

Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae
Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft
Band: 53 (1960)
Heft: 1

Artikel: Bericht der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft : 38
Jahresversammlung : Samstag, den 12. September 1959 in Lausanne
[Fortsetzung]
Autor: [s.n.]
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-162712>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 12.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Bericht der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft

38. Jahresversammlung

Samstag, den 12. September 1959 in Lausanne

Wissenschaftlicher Teil (Fortsetzung)

Redaktor: Prof. Dr. HANS SCHAUB

Siehe Anmerkung in *Eclogae Geologicae Helvetiae* Vol. 52, Heft 2, 1959, Seite 917.

Über paleocaene und eocaene Alveolinen

Von **Lukas Hottinger** (Basel)

Mit 3 Textfiguren, 21 Tafeln (I–XXI) und einer stratigraphischen Tabelle

Die vorliegende Arbeit versucht eine Zusammenfassung der Resultate aus dem Studium der eocaenen Alveolinen zu geben, die in unserer gleichzeitig erscheinenden Arbeit «*Recherches sur les Alvéolines de l'Eocène et du Paléocène*» (*Mémoires suisses de Paléontologie*, vol 75/76) ausführlich dargelegt sind. Unsere Aufgabe war, die vielen, nur ungenügend bekannten Arten zu revidieren und auf ihre stratigraphische Verwendbarkeit zu prüfen. Wir besuchten die wichtigsten Typlokalitäten, um die beschriebenen Arten genauer kennenzulernen, als das aus den meist ungenügenden Darstellungen möglich ist. Ganz besonders lag uns daran, beide Generationen einer Art zu finden und abzubilden. Gleichzeitig besuchten wir bekannte Profile, um daraus die Abfolge der Alveolinenfaunen festlegen zu können. Es lag uns fern, eine oft dringend nötige Revision der lokalen Stratigraphie zu versuchen. Wenn wir im folgenden (p. 281) dennoch auf die Stratigraphie bestimmter Regionen eintreten, so nur deshalb, weil sich aus dem Überblick über das ganze Mediterrangebiet ein vollständigeres Bild der Zeitspanne des Paleocaens und Eocaens ergibt, in das die einzelnen Profile und Lokalitäten neu eingeordnet werden müssen. Meist sind die Profile sehr viel lückenhafter, als es in der Literatur zum Ausdruck kommt.

Für die Korrelation der Profile über das ganze Mediterrangebiet hinweg standen uns neben den von uns untersuchten Alveolinen die stratigraphischen Resultate zur Verfügung, die sich aus der Revision der paleocaenen und eocaenen Nummuliten ergeben. Die zum grossen Teil noch nicht veröffentlichten stratigraphischen Daten, die Dr. HANS SCHAUB zusammengetragen hat, sind eine wertvolle Kontrolle für unsere Alveolinen-Stratigraphie. Im Lutétien kommen die Alveolinen in den Profilen so lückenhaft vor, dass wir uns auf die Korrelation mit Nummuliten stützen müssen. Es ist mir eine Freude, auch an dieser Stelle meinen Lehrern, den Herren

Professoren M. REICHEL und L. VONDERSCHMITT und Dr. HANS SCHAUB den herzlichsten Dank aussprechen zu dürfen für die grosse Hilfe, mit der sie die Untersuchungen an eocaenen und paleocaenen Alveolinen förderten.

Über den Artbegriff bei alttertiären Alveolinen

Das reiche, in Profilen aufgesammelte Material und insbesondere die bessere Kenntnis der B-Formen ermöglichen uns, die Alveolinenarten enger zu fassen, als es bisher in der stratigraphischen Literatur üblich war. Bezeichnungen wie «*Alveolina oblonga*» für ovale Alveolinen, «*A. elongata*» für grosse, langgestreckte Formen oder «*A. gigantea*» für sehr lange Riesen-Alveolinen bedeuten oft wenig mehr als eine generische Bestimmung und haben für eine feinere Stratigraphie keinen Wert. Um grobe stratigraphische Irrtümer zu vermeiden, ist es nötig, die Alveolinen in orientierten Schnitten zu untersuchen und eine genaue spezifische Bestimmung auszuarbeiten.

Unser auf die Alveolinen angewendeter Artbegriff folgt den Prinzipien der Nummulitenforscher DE LA HARPE, BOUSSAC und SCHAUB. Ausgehend von in Profilen aufgesammeltem Material lassen sich morphologische Merkmale erkennen, die sich im Lauf der Zeit schrittweise und immer im gleichen Sinn ändern. Die wichtigsten sind 1. Grössenzunahme der Schale. 2. Grössenzunahme der Megalosphäre und damit verbunden ein immer stärker in Erscheinung tretender Dimorphismus. 3. Zunahme der relativen Axenlänge. 4. Zusätzliche Logetten in der Basalschicht. 5. Verkürzung der Logen.

Solche Merkmale ändern sich deutlich schon innerhalb einer Stufe des Alttertiärs. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen der Forschungen an den übrigen Grossforaminiferen (Nummuliten, Orbitoiden, Fusuliniden) deuten wir diese schrittweisen Veränderungen der Morphologie als Ausdruck einer Evolution. Wir ziehen sie als Artmerkmale zu und stellen auf sie ab, um die Stufen in Biozonen zu unterteilen (Fig. 3).

Andere Merkmale meist qualitativer Natur ändern sich im Lauf der Zeit nicht oder lösen sich sprunghaft ab. Solche Charaktere sind: 1. Die Kombination von Evolutionsmerkmalen. 2. Die Charakteristiken der Äquatorialschnecke (Vergleiche Fig. 2). 3. Äussere Form der Schale. 4. Form der Megalosphäre (vor allem bei hochentwickelten Arten). 5. Gestalt und Grösse der Logetten im Querschnitt. 6. Relative Regelmässigkeit der Logettenhöhe, Häufigkeit der eingeschobenen Logetten, eventuelle Furchen in der Einrollungsrichtung, die im Axialschnitt die Umgänge unregelmässig gewellt erscheinen lassen. 7. Zahl der Logen im Umgang (oft abhängig von den Eigenschaften der Äquatorialschnecke, gleichzeitig auch ein evolutives Merkmal).

Mit diesen Merkmalen gruppieren wir die Alveolinen in morphologische Einheiten («Gruppen»), die als Vorstufen orthogenetischer Reihen zu betrachten sind. Die Kombination von Gruppenmerkmalen und den Merkmalen der Evolutionshöhe liefert uns die Definition einer Art. Eine eigentliche Hierarchie von Merkmalen besteht nicht. Jeder Gruppe ist eine ihr typische Kombination von Merkmalen zugeordnet. Übergangsformen, die von einer Art zur andern führen, sind massgebend, um die Gruppen zusammenzustellen¹).

¹) Vgl. J. BOUSSAC (1910), p. 6.

Es steht ausser Zweifel, dass auch die Alveolinen neben den Nummuliten und den Fusulinen eine Grossforaminiferengruppe sind, in der viele parallele Entwicklungsreihen nebeneinander stehen. HOFKER unterscheidet in seiner Arbeit über *Bolivinoïdes* (1958) innerhalb einer orthogenetischen Reihe («gens» nach VAUGHAN, 1905) keine Arten. Seine Methode hat vom biologischen Standpunkt aus viel bestechendes an sich, lässt sich aber auf Grossforaminiferen nicht übertragen. Eine gewisse Anzahl von Arten muss innerhalb einer phylogenetischen Reihe taxonomisch festgehalten werden, damit die Reihe nach weiteren Studien umgebaut und ergänzt werden kann. Auch der Stratigraph zieht es vor, Biozonen und Stufen mit Artnamen von Leitfossilien zu charakterisieren, anstatt Indices, die das Leitfossil bezeichnen sollen, zu gebrauchen.

Über einige spezifische Merkmale

Grösse

Bei Foraminiferen, die man in Schnitten untersucht, besteht die Möglichkeit, die absolute Grösse der Schale als Artmerkmal beizuziehen. Ein falscher Vergleich von jungen mit alten Schalen ist ausgeschlossen, weil alle Altersstadien im Innern einer Schale erhalten sind.

Die Alveolinen werden im Lauf der Evolution grösser. Die Zunahme des Schalenvolumens wird erreicht 1. durch eine Vergrösserung des Volumens der einzelnen strukturellen Einheiten wie Proloculus, Logetten, Basalschicht, und 2. durch eine Vermehrung der Umgänge. Meist gehen beide Arten des Grössenwachstums Hand in Hand.

Zusätzliche strukturelle Merkmale

In der seitlich stark verdickten Basalschicht der langgestreckten Alveolinen des Lutétien entstehen sekundäre Logetten in der Form von unregelmässig angeordneten Schläuchen, die meist in einem Präseptalkanal entspringen und mehrere aufeinanderfolgende Septen durchschlagen können. Sie münden im Mundfeld, das bei den Lutétien-Alveolinen seitlich verbreitert ist, und bewirken eine siebförmige Durchlöcherung des Septums unterhalb der regelmässigen Doppelreihe von Poren. Bei Formen mit weiter Äquatorialspirale treten die sekundären Logetten auch in der Äquatorialzone auf, bilden aber meist nur eine Schicht. Wir wissen nicht, ob die zusätzlichen Logetten während des Wachstums angelegt werden oder ob sie eine Resorptionerscheinung sind.

Schon bei paleocaenen Alveolinen treten in den äusseren Umgängen zwischengeschaltete Logetten auf, die sich keilförmig in die regelmässigen Reihen der «normalen» Logetten meist von oben her einschieben. Sie gehen im allgemeinen vom Postseptalkanal aus und spalten die Septula auf. Oft sind es nur kurze Blindsäcke. Man beobachtet aber auch durchgehende Logetten, die dann wieder in den Präseptalkanal münden. Bei *A. elongata* schaffen sich die zwischengeschalteten Logetten manchmal einen Ausgang nach oben durch das Dach der Loge in die Basalschicht des folgenden Umgangs und münden in eine zusätzliche Logette aus. In einem solchen Fall liegt der Gedanke besonders nahe, dass bei hochentwickelten, späten Alveolinen Resorptionerscheinungen vorkommen.

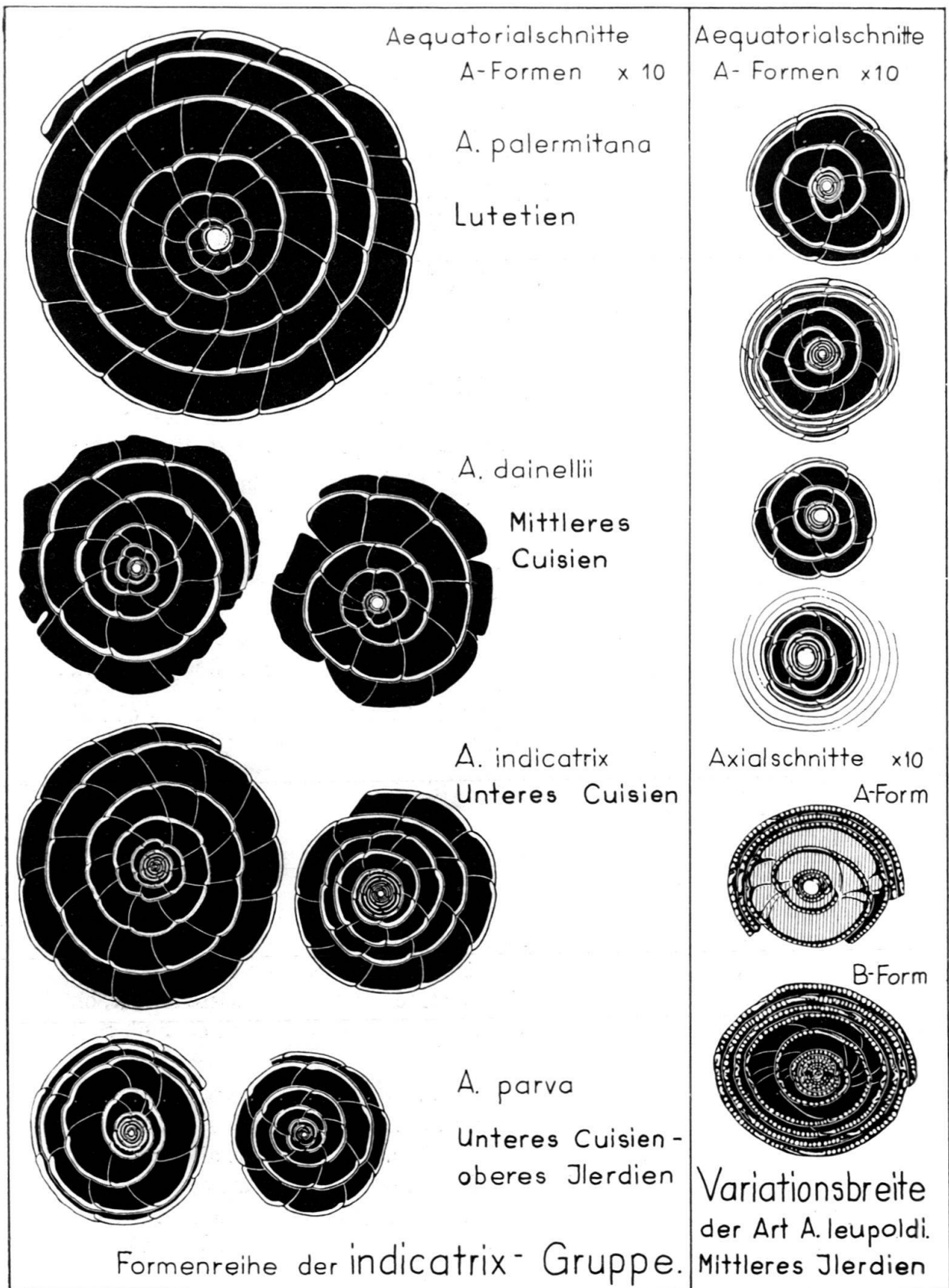
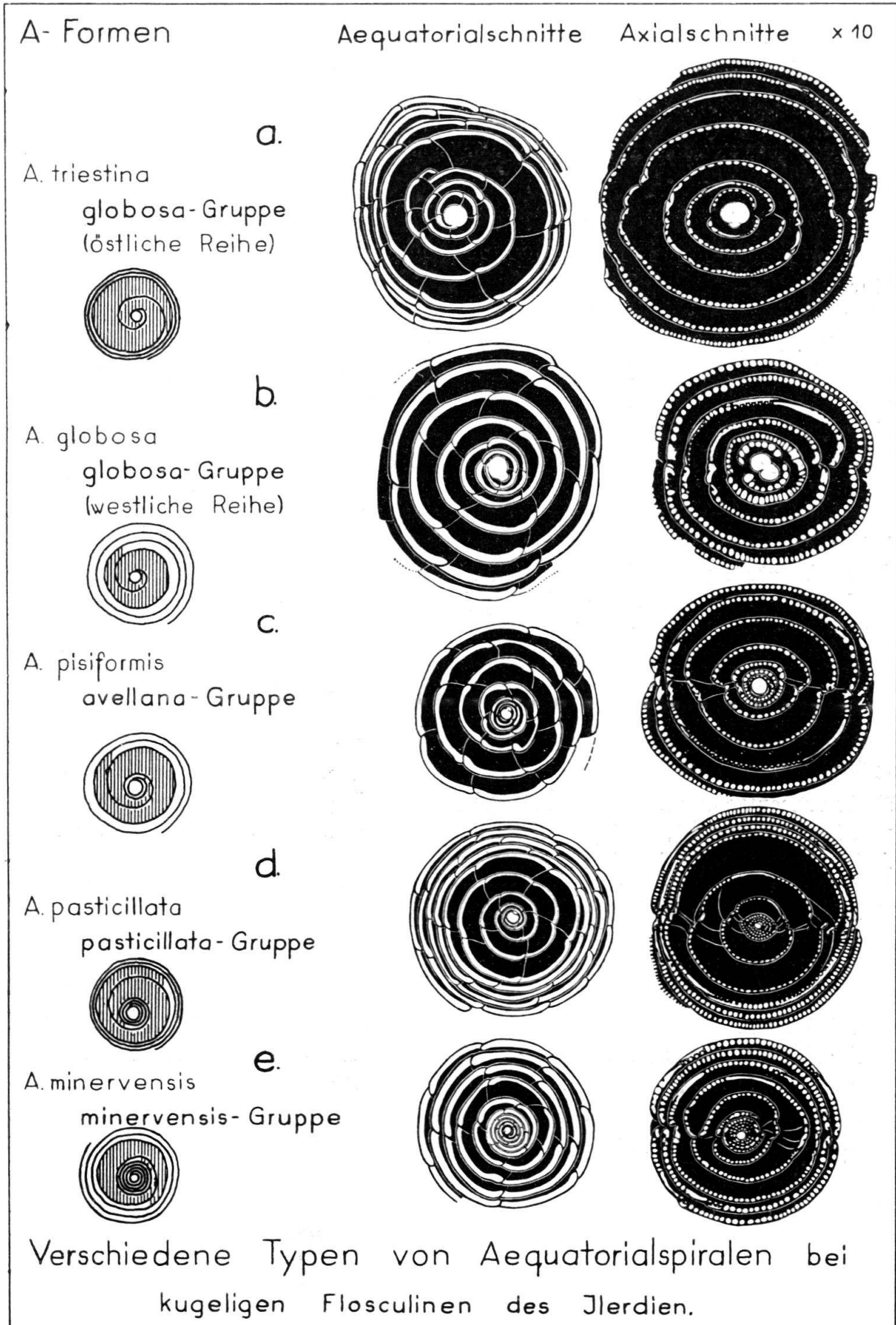


Fig. 1. Einer phylogenetischen Reihe (links) werden Varianten einer Art (rechts) gegenübergestellt. Die Variationsbreite der Art *A. leupoldi* HOTT. ist im Vergleich zu anderen Arten besonders gross und wurde deshalb als Beispiel ausgewählt. Bei den kugeligen Flosculinen sind die äusseren Umgänge meistens abgeschält oder schlecht erhalten.



Form

Die äussere Form (Umriss im Axialschnitt) der Alveolinen ist ein wichtiges Bestimmungsmerkmal. Beim Vergleich verschiedener Exemplare hat man aber darauf zu achten, dass immer das gleiche Wachstumsstadium verglichen wird. Bei *A. leupoldi* z. B. sind die enggewundenen Umgänge des Jugendstadiums deutlich in der Axialrichtung verlängert, die erwachsene Schale aber ist kugelig.

Primitive Formen sind kugelig, hochentwickelte langgestreckt zylindrisch.

Merkmale der Äquatorialspirale

Die Charakteristiken der Äquatorialspirale geben gute Gruppenmerkmale ab. Nur in wenigen Gruppen wächst der Schritt der Spirale gleichmässig an, in den übrigen sind mehr oder weniger deutlich abgegrenzte Wachstumsstadien zu unterscheiden. Bei der überwiegenden Zahl der kugeligen, und bei einer Reihe von länglichen Formen treten oft einige sehr weite Umgänge auf, die nach aussen von engeren abgelöst werden. Die Basalschicht der weiten Umgänge ist verdickt. Diese Erscheinung wird «Flosculinisation» genannt, nach dem von SCHWAGER (1882) aufgestellten «Genus» *Flosculina*, das durch dieses Merkmal charakterisiert wurde. Die Verdickung der Basalschicht zeigt eine gewisse spezifische Variabilität, die in einzelnen Gruppen (besonders in der elliptica- und aragonensis-Gruppe) sehr stark, bei andern eher schwach ausgeprägt ist. Soweit wir es beobachten konnten, ist die Flosculinisation unabhängig von der Facies des Gesteins. Zugleich mit andern Merkmalen benützen wir die verschiedenen Ausbildungen der Flosculinisation als Gruppenmerkmal. Figur 1 zeigt die spezifische Variabilität der Flosculine *A. leupoldi*, neben einer Entwicklungsreihe sphärischer Flosculinen (Gruppe der *A. indicatrix*). In Figur 2 sind verschiedene Typen von Äquatorialspiralen bei sphärischen Flosculinen mit Spiralen-Schemas und Beispielen dargestellt.

Wachstumsstadien bedingen auch, dass die Basalschicht in der Axialzone in einzelnen Umgängen stärker verdickt ist als in andern. In der oblonga-Gruppe z. B. sind nur wenige innere Umgänge stark in die Länge gezogen, die äusseren, deutlich von ihnen abgesetzt, sind gegen die Pole hin etwas eingezogen und geben dem Axialschnitt der Schale sein charakteristisches rechteckiges Aussehen.

Kurzer Überblick über die Geschichte der alttertiären Alveolinen²⁾

Fazies-gebundene Verbreitung und Faunenprovinzen

Die Foraminiferengruppe der Alveolinen hat vom Paleocaen bis ins Eocaen eine reiche Entfaltung erlebt. Zahllose Individuen treten oft gesteinsbildend auf. Stabförmige, in die Länge gezogene Alveolinen des Lutétien werden bis zu 10 cm lang. Die Faunen enthalten viele Arten nebeneinander.

²⁾ Vgl. die Tabelle über die stratigraphische Verbreitung der Alveolinen.

Fig. 2. Links: Schematisierte Äquatorialspiralen, wie sie für einzelne Alveolinengruppen typisch sind. Die schraffierten Spiralenteile bezeichnen die «flosculinisierten» Umgänge. Rechts: Beispiele aus den einzelnen Gruppen, nach Photographien gezeichnet. In den Äquatorialschnitten sind die Septula weggelassen. Die äusseren Umgänge sind oft nicht mehr erhalten.

Vorläufig können wir nur ein unvollständiges Bild der Entfaltung dieser Grossforaminiferen geben. Unsere Kenntnisse sind lückenhaft, weil die Alveolinen nur in engen Faciesbereichen gedeihen. Wir finden die fossilen Lebensgemeinschaften nur in kalkreichen Schichten, oft verknüpft mit einer grossen Zahl von anderen porzellanschalenigen Foraminiferen, vor allem Milioliden und Orbitoliten neben häufigen Kalkalgen. Alveolinen konnten offenbar auf detritusarmem Meeresboden von geringer Tiefe gedeihen (Beispiele: Taf. IV, XI etc.).

Gelegentlich finden wir Anhäufungen von verschwemmten, abgerollten Alveolinschalen, die wir als Totengemeinschaften zu deuten haben (Beispiele: Taf. X, XX, XXI). So etwa am Mt. Cayla (HOTTINGER, 1958), in sehr küstennahen Ablagerungen. Im Gegensatz zu den Milioliden meiden die Alveoliden Brackwasser. In den lithographischen Kalken der Peschiera am Mte. Postale (Bolca), deren berühmte Fischfaunen brackisches Milieu anzeigen, kommen dünne, foraminiferenreiche Lagen vor, die Miliolen und Sandschaler enthalten. Die Alveolinen aber sind, von wenigen abgerollten Fragmenten abgesehen, auf die liegenden blauen Mergel beschränkt. Auch in den tieferen benthonischen Regionen, welche die Nummuliten oft bevorzugen, gedeihen die Alveolinen nicht mehr. Meist finden wir die reichen Nummulitenfaunen getrennt von den Alveolinen, wenn sie nicht nachträglich durch Umlagerung wieder vereinigt wurden.

Auch innerhalb der Alveolinen selber sind einzelne Gruppen deutlicher an kalkreiche Schichten gebunden als andere. Im oberen Paleocaen der Pyrenäen können wir die verschiedenen Faciestypen, die Alveolinen enthalten, nebeneinander studieren. Wir beobachten, dass kugelige Alveolinen mit weiter Spirale und ovale Alveolinen mit massivem Schalenbau (verdickte Basalschicht) in kalkreichen Schichten häufiger sind. Langgestreckte Alveolinen mit zierlichem Schalenbau und kugelige Flosculinen mit zahlreichen enggewundenen Umgängen in einem länglichen Juvenilstadium erscheinen eher in detritusreichen Schichten. Es wird in einer späteren Arbeit, der genaue statistische Daten zugrunde liegen, zu untersuchen sein, ob tatsächlich ein Zusammenhang zwischen Facies und Form oder Bauweise der Juvenilstadien von Alveolinen besteht.

Diesem schmalen Lebensraum der Alveolinen in Landnähe entspricht das lückenhafte Auftreten in den Profilen. Häufig trifft man sie nur in den Sedimenten, die der Transgression eines marinen Zyklus unmittelbar folgen und der Regression unmittelbar vorangehen. Wir versuchen, durch den Vergleich mehrerer Becken des Mediterrangebietes, die sich unabhängig voneinander gebildet haben, eine möglichst vollständige Folge von Alveolinenfaunen zusammenzustellen. Die Beckenprofile korrelieren wir untereinander mit dem Auftreten einer Alveolinenart. Meist charakterisieren mehrere Arten nebeneinander ein stratigraphisches Niveau (eine Biozone).

Dabei gehen wir von der Arbeitshypothese aus, dass die Vertreter einer Art überall «gleichzeitig» erscheinen. Die geographische Ausbreitung einer neu entstandenen Art geht in so kurzer Zeit vor sich, dass sie geologisch nicht erfassbar ist.

Denkt man sich die neue Art aus einer geographisch engbegrenzten Population entstanden, so ist die Aussicht, eine solche Population fossil zu finden, ausserordentlich gering, stehen doch die Zahlen der untersuchten Exemplare in keinem

Verhältnis zu denen, die die Natur produziert hat.³⁾ Ist aber die neue, «erfolgreiche» Art so individuenreich geworden, hat sie ein so grosses Areal besiedelt, dass sie fossil überhaupt in Erscheinung treten kann, so sind die Möglichkeiten ihrer Verbreitung über grosse Distanzen so vielfältig, dass die neue Art überall geologisch «gleichzeitig» erscheinen wird.

Die Tatsache, dass die gleiche Vergesellschaftung von mehreren Arten an geographisch sehr weit auseinanderliegenden Lokalitäten vorkommt, deutet ebenfalls auf eine «Gleichzeitigkeit» des Auftretens über grosse Distanzen hin, denn es ist sehr unwahrscheinlich, dass mehrere Arten am gleichen Ort entstanden und gemeinsam in einer bestimmten Richtung gewandert sind.

In Europa, der nordwestlichen Randzone des Verbreitungsgebietes der eocaenen Alveolinen, fehlen viele Alveolinen-Phyla, die man im südöstlichen Mediterrangebiet und im Mittleren Osten kennt. Die Faunen des Pariser Beckens und der helvetischen Alpen sind besonders artenarm, während im Mediterrangebiet und im Mittleren Osten äusserst reiche Faunen die Abgrenzung der Arten gegeneinander oft erschweren. Im folgenden sind wir gezwungen, in unserer Darstellung der Alveolinen Geschichte die Besonderheiten einzelner Regionen zu berücksichtigen.

Über die Stufen des Eocaens und Paleocaens

Korreliert man die Faunenfolgen der Alveolinen in der Aquitaine, in Katalonien, in Norditalien, Ägypten und der Türkei, so ergibt sich ein System von Biozonen, dessen Niveaux durch mehrere Arten charakterisiert sind. Noch ist das System lückenhaft. Die Faunen sind oft zu unvollständig oder enthalten nicht genügend wohlbekannte Formen, um eine genaue Einstufung in Biozonen zu erlauben. Wir brauchen deshalb neben der Einteilung in Biozonen auch den umfassenderen Zeitbegriff der Stufe. Auf welche Weise die Folge der Biozonen in grössere Zeitabschnitte unterteilt wird, ist ausschliesslich eine Nomenklaturfrage. Von den klassischen Stufenbegriffen des Eocaens eignen sich diejenigen, die im Pariser Becken definiert worden sind, besonders gut, weil die marinen Transgressionen des Cuisien und des Lutétien mit ihren scharf abgrenzbaren Alveolinenarten sehr präzise Zeitmarken für den Beginn einer Stufe darstellen. Die marinen Stufen des Paleocaens, das Montien und das Thanétien, die ausserhalb des Pariser Beckens definiert worden sind, scheinen uns ungeeignet, auf die Mediterranstratigraphie übertragen zu werden. Während das Alter des Montien mit Mollusken in

³⁾ Folgende Schätzungen geben einen Begriff über die Menge der im Gestein erhaltenen Alveolinschalen pro 1 m³. Schätzungen extrapoliert nach der Anzahl von Schnitten in einer Oberfläche von ca. 10 cm². Die Zahlen verstehen sich für die auf den angegebenen Tafeln abgebildeten Gesteine. Die Herkunft des Materials ist aus den Tafellegenden ersichtlich.

Alveolinenkalk mit *A. (Glomalveolina) primaeva*, mittleres Paleocaen, (Tafel I): 100 – 150 × 10⁶.

Alveolinenkalk mit sphärischen oder ovalen Alveolinen, oberes Paleocaen (Tafel VI): 20 – 30 × 10⁶.

Alveolinenkalk mit länglichen und ovalen Alveolinen, Cuisien, (Tafel XII): 15 – 30 × 10⁶.

Alveolinenkalk mit grossen langgestreckten Alveolinen, Lutétien, (Tafel XIX): 1 – 2 × 10⁶.

Fig. 3. Korrelation der wichtigsten Profile durch mittleres und oberes Paleocaen der Pyrenäen mit nicht flosculinisierten Alveolinen. Die einzelnen Entwicklungsetappen in der *subpyrenaica*- und *ellipsoidalis*-Gruppe charakterisieren (neben denjenigen anderer Gruppen) die Biozonen dieser Epoche. Die Pfeilrichtungen geben an, mit welcher der beiden Gruppen die Zonen in den Profilen festgelegt werden konnten.

den Profilen der Petites Pyrénées wenigstens annähernd festgelegt werden kann (fide HAUG 1927, p. 1408), können wir die «Thanétien»-Faunen des Pariser Beckens noch nicht mit Mediterranfaunen vergleichen. Für die Stratigraphie des mediterranen Paleocaens verwenden wir vorläufig beide Stufennamen nicht. Wir unterteilen in ein unteres, mittleres und oberes Paleocaen. Das untere Paleocaen entspricht dem Danien, das mittlere Paleocaen dürfte das Montien und vielleicht Teile des Thanétien umfassen. Für das obere Paleocaen führen wir einen neuen Stufennamen, das Ilerdien, ein (vgl. L. HOTTINGER und H. SCHAUB, p. 453 dieses Bandes). Diese Stufe ist mit der Zeitdauer des marinen Sedimentationszyklus in der Cuenca de Tremp (Provinz Lerida, Katalonien) definiert und mit Alveolinenfaunen an der Basis nach unten abgegrenzt. Der Abschluss der marinen Sedimentation (ebenfalls mit Alveolinen datiert) fällt zeitlich zusammen mit grossen paleogeographischen Verschiebungen der Küsten an der Wende Paleocaen–Eocaen, die im Pariser Becken, in Norditalien und in der Levante die untereocaenen Transgressionen einleiten, während sich im Pyrenäenraum und in Ägypten eine grosse Regression abzeichnet.

Äquivalente des Ilerdien sind im Pariser Becken vielleicht in Teilen des «Thanétien» enthalten. Vielleicht hat auch die terrestrische Serie des «Sparnacien» ganz oder teilweise Ilerdienalter. Es ist aber auch möglich, dass es im Pariser Becken überhaupt keine Sedimente mit Ilerdienalter gibt,

Es schien uns nötig, diesem «oberen Paleocaen» einen prägnanten Namen zu geben, um nachdrücklich festzuhalten, dass die Sedimente dieses Alters, die bald zum Lutétien, bald zum Untereocaen gerechnet wurden, älter als Cuisien sind.

Der oberste Teil des Mitteleocaens kann im inneren Pariser Becken auch nicht mit marinen Faunen belegt werden. Wir führen dafür ebenfalls einen neuen Stufennamen, «Biarritzien», ein (vgl. HOTTINGER und SCHAUB, p. 453 dieses Bandes). Es handelt sich um ein Niveau, das zwischen das Lutétien und das Auversien s. str. (= Lédien) des Pariser Beckens einzuschieben ist. Die der klassischen Eocaenregion zunächst gelegenen Vorkommen treffen wir in Südengland, im Cotentin und an der Loire inférieure (Bois Gouët, Cambon) mit *Alveolina fusiformis* und *elongata* neben *Nummulites brongniarti* (dieser nur Loire inférieure). In der Aquitaine, in Spanien und in Venetien enthält das Biarritzien die charakteristischen Alveolinenarten *A. fragilis* und *fusiformis* neben *Nummulites brongniarti* und *N. perforatus* Typus.

Paleocaen

Soviel wir wissen, verläuft die Entwicklung der paleocaenen Alveolinen im ganzen mediterranen und alpinen Verbreitungsgebiet einheitlich.

Die ältesten Alveolinenvorkommen kennen wir aus dem mittleren Paleocaen der Petites Pyrénées (Aquitaine). Die Faunen sind gekennzeichnet durch das alleinige Auftreten von *Glomalveolinen* der Primaeva-Gruppe, kleinen kugelförmigen Formen mit relativ dickwandiger, wenig differenzierter Schale (Taf. I). Der Dimorphismus tritt morphologisch noch kaum in Erscheinung. An der Basis des Ilerdien wird die Primaeva-Gruppe von der Lepidula-Gruppe abgelöst, die durch ihren leichten Schalenbau und durch die enge Äquatorialschnecke charakterisiert ist. Die Gruppe lässt sich bis ins Lutétien hinauf verfolgen, ihr Individuen-

und Artenreichtum und damit auch ihre stratigraphische Bedeutung treten aber nach dem Ilerdien stark zurück.

