, Taf. 1–3; Tokyo.

OSMOLSKA, H. (1970): Revision of non-cyrtosymbolinid trilobites from the Tournaisian-Namurian of Eurasia. – Palaeont. polon., **23:** 1–165, Abb. 1–9, Tab. 1–2, Taf. 1–22; Warschau.

OWENS, R. M. (1973): British Ordovician and Silurian Proetidae (Trilobita). – Palaeontogr. Soc., Monogr., **127:** 1–98, Abb. 1–12, Tab. 1–6, Taf. 1–15; London.

– (1983): A review of Permian trilobite genera. – Spec. Pap. Palaeont., **30:** 15–41, Abb. 1–2, Taf. 1–5; London.

PILLET, J. (1969): La classification des Proetidae (Trilobites). – Bull. Soc. Etud. Sci. Anjou, **7:** 53–86, Abb. 1–2, Taf. 1–6; Angers.

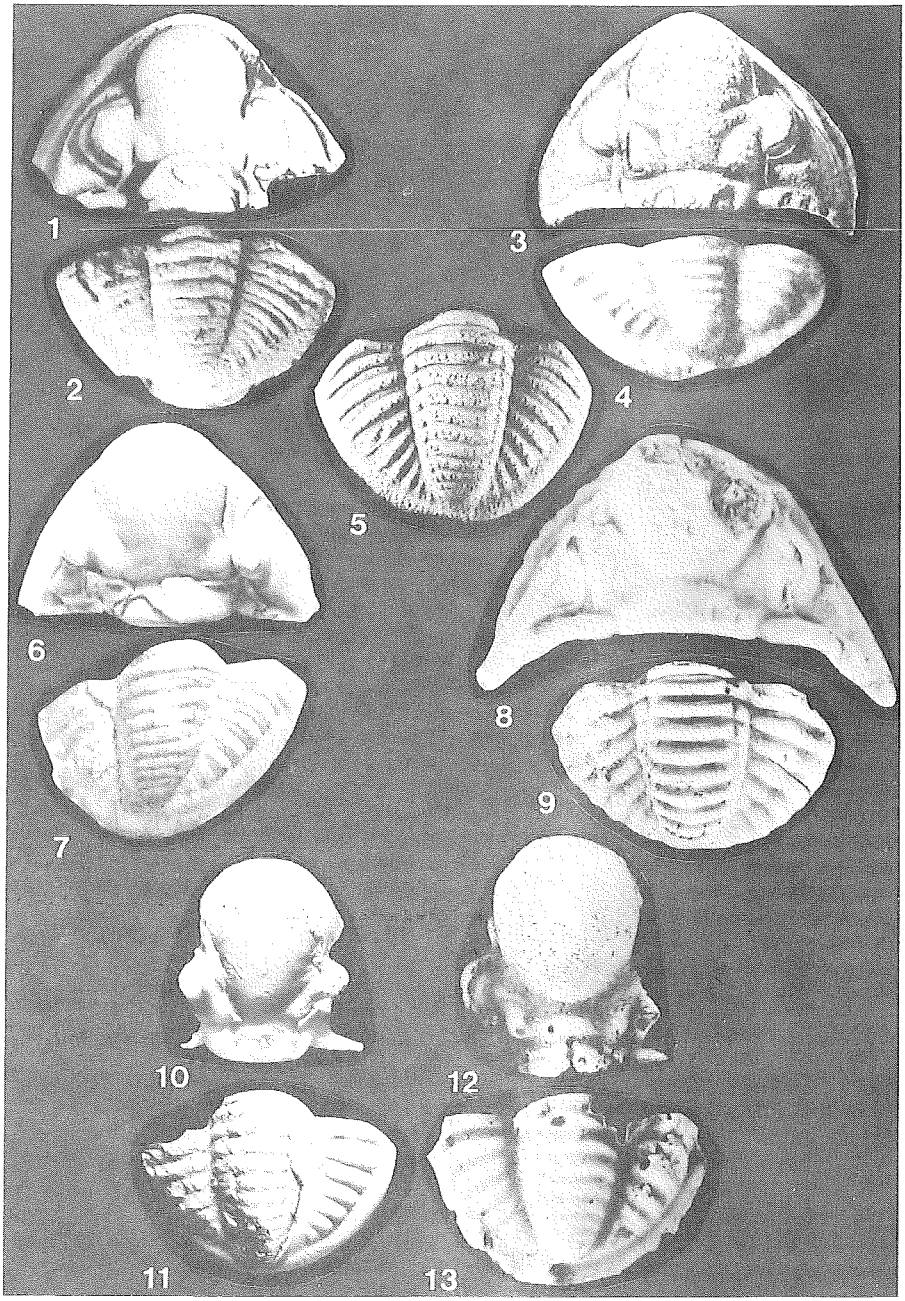
RICHTER, RUD., & RICHTER, E. (1956): Annular-Teilung bei Trilobiten am Beispiel besonders von *Proetus (Pr.) cuvieri* und *prox.* – Senckenbergiana lethaea, **37** (3/4): 343–381, Abb. 1–3, Taf. 1–6; Frankfurt am Main.