Neben den Glomalveolinen der *Lepidula*-Gruppe erscheinen an der Basis des Ilerdien auch die ersten echten *Alveolina* s. str. mit deutlichem Dimorphismus. Alle wichtigen Gruppen, die sich im Ilerdien entfalten, treten miteinander schon in der untersten Zone dieser Stufe auf.

Die folgenden Alveolinengruppen entfalten sich im Ilerdien, überschreiten aber nach unsern Kenntnissen dessen Obergrenze nicht:

1. Sphärische und ovale Flosculinen (Fig. 2).

Globosa-Gruppe⁴⁾: Die Äquatorialspirale der A-Formen ist von Anfang an weit. Die Basalschicht verdickt sich schon nach der ersten Kammer. Proloculus relativ gross. Äussere Umgänge nur wenig enger als die flosculinisierten, etwas unregelmässig bei *A. globosa* und verwandten Formen der Pyrenäenregion, enggewunden bei *A. triestina* und nahestehenden Arten, die vor allem im Nahen Osten verbreitet sind.

Avellana-Gruppe: Die Äquatorialspirale beginnt mit zwei oder drei engen Windungen. Die folgenden drei oder vier Umgänge sind flosculinisiert. Die äusseren Umgänge verengen sich deutlich. Die Wachstumsstadien sind nicht scharf voneinander abgegrenzt.

Pasticillata-Gruppe: Die Äquatorialspirale beginnt eng. Das Jugendstadium kann 3–6 Umgänge haben und zeigt häufig eine andere Form als die erwachsene Schale. Die Flosculinisation, immer sehr ausgeprägt, ist auf die zwei oder drei folgenden Umgänge begrenzt. Die äusseren Umgänge des adulten Stadiums werden plötzlich eng und der Schritt der Spirale ändert sich kaum mehr. Die Wachstumsstadien sind scharf voneinander abgegrenzt. Die Variationsbreite der Arten dieser Gruppe ist oft grösser als die in den Nachbargruppen.

Minervensis-Gruppe: Das sphärische Jugendstadium der A-Formen dieser Gruppe ist enggewunden, setzt sich aus vier oder mehr Umgängen zusammen und ist gut abgesetzt gegen die folgenden, weitspiraligen Wachstumsstadien. Diese sind durch eine wenig ausgeprägte Flosculinisation, das grosse Lumen der Logetten und durch die Unregelmässigkeit der weiten äusseren Umgänge gekennzeichnet.

2. Ovale Alveolinen ohne Verdickung der Basalschicht in der Äquatorialregion.

Ellipsoidalis-Gruppe: Ovale, wenig verlängerte Alveolinen, manchmal etwas spindelförmig, immer ohne Schwellung der Äquatorialregion. Pole in den inneren Umgängen mehr oder weniger zugespitzt. Die relative Achsenlänge nimmt zu im Lauf der Evolution. Der Schritt der Äquatorialspirale wächst wenig und gleichmässig. Die Basalschicht in der Äquatorialzone wird nie dicker als die Lo-

⁴⁾ Neueste Untersuchungen an Alveolinen der Nammalshales aus der Salt Range (Pakistan, vgl. GILL, W. D., 1953) und anderer Faunen aus dem Nahen Osten haben mit Sicherheit gezeigt, dass die Gruppe der *A. globosa* in mindestens drei getrennte Phyla zerlegt werden muss, die sich parallel entwickeln. Die «östliche» und «westliche» Reihe in der Gruppe der *A. globosa* (vgl. Fig. 2) sind also sicher keine geographischen Rassen, sondern müssen als echte Entwicklungsreihen gedeutet werden. Ganz im allgemeinen haben wir bis jetzt keinerlei Hinweise, dass bei eocaenen Alveolinen geographische Rassen erkannt werden können. Verschiedene Faunenprovinzen unterscheiden sich durch das Fehlen oder Vorhandensein einzelner Phyla. (Anmerkung während der Drucklegung beigelegt.)

getten hoch sind, meist ist sie wesentlich dünner. Schale im allgemeinen leicht gebaut. Die microsphärischen Formen dieser Druppe geben leicht kenntliche Leitfossilien für die feine Unterteilung des Ilerdien ab (Fig. 3).

3. Ovale Alveolinen mit gleichmässig verdickter Basalschicht (Subpyrenaica-Gruppe).

Es ist uns nicht gelungen, alle Arten, die in diese Kategorie gehören, in Entwicklungsreihen einzuordnen. Sie haben folgende Merkmale gemeinsam: B-Formen oval, mit ziemlich gleichförmiger Spirale. Äussere Umgänge mit unregelmässigen, sehr geräumigen Logetten. A- wie B-Formen sind mehr oder weniger oval. Sie haben eine sehr schwach ausgeprägte Flosculinisation und Logetten, die im Querschnitt höher als breit erscheinen (Fig. 3). Dieses letzte Merkmal vor allem unterscheidet diese Arten von jenen der Rotundata-Gruppe. Bei *A. rotundata* und ihren Verwandten haben die Logetten immer ein kleines Kaliber und erscheinen kreisrund im Querschnitt. Die relative Axenlänge ist grösser. B-Formen aus dieser Gruppe kennen wir noch nicht.

4. Zum Schluss erwähnen wir die Cucumiformis-Gruppe, deren Vertreter zum Teil vielleicht nichts anderes als Vorläufer der *A. rotundata* darstellen. Ob man in ihnen primitive Vertreter der langgestreckten Alveolinen des Cuisien und des Lutétien zu sehen hat, können wir einstweilen noch nicht entscheiden.

Im mittleren und oberen Teil des Ilerdien treten untergeordnet vier Alveolinen-gruppen in Erscheinung, die sich im Cuisien entfalten: Die Gruppen der *Alveolina aragonensis*, *oblonga* und *indicatrix*, sowie die Gruppe der «langgestreckten Flosculinen».

Eocaen

Gleichzeitig mit der Transgression des Cuisien im Pariser Becken verschiebt sich das alpine und südwesteuropäische Verbreitungsgebiet der Alveolinen. Einzelne Arten verbreiten sich plötzlich weit nach Norden und besiedeln das anglo-französische Becken (*A. oblonga*, *A. schwageri*) und den Sedimentationsraum der helvetischen Alpen (*A. oblonga*, *A. rütimeyeri*). Gleichzeitig zieht sich das Meer im Pyrenäenraum weit zurück, und der aufsteigende Ostteil dieses Gebirges trennt ein jetzt stark verkleinertes Verbreitungsgebiet vom Mittelmeer ab. Die Alveolinen-faunen an der eocaenen atlantischen Küste unterscheiden sich von den Mediterran-faunen durch das Fehlen wichtiger Gruppen (Indicatrix-, Elliptica-, Levantina- und Canavarii-Gruppe). Ob die Grenze der Faunenprovinzen in der rifobetischen Geosynklinale zu suchen ist, werden zukünftige Untersuchungen zeigen. Die stark verlängerten Formen, die sich durch das häufige Auftreten von unregelmässigen sekundären Logetten in der Basalschicht auszeichnen (olim *Eoalveolinella Silvestri*), sind ihrerseits auf Europa und den Mittleren Osten beschränkt. Soviel wir wissen, sind ihre östlichsten Vorkommen im Grenzgebiet zwischen Persien und Pakistan gelegen (Tochi-River District, Taf. XIV).

Westliche Faunenprovinz (San Vicente, Asturien), Navarra, westliche Aquitaine, anglo-französisches Becken):

Im Cuisien der Atlantikküste kennen wir bis jetzt nur drei Arten, *A. rütimeyeri* (fehlt im Pariser Becken), *A. schwageri* und *A. oblonga*. Die am stärksten verlän-

gerte Form, *A. rütimeyeri*, ist durch ihre grobe Struktur und ihre Grösse charakterisiert. Wir können sie bis jetzt noch keiner phylogenetischen Reihe zuweisen. Die Gruppe der *A. oblonga* ist durch ihre zylindrische Gestalt, ihre enge Spirale und durch die abgestumpften, oft ein wenig ins Schaleninnere eingezogenen Pole gekennzeichnet. Nur wenige verlängerte Umgänge haben eine in der Axialrichtung verdickte Basalschicht. Die Art *A. schwageri* umfasst kleine, spindelförmige Alveolinen. Die B-Formen zeichnen sich durch ein an Umgängen reiches, fast sphärisches Jugendstadium aus. Die Basalschicht ist im Vergleich zu den zylindrisch langgestreckten Formen in der Axialrichtung nur wenig verdickt.

Im Lutétien verbreiten sich vor allem die Alveolinen der Munieri-Gruppe, die durch ihre langgestreckt zylindrische Gestalt und ihre enge Spirale definiert ist. Daneben tritt *A. boscii* auf, eine spindelförmige Art von sehr kleinen Dimensionen und einer äusserst zarten Schale (Typspecies der Gattung *Alveolina* s. str.). Diese Art kennen wir nur im Lutétien des Pariser Beckens und von Biron (Bas-Adour).

Helveticum und Flysch der Alpen:

Die Alveolinenvorkommen der Alpen gehören zum überwiegenden Teil dem untern, evtl. auch mittleren Cuisien an und enthalten die Arten *A. oblonga* und *A. rütimeyeri* bald einzeln, bald zusammen. Aus dem Lutétien sind nur sehr spärliche Funde von stark verlängerten Alveolinen bekannt, die zur Munieri-Gruppe gehören.

Mediterrangebiet:

Die Alveolinen der Eocaenfaunen unterscheiden sich ganz allgemein von den primitiveren im Paleocaen durch ihre kürzeren Logen. Man hat jedoch mit aller Vorsicht zu verfahren, wenn man dieses Merkmal stratigraphisch ausnützen will, weil die Verkürzung der Logen in den verschiedenen Gruppen mehr oder weniger deutlich und verschieden rasch erfolgt.

Die Faunen des Cuisien im Mediterrangebiet hängen eng mit den Lutétienfaunen zusammen. Die stratigraphische Serie enthält eine enge Folge von Alveolinenfaunen, die uns die Übergänge von den Cuisienarten zu den Lutétien-Alveolinen erhalten haben.

Abgesehen von der grossen indischen Flosculine *A. ovoidea* überdauert nur eine einzige Gruppe (Indicatrix-Gruppe) von kugeligen Flosculinen die Wende Paleocaen–Eocaen. Sie bildet eine klare Formenreihe (Fig. 1), die schon im obersten Ilerdien erste typische Vertreter (*A. parva*) mit einem engspiraligen Jugendstadium und sehr kleinen Proloculi hat. Die morphologischen Unterschiede der Generationen sind auffallend gering. Im unteren Cuisien erreicht die Gruppe eine grosse Verbreitung und liefert ein leicht kenntliches Leitfossil, *A. indicatrix*. Die Endform dieser Reihe erreicht den grossen Durchmesser von 4–6 mm im mittleren Lutétien Siziliens.

Die oben erwähnte Oblonga-Gruppe setzt sich wahrscheinlich in einem Teil der Elliptica-Gruppe fort. Diese enthält eine grosse Zahl von zylindrischen oder ovalen Formen, die zum Teil auch flosculinisiert sein können. Die spärlichen Daten, die uns zur Verfügung stehen, reichen noch nicht aus, um diese vielfältige Gruppe in Arten und Reihen aufzugliedern.

Auch die Gruppe der sogenannten «langgestreckten Flosculinen» zeichnet sich in den A-Formen durch eine grosse Variabilität der Flosculinisation aus. Die B-Formen sind länglich. Das charakteristische Jugendstadium der Schale besteht aus einer grossen Zahl enggewundener Umgänge. Sie werden sprunghaft abgelöst durch ein weitspiraliges Stadium, dessen Umgänge in der Äquatorialzone und in der Axialzone eine stark verdickte Basalschicht aufweisen. Zusätzliche Logetten fehlen völlig. Die Decipiensreihe umfasst Arten, deren A-Formen mehrere enge innere Umgänge haben. Das Jugendstadium mit einer relativ kleinen Zentralkammer ist deutlich abgesetzt von den mehr oder weniger flosculinisierten Umgängen. Die A-Formen aus der Reihe der *A. canavarii* haben relativ grosse Proloculi, und von Anfang an eine sehr weite Spirale. Auch in den jüngsten, schon recht stark verlängerten Formen aus der Basis des Lutétien (*A. vicentina*, Malo, Vicentin) fehlen zusätzliche Logetten in der stark verdickten Basalschicht der Polregion. Neben *A. schwageri* und der ihr nahe verwandten *A. di-stefanoi* tritt im mediterranen Cuisien auch *A. cremae* auf, die mit vielen Übergangsformen mit *A. levantina* verbunden ist. Letztere und ihre nahen Verwandten bilden eine der drei Gruppen, aus denen im mittleren Lutétien Riesenformen von 8–10 cm Länge entstehen. Selbst die grossen B-Formen dieser Gruppe sind gedrunken gebaut, mit weiter Äquatorialschnecke und relativ wenig verlängerten Umgängen. Die A-Formen sind spindelförmig, haben wenige Umgänge und bleiben immer klein.

Mindestens zwei Gruppen von langgestreckten zylindrischen Alveolinen sind zu unterscheiden: Eine weitspiralige, die als wichtigsten und grössten Vertreter *A. gigantea* aufweist, und eine engspiralige Gruppe, die ihren Namen nach dem ausgezeichneten Leitfossil für das mittlere Lutétien, *A. munieri*, trägt. Beide Gruppen lassen sich durch das untere und mittlere Lutétien verfolgen. Im Laufe ihrer Entwicklung nimmt die absolute Grösse und die relative Axenlänge zu. Wir wissen nicht, auf welche untereocänen Alveolinen der Ursprung dieser Gruppen zu beziehen ist.

Die Riesenformen der Arten *levantina*, *gigantea* und *munieri* entstehen zeitlich vor den grössten Nummulitenformen, wie ja der ganze Ablauf der Alveolinenentwicklung etwas früher liegt als die Nummulitenentwicklung.

Im oberen Lutétien, das von *Numm. aturicus* charakterisiert wird, kennen wir bis jetzt noch keine Alveolinenfaunen.

Das Biarritzien ist an der Atlantikküste mit reichen und wohlbekannten Alveolinenfaunen belegt. (Biarritz, Loire inférieure und Cotentin). Im Mediterrangebiet können wir nur eine einzige Alveolinenfauna in den Colline di Verona dieser Stufe zuweisen. Für das Biarritzien sind drei Alveolinenarten typisch:

1. *A. fragilis*, eine Art mit äusserst enggewundener Spirale, die wahrscheinlich das Endglied der Munieri-Reihe darstellt.
2. Die spindelförmige *A. fusiformis*, deren grosse B-Formen auf eine Verwandtschaft mit der Levantina-Gruppe hinweisen.
3. *A. elongata*, eine stark in die Länge gezogene und weitspiralige Art, die sich durch grosse Variabilität und durch den unruhigen Verlauf der Umgänge im Axialschnitt sowie durch die hohe Zahl der zwischengeschalteten Logetten auszeichnet.

In den Foraminiferenfaunen des Obereocaens treten die Alveolinen ganz zurück. Neben kleinen, wenig charakteristischen Neoalveolinen tritt nur noch eine sehr kleine echte Alveoline auf. Die wenigen Schnitte in Dünnschliffen sagen aus, dass es sich um eine engspiralige, längliche Form handeln muss. Ob sie zu den Glomalveolinen gehört, wissen wir nicht.

Über die Altersbestimmung von Alveolinenkalken in nicht orientierten Schliffen

Es ist auch an schiefen Schnitten ohne weiteres erkennbar, welches Alveolinen-genus vorliegt (REICHEL, 1937, Fig. 25). Eine Art-Bestimmung aber ist nur an orientierten Schnitten von mehreren Exemplaren möglich. In artenreichen Faunen ist es oft unumgänglich, die Exemplare in Zeichnungen oder Photographien (in der gleichen Vergrößerung!) nebeneinander zu legen, um die Arten richtig zu erkennen. Eine sichere Altersbestimmung muss sich auf sorgfältig ausgearbeitete Artbestimmungen stützen. Aus nicht orientierten Dünnschliffen sind aber doch zumindest annähernde Altersbestimmungen zu gewinnen. Mit der nötigen Vorsicht lassen sich grobe Irrtümer vermeiden.

Mittleres Paleocaen

Die Alveolinen des mittleren Paleocaens sind kleine, kugelige, wenig differenzierte Formen (Primaeva-Gruppe), deren Durchmesser zwei Millimeter nicht zu überschreiten pflegt (Tafel I). Im Pyrenäenraum sind diese Alveolinen fast immer von *Fallotella* und *Valvulinen* begleitet. In Sizilien und im Nahen Osten treten sie mit *Miscellanea* zusammen auf. Die Primaevakalke können leicht mit bestimmten Alveolinentypen des oberen Paleocaens verwechselt werden, die nur Milioliden und kleine Glomalveolinen der *Lepidula*-Gruppe enthalten. Diese unterscheiden sich von den Alveolinen des mittleren Paleocaens durch ihren feineren Bau (vgl. *A. lepidula* auf Tafel V).

Ilerdien

Von der Untergrenze des Ilerdien ab finden wir echte Alveolinen mit einem ausgeprägten Dimorphismus. Die Grössenunterschiede von A- und B-Formen sind eine Quelle von Irrtümern, denn die B-Formen können in nicht zentrierten Schnitten grösseren, stratigraphisch jüngeren A-Formen sehr ähnlich sehen.

Mit Sicherheit lassen sich Ilerdienfaunen erkennen, wenn kugelige Flosculinen mit relativ grossen Megalosphären und weitspiraligen ersten Umgängen (Triestina-Gruppe) im Schliff enthalten sind (Tafel IIa). Nach unsern Kenntnissen ist die Triestina-Gruppe auf das Ilerdien beschränkt. Flosculinen aus der Pasticillata-Gruppe (Tafel IIb, V) mit enggewundenen Juvenilstadien unterscheiden sich von Flosculinen ähnlicher Grösse im Cuisien (Indicatrix-Gruppe) durch die kleinere Anzahl von Septen in den äusseren Umgängen. Leicht kenntlich sind die kugeligen oder ovalen Alveolinen der dünner Basalschicht (Ellipsoidal-Gruppe, Tafel IIb III, V). In schiefen Schnitten kann man sie mit Alveolinen aus dem Cuisien verwechseln, z. B. mit *A. oblonga*, die abgestumpfte Pole hat, und mit den Alveolinen der Schwageri-Gruppe, die spindelförmig sind. Ovale Alveolinen mit verdickter Basalschicht (Subpyrenaica-, Decipiens- und Rotundata-Gruppe) sind in nicht

orientierten Schnitten schwer auseinanderzuhalten, bieten aber ein typisches allgemeines Bild dar, wie man es nur im Ilerdien findet. (Tafel IV, VIb). Als Begleiter der Ilerdien-Alveolinen erscheinen oft dicke Orbitoliten mit kleinem Durchmesser und leicht verdickter Deckschicht auf der Ober- und Unterseite der Scheibe («*Opertorbitolites*» auctorum). Diese Formen dürfen nicht als typisch für das Ilerdien angesehen werden, bevor eine nähere Bearbeitung der Orbitoliten vorliegt. Man trifft ähnliche Formen auch im Unter- und Mitteleocaen. In Ägypten und in der Nähe von Triest enthält das Ilerdien eine interessante Fauna von primitiven Fabularien. *Idalina sinjarica* GRIMSDALE, eine grosse Miliole mit verdickter Basalschicht, findet sich im Ilerdien des Nahen Ostens und im mittleren Paleocaen Ägyptens.

Cuisien

Im Cuisien erfüllen die drei häufigsten Arten meistens getrennt voneinander das Gestein. Die Alveolinenkalke dieser Stufe haben deshalb sehr verschiedenes Aussehen. Die A- und B-Formen der Canavarii-Gruppe geben ein charakteristisches Bild im Dünnschliff. Man erkennt diese grossen, ovalen Formen leicht an ihrer von Beginn an weiten Spirale und an ihrer grossen Megalosphäre. Die B-Formen erreichen eine beträchtliche Grösse. Die stark verdickte, sehr unregelmässige Basalschicht der äusseren Umgänge ergibt auch in schiefen Schnitten ein typisches Bild (Tafel VIa, VII). In Norditalien und Sizilien sind Kalke mit abgerollten spindelförmigen Alveolinen (die Arten *schwageri*, *di-stefanoi* und *cremae*) häufig (Tafel VIII). Nur selten findet man solche Formen vollständig und guterhalten (Tafel IX). Die B-Formen werden recht gross und haben viele zusätzliche Logetten in der Basalschicht. Sie sind leicht zu verwechseln mit den A-Formen grosser Lutétien-Alveolinen. *Alveolina rütimeyeri* bildet meist allein, seltener mit *A. oblonga* zusammen Alveolinenkalke in Spanien und in den Alpen (Tafeln X und XI). Die Art ist leicht zu erkennen an ihrer groben Struktur und ihrer relativen Grösse. Sie ist nicht so stark in die Länge gezogen, dass man sie mit Lutétienarten verwechseln könnte. Ausserdem fehlen die zusätzlichen Logetten.

Lutétien

Schwierig zu erkennen ist das Alter der Kalke, in denen die kleine, etwas spindelförmige *A. frumentiformis* allein vorkommt. Solche Kalke befinden sich in Ägypten und auf der Südseite der östlichen und zentralen Pyrenäen (Tafel XII). Meist tritt diese Art auch nur untergeordnet neben zahlreichen grossen zylindrischen Alveolinen auf, die mit zunehmender stratigraphischer Höhe grösser und länger werden (Tafel XIII, XIV). Die A-Formen dieser langen Alveolinen sind ungefähr so gross wie die B-Formen der zahlreichen spindelförmigen Arten des Cuisien, doch sind ihre äusseren Umgänge im allgemeinen enggewunden. In nicht zentrierten Schnitten kann man sie nur schwer voneinander trennen. Das Auftreten von zusätzlichen Logetten in der Basalschicht der Polregion allein darf nicht als stratigraphisches Merkmal des Lutétien gewertet werden.

Dalmatien, der Balkan und der Nahe Osten sind die Heimat der spindelförmigen Lutétien-Alveolinen (Levantina-Gruppe). Nur die Riesenformen der B-Generation verraten, dass die Faunen dem Lutétien angehören (Tafel 15, 16). Die A-Formen der Levantina-Gruppe sind durch ihre grosse Zentralkammer und die

wenigen engen Umgänge charakterisiert und dadurch eventuell auch in einem schiefen Schnitt als solche zu erkennen. Neben den langen Formen treten im Lutétien grosse Flosculinen (Tafel XVII) und grosse, ovale Alveolinen mit sehr variabler Flosculinisation in den inneren Umgängen auf (Elliptica-Gruppe, Tafel XVIII). In Europa sind sie auf Italien und den Balkan beschränkt und spielen nur eine untergeordnete Rolle. Die Elliptica-Formen unterscheiden sich von den ovalen Formen des Ilerdien durch ihre grösseren, an Umgängen reicheren Schalen. Auch die subsphärischen Flosculinen erreichen im Lutétien viel grössere Dimensionen als im Ilerdien und im Cuisien. Häufige Begleiter der Lutétien-Alveolinen sind mehrere Arten von Orbitoliten. Grosse, flache Formen (*Orbitolites «complanatus»* auctorum) dürfen nicht als Lutétien-Leitfossilien gelten. Sie kommen schon im oberen Paleocaen vor. Im ganzen Lutétien sind die Genera *Fabiania* und *Eoruppertia* weit verbreitet. Grosse Idalinen mit sehr stark verdickter Basalschicht (*Idalina* aff. *sinjarica* GRIMSDALE) kommen im Lutétien Griechenlands (Klokova) und Dalmatiens vor. Fabularien kennen wir bis jetzt nicht aus dem Lutétien des Mittelmeergebietes.

Biarritzien

Im Biarritzien sind Alveolinenkalke selten. In England und im unteren Adourgebiet ist eine pseudo-oolithische Alveolinenkalk-Facies (Tafel XIX) mit der kleinen, spindelförmigen *A. fusiformis* und häufigen Dendritinen verbreitet. Nur selten führen die Kalke *A. elongata* und *A. fragilis*. Es ist ausgeschlossen, das Biarritzien nur anhand von schiefen Alveolinschnitten zu erkennen.

Bemerkungen zur Stratigraphie des Alttertiärs einiger Regionen des Mediterran-Gebietes

Pyrenäen

Das klassische Land der Ilerdien-Alveolinen sind neben Ägypten die östlichen Pyrenäen. Alveolinenkalke dieses Alters umrahmen die Ablagerungen des Flachmeeres jener Zeit im Norden und im Süden der Pyrenäen. Mit der eben erschienenen Arbeit über das Eocaen der Südpynäen östlich Aragon von J.-P. MANGIN (Thèse, Dijon 1958) haben wir einen ersten modernen Versuch zur Entstehungsgeschichte der Pyrenäen in Händen. Zum besseren Verständnis muss gesagt sein, dass wir den grössten Teil der von Mangin als Cuisien bezeichneten Alveolinenkalke (Tafel III) mit *A. «oblonga»* als älter betrachten und ins Ilerdien stellen. Figur 3 gibt eine kurze Übersicht über die wichtigsten alveolinhaltigen Schichtfolgen. Daraus ist ersichtlich, dass in der östlichen Aquitaine, in den kleinen Pyrenäen, den Corbières und in der Montagne Noire kein marines Eocaen mehr vorkommt. Alle Alveolinenkalke mit Einschluss der alveolinführenden Turritellenmergel der Corbières (Tafel V) gehören ins obere Paleocaen. Der Ostrand des katalanischen Eocaens (Igualada) ist durch das Auftreten von Alveolinenkalken des mittleren Ilerdien gekennzeichnet, die von terrestrischen Schichten überlagert werden. Eine neue Transgression des Biarritzien trennt diese vom regressiven Lédien und dessen Salzablagerungen. Nach Westen und gegen die Axialzone der Pyrenäen zu wird die marine Eocaenserie vollständiger. Nördlich des Deltas des Montserrat transgrediert das untere Lutétien (Tafel XII) nach Südwesten (!). Am

Pyrenäen-Südrand ist auch das Ilerdien vollständiger ausgebildet (Trempe). Weiter westlich tritt darunter mittleres und evtl. unteres Paleocaen (Danien und «Landénien» bei MANGIN, 1958) in mariner Ausbildung in Erscheinung (Tafel I) auf Kosten des terrestrischen Garumnien. Die Kontinuität der marinen Ablagerungen von der Kreide ins Tertiär ist überall unterbrochen.

Der zentrale Teil des paleocaenen, marinen Sedimentationsbereichs in den östlichen Pyrenäen liegt ungefähr in der Axialzone des heutigen Gebirges oder unmittelbar südlich davon. Kleinere Bewegungen haben vor und während des Ilerdien häufig Schichtlücken und auch Diskordanzen (am Cayla, HOTTINGER, 1958) verursacht. Eine wichtige Hebungsphase fällt in die Zeit der Cuisientransgression im Pariser Becken (völliges Fehlen des Cuisien in den östlichen Pyrenäen). Das Lutétien transgrediert mehr oder weniger diskordant mit einem schmalen Meeresarm auf der Südseite der Pyrenäen während das Biarritzien sehr weit nach Südwesten bis auf das Delta des Montserrat und auf dessen Südwestseite übergreift.

Norditalien

Im Vicentin sind die Alveolinenkalke des Cuisien weit verbreitet (Tafel IX). Alle Alveolinen-schichten in der Region von Bolca gehören dieser Stufe an, auch die Brackwasserschichten der Peschiera mit ihrer Flora und Fischfauna. Ob die Spileccoschichten an der Typlokalität älter als Cuisien sind, lässt sich mit Alveolinenfaunen nicht entscheiden. Die untersten Schichten der Profile von Verona und Malo enthalten Cuisien-Alveolinen. In der Gegend von Triest dagegen ist das Ilerdien mit reichen Faunen im Hauptalveolinenkalk belegbar. Die Fortsetzung der Eocaenserie nach Dalmatien kennen wir noch nicht, da uns kein Material aus Profilen zur Verfügung steht.

Südditalien und Sizilien

Während nordwestlich von Syrakus mittleres Paleocaen mit *A. primaeva* und *Miscellanea* belegt ist, und das Ilerdien fehlt, kennen wir aus spärlichen Faunen das Ilerdien von Terra d'Otranto (*A. decipiens*) und aus der Südseite Siziliens (*A. agrigentina* und *ilerdensis*).

Auf der Nordseite Siziliens, in der Gegend von Palermo, transgredieren unteres Cuisien am Monte Aspro (Bagheria) und mittleres Lutétien am Monte Pellegrino. In den flyschähnlichen Serien südlich und östlich von Palermo sind Kalke mit abgerollten Cuisien-Alveolinen (Tafel VIII) und grosse Pakete abgerutschter Lutétiensedimente (Incorvino, Bagheria mit *A. gigantea*) eingelagert.

Ägypten

Ergänzend zur Arbeit LE ROYS (1953) über die Oase Farafrah (Libysche Wüste) ist zu erwähnen, dass die Alveolinenkalke von El Guss Abu Said (im Dach des Profils) mittleres Ilerdienalter haben (*A. decipiens*, *A. aff. pisiformis*, *A. ilerdensis*).

In der arabischen Wüste, am Gebel Telemet (Ouadi Araba) transgrediert wenig diskordant über Oberkreide mit Orbitoiden das mittlere Paleocaen (*A. dachelensis*), dem unteres (*A. pasticillata*, *ellipsoidalis*, Tafel IIa) und mittleres Ilerdien folgen. Schichten, die dem Cuisien entsprechen (*A. oblonga*), transgredieren mit einem konglomeratischen Horizont am Gipfel des Gebel Telemet.

Naher und Mittlerer Osten

Im Nahen und Mittleren Osten ist *A. aramaea* (Tafel IIa) weit verbreitet. Sie charakterisiert sehr häufig die unterste Grossforaminiferenfauna des Alttertiärs. Wie stellen sie ins untere Ilerdien. Mit *A. aramaea* zusammen treten *Sakesaria*, *Saudia labyrinthica*, *Miscellanea* etc. auf. Ausführliche Beschreibungen dieser Fauna geben GRIMSDALE 1940 und SMOUT 1954. Über das indische Paleocaen berichtet NAGAPPA in seiner neuesten Arbeit (1959). Das uns zur Untersuchung vorliegende Alveolinenmaterial erschöpft sich leider in einzelnen, nicht horizontierten Faunen und einer von W. D. GILL (vgl. seine Arbeit über die Bhadrarbeds, 1953) aufgesammelten Faunenfolge der Nammal Shales (Saltrange) an der Typlokalität. Die Nammal Shales enthalten an der Basis *A. cf. aramaea*, in den höheren Schichten neben *A. aff. pisiformis* eine Alveolinenart der Ellipsoidalis-Gruppe, die *A. trempina* nahesteht.

Es sei in diesem Zusammenhang noch erwähnt, dass sich im Material D'ARCHIACS, in Gestein, das die Typen von *Nummulites obtusus* enthält, zwei Exemplare von *A. elliptica* Typus fanden. Wir haben noch zu wenig Daten, um mit den Alveolinen der Elliptica-Gruppen ein genaueres Alter angeben zu können.

Die mikropaläontologischen Untersuchungen an Grossforaminiferen geben uns das Mittel in die Hand, die Schichtfolge des Alttertiärs mit einer engen Folge von Biozonen zeitlich zu gliedern. Die Horizonte lassen sich über das ganze Mediterrangebiet hinweg verfolgen. Mit dieser Methode erkennen wir grosse Lücken in der lokalen Stratigraphie. Es zeigt sich, dass im Alttertiär jeder der epikontinentalen Ablagerungsräume seine eigene Geschichte hat. Die Oszillationen des Schelfs haben zu verschiedenen Zeiten, oft auch gleichzeitig, aber in entgegengesetztem Sinn, stattgefunden. Eine einheitliche Lutétientransgression über grosse Distanzen existiert im Mediterrangebiet nicht. Am weitesten über die Kontinentalränder hinweg transgrediert das Ilerdien (Pyrenäen, Ägypten, Naher und Mittlerer Osten).

ZITIERTE LITERATUR

- BOUSSAC, J. (1910): *Du rôle de l'hypothèse en Paléontologie stratigraphique*. Rev. sci. 48, 1.
- GILL, W. D. (1953): *Facies and fauna in the Bhadrar beds of Punjab Salt Range, Pakistan*. Jour. Pal. 27, 6.
- GRIMSDALE, T. F. (1952): *Cretaceous and tertiary foraminifera from the Middle East*. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.-Geol. 1, 8.
- HAUG, E. (1927): *Traité de Géologie*, II, fasc. 3. Paris.
- HOFKER, J. (1958): *Foraminifera from the cretaceous of Limburg, Netherlands*. XXXVIII: The gliding change of Bolivinoïdes during time. Nat. hist. Maandblad 47. Jg., 11-12.
- HOTTINGER, L. (1958): *Géologie du Mt. Cayla (Aude, Aquitaine orientale)*. Eclog. geol. Helv. 51.
- HOTTINGER, L. & SCHAUB, H. (1960): *Zur Stufeneinteilung des Paleocaens und des Eocaens. Einführung der Stufen Ilerdien und Biarritzien*. Avec résumé français. Eclogae geol. Helv. 53.
- LE ROY, L. W. (1953): *Biostratigraphy of the Maquf-Section, Egypt*. Geol. Soc. America, Mem. 54.
- MANGIN, J.-PH. (1958): *Le Nummulitique sud-pyrénéen à l'ouest de l'Aragon*. Thèse Fac. Sci., Dijon.
- Eine Zusammenfassung dieser Arbeit erschien 1959:
- (1959): *Données nouvelles sur le Nummulitique pyrénéen*. Bull. Soc. géol. France (7), 1.
- NAGAPPA, Y. (1959): *Foraminiferal biostratigraphy of the Cretaceous-Eocene succession in the India-Pakistan-Burma region*. Micropaleontology 5.
- REICHEL, M. (1937): *Etude sur les Alvéolines*. Mém. Soc. pal. Suisse. 59.
- SMOUT, A. H. (1954): *Lower tertiary Foraminifera of the Qatar Peninsula*. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

Einige typische Alveolinenkalke

Tafeln I—XXI

Dünnschliffe mit auffallendem Licht auf *Kodak Commercial* Planfilme 6×9 und 9×12 aufgenommen. Vergrößerung einheitlich für alle Tafeln und Textfiguren sowie für einen Teil der stratigraphischen Tabelle $\times 10$, was den direkten Vergleich aller Abbildungen untereinander erlaubt.

Das Originalmaterial zu den Tafeln I–XXI befindet sich im Naturhistorischen Museum Basel.

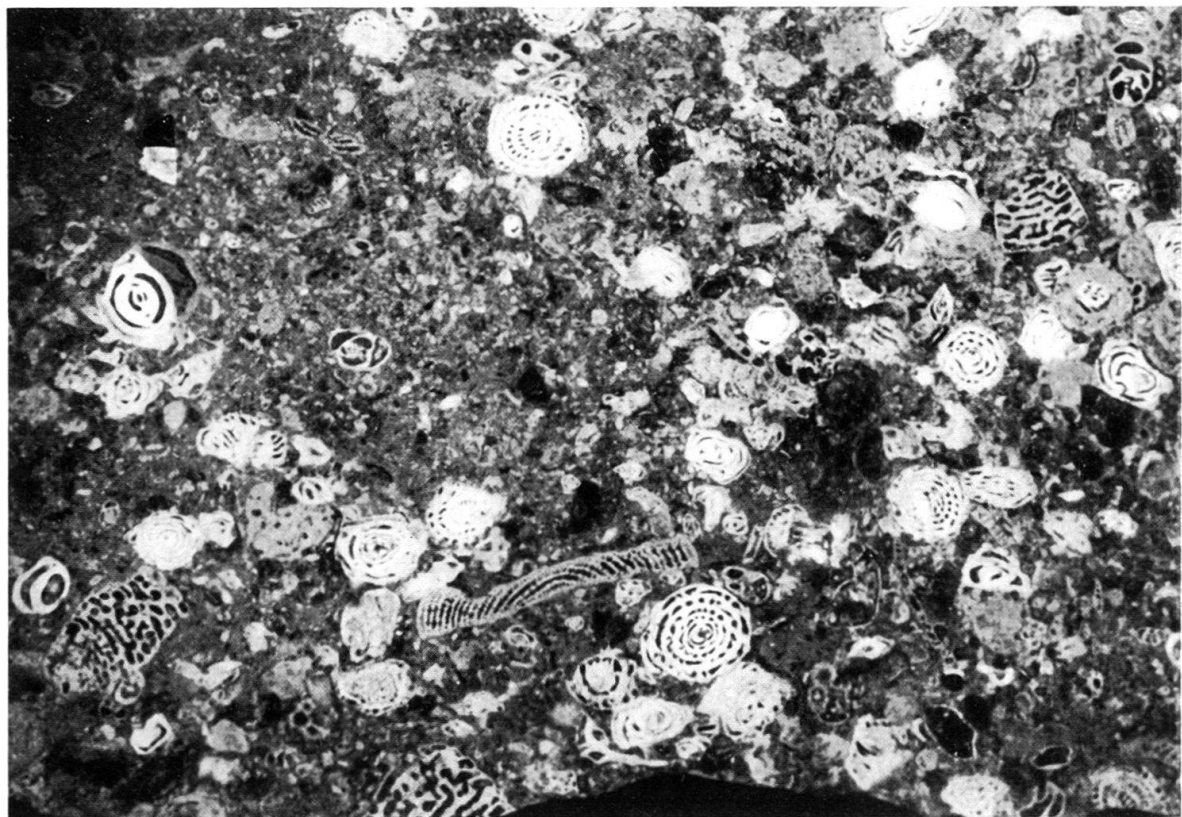
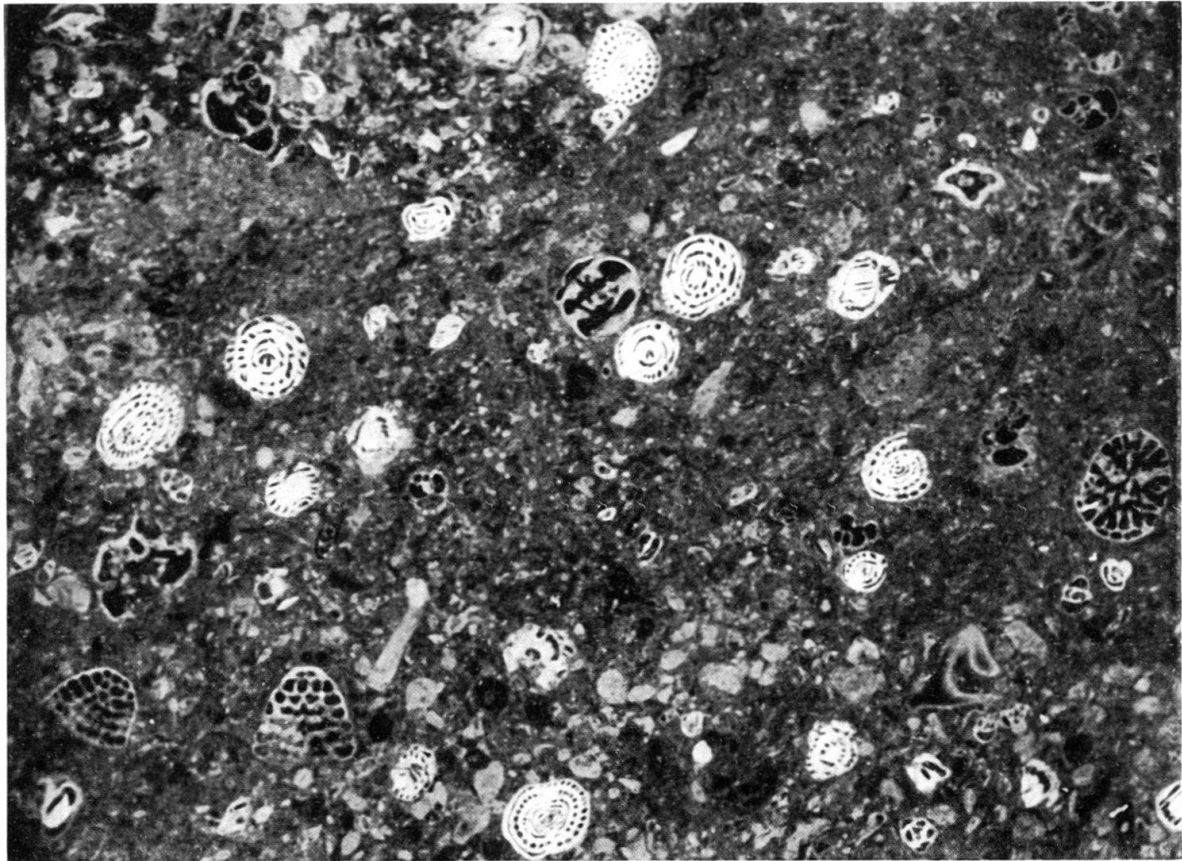
Tafel I

Organogener Kalkstein mit einigen eckigen Quarzkörnern. Die Mikrofauna enthält *A. (Glom-alveolina) primaeva* REICHEL und *primaeva ludwigi* REICHEL, *Fallotella alavensis* MANGIN, einen Meandropsiniden (Mitte unten), *Valvulina* und Milioliden ($\times 10$).

Mittleres Paleocaen.

Petites Pyrénées: Fabas, Schicht 8.

Fa 8/2392 und 2388.



Tafel II

a. Pseudoolithischer Miliolenkalk mit wenigen eckigen Quarzkörnern. Die Fauna enthält neben Milioliden und seltenen sandschaligen Kleinforminiferen ausschliesslich *A. (Glomalveolina) lepidula* (SCHWAGER). Diese relativ seltene Facies unterscheidet sich von den Glomalveolinenkalken des mittleren Paleocaens durch das Fehlen von *Fallotella*. *Glomalveolina lepidula* hat eine viel feinere Struktur und eine wesentlich engere Spirale als *A. (Glomalveolina) primaeva* REICHEL. $\times 10$.

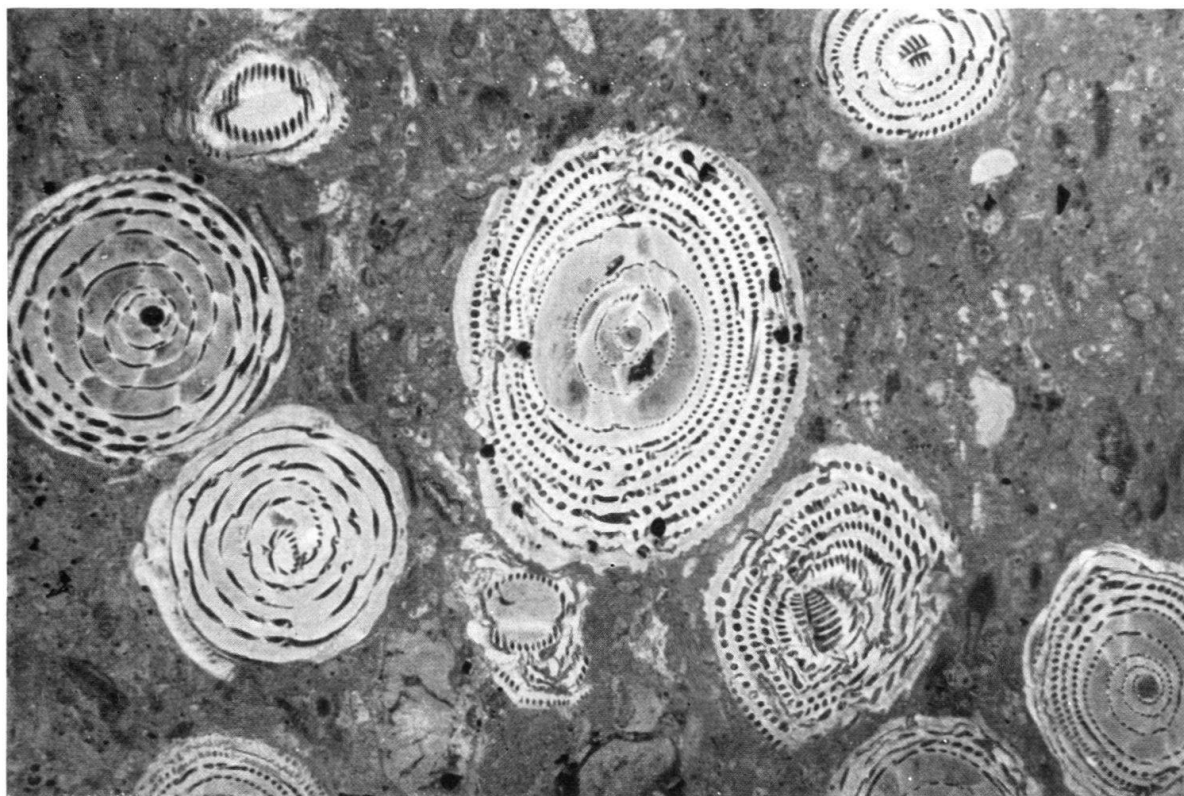
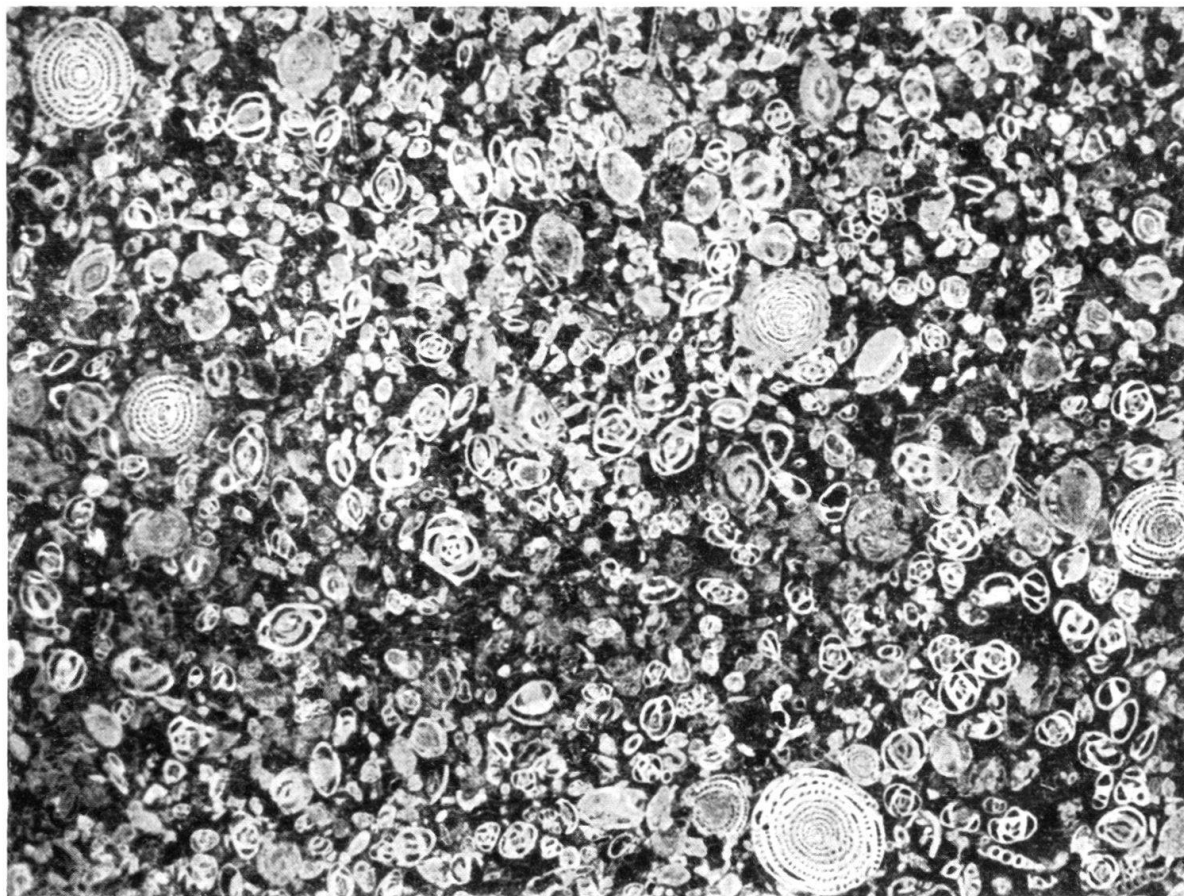
Oberes Paleocaen.

Montagne Noire: Barroubio, Schicht 2.
Barr 2/4684.

b. Mergeliger Kalk mit wenigen kleinen Sandkörnern. Er enthält neben Kalkalgen ausschliesslich *A. aramaea* HOTT. Links ein zentrierter Schnitt einer A-Form, in der Mitte und unten rechts B-Formen. Man achte auf die Spirale der A-Form, die schon in den innersten Umgängen sehr weit ist ($\times 10$).

Unteres Ilerdien.

Südostanatolien: Mardin, Schicht x.
Ana x/2435.



Tafel III

Organogener reiner Kalkstein. Die Grundmasse besteht aus glasklarem Calcit. Er enthält neben Lithothamnien, Operculinen, kleinen Nummuliten und primitiven Assilinen die sphärische Flosculine *A. pasticillata* SCHWAGER, *A. ellipsoidalis* SCHWAGER und *A. (Glomalveolina) lepidula* (SCHWAGER) (unterhalb der Mitte links) ($\times 10$).

Unteres Ilerdien, Ellipsoidaliszone.

Ägypten: Ouadi Araba, Gebel Telemet, Schicht 8a.
Ua 8a/3164.



Tafel IV

Leicht mergeliger Alveolenkalk mit einer unregelmässigen Grundmasse, die bald aus glas-klarem Calcit, bald aus opakem Calcit besteht. Man erkennt *A. (Glomalveolina) lepidula* (SCHWAGER) etwas unterhalb des Zentrums des Bildes, *A. moussoulensis* HOTT. und daneben zahlreiche dicke Orbitoliten ($\times 10$).

Mittleres Herdien, Moussoulensiszone.

Spanien: Burgos, Criales. Collection Mangin.
Cri/4683.

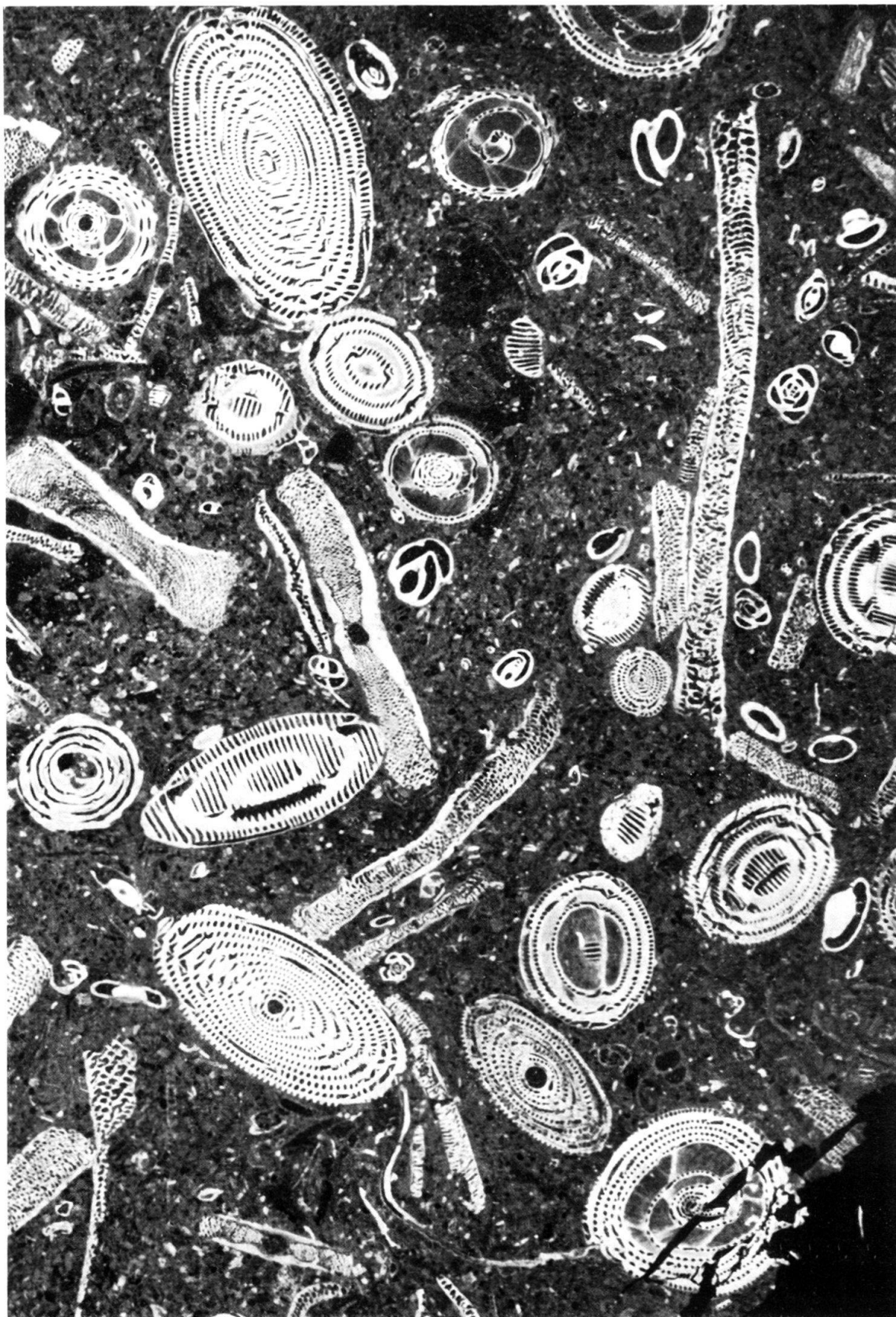


Tafel V

Mergelig-sandiger Kalkstein von dunkler Farbe. Die Fauna setzt sich aus verschiedenen Orbitolitenarten, Miliolen und Alveolinen zusammen. Man erkennt die folgenden Arten: *A. corbarica* HOTT. (*A. «oblonga»* auct.), *A. leupoldi* HOTT. und *A. (Glomalveolina) lepidula* SCHWAGER (in der Mitte, ein wenig rechts) ($\times 10$).

Mittleres Herdien, Corbaricazone.

Corbières: Coustouge, Schicht 6, eingelagert in den Turritellen-Mergeln.
C 6/coll. GPI 18.

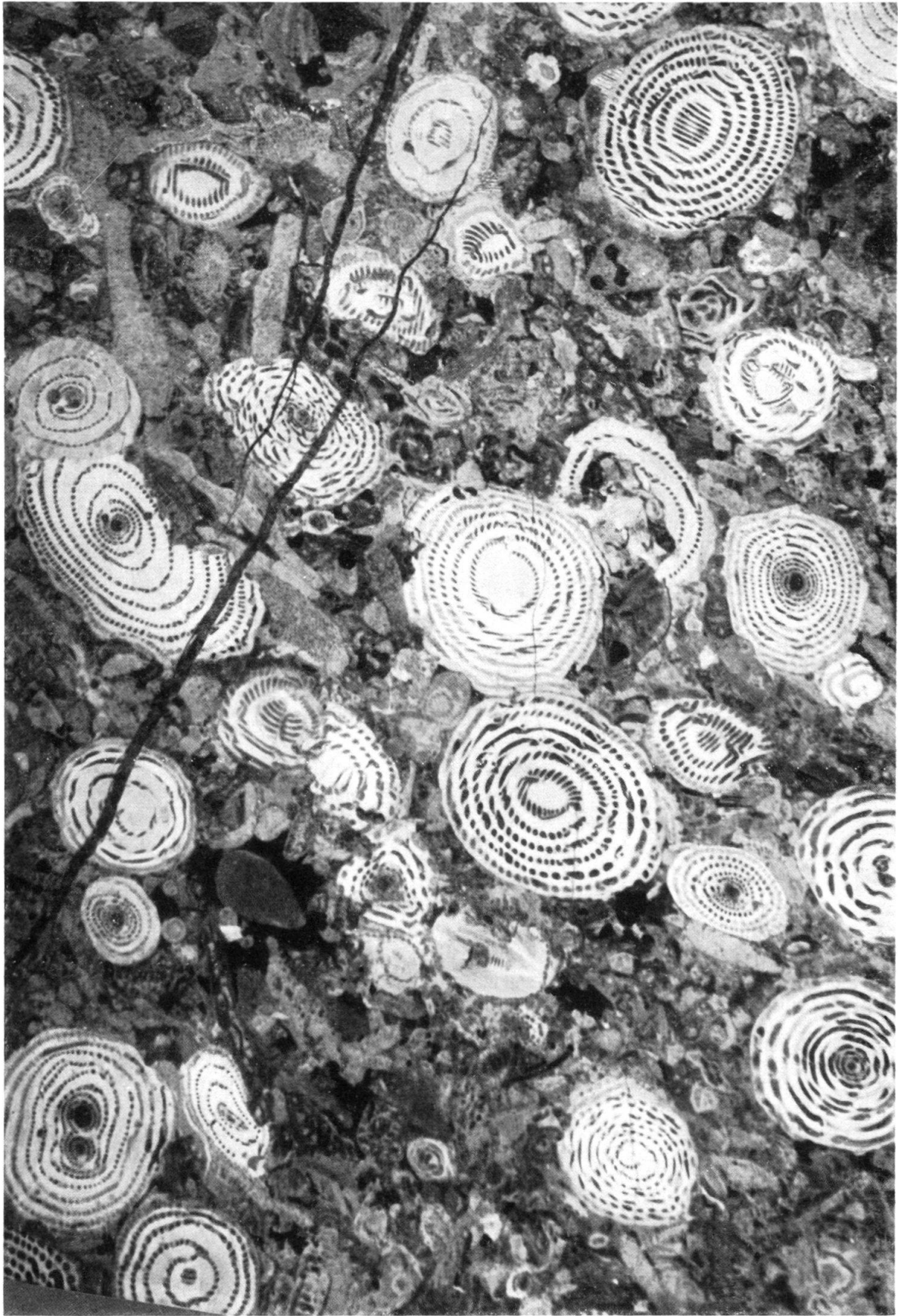


Tafel VI

Organogener Kalkstein, zusammengesetzt aus Foraminiferenschalen, Algen von Bryozoen-trümmern. Die Fauna enthält Miliolen, *Orbitolites* sp., *A. decipiens* SCHWAGER (Mitte links) und *A. aragonensis* HOTT. (Mitte rechts) ($\times 10$).

Mittleres Ilerdien.

Katalonien: Figueras, Schicht 33a.
F 33a/2695.



Tafel VII

a. Etwas mergeliger Nummuliten-Alveolinen-Kalk mit Trümmern von Orbitoliten. Rechts unten *A. parva* HOTT. Links unten *A. cf. schwageri* (etwas zerdrückt). In der Mitte ein etwas schiefer Axialschnitt der schwer gebauten *A. canavarii* CHECCHIA-RISPOLI ($\times 10$).

Unteres Cuisien.

Zentralanatolien: Haimana, Schicht 114.

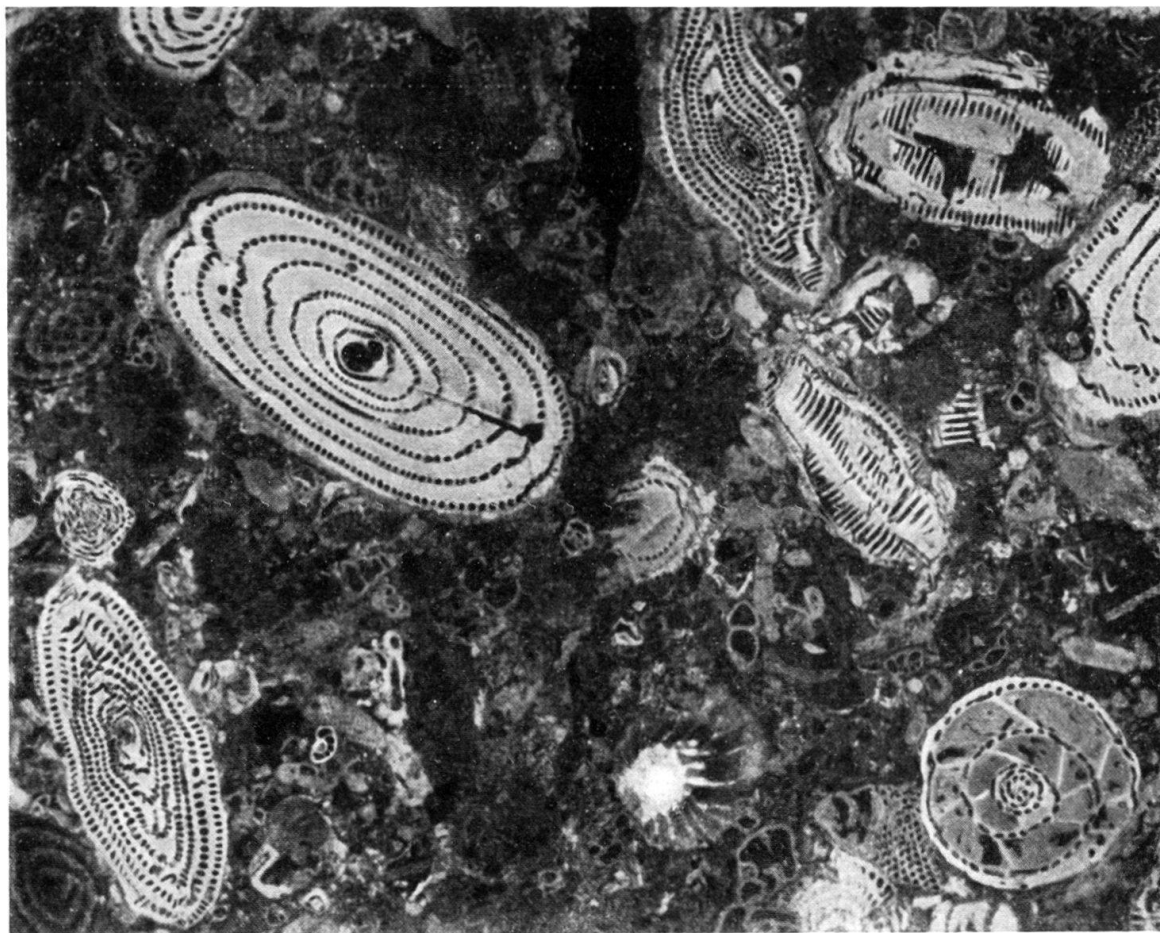
Hm 114/3651.

b. Organogener Kalkstein. Die Foraminiferen sind teilweise mit einer opalinen Kalkkruste bezogen. Die artenreiche Alveolinenfauna lässt im Schliff erkennen: Mitte oben, ein wenig rechts die kleine Flosculine *A. recondita* HOTT., Mitte oben *A. rotundata* HOTT., Mitte unten zwei Exemplare der *A. (Glomalveolina) lepidula* (SCHWAGER). Rechts unten *A. parva* HOTT. Links unten *A. cf. aragonensis* HOTT. ($\times 10$).

Mittleres Ilerdien, Corbaricazone.

Katalonien: Tremp, Profil von Mur, Schicht 1.

M 1/1590.



Tafel VIII

Alveolinen-Nummuliten-Kalk mit häufigen Foraminiferentrümmern. Unten *A. canavarii* CHECCHIA-RISPOLI, B-Form. Die unregelmässige, verdickte Basalschicht der äusseren Umgänge ist eine typische, leicht zu erkennende Erscheinung. Oben links die innern Umgänge einer grossen A-Form der gleichen Art ($\times 10$).

Unteres Cuisien.

Zentralanatolien: Haimana, Schicht 114.
Hm 114/3651.



Tafel IX

Organogener Kalkstein mit glasigem Calcit als Grundmasse. Reiche Orbitoliten- und Alveolenfauna mit *A. oblonga* (enge Spirale, oben), *A. rütimeyeri* HOTT. (weite Spirale, links aussen) und einer neuen Species der Rotundata-Gruppe (Bildmitte, mit verdickter Basalschicht) ($\times 10$).

Cuisien.

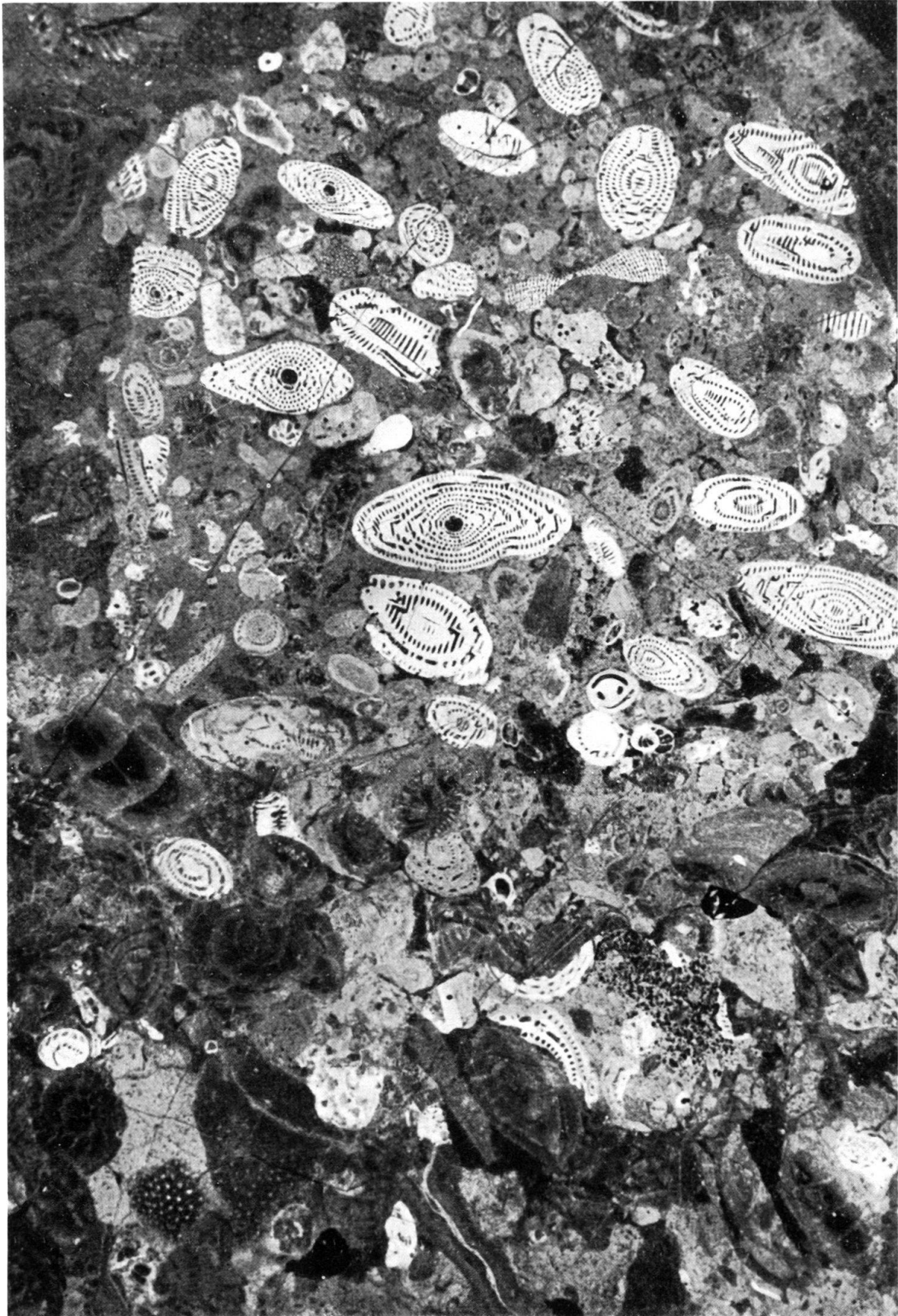
Südspanien: Malaga, coll. Blumenthal.
GPI 430.