RICHTER, RUD., RICHTER, E., & STRUVE, W. (1959): Proetidae. – In: Treatise on Invertebrate Palaeontology, Part 0, Arthropoda 1 (Trilobitomorpha) (Editor: R. C. MOORE): 382–398, Abb. 290–304; Lawrence/Kansas (Univ. Kansas Press, Geol. Soc. Amer.).

Anschriften der Verfasser:
Prof. Dr. GERHARD HAHN, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Philipps-Universität, Lahnberge, D-3550 Marburg/Lahn.
Dr. CARSTEN BRAUCKMANN, Fuhlrott-Museum, Auer Schulstraße 20, D-5600 Wuppertal 1.

Tafel 1

Fig. 1: *Griffithidella doris* (HALL 1860), Cephalon; Unter-Karbon (unt. Mississippian); N-Amerika. Aus HESSLER 1965: Taf. 37 Fig. 21.
Fig. 2: *Griffithidella depressa alternata* (GIRTY, 1926), Pygidium; Unter-Karbon (unt. Mississippian); N-Amerika. Aus HESSLER 1965: Taf. 38 Fig. 7.
Fig. 3: *Reediella reedi* OSMOLSKA 1970, Cephalon (Holotypus); Unter-Karbon (Viseum, Chadian); England. Aus OSMOLSKA 1970: Taf. 2 Fig. 1.
Fig. 4: *Reediella karagandensis* (V. N. WEBER 1937), Pygidium (Lectotypus); Unter-Karbon (unt. Tournaisium); Kasachstan. Aus OSMOLSKA 1970: Taf. 2 Fig. 2.
Fig. 5: *Reediella granifera* OSMOLSKA 1970, Pygidium (Holotypus); Unter-Karbon (Asbian); England. Aus OSMOLSKA 1970: Taf. 2 Fig. 9.
Fig. 6: *Bollandia globiceps* (PHILLIPS 1836), Cephalon; Unter-Karbon (ob. Courceyan); W-Europa. Aus G. & R. HAHN 1971: Taf. 25 Fig. 4a.
Fig. 7: *Bollandia alekto* G. & R. HAHN 1970, Pygidium; Unter-Karbon (unt. Viseum); W-Deutschland. Aus G. & R. HAHN 1971: Taf. 25 Fig. 8a.
Fig. 8: *Neoproetus indicus* (TESCH 1923), Cephalon (Lectotypus); Perm (Kasanium); Timor. Aus OWENS 1983: Taf. 1 Fig. 1.
Fig. 9: *Neoproetus indicus* (TESCH 1923), Pygidium; Perm (Kasanium); Timor. Aus OWENS 1983: Taf. 1 Fig. 3.
Fig. 10: *Triproetus subovalis* (KOBAYASHI & HAMADA 1979), Cranidium (Holotypus); Unter-Perm (Sakmarium); Thailand. Aus KOBAYASHI & HAMADA 1979: Taf. 1 Fig. 4a.
Fig. 11: *Triproetus subovalis* (KOBAYASHI & HAMADA 1979), Pygidium; Unter-Perm (Sakmarium); Thailand. Aus KOBAYASHI & HAMADA 1979: Taf. 1 Fig. 6a.
Fig. 12: *Permoproetus teschi* TOUMANSKY 1935, Cranidium; Perm (Artinskium); Krim (UdSSR). Aus OWENS 1983: Taf. 3 Fig. 19.
Fig. 13: *Permoproetus teschi* TOUMANSKY 1935, Pygidium; Perm (Artinskium); Krim (UdSSR). Aus OWENS 1983: Taf. 3 Fig. 18.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13

Tafel 2

Fig. 14: *Neogriffithides siculus* (GEMMELLARO 1892), Cranidium (Lectotypus); Perm (Kasanium), Sizilien. Aus OWENS 1983: Taf. 1 Fig. 18.

Fig. 15: *Neogriffithides siculus* (GEMMELLARO 1892), Pygidium; Perm (Kasanium); Sizilien. Aus OWENS 1983: Taf. 1 Fig. 22.

Fig. 16: *Carbonoproetus calvus* GANDL 1987, Cranidium (Holotypus); Ober-Karbon (Westfalium B); N-Spanien. Aus GANDL 1987: Taf. 3 Fig. 38.

Fig. 17: *Carbonoproetus calvus* GANDL 1987, Pygidium; Ober-Karbon (Westfalium B); N-Spanien. Aus GANDL 1987: Taf. 3 Fig. 40.

Fig. 18: *Megaproetus cambrertus* (JELL 1977), Cephalon (Holotypus); Unter-Karbon (ob. Viseum); Australien. Aus JELL 1977: Taf. 1 Fig. 4.