Tafel X

Feinkörnige Kalkbreccie, hauptsächlich aus Nummulitentrümmern zusammengesetzt. Größere Fetzen eines in sich schon brecciösen Alveolinenkalkes mit abgerollten *A. schwageri* CH.-R. und *A. di-stefanoi* CH.-R. neben *A. (Glomalveolina) minutula* REICHEL sind erkennbar. Die Alveolinenfauna ist in sich einheitlich und gehört ins **Cuisien** ($\times 10$).

Sizilien: Termini Immerese, bei der Brücke von San Lorenzo.
P 2/4655.



Tafel XI

Leicht mergeliger, dichter Kalkstein mit einer kleinwüchsigen Miliolidenfauna. Die typischen Cuisien-Alveolinen sind ausnahmsweise nicht abgerollt. Rechts unten und links in der Mitte B-Formen von *A. cremae* CH.-R. A-Formen dieser Art (weite Spirale und kurze Kammern) sind im Axialschnitt links oben und im Transversalschnitt rechts unterhalb der Mitte erkennbar, A-Formen von *A. di-stefanoi* CH.-R. (engere Spirale und längere Kammern) im Transversalschnitt etwas oberhalb der Bildmitte ($\times 10$).

Mittleres Cuisien.

Vicentin: Malo, Profil von Valle Grande, Schicht 3.
Malo 3/4682.

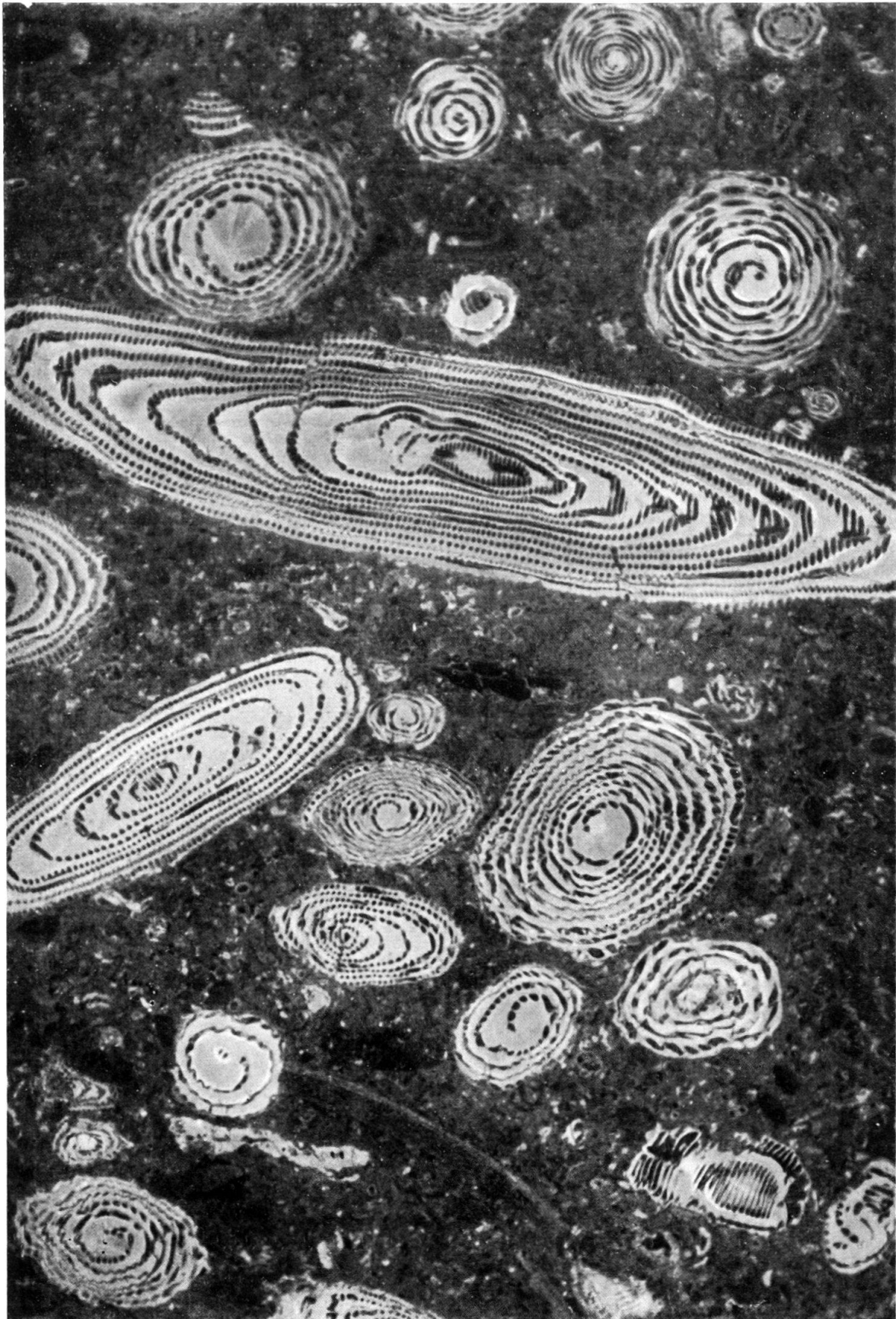


Tafel XII

Mergeliger Alveolinenkalk von dunkler Farbe mit feinen Sandkörnern durchsetzt. Die Fauna enthält hauptsächlich *A. rütimeyeri* (etwas oberhalb Bildmitte B-Form, Mitte links A-Form). Die Alveolinen mit enger Spirale gehören zu *A. oblonga* D'ORB. (am obern Rand der Tafel etwas rechts ein Transversalschnitt). Dieser Alveolinenkalktyp ist auch in den helvetischen Alpen häufig ($\times 10$).

Cuisien.

Asturien: San Vicente de la Barquera, Fundstelle 4.
V 4/2368.

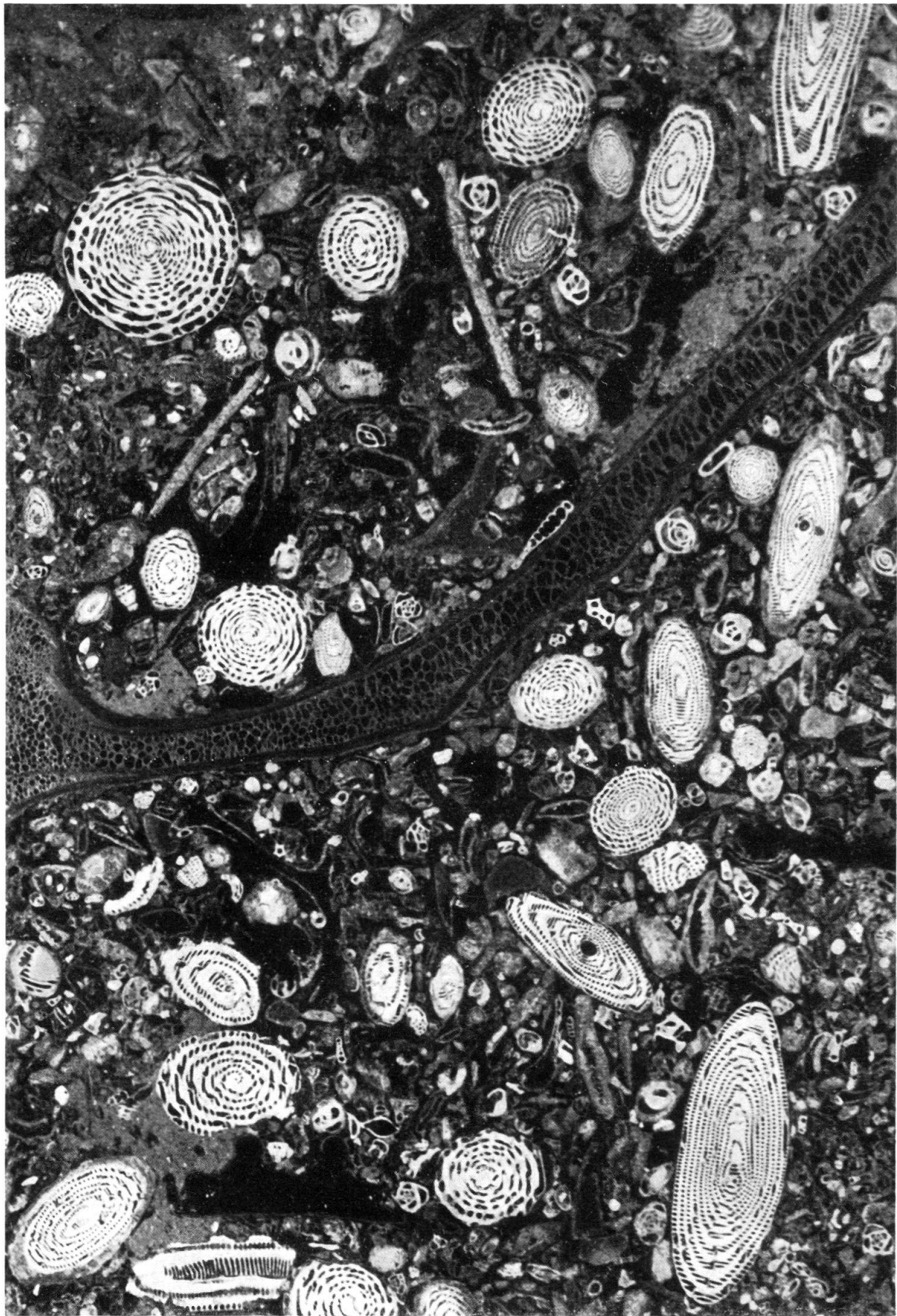


Tafel XIII

Etwas mergeliger Alveolinenkalk mit Miliolen, Kalkalgen, Echinidentrümmern und *Ostrea callosa*. Die Alveolinen gehören der Art *A. frumentiformis* SCHWAGER an. Die kleinwüchsige Alveolinenfauna ist sehr leicht mit Cuisienfaunen zu verwechseln ($\times 10$).

Unteres Lutétien.

Katalonien: Zwischen Pobla de Lillet und Castellar de Nuch.
Pb/4570.

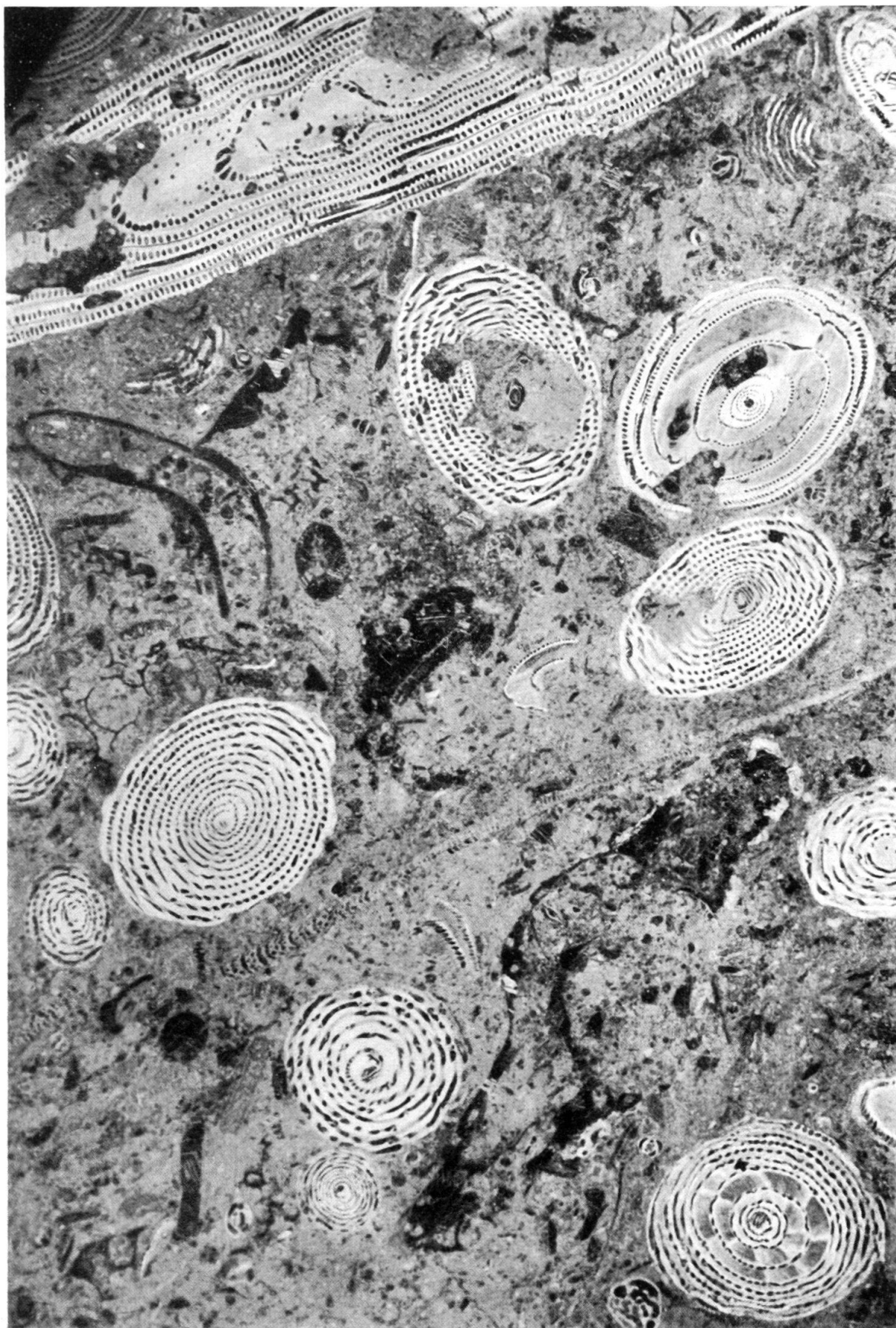


Tafel XIV

Dichter Alveolinenkalk mit Miliolen und ausserordentlich dünnen Orbitoliten. Neben Alveolinen der Elliptica-Gruppe tritt *A. cf. frumentiformis* SCHWAGER auf (B-Form am Oberrand des Bildes). Es ist dies das östlichste beobachtete Vorkommen langgestreckter Alveolinen mit zusätzlichen Kämmerchen ($\times 10$).

Unteres Lutétien.

Pakistan: Belutschistan, Tochi-river district.
British Museum P 7901/3504.

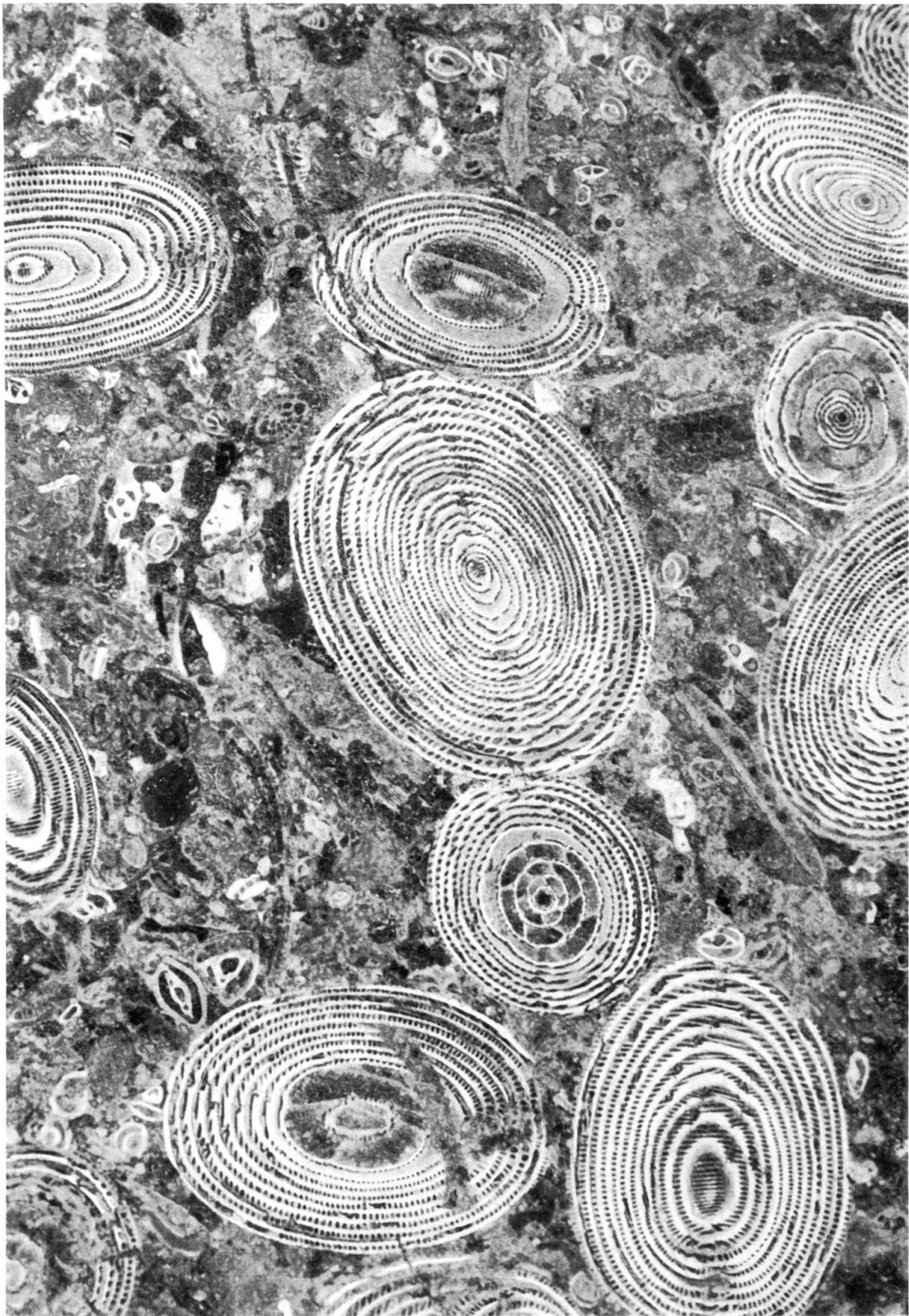


Tafel XV

Dichter Foraminiferenkalk. Die Alveolinen sind etwas umkristallisiert. Die Fauna besteht aus der einzigen Art *A. elliptica nuttalli* DAVIES. Der Aspekt dieses Alveolinenkalkes ist charakteristisch für das fernöstliche Lutétien ($\times 10$).

(? Unteres) **Lutétien.**

Pakistan: Kirthar, Sheranni-pass.
British Museum P 7404/4556.



Tafel XVI

Dichter Orbitolitenkalk. Die verschiedenen Orbitolitenarten sind in eine Grundmasse von fein zerkrümelten Foraminiferenschalen eingelagert. Dazwischen spindelförmige Alveolinen der Levantina-Gruppe und *Lituonella* (rechts unten) ($\times 10$).

Oberes Cuisien oder unteres Lutétien.

Jugoslawien: Sibenik. Collection Danilova.
Si 209/4508.

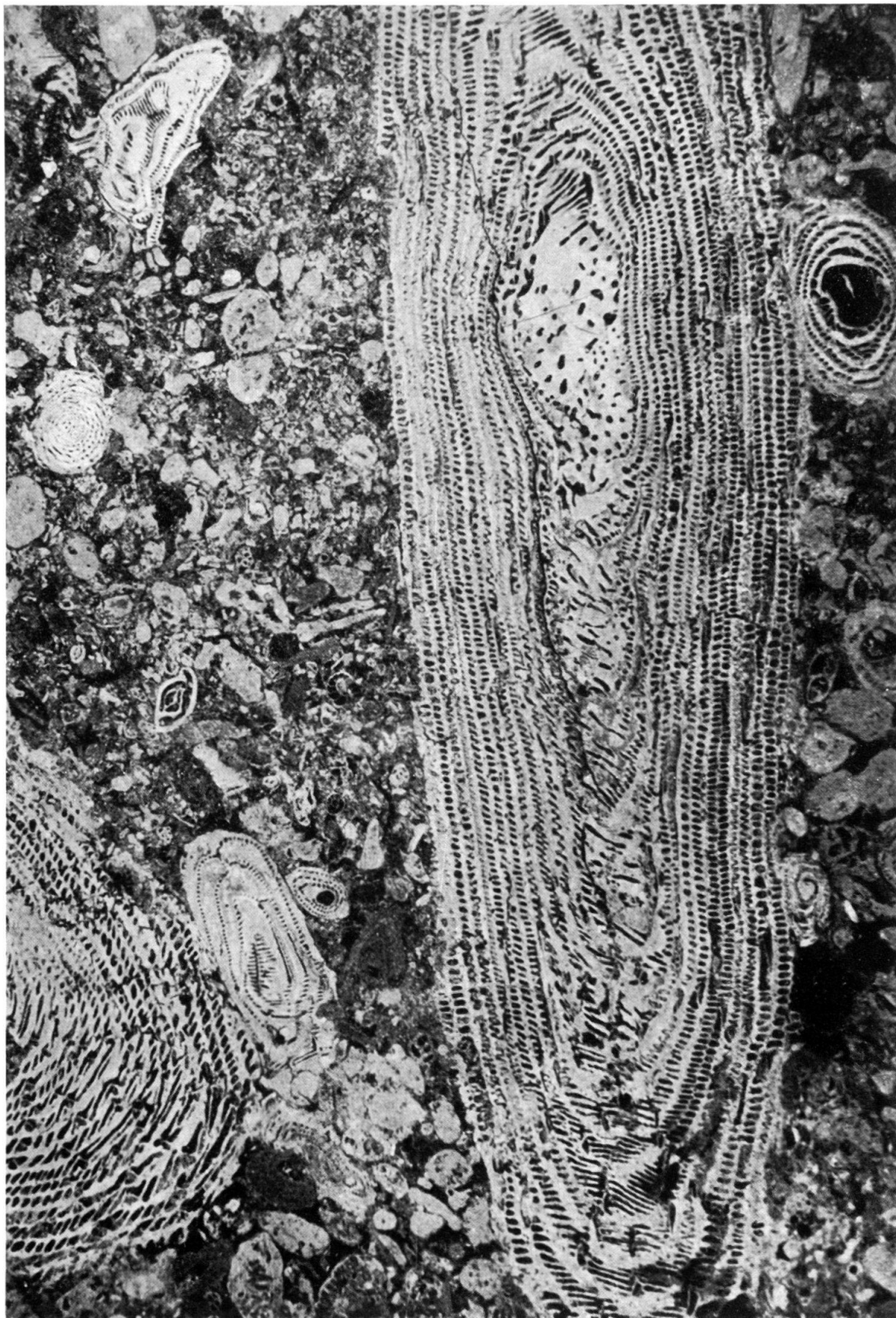


Tafel XVII

Milchweisser dichter Kalkstein, aus Foraminiferentrümmern bestehend. Grosse, leicht deformierte, bis 8 cm lange B-Formen von Alveolinen der Levantina-Gruppe sind häufig. A-Formen meist stark deformiert. Oft sind nur die innern Umgänge erhalten. Unbestimmbare Reste von Glomalveolinen sind häufig. Diese Gesteinsfacies mit Alveolinen der Levantina-Gruppe ist im Adriagebiet weit verbreitet ($\times 10$).

Lutétien.

Griechenland: Golf von Patras, Klokova bei Navpaktos. Schicht c.
Kl 8/4588. Collection Reichel.



Tafel XVIII

Dichter Foraminiferenkalk mit kleinen Miliolen, Nummuliten, Discocyclinen, Orbitoliten und *A. tenuis* HOTTINGER ($\times 10$).

Unteres Lutétien.

Bas-Adour: Sordes, Schicht 6 des Profils von Pas de Charlemagne.
So 6/1903.



Tafel XIX

Dichter Alveolen-Nummuliten-Kalk mit kleinwüchsiger Miliolenfauna und *A. munieri* HOTT. Am Bildrand unten rechts erscheinen verschiedene Schnitte der kleinen, feingebauten Art *A. boscii* ($\times 10$).

Mittleres Lutétien.

Bas-Adour: Peyrehorade.
Ph/1927.



Tafel XX

Miliolenkalk mit oolithischem Aspekt. Glasklares calcitisches Bindemittel. Kleine Nummuliten, abgerollte Orbitoliten und Dendritinen sind häufig. Am untern Bildrand ein schiefer Schnitt von *Eorupertia*. Die Alveolinen, die zur Art *A. fusiformis* SOWERBY gehören, sind immer abgerollt. Die Fauna lässt sich ohne genaue Artbestimmung nicht von Faunen des untern Lutétien mit *A. frumentiformis* unterscheiden. Weitverbreitete Facies der westlichen Aquitaine und Englands. ($\times 10$).

Biarritzien.

Bas-Adour: Calcaire de la Grotte de Brassempouy.
Ch 60/1964.



Tafel XXI

Oberfläche einer dünnen Kalkglomeratbank eingelagert in rötlich-braune, feinkörnige sterile Mergel. Alle länglichen Komponenten sind geregelt. Man erkennt Stücke von Bryozoen, Reste von Seeigelschalen. In der Bildmitte eine kleine Koralle, die sich auf einem Schalenstück festgesetzt hat. Die Alveolinen sind von aussen nicht bestimmbar. Sie gehören zur Art *A. fusiformis* SOWERBY ($\times 5$).

Biarritzien.

Katalonien: San Lorenzo de Montgay auf der Südseite des Montsech.
SL/1861.

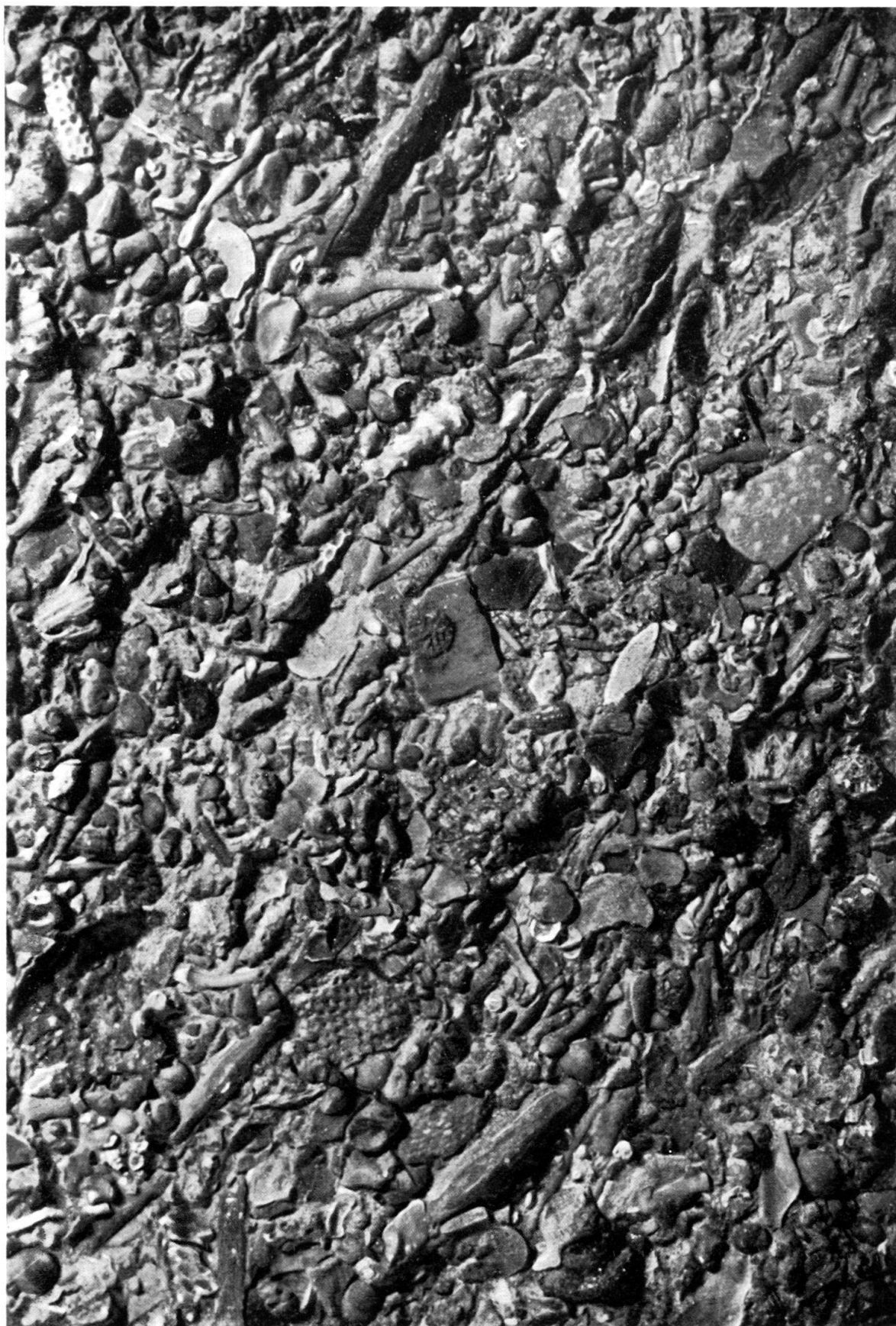


Tabelle I:

Stratigraphische Verbreitung der Arten, wichtigste phylogenetische Reihen und einige Unterscheidungsmerkmale der wichtigsten Gruppen.

Vergrößerungen der Alveolinenzeichnungen:

1. Grosse, lange Alveolinen mit zusätzlichen Kämmerchen in der Basalschicht: 4 ×
2. Ovale und kugelige Alveolinen ohne zusätzliche Kämmerchen: 8 ×
3. Glomalveolinen: 12 ×

Corrigenda

Die Alveolinen der Art *A. schwageri* aus der Trempina-Zone sind als *A. cf. schwageri* zu bezeichnen. Die Art *Alveolina leupoldi* hat ihre Hauptverbreitung in der Corbarica-Zone. Der Doppelstrich ist an dieser Stelle ausgefüllt zu denken. Die Zeichnung der *A. aff. leupoldi* sollte um 90° gedreht werden, damit sie gleich orientiert wäre wie die übrigen Zeichnungen.



Diese Tabelle wurde ohne Änderung übernommen aus: L. HOTTINGER: Recherches sur les Alvéolines paléocènes et éocènes. Mémoires suisses de Paléontologie, Vol. 75/76, 1960.

Stehlin AG, reprod.

5. — JEAN KLAUS (Fribourg): **Etude biométrique et statistique de quelques espèces de Globotruncanidés.** 1. — Les espèces du genre *Praeglobotruncana* dans le Cénomanien de la Breggia (Tessin, Suisse méridionale). Avec 3 figures et 1 tableau dans le texte¹⁾

1. Etat de la question	285
2. Données géologiques	288
3. Matériel statistique	290
4. Méthodes d'analyse	290
5. Résultats statistiques	292
6. Conclusions paléontologiques	296
7. Taxinomie	297
8. Les espèces du genre <i>Praeglobotruncana</i> du Cénomanien de la Breggia :	
a) <i>Praeglobotruncana</i> cf. <i>delrioensis</i> (PLUMMER)	300
b) <i>Praeglobotruncana</i> <i>marginaculeata</i> (LOEBLICH & TAPPAN)	301
c) <i>Praeglobotruncana</i> <i>stephani</i> (GANDOLFI)	302
d) <i>Praeglobotruncana</i> <i>stephani</i> var. <i>gibba</i> nom. nov.	304
9. L'évolution des <i>Praeglobotruncana</i> au Cénomanien dans les niveaux de la Breggia. .	305
10. Bibliographie	307

Liste des figures

Fig. 1. <i>Praeglobotruncana</i> . Diagramme de dispersion. Breggia, niveau 56, Cénomanien supérieur	291
Fig. 2. <i>Praeglobotruncana</i> . Diagramme de dispersion. Breggia, niveau 35, Cénomanien inférieur	293
Fig. 3. <i>Praeglobotruncana</i> . Courbes de fréquence.	295
Tableau comparatif des valeurs numériques de quelques <i>Praeglobotruncana</i> . . .	303

1. Etat de la question

Aucun micropaléontologue ayant eu à s'occuper de Globotruncanidés n'ignore la confusion régnant actuellement dans la taxinomie de cette famille. Des espèces portant des noms différents et créées indépendamment en Europe et en Amérique paraissent synonymes. D'autres, mises en synonymie, semblent devoir être distinguées. Un tel manque de clarté existe en particulier dans le genre *Praeglobotruncana* BERMÚDEZ. En entreprenant nos études biométriques, qui portent pour le moment sur les genres *Hedbergella*, *Praeglobotruncana*, *Rotalipora* (y c. *Ticinella* et *Thalmanninella*) et enfin *Globotruncana* de l'Albien au Coniacien, nous avons donc porté particulièrement notre attention sur le genre *Praeglobotruncana*. Nous donnons ici les résultats provisoires d'une analyse statistique des espèces de ce genre au Cénomanien. Elle a été effectuée dans le cadre de nos recherches patronnées par le Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique et par Monsieur le professeur J. TERCIER (Institut de Géologie, Fribourg).

Au sujet des opinions actuelles sur le genre *Praeglobotruncana* et sur les espèces que l'on y a rangées, nous renvoyons à notre travail stratigraphique et micropaléontologique sur le Complexe schisteux intermédiaire du synclinal de la Gruyère (Préalpes médianes, Canton de Fribourg) et sur les Globotruncanidés de l'Albien au Coniacien²⁾.

¹⁾Publié avec l'aide du Fonds national suisse de la recherche scientifique.

Présenté à l'Assemblée annuelle de la Société paléontologique suisse à Lausanne, le 12 septembre 1959.

²⁾ KLAUS, J. 1960: Eclog. geol. Helv. 52 (2), 753–851

Rappelons qu'à la suite de P. BRÖNNIMANN & N. K. BROWN, JR. (1956, p. 530), nous reconnaissons la validité du genre *Praeglobotruncana* BERMÚDEZ 1952 (génotype *Globorotalia delrioensis* PLUMMER, 1931) et que nous considérons le genre *Rotundina* SUBBOTINA 1953 (génotype *Globotruncana stephani* GANDOLFI, 1942) comme un synonyme postérieur de *Praeglobotruncana*, ce genre antérieur étant seul valable. K. KÜPPER (1956, p. 40) faisait de *Praeglobotruncana* un sous-genre de *Globotruncana*, et incluait le genre *Rotundina* en synonymie. On trouvera les caractéristiques du genre *Praeglobotruncana* dans l'ouvrage de P. J. BERMÚDEZ (1952, p. 52), dans le travail de P. BRÖNNIMANN & N. K. BROWN, JR. (1956, p. 530), dans celui de H. M. BOLLI, A. R. LOEBLICH, JR. & H. TAPPAN (1957, p. 38), ainsi que dans nos remarques à ce sujet (art. cit., p. 792). H. M. BOLLI (1957, p. 45) inclut en synonymie de *Praeglobotruncana* le genre *Hedbergella* BRÖNNIMANN & BROWN, 1958 (= *Hedbergina* BRÖNNIMANN & BROWN, 1956). Au sujet des genres *Helvetoglobotruncana* REISS, 1957, et *Marginotruncana* HOFKER, 1956, voir nos remarques (art. cit., p. 818 et p. 819).

Rappelons également que P. BRÖNNIMANN & N. K. BROWN, JR. (1956, p. 531) incluent en synonymie de l'espèce *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER) l'espèce *Globotruncana stephani* GANDOLFI, 1942, et l'espèce *Globorotalia marginaculeata* LOEBLICH & TAPPAN, 1946. Ils rattachent à l'espèce *delrioensis*, sous le nom de *Praeglobotruncana delrioensis turbinata* (REICHEL) (BRÖNNIMANN & BROWN, 1956, t. fig. 16 c, d, e, p. 514; t. fig. 17 i, j, h, p. 516), la variété *Globotruncana stephani turbinata* créée par M. REICHEL (1950, p. 609), dont M. REICHEL n'a pas donné de figure, mais pour l'illustration de laquelle cet auteur renvoie à l'unique figure de *Globotruncana apenninica bêta* GANDOLFI (1942, fig. 41: 2 a, b, p. 118). M. REICHEL en effet, constate par l'examen des ouvertures que la forme désignée par GANDOLFI sous le nom de *apenninica bêta* n'est pas un Rotalipore, comme l'espèce *apenninica*, et ne peut donc être considéré comme une variété de cette espèce, mais est plutôt voisine de l'espèce *stephani*. On sait également que M. REICHEL (1957, p. 94) met en doute la synonymie *stephani-delrioensis*, et que P. BRÖNNIMANN & N. K. BROWN, JR. (1958, p. 202) demandent en retour de quelle valeur un individu doit être plus conique que *Praeglobotruncana delrioensis* pour être appelé *Praeglobotruncana stephani* et de quelle autre valeur il doit être encore plus conique pour être appelé *Praeglobotruncana stephani turbinata*.

Revenons donc aux définitions originales et aux illustrations de ces espèces et variétés. L'espèce décrite comme *Globorotalia delrioensis* par J. H. PLUMMER (1931, p. 199, pl. 13, fig. 2) dans la «Del Rio formation» (= Cénomanien inférieur d'après P. BRÖNNIMANN & N. K. BROWN, JR., 1956, p. 532) est une forme monocarénée, de spire peu élevée, «à peu près également biconvexe». Les sutures dorsales sont peu incurvées. Les sutures ventrales sont radiales et déprimées. Il y a 5 à 6 loges par tour de spire. Le diamètre est d'environ 0,3 mm. H. J. PLUMMER compare *Globorotalia delrioensis* à *Globorotalia crassata* (CUSHMAN) et la distingue de cette espèce en particulier par la convexité beaucoup plus faible du côté ventral de l'espèce qu'elle crée.

L'espèce décrite comme *Globorotalia marginaculeata* par A. R. LOEBLICH, JR. & H. TAPPAN (1946, p. 257) dans le «Washita group» du Texas (= Cénomanien inférieur d'après P. BRÖNNIMANN & N. K. BROWN, JR., 1956, p. 532), a été comparée

par ses auteurs à l'espèce *delrioensis* avec laquelle elle coexiste. Ils notent que le côté dorsal de cette forme monocarénée est convexe, le côté ventral quelque peu aplati. Le côté dorsal serait cependant moins convexe que celui de *Globorotalia delrioensis*, ce qui est démenti par la figure de l'holotype (pl. 37, fig. 19 a-c; t. fig. 4 a, p. 257), si on la compare soit avec celle de l'holotype de l'espèce *delrioensis*, soit avec la figure de l'hypotype de l'espèce *delrioensis* donnée par A. R. LOEBLICH, JR. & H. TAPPAN eux-mêmes (ibid., t. fig. 4 b, p. 257). Les sutures sont droites plutôt qu'incurvées sur la face dorsale, les loges plus arrondies, la carène moins marquée que sur les individus de l'espèce *delrioensis*. Il y a 6 à 7 loges au dernier tour. Le diamètre varie de 0,202 à 0,425 mm.

L'espèce créée sous le nom de *Globotruncana stephani* à la Breggia (niveau type = Cénomanién supérieur) par R. GANDOLFI (1942, p. 130) est, d'après cet auteur, dorsalement convexe, ventralement «plane ou un peu concave». Le bord périphérique est arrondi ou un peu aplati. Les loges, aplaties ou anguleuses dans le tour médian, sont plus arrondies ou convexes dans le tour externe (sur le côté dorsal?) et nettement convexes sur le côté ventral. Les sutures dorsales un peu obliques et incurvées dans les tours internes, tendent à devenir radiales et droites dans le tour externe. Les sutures ventrales sont droites, radiales et déprimées. Il y a 4 à 6 loges au dernier tour. Le diamètre serait de 0,3 mm. Les exemplaires figurés ont en fait pour la plupart plus de 0,4 mm. Ils sont fortement convexes sur le côté dorsal (spire haute) et ont une convexité variable et plutôt faible sur le côté ventral.

La variété *stephani turbinata*, créée par M. REICHEL (1950, p. 609) sur du matériel recueilli à la Breggia par R. GANDOLFI (niveau type = Cénomanién supérieur), est caractérisée, selon son auteur, «par une spire plus haute, un pourtour moins lobé, une carène marginale et septale s'étendant le plus souvent jusqu'à la dernière loge. Sa taille est généralement un peu supérieure à celle du type de l'espèce et l'on compte jusqu'à 3 tours de spire». La figure de *Globotruncana apenninica* var. *bêta* GANDOLFI (1942, t. fig. 41: 2 a, b, p. 118), choisie par M. REICHEL comme type de sa variété *turbinata*, a une spire haute, comparable à celle de l'holotype de l'espèce *stephani* et une convexité ventrale moyenne, comparable également à celle de l'holotype de l'espèce *stephani*.

Les caractères génériques de ces espèces sont ceux du genre *Praeglobotruncana*. Nous renvoyons à la description des ouvertures de l'espèce *stephani* et de la variété *stephani turbinata* par M. REICHEL (1950, pp. 608 et 609). P. J. BERMÚDEZ (1952, p. 52), en créant le genre *Praeglobotruncana*, choisit l'espèce *delrioensis* comme génotype, et en décrit le type d'ouverture, située à l'extrémité adombilicale de la loge, s'étendant quelque peu vers la périphérie, avec une lèvre peu marquée, formant une lisière autour de l'ombilic. Cette description est précisée par P. BRÖNNIMANN & N. K. BROWN, JR. (1956, p. 530).

Résumons la situation: les espèces cénomaniennes actuellement rattachées au genre *Praeglobotruncana* ont des caractères généraux analogues (ouvertures de type *Praeglobotruncana*, sutures dorsales légèrement obliques et incurvées ou droites, sutures ventrales droites, radiales et déprimées). Elles se différencient par leur convexité dorsale et ventrale. Les formes à spire basse, dont la hauteur de la courbure ventrale est à peu près égale ou un peu plus grande que celle de la spire, sont représentées par la figure de l'holotype de l'espèce *Globorotalia delrioensis* PLUMMER.

Les individus à courbure dorsale et ventrale moyennes et à peu près égales sont bien illustrées par la figure de l'holotype de l'espèce *Globorotalia marginaculeata* LOEBLICH & TAPPAN. Les individus à courbure dorsale moyenne ou forte, dont la hauteur de la spire est plus grande que celle de la convexité ventrale sont figurés par R. GANDOLFI sous le nom de *Globotruncana stephani*. La fig. 5 a-c de la pl. 3 représente une forme à courbure dorsale moyenne, la fig. 4 a-c de la pl. 3 (holotype), une forme à courbure dorsale un peu plus haute. Les exemplaires figurés en lame mince et désignés sous le nom de *Globotruncana stephani* par GANDOLFI sont eux aussi tantôt peu bombés (pl. 9, fig. 8), tantôt fortement bombés dorsalement (pl. 9, fig. 5). Enfin, la variété *Globotruncana stephani* var. *turbinata* REICHEL a été créée pour des individus dont la spire est haute et elle est représentée par la figure de la variété *apenninica bêta* GANDOLFI dont la courbure dorsale est relativement forte.

Sommes-nous en présence d'une espèce, de variabilité assez large, formant un groupe homogène, ou de plusieurs espèces (deux, trois, ou plus) formant des populations distinctes? Une étude détaillée des Globotruncanidés du Complexe schisteux intermédiaire des Préalpes médianes nous faisait admettre l'existence de trois groupes de population différenciés par leur convexité dorsale et appartenant aux espèces *delrioensis* et *stephani*, ainsi qu'à la variété *stephani turbinata*, l'espèce *marginaculeata* étant traitée en synonymie de l'espèce *delrioensis*. Un tel jugement restait subjectif. Nous avons donc entrepris l'étude biométrique et statistique des représentants du genre *Praeglobotruncana* au Cénomanien.

2. Données géologiques

En entreprenant nos études biométriques sur les Globotruncanidés, il nous a semblé que l'une des premières séries géologiques dont l'examen s'imposait était celle du Crétacé supérieur de la Breggia (Alpes suisses méridionales) où plusieurs espèces, sous-espèces ou variétés actuellement rangées dans cette famille ont été créées par R. GANDOLFI (1942). L'holotype de l'espèce *Globotruncana stephani*, ainsi que le spécimen illustré sous le nom de *Glt. apenninica bêta*, entre autres, proviennent de cette série. Nous avons donc effectué un échantillonnage serré de la Scaglia. Cette série compréhensive débute par des niveaux faisant suite au Biancone (qui se termine par le Barrémien) et d'âge aptien ou albien. Elle se clôt par des niveaux d'âge probablement céno-manien supérieur auxquels font suite les premiers bancs du Flysch.

Pour l'étude statistique des espèces du genre *Praeglobotruncana*, nous avons retenu notre échantillon n° 1788, qui correspond au niveau 56 de la description de R. GANDOLFI (ibid., p. 21)³). Ce niveau est celui de l'holotype de l'espèce *Glt. stephani* (pl. 3, fig. 4 a-c). Il est très voisin (1,5 m) du niveau 57 de GANDOLFI (pl. 1), dont provient l'exemplaire figuré sous le nom de *Glt. apenninica bêta* (t. fig. 41: 2 a, b, p. 118). Notre échantillon provient de la partie supérieure de la Scaglia rossa. Il a été pris dans une série marneuse dure, de couleur brun rouge. Il est situé 7 m avant le premier banc de grès du Flysch, ce qui correspond au niveau 56 de GANDOLFI. On peut le localiser facilement, juste en aval d'un petit promontoire s'avancant dans

³) Le matériel original ayant servi de base à ce travail statistique est déposé à l'Institut de Géologie de l'Université de Fribourg (Suisse).

la Breggia, sur la rive droite de la portion de cette rivière de direction W-E, aux coordonnées 722.400/79.055, 110 m environ en amont du petit pont conduisant aux «Molini» (Carte Nat. de la Suisse, 1:25 000, f. 1373, Mendrisio). Il contient, outre les *Praeglobotruncana* que nous étudions ici: Globigérines, *Hedbergella trocoidea* (GANDOLFI), *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *appenninica balernaensis* (GANDOLFI) rare, *Rot.* (*Thalm.*) *appenninica appenninica* (RENZ) abondant, *Rot.* (*Thalm.*) *brozzi* (SIGAL), *Rot.* (*Thalm.*) *decekei* (FRANKE), *Rot.* (*Thalm.*) *greenhornensis* (MORROW), *Rot.* (*Thalm.*) cf. *globotruncanoides* (SIGAL), ? *Rot.* (*Rot.*) cf. *micheli* SACAL & DEBOURLE, Gümbelinidés, *Pseudoclavulina* cf. *eggeri* (CUSHMAN). R. GANDOLFI (p. 21) note que la faune du niveau 56 est la même que celle du niveau 55, soit: Radiolaires, *Globotruncana* et Globigérines, entre autres de belles formes des trois variétés de *Glt. apenninica* (soit probablement *appenninica appenninica*, *appenninica balernaensis* et *appenninica bêta* = *stephani turbinata*) ainsi que *Glt. stephani*. Il remarque au niveau 57: même faune, avec, en lame mince, belles sections de la variété plate de *Glt. apenninica* = *Rot.* (*Thalm.*) *reicheli* (MORNOD). Nous attribuons cette faune au Cénomanién supérieur (J. KLAUS, art. cit., p. 843).

Une étude comparative plus complète des espèces du genre *Praeglobotruncana* devra tenir compte des niveaux inférieurs et supérieurs où les *Praeglobotruncana* sont représentés, tant à la Breggia qu'en d'autres localités. Pour le moment, nous avons encore pris comme élément de comparaison notre échantillon de la Breggia n° 1820. Cet échantillon provient de la série de couches «horizontales» de 20 m de puissance, signalées par R. GANDOLFI (p. 19) et comprenant le niveau 35 et les niveaux supérieurs. Le pendage, en fait, est de 20° vers 270°, mais la rivière coupe les couches parallèlement à leur direction. Il s'agit d'une série de petites alternances (10 à 20 cm) de marnes plus ou moins dures et compactes ou friables et s'esquillant en menues écailles (d'où le nom de Scaglia), de teinte générale gris clair, mais à passées rosées ou sombres (Scaglia bianca). Cette série se situe à 100 m environ à l'W du groupe de maisons portant le nom de «Molini», sur la rive droite de la rivière. Notre échantillon a été pris à la base (4 m au-dessus du lit de la rivière) du premier affleurement escarpé dont la rivière coupe les couches parallèlement à leur direction, en aval d'un haut ravin ébouleux présentant des couches marneuses de couleur bariolée et d'inclinaison plus grande. Coordonnées: 722.160/79.250, Carte Nat. Suisse, 1:25 000, f. 1373, Mendrisio. Il correspond donc à peu près au niveau 35 de la description de GANDOLFI (1942, p. 19), à partir duquel (une coquille a fait écrire à partir du niveau 25) les couches sont «tout à fait horizontales». Ce niveau se situe d'après nos mesures en ligne droite à environ 275 m du Biancone, et d'après le tableau I de GANDOLFI, on aurait une épaisseur de plus ou moins 220 m de couches comprises entre le sommet du Biancone et ce niveau 35. Notre échantillon contient, voisinant avec les *Praeglobotruncana* dont nous nous occupons: Radiolaires, Globigérines, *Hedbergella trocoidea* (GANDOLFI), *Rotalipora* (*Thalmanninella*) *appenninica balernaensis* (GANDOLFI) nombreux, *Rot.* (*Thalm.*) *appenninica* se rapprochant de la forme type, *Planomalina buxtorfi* (GANDOLFI). GANDOLFI (p. 19) note au niveau 34: *Globotruncana ticinensis* et *Glt. apenninica*, *Planulina*, Globigérines et Radiolaires, au niveau 35: *Glt.*, Globigérines, rares *Planulina*, au niveau 37: *Glt. apenninica*, Globigérines, Radiolaires, apparition de l'espèce *Glt. stephani* avec d'assez nombreux individus, *Planulina buxtorfi* rare, *Clavulina* et *Bulimina* très fréquents.

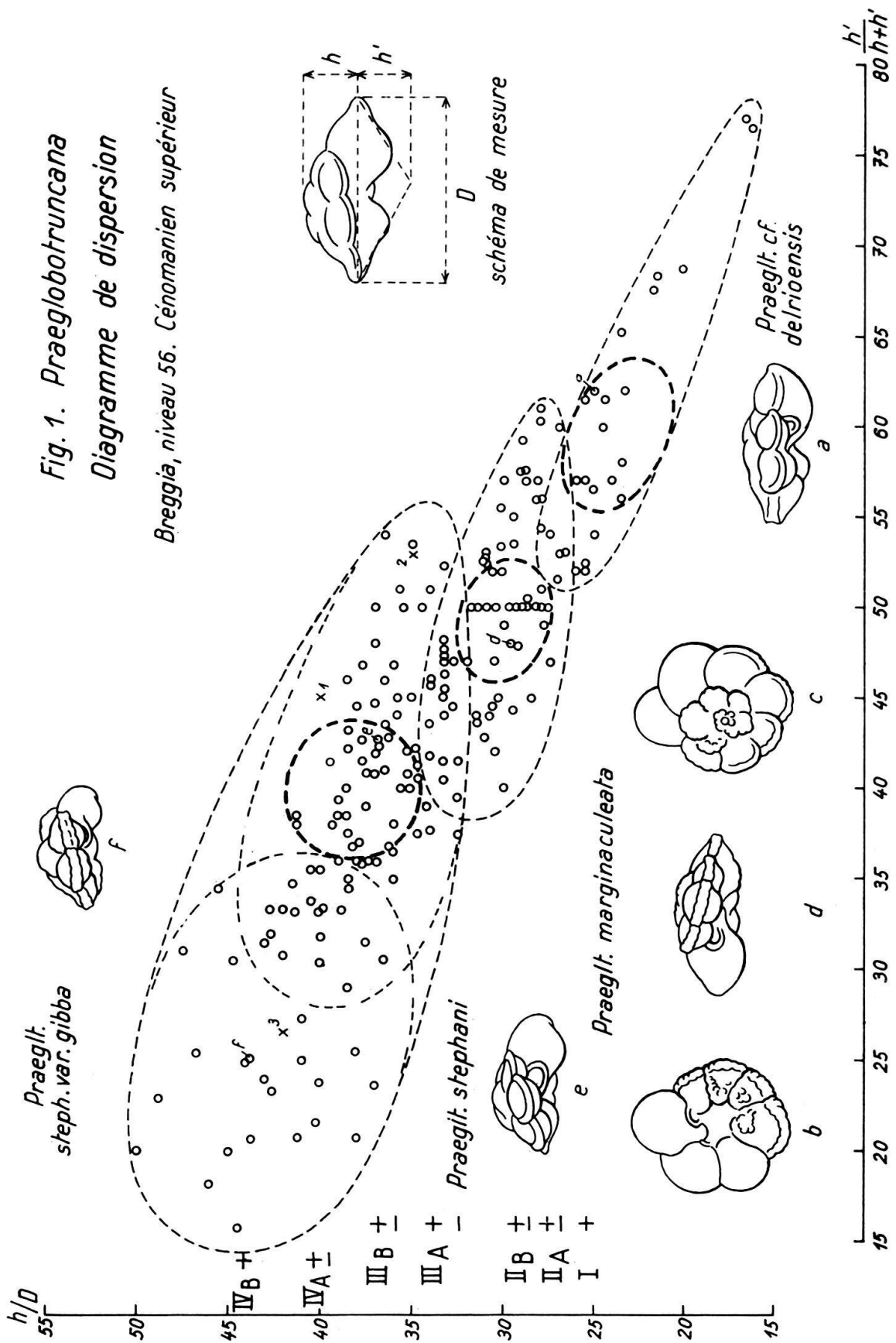
L'épaisseur de sédiments compris entre le niveau 35 et le niveau 37 de GANDOLFI, d'après la planche 1, est d'environ 14 m. Nous attribuons cette faune au Cénomarien inférieur (J. KLAUS, art. cit., p. 842).

3. Matériel statistique

Comme matériel d'étude, nous avons isolé la faune de ces deux niveaux. La méthode d'extraction est celle que préconise R. VERNIORY (1956, 1957) et que nous décrivons ailleurs de façon approfondie (art. cit., p. 788). La proportion de la faune ainsi recueillie varie par rapport à un même échantillon initial suivant la façon dont la roche se prête à l'attaque au perhydrol. On ne peut donc comparer purement et simplement la richesse en Foraminifères des échantillons. Par contre, pour chaque échantillon traité, la faune est conservée intégralement, et la proportion numérique des individus des divers groupes traduit fidèlement la composition originale de la faune dans la roche. Nous avons trié une portion de la faune récoltée, en séparant pour notre étude tous les représentants du genre *Praeglobotruncana*, sans aucun choix spécifique, morphologique ou dimensionnel à l'intérieur du genre. Après calcination, nous avons dessiné à la chambre claire 200 exemplaires de *Praeglobotruncana* du niveau 56 et 100 exemplaires de *Praeglobotruncana* du niveau 35 (grosissement 100), en vue latérale, en leur donnant un numéro d'ordre au fur et à mesure du travail de reproduction et en les isolant dans une cellule multiple. Un soin particulier a été apporté à orienter les spécimens. L'axe de la spire a été disposé perpendiculairement à l'axe optique du microscope stéréoscopique et le diamètre de l'exemplaire passant par l'axe de la grande loge lui aussi dans une position perpendiculaire à cet axe optique.

4. Méthodes d'analyse

Nous renvoyons à l'illustration schématique de la figure 1 (p. 291) pour définir le canevas de mesures: h étant la hauteur de la spire, mesurée selon une perpendiculaire tombant du proloculum sur le diamètre D . Le diamètre D relie le point le plus saillant (souvent marqué par une carène ou un angle vif ou émoussé) du pourtour de la dernière loge au point correspondant du milieu du dernier tour. Pour mesurer la hauteur h' de la convexité ventrale, nous avons matérialisé l'inclinaison du bord ventral de la dernière loge et de celle qui lui est opposée par des lignes reliant le point le plus saillant du pourtour de la loge avec le point le plus bas de sa courbure ventrale (souvent marqué, lui aussi, par un angle plus ou moins arrondi). La longueur de la perpendiculaire tombant de l'intersection de ces deux lignes sur le diamètre D nous a fourni h' . Ces mesures sont entachées d'une part de subjectivité, dans le cas où la loge est globuleuse, mais leur répétition sur le même exemplaire nous a prouvé que l'erreur moyenne restait négligeable. D'autres procédés de mesure, en particulier celle des angles définissant les mêmes valeurs, ont été écartés, car l'erreur était plus grande. Enfin, diverses mesures, en particulier celle de l'angle de recouvrement des loges sur le côté dorsal, ont paru varier de façon négligeable à l'intérieur de cette population. Cet angle peut fournir un critère de différenciation générique (comparaison avec le sous-genre *Thalmaninella*, ou avec le genre *Globotruncana*) et il sera utilisé pour un travail comparatif des divers genres de Globotruncanidés.



Les mesures ainsi obtenues nous ont fourni la paire de rapports h/D et $h'/h+h'$. Nous avons retenu ces paramètres après l'essai d'autres rapports (paire h/D et h'/D , par exemple), parce qu'ils fournissaient la discrimination la plus sensible à l'intérieur des populations étudiées. Nous avons utilisé la paire de paramètres h/D et $h'/h+h'$ pour établir les diagrammes de dispersion des figures 1 (p. 291) et 2 (p. 293), et le paramètre h/D pour établir les courbes de fréquence de la figure 3 (p. 295). Ces courbes de fréquence ont été recoupées par de nombreuses autres courbes étudiant la fréquence en fonction d'autres paramètres ($h'/h+h'$, sin. angle courbure dorsale, sin. angle courbure ventrale, fréquence selon des catégories coupant diagonalement le diagramme de dispersion). Les résultats de ces courbes ne faisant que corroborer ceux des courbes de fréquence des échantillons en fonction des variations du paramètre h/D , nous avons illustré uniquement ces dernières.

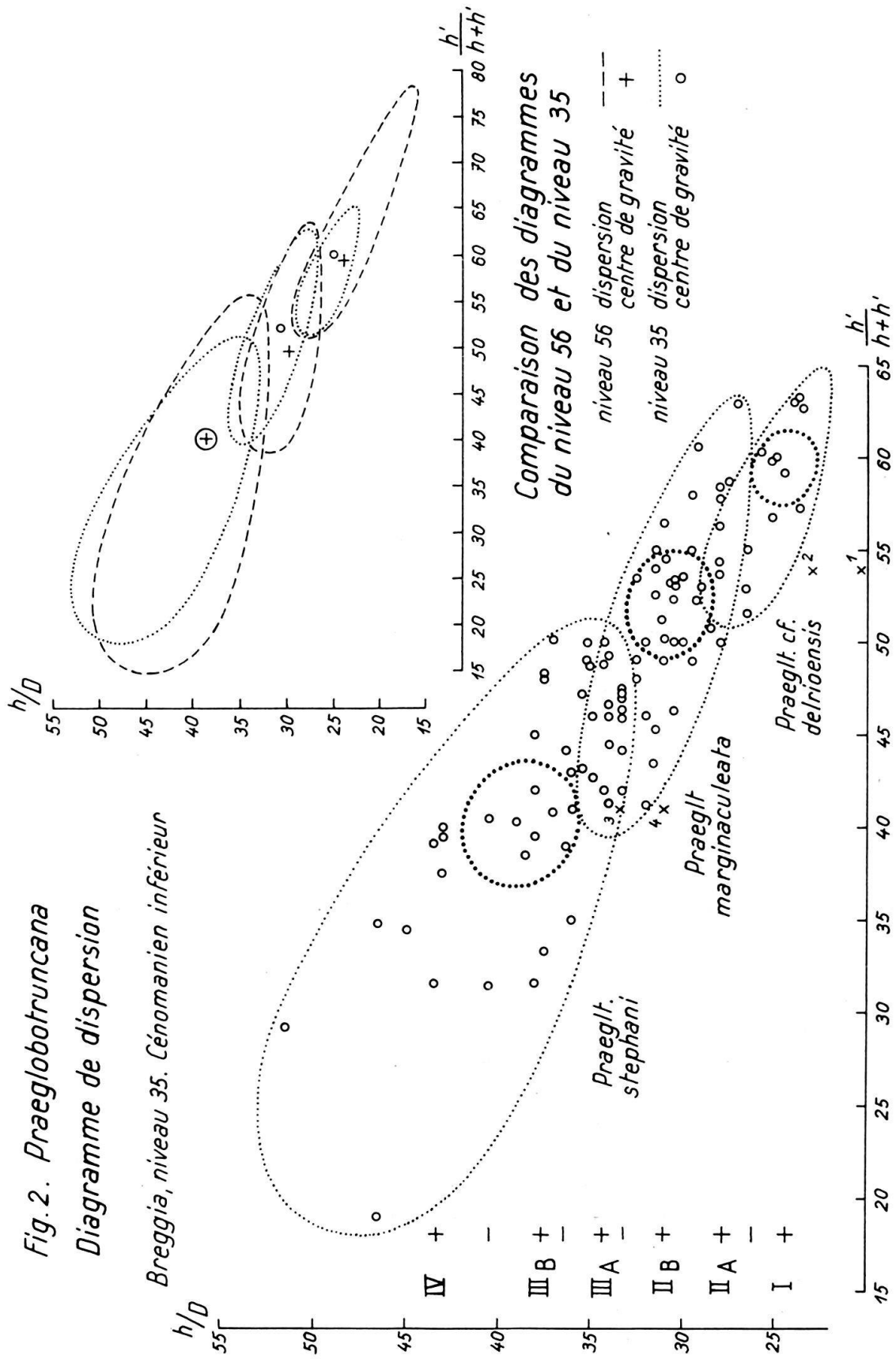
5. Résultats statistiques

L'examen des diagrammes de dispersion des figures 1 (niveau 56, p. 291) et 2 (niveau 35, p. 293) nous montre à première vue une image assez semblable: étirement des points figuratifs de la population selon un axe coupant diagonalement le diagramme et sensiblement de même équation dans les deux niveaux, abscisses et ordonnées extrêmes très voisines d'un niveau à l'autre, pour le gros de la population, concentrations maximales sensiblement aux mêmes coordonnées. Il était tentant de conclure à l'existence d'une seule espèce dont la dispersion, analogue dans les deux niveaux, formait une ellipse allongée. On aurait eu une variabilité continue des *Praeglobotruncana* contenus dans nos niveaux, en allant des formes à spire basse (h/D petit) et dont le rapport de la hauteur de la courbure ventrale à la somme des hauteurs des courbures ventrales et dorsales est élevé ($h'/h+h'$ grand) jusqu'aux formes à spire haute (h/D grand) et dont le rapport $h'/h+h'$ est petit.

Nous avons donc tenté de tirer de ces populations des courbes de GAUSS. En multipliant les catégories (fig. 3, p. 295, courbe n° 5, niveau 56), nous obtenons une courbe très irrégulière. En les groupant davantage (fig. 3, courbe n° 6, niveau 56 et courbe n° 7, niveau 35) nous obtenons une courbe à plusieurs (3-4) sommets. Ces sommets se fondent en une courbe affectant un peu la forme en cloche caractéristique de la courbe de GAUSS si l'on classe les échantillons en 5 ou 6 catégories seulement. Cette courbe, grossière, non figurée ici, est irrégulière et asymétrique. L'étude des courbes de fréquence, au contraire de l'examen superficiel des diagrammes de dispersion, donnait donc à penser que les échantillons n'étaient pas homogènes et laissaient deviner plusieurs maxima se situant aux alentours des valeurs de $h/D = 0,25$, de $h/D = 0,31$ et de $h/D = 0,35$ ou $0,37$. Un dernier maximum se devinait aux environs de la valeur de $h/D = 0,40$ ou $0,43$.