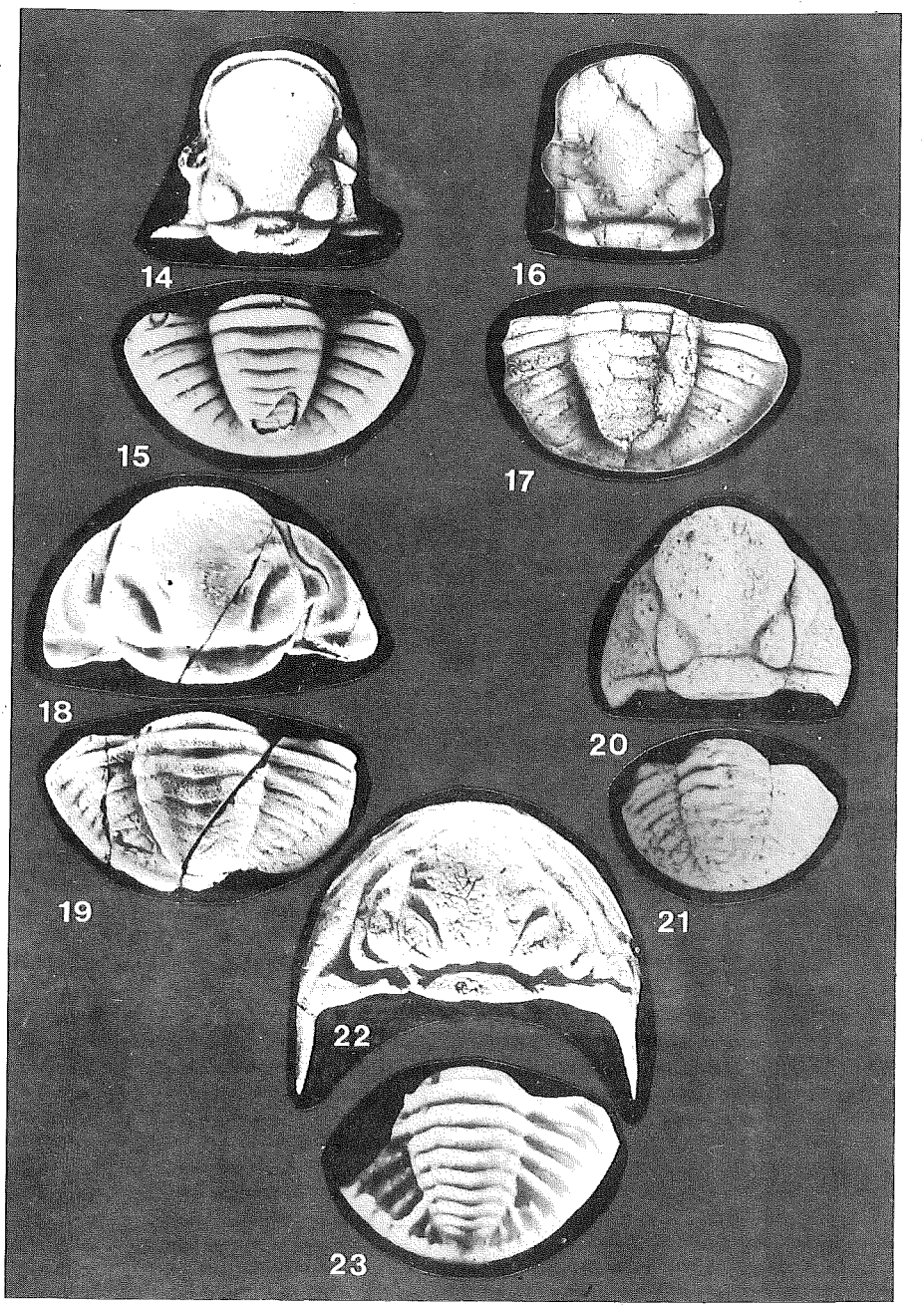
Fig. 19: *Megaproetus cambrertus* (JELL 1977), Pygidium; Unter-Karbon (ob. Viseum); Australien. Aus JELL 1977: Taf. 2 Fig. 10.

Fig. 20: *Kathwaia capitorosa* GRANT 1966, Cephalon (Holotypus); Perm (Guadelupian/Dzhulfian); Pakistan. Aus OWENS 1983: Taf. 2 Fig. 1.

Fig. 21: *Kathwaia capitorosa* GRANT 1966, Pygidium (Holotypus); Perm (Guadelupian/Dzhulfian); Pakistan. Aus OWENS 1983: Taf. 2 Fig. 3.

Fig. 22: *Pudoproetus fernglenensis* (S. WELLER 1909), Cephalon; Unter-Karbon (unt. Mississippian); N-Amerika. Aus HESSLER 1963: Taf. 59 Fig. 27.

Fig. 23: *Pudoproetus incertus* (G. HAHN & R. HAHN & C. BRAUCKMANN 1980), Pygidium (Holotypus); Unter-Karbon (Waulsortien); Belgien. Aus G. HAHN & R. HAHN & C. BRAUCKMANN 1980: Taf. 1 Fig. 4a.


14
16
15
17
18
20
19
21
22
23

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahresberichte des Naturwissenschaftlichen Vereins Wuppertal

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: 41

Autor(en)/Author(s): Hahn Gerhard, Brauckmann Carsten

Artikel/Article: Zur Phylogenie der Bollandiinae (Trilobita, Karbon-Perm) 119-131