Nous avons alors recouru à des méthodes d'analyse plus fines. Nous disons notre reconnaissance à Monsieur le professeur P. LAMBOSSY (Institut de Mathématiques, Fribourg), dont les précieux conseils, tirés de son expérience des problèmes statistiques, nous ont beaucoup aidé. En portant cumulativement en ordonnée les nombres de nos échantillons classés d'après les valeurs progressivement croissantes de h/D , nous avons obtenu les courbes de fréquence cumulative n° 1 et 2 (courbes de LAPLACE). En prenant la tangente à 100 points de chacune des courbes, régulièrement espacés dans le sens de l'ordonnée, nous en avons tiré la

Fig. 2. *Praeglobotruncana*
Diagramme de dispersion



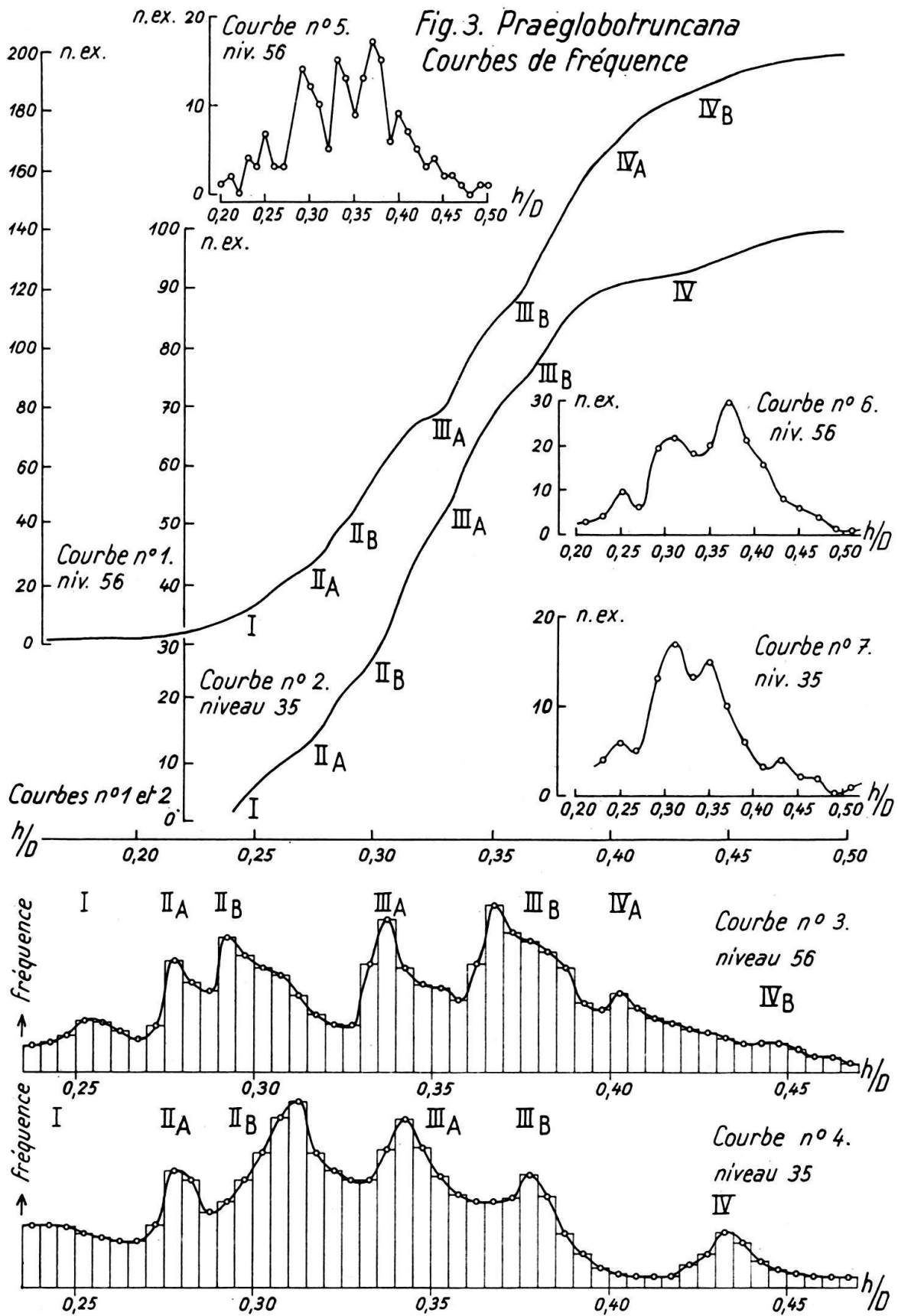
fréquence instantanée pour les valeurs correspondantes de h/D (dérivée). Nous avons porté (courbes n° 3 et 4), ces fréquences en ordonnées, aux points correspondants de h/D portés en abscisse, ce qui nous a permis d'intégrer pour chaque intervalle de 0,005 de h/D la valeur de la fréquence (rectangles des courbes 3 et 4). La variation de ces valeurs intégrées nous a fourni une image sensible et fidèle de la variation de la fréquence des individus en fonction des différentes valeurs de h/D .

Nous avons obtenu ainsi plusieurs maxima de fréquence, dont le nombre était à première vue assez déconcertant. La comparaison entre ces maxima et les maxima de concentration apparaissant sur les diagrammes de dispersion nous a renseigné sur leur signification. Le premier maximum de fréquence du niveau 56 ($h/D = 0,253$, fig. 3, courbe n° 3), désigné par I sur cette courbe, sur la courbe de LAPLACE (courbe n° 1) ainsi qu'en regard des ordonnées du diagramme de dispersion (fig. 1), correspond à un petit noyau de points figuratifs. Un minimum ($h/D = 0,265$) correspond à un abaissement de la concentration au bord supérieur de ce noyau. Il est suivi d'un maximum (II A, $h/D = 0,277$) que nous situons à la zone d'interpénétration de notre premier noyau et d'un second, dont le minimum de position $h/D = 0,287$ marque le bord inférieur, dont le maximum II B, de position $h/D = 0,293$, marque le centre, et dont le minimum, de position $h/D = 0,325$, marque le bord supérieur. Un nouveau maximum, III A, de position $h/D = 0,337$, indique la zone d'interpénétration du second noyau avec un troisième, dont le minimum de position $h/D = 0,357$ indique le bord inférieur, et dont le maximum III B, de position $h/D = 0,367$, marque le centre. Un nouveau petit sommet, IV A, de position $h/D = 0,425$, pourrait souligner l'interpénétration de notre troisième noyau avec un quatrième et dernier, situé aux environs de $h/D = 0,43$ ou $0,44$, dont la trace sur la courbe de fréquence n° 3 est peu perceptible (IV B).

Ces noyaux, individualisés dans la masse des points figuratifs du diagramme de dispersion, sont peu visibles au premier abord. Ils sont localisés pourtant par les amas principaux de points formant leur centre, et par les traînées débordant à droite et à gauche de l'alignement principal (de direction diagonale) des points du diagramme. Nous les avons entourés, pour le mettre en évidence, d'une ligne brisée (fig. 1, niveau 56), formant pour chaque noyau un ovoïde allongé dont le grande axe est oblique par rapport à l'axe principal de l'aire de dispersion. Une seconde ligne plus forte entoure le centre de chaque noyau.

Des contrôles s'imposaient, pour circonscrire la part du hasard, des influences dans le tri des exemplaires ou des erreurs de mesure. Les 200 échantillons portés sur le diagramme du niveau 56 ont été fractionnés en deux centaines, selon leur ordre de numérotation originale. Les deux diagrammes de dispersion partiels, non reproduits ici, donnaient la même distribution des points figuratifs. Les courbes de LAPLACE partielles, ainsi que les courbes de fréquence partielles que nous en avons déduites, concordaient également. Ceci semble indiquer en outre qu'une multiplication des exemplaires étudiés ne modifierait pas les résultats obtenus grâce aux 200 premiers.

Nous avons dit qu'une étude d'autres niveaux stratigraphiques s'imposera par la suite, pour définir l'évolution temporelle des espèces du genre *Praeglobotruncana*. En attendant, et comme dernier contrôle, nous avons comparé le diagramme de dispersion et la courbe de LAPLACE, ainsi que la courbe de fréquence qui



en découle, des échantillons du niveau 35 avec ceux du niveau 56. Les concentrations de points figuratifs, retrouvés dans le diagramme de dispersion (fig. 2, p. 293, niveau 35), ont été entourés d'une ligne pointillée, et reproduits à échelle réduite sur cette même figure, en même temps que celles du niveau 56. La concordance est presque parfaite. La courbe de fréquence déduite de la courbe de LAPLACE débute par une valeur de fréquence assez haute, correspondant à celle du maximum I de la courbe du niveau 56. Cette valeur élevée provient, pensons-nous, de l'impossibilité où nous avons été de séparer les exemplaires de *Praeglobotruncana* de ceux de *Hedbergella trocoidea* parmi les individus à spire basse dans le niveau 35. Sur notre courbe ne figurent donc pas les *Praeglobotruncana* dont les valeurs de h/D sont inférieures à 0,235, qui se confondent avec les individus du genre *Hedbergella*. Il y a là une indication à suivre pour l'étude du rapport des genres *Hedbergella* et *Praeglobotruncana*, qui ont été mis en synonymie par H. M. BOLLI, (1957, p. 45). Les maxima II A ($h/D = 0,267$), II B ($h/D = 0,302$), III A ($h/D = 0,342$), III B ($h/D = 0,377$) ainsi que le maximum IV ($h/D = 0,432$) viennent corroborer les maxima correspondant des courbes et du diagramme de dispersion du niveau 56.

6. Conclusions paléontologiques

Nous avons donc affaire dans le niveau 56 comme dans le niveau 35 à une population caractérisée par plusieurs centres de gravité. Le premier, pour une valeur élevée de $h'/h + h'$ et supérieure à 0,5, c'est-à-dire dans lequel les tests des individus ont une courbure ventrale plus forte que la courbure dorsale, accuse une valeur faible de h/D , c'est-à-dire que les spécimens qui le composent ont un côté dorsal assez plat. Dans le deuxième groupe, $h'/h + h'$ comme h/D ont des valeurs moyennes. Les deux faces ventrale et dorsale sont moyennement bombées. La valeur $h'/h + h' = 0,5$, fortement représentée, indique qu'il y a de nombreux individus dont la courbure dorsale (hauteur de la spire) et ventrale sont égales. Pour les individus formant le noyau du troisième centre de gravité, $h'/h + h'$ est petit, la courbure ventrale est donc plus faible que la courbure dorsale, alors que h/D est élevé, c'est-à-dire que la spire est haute. On peut hésiter à séparer un quatrième et dernier centre de gravité à forte dispersion. Il serait composé d'individus dont les caractères reconnus dans le troisième seraient encore plus accentués.

En présence des trois centres de gravité principaux, il nous semble impossible d'attribuer les populations étudiées à une seule espèce fermée. Les trois maxima, assez nets, séparés par des minima troublés seulement par les zones d'interpénétration des aires de dispersion, nous font opter pour la distinction de trois espèces. La comparaison sous le microscope des spécimens qui nous ont fourni les mesures et la comparaison de leurs dessins justifient aussi cette distinction, par la grande similitude des formes centrées au maxima des zones de concentration, et par les différences des individus de l'une à l'autre des aires que nous avons séparées.

La coexistence géographique et temporelle de ces trois groupes, pendant un long intervalle de temps (Cénomanien inférieur à Cénomanien supérieur) nous empêche d'y voir trois variétés, dont les individus seraient par définition capables de se reproduire entre eux. Les caractères différenciant les individus de nos différents groupes ne resteraient dans ce cas pas aussi tranchés à la longue, et il ne nous serait plus possible de les isoler statistiquement.

Il faut encore éclaircir quelques points. Le matériel fossile étudié résulte d'une association post mortem des tests de Globotruncanidés n'ayant pas nécessairement coexisté pendant leur vie. On peut se demander si la composition de cette faune fossile étudiée statistiquement est une image fidèle de la biocoenose dont elle provient. La grande concordance de la composition des deux faunes provenant de deux niveaux séparés par un assez grand intervalle: Cénomaniens inférieur à Cénomaniens supérieur, soit ici environ 60 m de sédiments, semble le prouver, avec toutes les différences qui témoignent malgré tout d'une évolution temporelle.

D'autre part, dans la thanatocoenose que nous considérons, les divers centres de gravité des spécimens pourraient provenir de la présence de différentes classes d'âge. En fait, ni le nombre de loges, ni le nombre de tours de spire, ni les dimensions totales de l'individu ne semblent liés à l'un ou l'autre des groupes de façon sélective, et l'on peut écarter cette autre hypothèse. Pour la répartition des spécimens dans les diverses classes dimensionnelles, voir le tableau comparatif des valeurs numériques, p. 303.

Enfin, ces groupes pourraient avoir pour origine un dimorphisme ou un polymorphisme du cycle de reproduction. Cette éventualité est plus difficile à vérifier. En effet, le proloculum est souvent peu visible sur les échantillons entiers, et disparaît sous les pustules formant l'ornementation secondaire du test. Son étude systématique demanderait la confection de nombreuses sections orientées. Pour les échantillons dont le proloculum est visible et que nous avons examinés, il ne semble pas y avoir de grande variation dans la dimension relative du proloculum, ni une discrimination coïncidant avec les groupes envisagés plus haut. Jusqu'à preuve du contraire, nous écarterons également cette explication.

A côté des trois groupes nettement séparables sur les diagrammes de dispersion et repérés par les maxima des courbes de fréquence, il faut se demander si le petit groupe à points figuratifs très dispersés, situé aux valeurs élevées de h/D (centre à 0,43) peut être envisagé comme une espèce distincte de la troisième. Nous hésitons à le faire, à cause de la grande dispersion des points qui le composent et qu'on pourrait à la rigueur réunir avec les points de l'espèce III. Nous rattachons ce groupe à notre population à valeur de h/D élevée, en admettant qu'on peut voir là une variété de l'espèce constituée par cette population, ou qu'on assiste à la naissance d'une espèce mieux individualisée dans des niveaux stratigraphiques supérieurs. Ce groupe, de fait, est moins représenté dans le niveau 35 que dans le niveau 56. Il s'y distingue plus difficilement que dans le niveau 56, où l'on peut mieux en délimiter l'aire de dispersion. Nous lui donnons donc un rang infraspécifique pour les niveaux étudiés, en admettant que, dans des niveaux stratigraphiques supérieurs, il pourra peut-être être distingué comme espèce indépendante.

7. Taxinomie

Notre propos initial était de vérifier si les *Praeglobotruncana* du Cénomaniens étaient répartis entre plusieurs espèces et, dans ce cas, si le maintien des espèces existantes créées par divers auteurs (*Praeglobotruncana delrioensis*, *marginaculeata*, *stephani* et sa variété *turbinata*) se justifiait, ou s'ils appartenaient à une seule espèce que la loi de priorité nous aurait obligé à nommer *delrioensis*. Or nous pensons être en présence de trois espèces au moins. Il s'agit maintenant de vérifier

si nous pouvons faire coïncider les espèces ainsi repérées statistiquement avec les catégories déjà existantes.

En analysant la figure de l'holotype de *Globorotalia delrioensis* PLUMMER d'après notre méthode, nous obtenons des valeurs qui font tomber son point figuratif assez près mais en dehors de l'aire de dispersion de notre espèce I: $h/D = 0,20$, $h'/h + h' = 0,54$ (fig. 2, point 1). La figure donnée par H. J. PLUMMER (1931, pl. 13, fig. 2a-c) étant très petite, la mensuration est délicate. D'autre part, les caractères de l'espèce *delrioensis* ont pu varier soit verticalement (dans l'échelle stratigraphique), soit latéralement (dans l'extension géographique). La grande proximité de l'holotype de l'espèce *delrioensis* sur notre diagramme avec notre espèce I nous incite à rapprocher ces deux unités et à appeler notre espèce I: *Praeglobotruncana* cf. *delrioensis* (PLUMMER), jusqu'au moment où il nous sera possible de vérifier le matériel original du Texas. Les individus qui sont à l'origine de nos données statistiques présentent une analogie suffisante avec la figure de H. J. PLUMMER, bien qu'ils accusent une convexité ventrale un peu plus forte, pour que nous puissions retenir provisoirement ce rapprochement. Notons que le point figuratif de l'hypotype de *Globorotalia delrioensis* donné par A. R. LOEBLICH, Jr. & H. TAPPAN (1946, t. fig. 4b, p. 257) tombe encore en dehors, mais cependant plus près du bord de l'aire de dispersion de notre espèce I (fig. 2, point 2: $h/D = 0,23$, $h'/h + h' = 0,54$). Le point figuratif du topotype de *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER), illustré par P. BRÖNNIMANN & N. K. BROWN, Jr. (1956, pl. 21, fig. 8-10), quant à lui, tombe dans l'aire d'interpénétration de nos espèces II et III (fig. 2, point 3: $h/D = 0,333$, $h'/h + h' = 0,41$), mais l'on sait que ces auteurs ont une conception large de l'espèce *delrioensis*. Une grande analogie existe également entre les spécimens composant notre groupe I et la figure de l'holotype de l'espèce *Globotruncana schneegansi* SIGAL (1952, p. 33, fig. 34, p. 33). Cette espèce étant signalée dans des niveaux plus jeunes que ceux de la Scaglia à la Breggia: Turonien moyen à supérieur (J. SIGAL, 1952) ou même Coniacien (J. SIGAL, 1955, p. 157), nous nous abstenons pour le moment d'un rapprochement, en soulignant cependant la nécessité d'une étude comparative de l'espèce *delrioensis* PLUMMER (niveau type: Cénomanien inférieur?), de notre espèce I (Breggia, niveau 35, Cénomanien inférieur; niveau 56, Cénomanien supérieur) et de l'espèce *schneegansi* SIGAL (Turonien ou Coniacien).

L'holotype de l'espèce *Globorotalia marginaculeata* LOEBLICH & TAPPAN nous fournit, d'après la figure de ces auteurs, un point figuratif tombant sur le bord de l'aire de dispersion de notre espèce II (fig. 2, point 4: $h/D = 0,31$, $h'/h + h' = 0,41$). L'analogie des formes que nous trouvons dans cette espèce II avec l'holotype de LOEBLICH & TAPPAN nous incite à assimiler ce groupe à l'espèce *Praeglobotruncana marginaculeata*. Notons que pour les deux espèces décrites au Texas, le rapprochement avec nos espèces est plus grand sur le diagramme de la fig. 1 (Cénomanien supérieur) et nous nous demandons si l'équivalence de niveaux assimilés en Europe et en Amérique au Cénomanien inférieur est absolue.

Pour l'espèce *Globotruncana stephani* GANDOLFI, nous obtenons, d'après la figure de l'holotype, un point situé au bord supérieur de l'aire de dispersion de notre espèce III (fig. 1, point 1: $h/D = 0,40$, $h'/h + h' = 0,45$). Là encore, une bonne concordance entre cette figure et les spécimens de notre espèce III nous fait assimiler ce groupe à l'espèce *Praeglobotruncana stephani* (GANDOLFI). La position

excentrique de la figure de l'holotype par rapport à l'aire de dispersion que nous avons établie grâce à des individus provenant du niveau même de l'holotype suffit à prouver la faiblesse de la définition typologique d'une espèce, par rapport à son étude statistique (espèce morphologique, hypodigme).

Pour la variété *Globotruncana stephani* var. *turbinata* REICHEL, nous obtenons d'après la figure de *Globotruncana apenninica* var. *bêta* GANDOLFI (1942, t. fig. 41: 2a, b, p. 118), choisie par M. REICHEL (1950, p. 609) comme représentative de cette variété, un point figuratif tombant dans l'aire de dispersion de notre espèce III (fig. 1, point 2: $h/D = 0,35$, $h'/h + h' = 0,53$). Nous avons déjà remarqué plus haut que, en fait, la spire de l'exemplaire illustré par R. GANDOLFI et choisi par M. REICHEL est plus basse que celle de l'holotype de l'espèce *stephani*, contrairement à la définition de la variété. Sa convexité ventrale, au contraire, est plus forte. Les exemplaires qui composent notre petite concentration de points IV, par contre, ont une grande analogie avec l'espèce *stephani*, mais une spire réellement plus haute que celle de l'holotype et un rapport entre la courbure ventrale et la somme des courbures ventrale et dorsale plus faible. Nous pensons donc pouvoir homologuer les individus compris dans ce groupe avec le concept de la variété *Praeglobotruncana stephani turbinata* (REICHEL). Il faudrait cependant proposer alors un nouvel exemplaire comme type de cette variété. Or, la figure de *Globotruncana stephani* GANDOLFI donnée par M. REICHEL (1950, pl. 16, fig. 6; pl. 17, fig. 6) nous fournit des valeurs faisant tomber son point figuratif dans l'aire de dispersion de notre groupe IV (fig. 1, point 3: $h/D = 0,42$, $h'/h + h' = 0,265$). Nous proposons donc l'exemplaire figuré par M. REICHEL comme type de cette variété. A notre grand regret, et malgré toute notre répugnance aux changements dans la nomenclature, nous ne pouvons garder purement et simplement le nom de cette variété, lié à la figure de GANDOLFI. Le nom de *Globotruncana stephani* var. *turbinata* REICHEL et de *Praeglobotruncana stephani* var. *turbinata* (REICHEL) tombe en synonymie avec *Praeglobotruncana stephani* (GANDOLFI). Nous proposons pour la variété qui correspond au concept de *Praeglobotruncana stephani* var. *turbinata* (REICHEL), non à son type (notre groupe IV), le nom de *Praeglobotruncana stephani* var. *gibba* nom. nov. (lat. *gibbus* = convexe, bossu).

8. Les espèces du genre *Praeglobotruncana* du Cénomaniens de la Breggia

Les identifications entre les groupes de populations du niveau 35 et du niveau 56 (Cénomaniens inférieur et Cénomaniens supérieur) de GANDOLFI à la Breggia et les espèces existantes semblent donc valables pour les catégories créées dans cette localité (*Praeglobotruncana stephani* (GANDOLFI), *Praeglobotruncana stephani* var. *gibba* nom. nov.). Pour les espèces créées en Amérique (Texas): *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER), *Praeglobotruncana marginaculeata* (LOEBLICH & TAPPAN), nous devons nous contenter d'analogies et d'une probabilité, en attendant de pouvoir analyser du matériel provenant des niveaux types. L'existence de deux groupes de population voisins par leurs caractères des holotypes de ces espèces nous incite cependant à maintenir la distinction de ces deux espèces et à nommer provisoirement chacun de nos groupes de population du nom de l'holotype qui lui est le plus voisin. Essayons de définir la variabilité de ces catégories à la Breggia (les listes de synonymes sont établies d'après l'analyse des valeurs numériques des

individus représentés par les figures citées). Pour une illustration plus détaillée que celle que nous donnons sur la figure 1, en particulier des ouvertures, nous renvoyons aux figures de notre article déjà cité qui ont été placées en synonymie (J. KLAUS, art. cit., pl. 6, figs 1a-c, 2a-c, 3a-c).

Famille GLOBOTRUNCANIDAE BROTZEN 1942

emend. BRÖNNIMANN & BROWN, 1956

Genre *Praeglobotruncana* BERMÚDEZ 1952

Praeglobotruncana cf. *delrioensis* (PLUMMER)

fig. 1a

- 1931 *Globorotalia delrioensis* PLUMMER, p. 199, pl. 13, fig. 2a-c.
 1946 *Globorotalia delrioensis* PLUMMER, LOEBLICH & TAPPAN, p. 257, t. fig. 4 b, p. 257.
 1952 *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER), BERMÚDEZ, p. 52, non pl. 7, fig. 1a-c.
 1956 *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER), BRÖNNIMANN & BROWN, p. 532, pl. 24, fig. 16, 17.
 1957 *Praeglobotruncana* cf. *delrioensis* (PLUMMER), BOLLI, p. 55, pl. 12, fig. 4a-c.
 1960 *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER), KLAUS, p. 793, pl. 6, fig. 1a-c.

Cette espèce est représentée à la Breggia au Cénomanién inférieur (niveau 35) par un groupe d'individus peu nombreux (env. 12%), à spire basse ($h/D < 0,28$) et dont la hauteur de la convexité ventrale est grande par rapport à celle de la convexité dorsale ($h'/h + h' > 0,51$). Au Cénomanién supérieur (niveau 56), cette espèce représente environ 10% de la population de *Praeglobotruncana*. Les caractères numériques sont les mêmes. La surface du test est rugueuse (garnie de fines pustules) surtout dans les individus de petite taille et dans les tours internes des individus de grande taille. Elle devient lisse dans les loges du dernier tour (surtout dans les individus de grande taille). La carène est assez bien marquée et composée d'un ou de deux rangs de perles qui s'effacent dans les dernières loges. Elle est moins nette sur les dernières loges et sur la dernière en particulier, elle ne se marque plus que par un angle de pourtour de la loge. Les sutures dorsales sont absolument droites et radiales à partir du moment où elles quittent la périphérie, ou bien elles quittent cette périphérie obliquement en s'incurvant convexement vers l'avant (dans le sens de l'enroulement), mais tombent radialement sur le tour précédent. Elles sont surélevées et garnies de pustules dans les tours internes et les premières loges du dernier tour, un peu déprimées et non ornées dans les dernières loges du dernier tour ou dans tout le dernier tour. Les sutures ventrales sont droites, radiales et déprimées. Tous les caractères concernant les sutures et la carène sont valables également pour les deux espèces et la variété suivantes. Nous avons mesuré les dimensions suivantes, en mm :

		valeurs extrêmes	valeurs les plus fréquentes
Diamètre principal	niv. 35	0,30-0,53	0,41-0,45
	niv. 56	0,30-0,52	0,46-0,50
Hauteur totale	niv. 35	0,17-0,23	0,19-0,20
	niv. 56	0,14-0,24	0,20-0,22

Il y a 5 à 6 loges au dernier tour et $2-2\frac{1}{2}$ tours de spire.

Sens de l'enroulement (nous avons exclu de ce compte les individus compris dans les zones d'interpénétration des espèces):

	individus dextres	individus sénestres
niveau 35	1	8
niveau 56	10	5

Extension: peut-être Albien, Cénomanién inférieur à Cénomanién supérieur et peut-être Turonien inférieur.

Remarquons à nouveau que la figuration de l'holotype de l'espèce *delrioensis* donnée par H. J. PLUMMER représente une forme plus comprimée que celles de notre groupe I, que nous n'attribuons donc pour le moment pas en toute certitude à l'espèce *delrioensis*. Nous avons exclu de la synonymie la figure de *Praeglobotruncana delrioensis* de BERMÚDEZ, donnée d'après PLUMMER, mais qui est en fait une déformation de la figure 4b de LOEBLICH & TAPPAN. L'espèce *Globotruncana benacensis* CITA (1948, p. 147, pl. 3, fig. 3a-c) semble offrir une grande ressemblance avec l'holotype de l'espèce *delrioensis*, dont elle semble différer uniquement par le plus petit nombre de loges par tour (4) et par le plus petit nombre de tours de spire (2).

Praeglobotruncana marginaculeata (LOEBLICH & TAPPAN)

fig. 1b-d

- 1942 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, pl. 9, fig. 8.
 1945 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, BOLLI, t. fig. 1(4).
 1946 *Globorotalia marginaculeata* LOEBLICH & TAPPAN, p. 257, pl. 37, fig. 19a-b; t. fig. 4a, p. 257.
 1948 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, CITA, pl. 4, fig. 6a-c.
 1950 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, MORNOD, t. fig. 10 (2a-c), p. 588.
 1950 *Globotruncana stephani* var. *turbinata* REICHEL, MORNOD, t. fig. 11 (3a-c), p. 589.
 1953 *Rotundina stephani* (GANDOLFI), SUBBOTINA, pl. 2, fig. 5a-c; pl. 3, fig. 2a-c.
 1954 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, HAGN & ZEIL, pl. 2, fig. 7a-c.
 1956 *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER), BRÖNNIMANN & BROWN, pl. 21, fig. 8-10.
 1957 *Praeglobotruncana delrioensis* (PLUMMER), BOLLI, LOEBLICH & TAPPAN, pl. 9, fig. 1a-c.

Cette espèce est représentée au Cénomanién inférieur par de nombreux individus (42% des *Praeglobotruncana*). La spire est un peu plus élevée que dans l'espèce précédente ($0,26 < h/D < 0,35$) et la hauteur de la convexité ventrale est un peu plus faible par rapport à celle de la convexité dorsale que dans cette espèce ($0,40 < h'/h + h' < 0,60$). Les deux valeurs h et h' sont sensiblement égales (il y a un grand nombre d'individus présentant la valeur $h'/h + h' = 0,50$). Au Cénomanién supérieur (niveau 56), cette espèce réunit 33% de la population. Les caractères numériques sont: $0,26 < h/D < 0,34$, $0,39 < h'/h + h' < 0,61$. Les caractères de la carène et des sutures sont les mêmes que dans l'espèce précédente. La (ou les) dernières loges tendent à devenir encore plus globuleuses. Dimensions, en mm:

		valeurs extrêmes	valeurs les plus fréquentes
Diamètre principal	niv. 35	0,30-0,52	0,36-0,40
	niv. 56	0,27-0,54	0,41-0,45
Hauteur totale	niv. 35	0,15-0,26	0,17-0,22
	niv. 56	0,13-0,27	0,19-0,23

Il y a 5 à $6\frac{1}{2}$ loges au dernier tour et 2 à $2\frac{1}{2}$ tours de spire.

Sens de l'enroulement:

	individus dextres	individus sénestres
niveau 35	15	19
niveau 56	21	19

Extension: Cénomanien inférieur à Cénomanien supérieur et peut-être Turonien inférieur.

Praeglobotruncana stephani (GANDOLFI)

fig. 1e

1936a Globigérinidé O. RENZ, pl. 6, fig. 14.

1936b *Globigerina* sp. O. RENZ, t. fig. d, p. 501.

1942 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, p. 130, pl. 3, fig. 4a-c; pl. 3, fig. 5a-c; pl. 4, fig. 36.

1942 *Globotruncana apenninica* var. *bêta* GANDOLFI, t. fig. 41 (2a, b), p. 118.

1945 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, BOLLI, p. 224, t. fig. 1 (3), p. 234.

1950 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, MORNOD, p. 587, t. fig. 10 (3a-c), p. 588.

1950 *Globotruncana* (Glt.) *stephani* GANDOLFI, REICHEL, p. 608, non pl. 16, fig. 6, ni pl. 17, fig. 6.

1953 *Rotundina stephani* (GANDOLFI), SUBBOTINA, p. 165, pl. 2, fig. 6a-c; pl. 3, fig. 1a-c.

1954 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, AYALA, p. 411, pl. 2, fig. 2a-c.

1954 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, HAGN & ZEIL, p. 33, pl. 5, fig. 7.

1954 *Globotruncana stephani turbinata* REICHEL, HAGN & ZEIL, pl. 2, fig. 2a-c.

1955 *Globotruncana* (*Rotundina*) *aumalensis* (SIGAL), KÜPPER, p. 116, pl. 18, fig. 5a-c.

1956 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, KSIAZKIEWICZ, p. 269, t. fig. 36 (3), p. 269.

1957 *Globotruncana* (Glt. ?) *stephani stephani* GANDOLFI, GANDOLFI, p. 62, pl. 9, fig. 3a-c.

1957 *Globotruncana* (Glt. ?) *stephani turbinata* (REICHEL), GANDOLFI, pl. 9, fig. 4a-c.

1960 *Praeglobotruncana stephani* (GANDOLFI), KLAUS, p. 794, pl. 6, fig. 2a-c.

Dans le niveau type de cette espèce (Breggia, niveau 56, Cénomanien supérieur), elle est représentée par des individus nombreux (42% des *Praeglobotruncana*), à spire assez haute ($0,32 < h/D < 0,44$) et dont la convexité ventrale est faible par rapport à la convexité dorsale ($0,30 < h'/h + h' < 0,54$). Au Cénomanien inférieur (niveau 35) elle est représentée par 32% de la population de *Praeglobotruncana* et les valeurs extrêmes des paramètres sont: $0,32 < h/D < 0,41$, $0,30 < h'/h + h' < 0,51$. Les loges deviennent très globuleuses à la fin du dernier tour. Les autres caractères sont les mêmes que ceux des espèces précédentes. Dimensions, en mm:

		valeurs extrêmes	valeurs les plus fréquentes
Diamètre principal	niv. 35	0,28-0,48	0,30-0,35
	niv. 56	0,26-0,60	0,41-0,45
Hauteur totale	niv. 35	0,15-0,24	0,16-0,18
	niv. 56	0,14-0,27	0,20-0,26

Il y a 5 à $6\frac{1}{2}$ loges au dernier tour, et 2 à $2\frac{1}{2}$ tours de spire.

Sens de l'enroulement:

	individus dextres	individus sénestres
niveau 35	17	6
niveau 56	36	25

Extension: Cénomanien inférieur à Cénomanien supérieur et peut-être Turonien inférieur.

Tableau comparatif des valeurs numériques de quelques *Praeglobotruncana*.

espèces	D	< 0,30	0,30-0,35	0,36-0,40	0,41-0,45	0,46-0,50	0,51-0,55	0,56-0,60	indiv. dextres	indiv. sénestres	% <i>Praeglob.</i>
<i>cf. delrioensis</i> niv. 35	n. ex.		2	2	3	1	1		1 D	8 L	12%
	H		0,170	0,170-0,180	0,190-0,200	0,220	0,230				
	n. ex.		1	2	4	6	2		10 D	5 L	10%
	H		0,140	0,170-0,180	0,190-0,210	0,200-0,220	0,230-0,240				
	h		0,070	0,085-0,100	0,090-0,110	0,100-0,120	0,110-0,130				
<i>marginaculeata</i> niv. 35	n. ex.		10	12	9	2	1		15 D	19 L	42%
	H		0,150-0,200	0,170-0,220	0,200-0,230	0,240-0,250	0,260				
	n. ex.	1	2	7	19	8	3		21 D	19 L	33%
	H	0,130	0,170-0,200	0,180-0,200	0,190-0,230	0,210-0,260	0,250-0,270				
	h	0,075	0,090	0,110-0,120	0,110-0,140	0,130-0,150	0,140-0,180				
<i>stephani</i> niv. 35	n. ex.	2	10	8	2	1			17 D	6 L	32%
	H	0,150	0,160-0,180	0,180-0,230	0,230-0,250	0,240					
	n. ex.	2	7	17	22	8	4	2	36 D	25 L	42%
	H	0,140-0,150	0,150-0,200	0,180-0,230	0,200-0,260	0,220-0,270	0,260-0,270	0,250-0,270			
	h	0,100-0,110	0,100-0,135	0,130-0,150	0,140-0,170	0,085-0,190	0,180-0,200	0,180-0,200			
<i>steph. var. gibba</i> niv. 35	n. ex.	1	8	2					7 D	5 L	14%
	H	0,160	0,170-0,220	0,190-0,240							
	n. ex.		3	7	6	6	1		18 D	5 L	15%
	H		0,180-0,210	0,190-0,230	0,200-0,260	0,230-0,300	0,280				
	h		0,130-0,160	0,140-0,180	0,160-0,220	0,190-0,230	0,230				

Les figures de *Globotruncana stephani* de G. COLOM (1947, pl. 25, fig. 13, 14, 18, 21) qui représentent uniquement des individus en lames minces, ainsi que celles de G. COLOM (1952, pl. 1, figs. 30–37), présentant surtout des vues dorsales et ventrales, ainsi que la vue latérale d'un individu qui semble anormal, ne peuvent être rattachées en toute certitude à l'espèce *stephani*. Monsieur le Dr Colom m'a cependant aimablement communiqué des exemplaires de Globotruncanidés provenant de la même localité et qui sont certainement des *Praeglobotruncana stephani*. Les figures de *Globotruncana stephani* s. l. données par M. TOKAY (1948, pl. 1, fig. 3–8; pl. 6, fig. 3, 4, lames minces) représentent des individus appartenant peut-être au genre *Praeglobotruncana*, sans qu'on en puisse préciser l'espèce. *Pseudovalbulineria?* sp. CARBONNIER (1952, p. 114, pl. 5, fig. 7a, b) appartient également probablement au genre *Praeglobotruncana* (d'après la description) sans qu'on puisse préciser l'espèce (peut-être *stephani*), l'auteur n'ayant pas donné de vue latérale. L'espèce *Globigerina aumalensis* SIGAL (1952, p. 28, fig. 29, p. 28) est peut-être aussi un *Praeglobotruncana*, mais dans ce cas sans qu'on puisse affirmer qu'il s'agit de l'espèce *stephani* (ou *stephani* var. *gibba*). Les figures de A. AYALA (1954, pl. 2, fig. 2a–c) et de R. GANDOLFI (1957, pl. 9, fig. 3a–c) ne font que reproduire celle de l'holotype de GANDOLFI. La figure de *Globotruncana* (*Globotruncana*) *stephani* GANDOLFI, donné par E. TWERENBOLD (1955, pl. 1, fig. 1, lame mince) est probablement attribuable à l'espèce *marginaculeata*.

Praeglobotruncana stephani var. *gibba* nom. nov.

fig. 1 f

= *Praeglobotruncana stephani* var. *turbinata* (REICHEL), 1950, p. 609
non *Globotruncana apenninica* var. *bêta* GANDOLFI, t. fig. 41 (2a, b), p. 118.

Figure type: *Globotruncana* (Glt.) *stephani* GANDOLFI, REICHEL, pl. 16, fig. 6; pl. 17, fig. 6.

Niveau type: Breggia, niveau 43, Cénomanién.

Le type de la variété, figure par M. REICHEL sous le nom de *Globotruncana* (*Globotruncana*) *stephani* GANDOLFI, est déposé à l'Institut de Géologie et de Paléontologie de l'Université de Bâle.

- 1942 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, pl. 9, fig. 5.
- 1950 *Globotruncana stephani* var. *turbinata* REICHEL, MORNOD, p. 588, t. fig. 11 (1a–c, 2a–c), p. 589.
- 1952 *Globotruncana Stephani* GANDOLFI, CARBONNIER, pl. 6, fig. 2a–c.
- 1953 *Rotundina stephani* (GANDOLFI), SUBBOTINA, pl. 2, fig. 7a–c.
- 1954 *Globotruncana stephani* var. *turbinata* MORNOD (sic), AYALA, p. 412, pl. 2, fig. 3a–c.
- 1954 *Globotruncana stephani turbinata* REICHEL, HAGN & ZEIL, p. 34, pl. 5, fig. 3, 4.
- 1955 *Globotruncana* (*Rotundina*) *stephani stephani* (GANDOLFI), KÜPPER, pl. 18, fig. 6a–c.
- 1956 *Globotruncana* (*Praeglobotruncana*) *stephani turbinata* (REICHEL), KÜPPER, p. 43, pl. 8, fig. 1a–c.
- 1956 *Marginotruncana turbinata* (REICHEL), HOFKER, p. 324, t. fig. 9a–c, p. 324; t. fig. 10, p. 325.
- 1956 *Praeglobotruncana delrioensis turbinata* (REICHEL), BRÖNNIMANN & BROWN, t. fig. 16d, p. 514; t. fig. 17, i, j, h, p. 516.
- 1956 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, KSIAZKIEWICZ, fig. 36 (1, 9), p. 269; pl. 30, fig. 12, 14.
- 1957 *Globotruncana* (Glt.?) *stephani turbinata* (REICHEL), GANDOLFI, p. 62, non pl. 9, fig. 4a, b.
- 1958 *Globotruncana stephani* GANDOLFI, KSIAZKIEWICZ, fig. 1 (15a–c), p. 539.
- 1958 *Globotruncana stephani turbinata* REICHEL, KSIAZKIEWICZ, fig. 1 (14a–c), p. 539.
- 1960 *Praeglobotruncana stephani turbinata* (REICHEL), KLAUS, p. 795, pl. 6, fig. 3a–c.

Les caractères de cette variété sont ceux du type de l'espèce. Cependant, la spire est plus haute, et le rapport de la hauteur de la convexité ventrale à la somme de celles de la spire et de cette convexité ventrale est moins élevé. Nous n'avons pas observé d'augmentation sensible de la taille des individus au niveau 56. Nous n'avons pas remarqué de carène septale dans les loges du dernier tour, et la dernière loge ne présente pas toujours de carène marginale. A cause de la spire haute, le pourtour paraît en vue dorsale moins lobé, puisque le côté dorsal des loges se présente obliquement à l'observateur.

Cette variété représente environ (la discrimination de ses représentants reste quelque peu subjective) 15% de la population des *Praeglobotruncana* au Cénomanien supérieur (niveau 56 de la Breggia). Valeur des paramètres: $0,36 < h/D < 0,50$, $0,15 < h'/h + h' < 0,36$. Au niveau 35, cette variété groupe environ 14% des *Praeglobotruncana* et les paramètres ont les valeurs suivantes: $0,36 < h/D < 0,52$, $0,19 < h'/h + h' < 0,40$. Dimensions, en mm:

		valeurs extrêmes	valeurs les plus fréquentes
Diamètre principal	niv. 35	0,28-0,40	0,30-0,35
	niv. 56	0,32-0,54	0,36-0,40
Hauteur totale	niv. 35	0,16-0,24	0,17-0,22
	niv. 56	0,18-0,28	0,19-0,23

Nombre de loges au dernier tour: 5 à $6\frac{1}{2}$ et 2 à $2\frac{1}{2}$ (peut-être parfois 3) tours de spire. Sens de l'enroulement:

	individus dextres	individus sénestres
niveau 35	7	5
niveau 56	18	5

Extension: Cénomanien inférieur à Cénomanien supérieur et peut-être Turonien inférieur.

La figure de *Globotruncana stephani* var. *turbinata* MORNOD (sic) donnée par A. AYALA (1954, pl. 2, fig. 3a-c) est une reproduction de la figure de L. MORNOD (1950, fig. 11: 1a-c, p. 589). La figure de *Globotruncana* (*Globotruncana*?) *stephani turbinata* (REICHEL) de GANDOLFI (1957, pl. 9, fig. 4a, b) est une reproduction de la figure de *Globotruncana apenninica* var. *bêta* GANDOLFI (1942, t. fig. 41: 2a, b, p. 118).

9. L'évolution des *Praeglobotruncana* au Cénomanien dans les niveaux de la Breggia

Ne disposant que de deux échantillons statistiques, il nous est difficile d'analyser de façon approfondie l'évolution des *Praeglobotruncana* au cours du Cénomanien. Un aperçu sur la distribution des individus dans chacune des unités que nous retenons, ainsi que sur leurs caractères numériques, classés d'après des valeurs croissantes de D, est donné par le tableau comparatif de la p. 303. Les pourcentages sont établis sur le total des individus, répartis dans nos trois espèces et notre variété. Les dimensions (D = grand diamètre, H = hauteur totale de l'individu, h = hauteur de la spire, h' = hauteur de la courbure ventrale), les paramètres h/D et $h'/h + h'$, ainsi que les proportions d'individus dextres et sénestres sont tirés des individus représentatifs de chaque groupe de population, compte non tenu des individus dont les points figuratifs se situent dans les zones

d'interpénétration des espèces. Ce choix explique les limites moins étendues données pour les valeurs des paramètres dans ce tableau par rapport à celles qui définissent les espèces dans notre diagnose comparative.

Notre espèce I (cf. *delrioensis*), peu représentée au Cénomanien inférieur, perd encore d'importance au Cénomanien supérieur. Les dimensions extrêmes restent sensiblement les mêmes. Les dimensions les plus fréquentes tendent à s'accroître. La proportion des formes sénestres, d'abord prédominantes, se renverse en faveur des formes dextres.

L'espèce *marginaculeata*, dominante au Cénomanien inférieur, perd le premier rang au profit de l'espèce *stephani*. Les dimensions extrêmes ne changent guère, les dimensions les plus fréquentes sont plus élevées. Les formes sénestres, plus fréquentes au Cénomanien inférieur, passent après les formes dextres au Cénomanien supérieur.

L'espèce *stephani*, qui vient au deuxième rang au Cénomanien inférieur, enlève sa prédominance à l'espèce *marginaculeata* au Cénomanien supérieur et groupe plus de la moitié des *Praeglobotruncana*, si l'on réunit la var. *gibba* à l'espèce type. Ici encore, les valeurs des dimensions extrêmes restent les mêmes, avec une dispersion plus grande au Cénomanien supérieur, mais peut-être ce fait est-il dû au plus grand nombre d'exemplaires considérés. Les dimensions les plus fréquentes des individus augmentent sensiblement. Il n'y a pas de renversement du sens de l'enroulement dominant, mais les formes dextres, beaucoup plus nombreuses au Cénomanien inférieur, le sont moins au Cénomanien supérieur. Notons qu'au Turonien inférieur, dans les Alpes de Bavière, H. HAGN & W. ZEIL (1954, tabl. 1, p. 15) indiquent des proportions de 60 à 88% d'individus dextres pour l'ensemble de l'espèce *stephani* GANDOLFI et de sa variété *turbinata* REICHEL et que, pour les mêmes espèces, nous obtenons au niveau 56 (Cénomanien supérieur) une proportion de 65% d'individus dextres.

La variété *gibba* est peu représentée, mais le nombre des individus qui la composent semble croître un peu entre le Cénomanien inférieur et le Cénomanien supérieur. La dispersion des dimensions extrêmes s'étend beaucoup, les grandes formes étant beaucoup mieux représentées au Cénomanien supérieur. Les formes dextres, légèrement dominantes au Cénomanien inférieur, le sont très nettement au Cénomanien supérieur.

La tendance générale à l'augmentation de la taille dans les lignées évolutives se confirme donc. Les tendances au raffinement de la structure du test et à l'accroissement de la hauteur de la spire, signalées par P. BRÖNNIMANN & N. K. BROWN, Jr. (1956, pp. 515-519) semblent également vérifiées. Il est plus difficile de juger d'une modification de la forme dans le sens de l'augmentation du rapport surface/volume et l'ornementation ne semble pas se développer davantage au Cénomanien supérieur qu'au Cénomanien inférieur. Quant aux changements dans le sens de l'enroulement, ils sont trop contradictoires pour en tirer une signification. Les deux niveaux que nous comparons embrassent probablement une période d'évolution trop courte pour que ces tendances soient visibles et nous souhaitons que cette étude soit étendue à des niveaux plus nombreux et plus espacés dans le temps.

Nous avons été contraint, dans ce travail, de maintenir les catégories existantes, au lieu de les réunir en une seule espèce, malgré notre désir de réduire plutôt leur nombre pour l'utilisation stratigraphique. Il semble que, pour le stratigraphe, l'analyse détaillée des faunes lui permettra de préciser l'âge de ses niveaux, non en fonction de la seule présence des espèces reconnues, mais en fonction de leur proportion relative et des variations de leurs caractères biométriques.

BIBLIOGRAPHIE

- AYALA-CASTANARES, A. (1954): *El genero Globotruncana Cushman, 1927, y su importancia en estratigrafia*. Bol. Asoc. Mex. Geologos Petrol., 6, 11-12. Mexico.
- BERMÚDEZ, P. J. (1952): *Estudios sistematicos de los Foraminiferos Rotaliformes*. Bol. de Geol., 2, 4. Caracas.
- BOLLI, H. (1945): *Zur Stratigraphie der Oberen Kreide in den höheren helvetischen Decken*. Eclog. geol. Helv., 37, [2], 218-328.
- BOLLI, H. M. (1957): *The genera Praeglobotruncana, Rotalipora, Globotruncana and Abathomphalus in the Upper Cretaceous of Trinidad, B.W.I.*, in: *Studies in Foraminifera*, by LOEBLICH, A. R., Jr. and collab., U. S. Nat. Mus. Bull. 215, 51-60.
- BOLLI, H. M., LOEBLICH, A. R., Jr. & TAPPAN, H. (1957): *Planktonic Foraminiferal Families Hantkeninidae, Orbulinidae, Globorotaliidae and Globotruncanidae*, in: *ibid.*, 3-50.
- BRÖNNIMANN, P., & BROWN, N. K., Jr. (1956): *Taxonomy of the Globotruncanidae*. Eclog. geol. Helv., 48, [2] (1955), 503-561.
- (1958): «*Taxonomy of the Globotruncanidae*» - Remarks. Micropaleontology, 4, [2], 201-203.
- BROTZEN, F. (1942): *Die Foraminiferengattung Gavelinella nov. gen. u. die Systematik der Rotaliiformes*. Sverig. Geol. Unders. (C), 451, 1-59. Stockholm.
- CARBONNIER, A. (1952): *Sur un gisement de Foraminifères d'âge Cénomanien supérieur provenant de la région de Taza (Maroc)*. Bull. Soc. géol. France, 6^e sér., 2, 111-122.
- CITA, M.-B. (1948): *Ricerche strat. e micropal. sul cretacio e sul eocene di Tignale (Lago di Garda)*. Istit. geol. pal. Milano, Publ. 53 et: Riv. Ital. Pal. e Strat. Milano, 54, [2], 117-133; 54, [4], 143-168.
- COLOM, G. (1947): *Estudios sobre la Sedimentacion profunda de las Baleares*. Inst. «Lucas Mallada» de Invest. geol. Madrid.
- (1952): *Los caracteres micropaleontológicos de algunas formaciones del Secundario de España*. Bol. Inst. geol. min. Esp. 64. Madrid.
- GANDOLFI, R. (1942): *Ricerche micropal. e strat. sulla Scaglia e sul flysch cretacicci dei dintorni di Balerna (canton Ticino)*. Riv. Ital. Paleont. anno 48, 1942, XX (Suppl.).
- (1957): *Notes on some species of Globotruncana*. Contr. Cushm. Found. Foram. Res., 8, [2], 59-65.
- HAGN, H., & ZEIL, W. (1954): *Globotruncanen aus dem Ober-Cenoman u. Unter-Turon der Bayerischen Alpen*. Eclog. geol. Helv., 47, [1], 1-60.
- HOFKER, J. (1956): *Die Globotruncanen von Nordwest-Deutschland und Holland*. Neues Jahrb. Geol. u. Pal. Abh., 103, [3], 312-340.
- KLAUS, J. (1960): *Le «Complexe schisteux intermédiaire» dans le synclinal de la Gruyère (Préalpes médianes). Strat. et micropal., avec l'ét. spéc. des Globotruncanidés de l'Albien, du Cénomanien et du Turonien*. Eclog. geol. Helv., 52, [2], 753-851.
- KSIĄZKIEWICZ, M. (1956): *The Jurassic and Cretaceous of Bachowice* (en polonais, avec sommaire en anglais). Ann. Soc. géol. Pologne, 24, 2-3.
- (1958): *On the Turonian in the Pieniny Klippen belt*. Bull. Acad. polon. Sc., 6, [8], 537-544, Jan. 4.
- KÜPFER, K. (1955): *Upper Cretaceous Foraminifera from the «Franciscan series», New Almaden district, California*. Contr. Cushm. Found. Foram. Res., 6, [3], 112-118.
- (1956): *Upper Cretaceous pelagic Foraminifera from the «Antelope shale». Glenn and Colusa Counties, California*. Contr. Cushm. Found. Foram. Res., 7, [2], 40.
- LOEBLICH, A. R., Jr., & TAPPAN, H. (1946): *New Washita Foraminifera*. Jour. Pal., 20, [3], 238-258.

- MORNOD, L. (1950): *Les Globorotalidés du Crétacé supérieur du Montsalvens (Préalpes fribourgeoises)*. Eclog. geol. Helv., 42, [2] (1949), 573–596.
- PLUMMER, H. J. (1931): *Some Cretaceous Foraminifera in Texas*. Univ. Texas Bull. 3101, Austin, 109–203.
- REICHEL, M. (1950): *Observations sur les Globotruncana du gisement de la Breggia (Tessin)*. Eclog. geol. Helv., 42, [2] (1949), 596–617.
- (1957): *News report (Switzerland)*. Micropaleontology, 3, [1], 92–94.
- REISS, Z. (1957): *The Bilamellidea, nov. superfam., and remarks on Cretaceous Globorotaliids*. Contr. Cushman Found. Foramin. Res., 8, [4], 127–145.
- RENZ, O. (1936a): *Stratigr. u. mikropal. Untersuchungen der Scaglia (Obere Kreide-Tertiär) im zentr. Apennin*. Eclog. geol. Helv., 29, [1], 1–149.
- (1936b): *Über Globotruncanen im Cénomanien des Schweizer Jura*. Eclog. geol. Helv., 29, [2], 500–503.
- SACAL, V., & DEBOURLE, A. (1957): *Foraminifères d'Aquitaine, 2^e part. Peneroplidae à Victoriellidae*. Mém. Soc. géol. France. N. S., 36, 1.
- SIGAL, J. (1952): *Aperçu stratigraphique sur la micropaléontologie du Crétacé*. 19^e Congr. géol. intern. Monogr. régionales (II), Algérie, 26.
- (1955): *Notes micropaléontologiques nord-africaines. 1. Du Cénomanien au Santonien, zones et limites en faciès pélagique*. C. R. somm. Soc. géol. France, 6^e sér., 5, 157.
- SUBBOTINA, N. N. (1953): *Les Foraminifères fossiles de l'U. R. S. S., Globigerinidae, Hantkeninidae et Globorotaliidae*. Trudy Vses. Neft. geol. Ravzed Inst. N. S., 76 (Moscou, en russe), 1–296.
- TOKAY, M. (1948): *Micrographie du Crétacé supérieur de la Nappe de Morcles entre le Col de Bretolet et le Pas de Cheville*. Publ. Lab. Géol. Univ. Genève.
- TWERENBOLD, E. (1955): *Les Préalpes entre la Sarine et les Tours d'Aï (Région des Monts Chevreuils)*. Bull. Soc. frib. Sc. nat. 44.
- VERNIORY, R. (1956): *Extraction des microfossiles: une nouvelle méthode rapide*. Arch. Sci., Genève, 9, [4], 487–492, 6 décembre.
- (1957): *Utilisation des mouillants cationiques en micropaléontologie*. Arch. Sci., Genève, 10, [1], 116–125, 7 mars.

7. – GÉRARD DE BEAUMONT (Lausanne): **Un Notidanus de l'Eocène du Mont Bolca**¹⁾ Avec une planche (I) et une figure dans le texte

Introduction

Ce Sélacien qui fait partie de la collection Gazzola du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris fut signalé par L. AGASSIZ (1833–43) sous le nom de *Galeus cuvieri* AG. Auparavant, il avait été très imparfaitement décrit et représenté par quelques auteurs italiens et notamment par G. S. VOLTA dans son «Ittiolitologia Veronese» de 1796 (p. 10, Pl. III, fig. 1) où il figure sous le nom de *Squalus carcharias* L. (pour la bibliographie antérieure à 1911, voir EASTMAN 1911, p. 353).

Après L. AGASSIZ, cette pièce fut réexaminée par O. JAEKEL (1894) et par C. R. EASTMAN (1904, 1905, 1911) sans qu'aucun de ces paléontologistes ne reconnaisse sa vraie position systématique. Le premier d'entre eux étudia le spécimen dans des conditions il est vrai très défavorables à une observation précise. «Über die Form der Schuppen und sonstige Einzelheiten, konnte ich leider an dem Pariser Stück keine zuverlässige Beobachtung anstellen, da die Betrachtung des 12 Fuss

¹⁾ Présenté à l'Assemblée annuelle de la Société paléontologique suisse à Lausanne, le 12 septembre 1959.

Publié avec l'aide du Fonds national suisse de la recherche scientifique.

hoch unter Glass an der Wand befestigten Platten trotz der gütigsten Entgegenkommens des Herrn Professors A. GAUDRY mit erheblichen Schwierigkeiten verknüpft war» (JAEKEL 1894, p. 174).

EASTMAN quelques années plus tard complète le travail de JAEKEL en décrivant les dents et les écailles placoïdes de ce Sélacien auquel il donne le nom de *Carcharias (Scoliodon) cuvieri* (AG.). «The shagreen granules agree so perfectly with those of the recent *Scoliodon* that no further description is necessary and the same is true of the dentition. A number of teeth are preserved in their natural position in the mouth region and all exhibit very clearly the inclined crown with smooth edges characteristic of *Scoliodon*» (1904, p. 26).

Le célèbre paléoichthyologiste américain examina sans doute très rapidement la pièce sans cela il n'aurait pu manquer de remarquer que si les dents présentent bien, conformément à sa description, une première cuspide inclinée, celle-ci est suivie, dans tous les cas où la conservation du matériel est assez bonne, pas plusieurs autres denticules de taille décroissante qui confèrent à la couronne un aspect serratifforme, caractéristique presque indiscutable du genre *Notidanus*. D'autres indications, comme nous le verrons plus loin, viennent confirmer cette dernière détermination. Précisons encore que, contrairement à l'avis d'EASTMAN, les écailles placoïdes de ce Sélacien ne rappellent pas plus *Scoliodon* que n'importe quelle autre forme à denticules carénés.

Avant de commencer cette brève description, je tiens à remercier très vivement le professeur J. P. LEHMAN, de l'amabilité avec laquelle il a mis à ma disposition le matériel du Muséum d'Histoire Naturelle et pour les facilités de travail qu'il m'a procurées dans son laboratoire où j'ai effectué cette étude.

Mlle J. SIGNEUX, Assistante au Muséum, a droit à ma plus vive reconnaissance pour m'avoir permis d'examiner de nombreuses pièces provenant du Mont Liban qu'elle étudie actuellement.

Description

L'animal se présente en vue ventrale jusqu'au niveau des nageoires pelviennes environ; plus en arrière, le corps, tordu sur le côté, montre son flanc droit. Presque toute la caudale manque ainsi que la plus grande partie des pelviennes et de l'anale (Pl. I, fig. 1).

La tête est presque aussi pointue que chez l'actuel *Heptranchias cinereus*. Les cartilages du crâne et de l'arc mandibulaire sont tellement écrasés que rien n'en peut être décrit, si ce n'est qu'ils étaient recouverts de l'habituel pavage de calcifications polyédriques ou plus ou moins circulaires. Seule se distingue la limite postérieure du cartilage de Meckel ainsi que l'emplacement des yeux.

Les dents, éparses dans un grand désordre, ne sont malheureusement pas très nombreuses et leur état de conservation est souvent franchement mauvais. Celles qui nous restent se groupent surtout en deux régions situées symétriquement par rapport à l'axe du corps et devaient appartenir à la région «moyenne» de la denture.

Les couronnes que nous attribuons au palatocarré sont de beaucoup les plus nombreuses. Elles comprennent une cuspide mésiale forte et assez peu inclinée dont la marge antérieure lisse et tranchante peut être coudée dans sa partie inférieure ou parfois sinueuse. Le côté lingual est très bombé, la face externe un peu plus plane.

Ce premier denticule est légèrement recourbé en direction linguale. A sa suite viennent un (?), deux ou trois denticules de hauteur décroissante beaucoup plus petits et passablement plus inclinés en direction distale que le premier (Pl. I, fig. 2).

Nous n'avons pu dégager que 2 ou 3 dents appartenant certainement au cartilage de Meckel. Les cuspidés à arêtes lisses, dont la première est toujours la plus élevée, décroissent, plus régulièrement de taille en direction distale et l'inclinaison de leur axe vers la commissure est la même pour tous les denticules. Ceux-ci, sur la seule dent entière, sont au nombre de 3, et, à leur suite, on remarque un prolongement lisse et tranchant de la couronne (Pl. I, fig. 3).

La base, très rarement conservée, est haute et passablement plus épaisse que chez les genres actuels de la famille des Hexanchidae. Bien que ses foramina soient peu observables, elle semble bien en être au stade indifférencié tel que le définit ED. CASIER (1947).

Je n'ai pu dégager de dents unicuspidés ni de ces petites couronnes qui, par leur galbe et la présence possible de stries sur la face labiale, peuvent parfois rappeler les denticules de la muqueuse buccale et qui se trouvent chez l'actuel *Hexanchus* sur le palatocarré près de la commissure.

Les dents ne semblent pas être creuses comme les décrit EASTMAN qui s'est probablement basé pour cette observation sur quelques couronnes jeunes ou vidées accidentellement par suite du mauvais état de la dentine de la zone interne et réduites ainsi artificiellement à l'état de cônes creux. Le cas est identique à celui que j'avais décrit à propos des dents d'Arzo (DE BEAUMONT 1960). La structure est très probablement trabéculaire, mais comme cette conclusion se base sur une observation par transparence, je ne saurais l'affirmer avec une totale certitude.

La région branchiale est allongée, mais il n'est pas possible de dénombrer les arcs bien que certains cératobranchiaux puissent se distinguer très faiblement.

Il ne reste presque plus rien de la ceinture pectorale et des pièces basales des nageoires. Ces dernières présentent un aspect très spécial. Elles sont falciformes et apparemment environ deux fois plus larges que longues alors qu'elles affectent chez les Hexanchidae actuels la forme d'un triangle presque équilatéral. Elles étaient renforcées par une quinzaine de rayons.

Les pelviennes, très mal conservées, ne laissent voir que la base allongée de la nageoire du côté droit de l'animal. La représentation qui en est donnée par EASTMAN, JAEKEL et VOLTA me paraît très erronée.

La dorsale assez longue semble relativement symétrique et se trouve située très en retrait.

L'anale située sous la dorsale ne se distingue qu'à peine et sa forme exacte est inconnue.

De la caudale on ne voit que la région antérieure du lobe hypochordal.

La colonne vertébrale devait compter environ 130 vertèbres sur la portion conservée. Celles-ci, souvent en mauvais état ou absentes, sont un peu plus larges que longues dans la région du tronc. Dans la partie caudale, elles se raccourcissent encore et les haemapophyses et neurapophyses se distinguent assez faiblement. La colonne vertébrale a l'air solide et des faibles calcifications radiaires semblent parfois visibles (Pl. I, fig. 4).

Il existe çà et là de très nombreuses écailles placœides (fig. 1). Leur forme est évidemment très variable suivant l'endroit du corps où on les observe. Sur le tronc

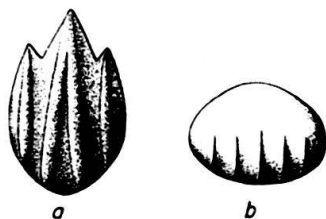


Fig. 1. *Notidanus cuvieri* (AG.), Monte Bolca, Eocène, Muséum Paris.
Ecaïlles placœides. a : écaïlle du tronc ; b : écaïlle d'une paupière.

de l'animal elles affectent le plus souvent la forme d'une feuille à 3 pointes postérieures dont la médiane est la plus proéminente. Elles portent généralement 4 carènes complètes dont celles du centre confluent à l'arrière du denticule, dessinant ainsi une sorte de V plus ou moins ouvert en direction de la tête de l'animal. Les deux autres, plus latérales, restent indépendantes sur tout leur parcours (fig. 1a). Sur les nageoires, au fur et à mesure que l'on s'éloigne du tronc, les écailles deviennent de plus en plus circulaires et leurs carènes s'effacent graduellement. Sur le bord d'attaque de la pectorale se remarquent les denticules très agrandis signalés à cet endroit par DANIEL (1934) chez les formes actuelles. Des écailles se voient également sur ce qui devait être une paupière de l'animal (fig. 1b ; voir aussi DANIEL 1934, p. 267).

Remarques générales

Le genre *Notidanus* connu par ses dents isolées depuis le Lias moyen (DE BEAUMONT 1960) n'est représenté dans les collections paléontologiques que par de très rares squelettes. L'un de ceux-ci, l'original de *N. muensteri* AG. de BEYRICH (1849) du Jurassique supérieur de Bavière, fut détruit à Munich pendant la deuxième guerre mondiale. Il ne nous reste de cette pièce que le dessin schématique et les brèves descriptions de BEYRICH (1849) et WAGNER (1863) ainsi qu'une bonne étude de la colonne vertébrale par C. HASSE (1879-85).

Les autres fossiles complets de *Notidanus* proviennent du Mont Liban en Syrie et comprennent, outre le type de *N. gracilis* DAVIS, quelques pièces ramenées de deux expéditions par le Professeur C. ARAMBOURG et son assistante J. SIGNEUX.

La colonne vertébrale semble très bien calcifiée et ceci sur toute son étendue. Toutefois C. HASSE (1879-1885, p. 51) à propos du *Notidanus muensteri* AG., original de BEYRICH (1849), insiste sur le fait que l'organe axial, qui chez cette dernière pièce a aussi l'air plus solide que chez les formes actuelles, est en réalité très semblable à celui d'*Heptranchias cinereus*. L'illusion d'une plus grande solidité serait dûe, d'après HASSE, aux conditions de fossilisation. Il semble toutefois que chez *Notidanus cuvieri* (AG.), les doubles cônes vertébraux soient mieux individualisés que chez *Heptranchias cinereus* et *Notidanus muensteri* AG. De plus on note, dans la région de la colonne vertébrale située immédiatement en arrière des pectorales, la présence de faibles calcifications radiaires qui n'ont été décrites ni chez l'original de BEYRICH (1849) ni chez aucune autre espèce. Ces faits, assez déroutants pour la compréhension de la phylogénie des Notidanoidea, ne pourront trouver leur explication que lorsque nous disposerons d'un matériel de comparaison suffisant.

Les dents ne diffèrent fondamentalement de celles des formes actuelles que par la plus grande épaisseur probable de la base. L'influence de ce trait sur le remplacement des dents a été étudié dans un travail antérieur (DE BEAUMONT 1960).

La présence du genre *Notidanus*, même sous forme de dents isolées, n'avait pas encore été signalée au Mont Bolca.

Doit-on laisser subsister le nom de *Notidanus cuvieri* (AG.) ou bien cette espèce peut-elle tomber en synonymie avec une autre forme eocène? Les Hexanchidae signalés de cette période sont rares. Nos dents se distinguent de celles de *N. microdon* AG. et *N. serratissimus* AG. par leurs cuspides moins nombreuses, moins étroites, moins inclinées et moins régulières et par leur taille plus réduite. Aucune des rares couronnes visibles ne présente la première cuspide très agrandie, recourbée et tordue du *N. ancistrodon* ARAMBOURG. Leur petitesse les éloigne provisoirement du *N. primigenius* AG. et du *N. loozi* VINCENT. (WOODWARD 1886, 1889).

La forme du Mont Bolca a peut-être plus de parenté avec *N. gracilis* DAVIS du Sénonien du Mont Liban (DAVIS 1887). Comme je ne suis pas sûr du tout de la possibilité d'une telle homologation, je garderai provisoirement le nom de *N. cuvieri* (AG.)

Si je juge plus commode de conserver le vieux nom de *Notidanus* aux formes fossiles de la famille des Hexanchidae dont le nombre de fentes branchiales n'est pas directement observable, c'est que la distinction entre les genres *Hexanchus*, *Heptranchias* et *Notorhynchus* serait très aléatoire sur une pièce aussi mal conservée que le *N. cuvieri* (AG.). Si la denture rappelle *Notorhynchus* et *Hexanchus*, ce dernier genre semble être exclu par suite de l'état de calcification de la colonne vertébrale. Toutefois, je ne sais si le squelette axial a été étudié chez *Notorhynchus*. Dans ces conditions il vaut mieux garder le vieux nom de *Notidanus cuvieri* (AG.) en attendant un matériel plus complet.

Il va sans dire que l'attribution au genre *Notidanus* de la pièce du Muséum de Paris n'est valable que pour cet exemplaire à l'exclusion provisoirement des autres Sélaciens rangés aussi sous le nom de *Galeus (Scoliodon) cuvieri* AG. par JAEKEL et EASTMAN et qui se trouvent dans les Musées de Padoue et Bologne (Vérone?). Ces derniers sont-ils vraiment des Carcharinidae? Il est impossible de répondre à cette question d'après les dessins et descriptions publiés jusqu'à ce jour. Une certaine confusion semble régner à propos de ces Sélaciens et il est souvent difficile de dire à partir de quels exemplaires les auteurs ont tiré leurs diverses conclusions.

Nous terminerons par une remarque de portée plus générale. Nous avons constaté plus haut que la base était souvent absente chez les dents de *Notidanus cuvieri* (AG.). Ce phénomène très général chez les dents de Sélaciens fossiles peut avoir trois causes:

1) Il peut s'agir d'une dent jeune qui appartenait à la région la plus linguale d'une file. Nous savons en effet qu'au cours de l'ontogénèse la base ne se forme qu'après l'édification presque complète de la couronne (MARQUARD 1946, DE BEAUMONT 1959).

2) Nous pouvons avoir affaire à une dent tombée de la bouche d'un Sélacien après l'ostéoclasie qui suit normalement son passage en fonction. Ce processus de destruction dû à des monocaryocytes attaque d'abord la base (BUDKER 1938).

3) Enfin la base peut manquer par suite d'une destruction post-mortem dans le sédiment et causée par des agents mécaniques ou chimiques. Elle est en effet tou-

jours moins solide que la couronne, car il lui manque le revêtement protecteur de l'orthodentine et de la vitrodentine. Dans ce 3^{me} groupe nous rangeons aussi les possibilités de destruction dues aux microorganismes perforants tels que le *Mycelites ossifragus* (PEYER 1945).

Du point de vue de la fréquence relative de ces trois éventualités de rencontrer une dent d'Elasmobranch sans base dans un sédiment, nous pensons que les deux derniers cas se retrouvent le plus souvent alors que le premier doit être plus rare.

Notons enfin que dans ces trois cas une couronne isolée, même si elle appartient théoriquement à un genre où la structure est compacte c'est-à-dire comprenant un noyau de dentine trabéculaire, peut présenter l'aspect d'un cône creux qui caractérise normalement les dents de certains Sélaciens bien définis. Il s'agirait dans le premier cas d'une dent très jeune où la dentine externe, dont l'élaboration précède celle du noyau, est encore seule formée. Pour le deuxième cas, nous savons que le processus ostéoclasique qui précède la chute attaque non seulement la dentine de la base, mais aussi plus tard celle de la couronne en commençant par la zone interne. Dans le troisième cas, nous aurions affaire à une destruction très poussée de la dentine trabéculaire de la couronne qui est plus fragile que l'orthodentine. (BUDKER 1938, MARQUARD 1946, JAMES 1953, DE BEAUMONT 1959, 1960).

Quelques mesures de *Notidanus cuvieri* (AG.).

Longueur conservée	69	cm
Longueur totale estimée	100	cm env.
Envergure des pectorales	24,5	cm
Largeur de la pectorale	14	cm
Longueur de la pectorale	7	cm
Largeur du corps au niveau de la pectorale	10,5	cm
Distance entre l'extrémité antérieure du corps et la pectorale	16	cm
Hauteur de la dorsale	3,5	cm
Nombre de vertèbres conservées	130	

BIBLIOGRAPHIE

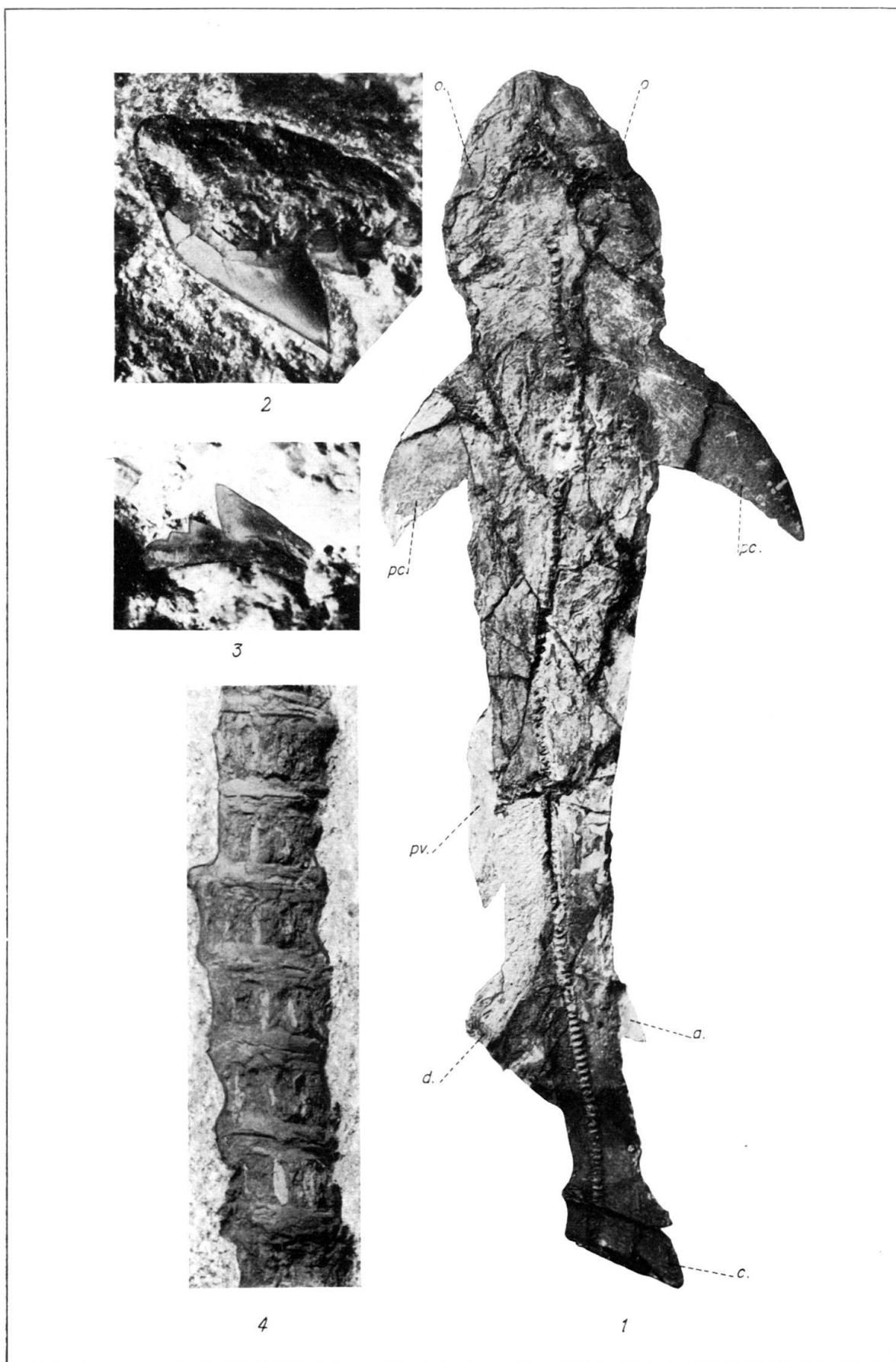
- AGASSIZ, L. (1833-1843) : *Recherches sur les Poissons fossiles*. Vol. 3.
- ARAMBOURG, C. et SIGNEUX, J. (1952) : *Les Vertébrés fossiles des gisements de phosphates*.
- BEAUMONT, G. DE (1959) : *Recherches sur la denture et la cavité orale d'Alopias vulpinus Bonat.* Rev. suisse Zool., 66.
- (1960) : *Contribution à l'étude des genres Orthacodus Woodw. et Notidanus Cuv. (Selachii)*. Mém. Soc. pal. Suisse (sous presse).
- BEYRICH, C. (1849) : *Reise nach Kehlheim, Injoldstadt, Eichstädt, Solnhofen und Pappenheim*. Zeit. Deut. Geol. Ges. 1.
- BERTIN, L. (1958) : *Denticules cutanés et dents*, dans P. GRASSÉ : *Traité de Zoologie, Tome XIII, Agnathes et Poissons*, fasc. 1.
- BUDKER, P. (1938) : *Les cryptes sensorielles et les denticules cutanés des Plagiostomes*. Ann. Inst. Océanogr. 18.
- CASIER, Ed. (1947) : *Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii*. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 23.
- DANIEL, J. F. (1934) : *The Elasmobranch Fishes*. 3rd. ed.
- DAWIS, J. W. (1887) : *The fossil Fishes of the Chalk of Mount Lebanon in Syria*. Sci. Trans. Roy. Dublin Soc. II ser. 3.

- EASTMAN, C. R. (1904) : *Descriptions of Bolca Fishes*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 46.
- (1905) : *Les types de Poissons fossiles du Mont Bolca au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris*. Mém. Soc. Géol. France Mém. 34.
 - (1911) : *Fishes of the upper Eocene of Monte Bolca* in : *Catalogue of the fossil Fishes in the Carnegie Museum*. Mem. Carnegie Mus. 4.
- HASSE, C. J. F. (1879-1885) : *Das natürliche System der Elasmobranchier*. 3 parties.
- JAEKEL, O. (1894) : *Die eocänen Selachier von Monte Bolca*. Berlin.
- JAMES, W. W. (1953) : *The Succession of Teeth in Elasmobranchs*. Proc. Zool. Soc. London, 123.
- LANDOLT, H. H. (1947) : *Über den Zahnwechsel bei Selachiern*. Rev. suisse Zool. 54.
- MARQUARD, E. (1946) : *Beiträge zur Kenntnis des Selachiergebisses*. Rev. suisse Zool. 53.
- OWEN, R. (1840-1845) : *Ondotography*. 2 vol. Londres.
- PEYER, B. (1945) : *Über Pilze und Algen in tierischen Hartsubstanzen*. Arch. Julius Klaus-Stiftung, 20.
- VOLTA, A. (1797) : *Ittiolitologia Veronese*. Vérone.
- WAGNER, A. (1863) : *Monographie der fossilen Fische aus den lithographischen Schieferen Bayerns*. Abh. K. Bayer. Akad. Wiss. Math. Nat. Kl. 9.
- WOODWARD, A. S. (1886) : *Palaeontology of the Selachian Genus Notidanus*. Geol. Mag. (N. S.) 3.
- (1889) : *Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum*. Part 1 : *Elasmobranchi*.
-

Planche I

Notidanus cuvieri AG. Eocène du Mont Bolca.

- Fig. 1. Aspect général du type. $\times \frac{1}{4}$. a : anale ; c : caudale ; d : dorsale ; o : œil ; pc : pectorale ; pv : pelvienne.
- Fig. 2. Dent de la mâchoire supérieure. $\times 7,5$.
- Fig. 3. Dent de la mâchoire inférieure. $\times 7,5$.
- Fig. 4. Quelques vertèbres du tronc. $\times 2$.



8. — GÉRARD DE BEAUMONT (Lausanne): **Observations préliminaires sur trois Sélaciens nouveaux du Calcaire lithographique d'Eichstätt (Bavière)**¹⁾ Avec une planche (I) et 9 figures dans le texte

Introduction

Lors d'un séjour malheureusement trop bref à Eichstätt, j'ai pu examiner trois Sélaciens de même espèce provenant du calcaire lithographique des environs de cette localité. Ce travail me fut permis grâce à l'amabilité du Professeur F. MAYR que je tiens à remercier vivement ici pour l'accueil si bienveillant qu'il me réserva dans son Institut de la «Philosophische-Theologische Hochschule» et pour les facilités qu'il m'accorda afin d'étudier en Suisse une partie du matériel. La denture de l'un des Sélaciens fut préparée à Zurich par Monsieur R. SCHWEIZER à qui j'exprime toute ma reconnaissance. Malheureusement, la plus grande partie du corps n'a pas pu être dégagée et reste cachée dans le sédiment. Cette circonstance défavorable, à laquelle s'ajoute surtout le manque de temps dont je disposai à Eichstätt pour examiner le reste du matériel, contribue à rendre ces descriptions assez superficielles et j'espère avoir, un jour, la possibilité de les compléter.

Description

Comme ces Sélaciens se présentent pour l'observation dans des conditions diversement favorables suivant la pièce considérée, il m'a paru utile de les caractériser rapidement.

1^{re} pièce: étiquetée à tort dans les collections de la «Philosophische-Theologische Hochschule» comme *Orthacodus nitidus* WAGN. par E. STROMER VON REICHENBACH. Très mal conservée, elle montre quelques dents, de très nombreuses écailles placoides et laisse vaguement deviner par place les contours du corps (fig. 4, 5, 6, 7, 8, 9).

2^e pièce: inédite. Très bien conservée, elle se présente en vue ventrale. La partie postérieure du corps, vue de côté, a probablement été légèrement étirée en longueur par la pression du sédiment (fig. 1 et pl. I, fig. 1-6).

3^e pièce: inédite. Sa denture est seule préparée, mais l'extrémité caudale du corps est cependant dégagée. Le tronc est exposé en vue ventrale, la queue en vue latérale (fig. 2).

La tête, très obtuse, est aussi large que longue. Des replis dermiques, peu découpés, entourent une bouche subterminale et largement fendue. Les dents ont une taille maximum d'un centimètre environ. Les couronnes, minces et étroites, décrivent une courbure en S assez accusée et présentent parfois une légère torsion (fig. 3 et 5 et pl. I fig. 1). Certaines d'entre elles, de taille réduite, portent des denticules accessoires. Les arêtes mésiale et distale sont nettement marquées. La base, parfois bien conservée, est remarquablement volumineuse et profondément divisée en deux lobes, surtout sur sa face labiale. De petites dents, peu acuminées, occupent une position proche de l'angle des mâchoires (fig. 7).

¹⁾ Présenté à l'Assemblée annuelle de la Société paléontologique suisse à Lausanne, le 12 septembre 1959.

La région branchiale, bien conservée du côté droit chez le deuxième exemplaire, offre une particularité assez intéressante. En effet, les deux cératohyals, à extrémité mésiale élargie, viennent en contact sur le plan de symétrie de l'animal. Les hypobranchiaux 2 et 3, les cératobranchiaux 1-3 peuvent encore se distinguer nettement de même que l'extrémité supérieure des épibranchiaux 1-4, alors que toutes les autres pièces ont presque entièrement disparu (pl. I, fig. 2). Du côté gauche du deuxième exemplaire à peu près rien n'a subsisté de cette région du squelette.

La ceinture pectorale se déploie en demi-cercle et présente une tête d'articulation pour la nageoire remarquablement proéminente. Le métaptérygium, en forme de faux, porte la grande majorité des rayons cartilagineux. Il est cependant plutôt court et situé remarquablement en avant car son extrémité distale atteint à peine le milieu de la ligne d'insertion de la nageoire (pl. I, fig. 3). Les deux premières pièces basales sont moins bien conservées.

Les pectorales, plus longues que larges, ont leur extrémité distale assez peu anguleuse. Le bord d'attaque est presque droit, la marge postérieure fortement lobée.

La ceinture pelvienne est formée d'une barre presque droite et assez étroite; les basiptérygia des nageoires atteignent sa longueur. Les nageoires pelviennes sont très arrondies

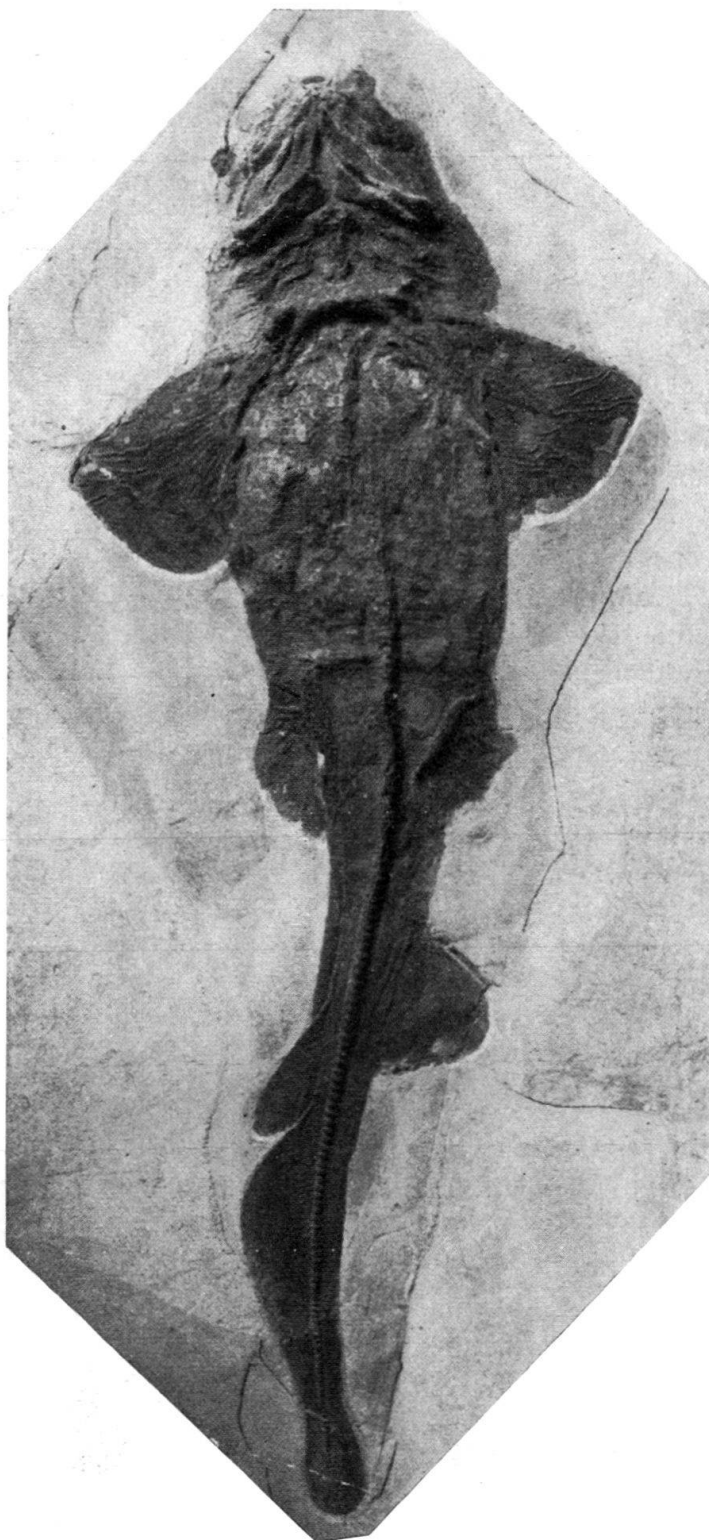


Fig. 1. Exemplaire No 2. Longueur totale : 95 cm.

et une distance égale (fig. 1) ou inférieure (fig. 2) à leur longueur les sépare des nageoires pectorales.

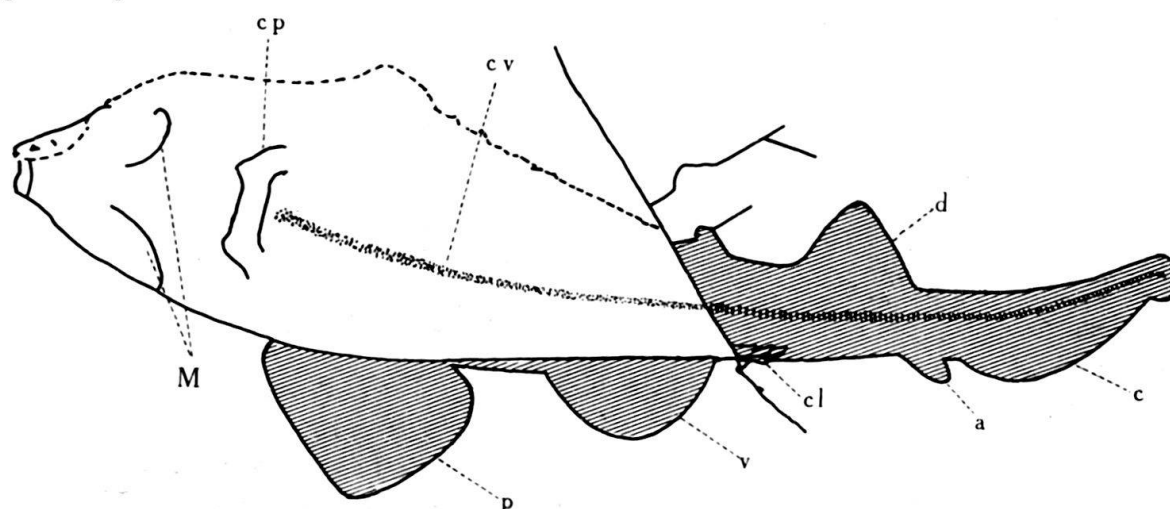


Fig. 2. Exemplaire No 3. a : nageoire anale ; c : nageoire caudale ; cl : clasper ; c.p. : ceinture pectorale ; c.v. : colonne vertébrale ; d : deuxième dorsale ; M : cartilage de Meckel ; p : nageoire pelvienne ; v : nageoire ventrale. Longueur totale : 78 cm.

Les principales mensurations des deux derniers fossiles sont les suivantes :

	2 ^e exemplaire	3 ^e exemplaire
Longueur totale	95 cm	72 cm
Distance entre l'extrémité antérieure et la ceinture pectorale . .	14 cm	12,7 cm
Largeur du corps à la hauteur de la ceinture pectorale . . .	19 cm	—
Distance entre les ceintures	23 cm	—
Distance entre la nageoire pectorale et la nageoire ventrale (le long du corps)	8,5 cm	7 cm
Largeur de la pectorale	10 cm	8 cm
Longueur de la nageoire pectorale	13 cm	11,5 cm
Envergure des nageoires pectorales	38 cm	33 cm
Hauteur de la nageoire dorsale	6,5 cm	5 cm
Longueur de la nageoire anale	6,5 cm	5 cm
Longueur de la nageoire caudale	26 cm	16,5 cm

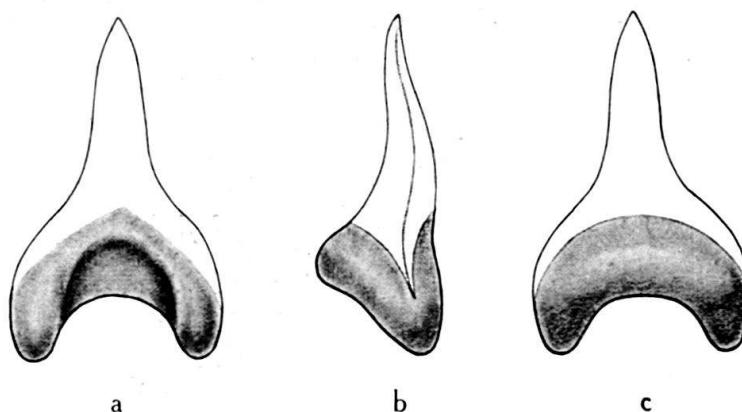


Fig. 3. Dent mésiale, reconstituée et un peu schématisée. a : vue labiale ; b : vue de côté ; c : vue linguale. $\times 4$ env.

La deuxième dorsale, seule visible, est symétrique et assez anguleuse. Sa hauteur égale sa longueur. La base du bord de fuite se situe au-dessus du milieu de l'anale. Celle-ci, de petite taille et accolée à la caudale chez le deuxième exemplaire, en est un peu plus distante chez le troisième (fig. 1 et 2).

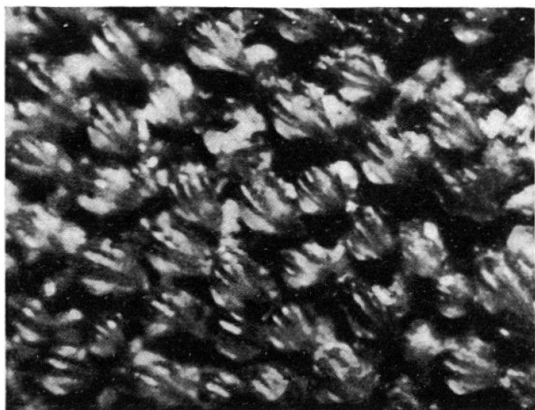


Fig. 4. Exemplaire No 1. Denticules dermiques fortement grossis.



Fig. 5. Exemplaire No 1. Dents mésiales. $\times 1,8$.

La caudale, très allongée et remarquablement peu hétérocerque, montre un lobe hypochordal très peu accusé et un lobe apical arrondi (pl. I, fig. 5 et 6).

Les vertèbres, d'apparence très solide, sont un peu plus larges que longues et laissent voir des calcifications radiaires.

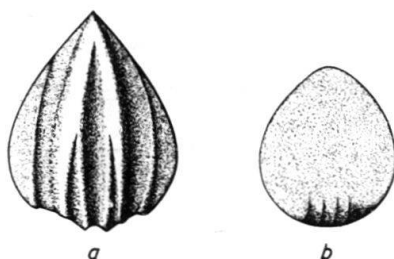


Fig. 6. Exemplaire No 1. Denticules dermiques. a : région du tronc ; b : base de la pectorale. $\times 40$.

Les denticules dermiques, très nombreux sur l'empreinte du premier exemplaire, présentent une couronne dressée sur une plaque basale quadrangulaire assez étendue (fig. 4 et 6). La face antérieure porte d'une part 2 carènes latérales généralement complètes et toujours indépendantes sur toute leur longueur et, au centre, soit deux carènes indépendantes, soit quatre carènes qui fusionnent deux par deux à partir d'un certain point de leur parcours. Sur les flancs de l'animal et sur les nageoires, les écailles placoïdes sont très aplaties et les carènes incomplètes ou absentes. Les couronnes des denticules semblent avoir une position très horizontale mais cette disposition n'est pas naturelle. Les écailles placoïdes ont dû basculer en arrière par suite de la pression du sédiment ; ceci est prouvé par l'inclinaison de la plaque basale qui est ici oblique par rapport à la surface du corps, alors que chez les Sélaciens elle est toujours dans le même plan (fig. 8).

Le troisième exemplaire montre l'extrémité d'un organe copulateur (clasper).

Les recherches histologiques effectuées se bornent à l'examen de la structure interne des dents et des denticules dermiques. Les dents présentent un noyau de

dentine trabéculaire recouvert d'un manteau d'orthodentine (fig. 9 a, b). Cette dernière couche très nettement séparée de la zone interne, apparaît aussi épaisse que chez *Orthacodus* et, partant, plus considérable que chez beaucoup d'Isuridae (DE BEAUMONT, 1960). Elle est recouverte de vitrodentine. Les canaux pulpaire du noyau présentent une irrégularité que l'on retrouve souvent chez les couronnes hautes et étroites. La figure 9 b montre quelques odontoplastes dans la dentine trabéculaire.

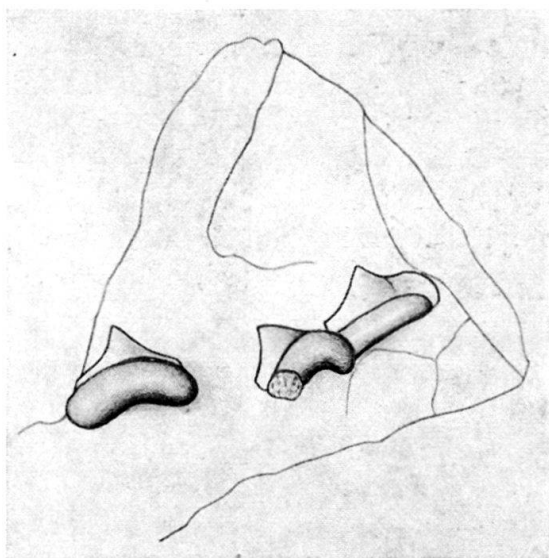


Fig. 7. Exemple No 1. Dents distales. $\times 5$ env.

Les denticules dermiques semblent présenter une cavité centrale d'où divergent des canalicules dentaires irrégulièrement ramifiés. La coupe, assez épaisse, ne permet pas d'en dire davantage (fig. 9 c).

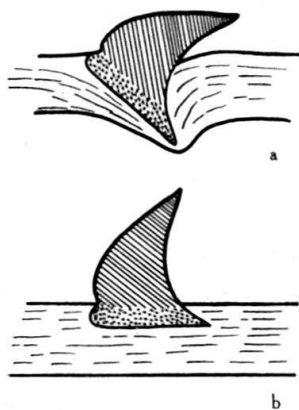


Fig. 8. Exemple No 1. a : position actuelle des denticules sur l'empreinte ; b : position naturelle probable. Schématique.

Affinités

En ce qui concerne la position taxonomique de ces trois Sélaciens et malgré l'imperfection de ces descriptions dûe aux raisons indiquées dans l'introduction, nous pouvons tirer de cette étude les conclusions suivantes:

Les trois pièces appartiennent à la même espèce malgré les quelques différences constatées dans les mensurations des deux fossiles les mieux conservés.

Pour déterminer leur position taxonomique, nous procéderons par éliminations successives.

1) Le type de suspension des mâchoires reste indéterminable.

2) La présence d'une colonne vertébrale bien calcifiée écarte nos trois pièces des Cladoselachi et des Hybodontoida.

3) L'absence d'épines aux nageoires dorsales les rejette de plus du sous-ordre des Heterodontoidea et presque à coup sûr des Squaloidea. Dans ce dernier sous-ordre, seuls peuvent entrer en ligne de compte les Rhinidae, les autres formes sans épines dorsales étant manifestement très évoluées, voire dégénérées. Malgré des similitudes assez grandes dans le contour du corps, l'aplatissement dorso-ventral des *Squatina* contemporains de nos trois pièces atteint déjà un degré considérable et leur nageoire anale manque complètement. De plus, les différences se remarquent dans la répartition des radiales sur les pièces basales de la pectorale (QUENSTEDT, 1885,

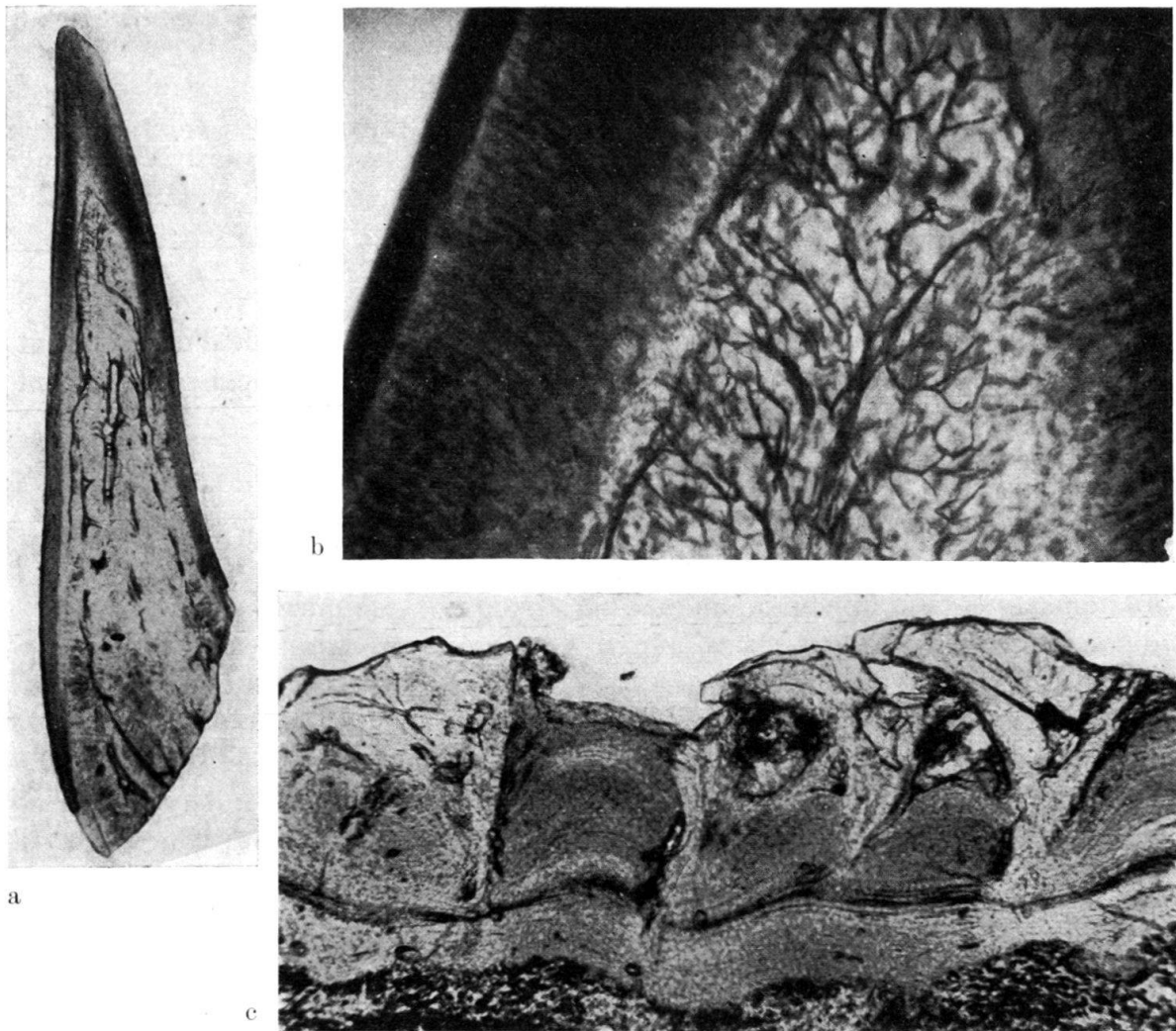


Fig. 9. Histologie. A gauche : couronne à noyau de dentine trabéculaire. $\times 16$ env. A droite, en haut : pointe de la même couronne. Au centre la dentine trabéculaire ; de part et d'autre l'orthodentine qui, à gauche, montre le revêtement de vitrodentine ; fortement grossi. A droite, en bas : denticules dermiques. $\times 60$.

Tab. 22, fig. 4 et DINKEL, 1920, p. 23). Notons en passant que la conformation de la pectorale chez *Squatina* est un argument de plus pour écarter ce Sélacien des Batoidea, groupe où l'expansion vers l'avant de la nageoire résulte du grand développement du seul protérygium. Enfin les trois Sélaciens dont nous nous occupons ici ne portent pas le long rostre garni de dents qui pourrait contribuer à les rapprocher des Pristiophoridae ou des Pristidae.

4) Rien dans la forme des dents n'autorise à les classer parmi les Notidanoidea.

5) L'aspect général du corps ne permet pas de les rattacher aux Batoidea.

6) On peut donc les ranger sans hésitation parmi les Galeoidea. Dans ce sous-ordre, à quelle famille allons-nous les attribuer ?

Par la forme générale du corps, ils présentent de fortes analogies avec les petits Orectolobidae du Jurassique supérieur. Ces derniers sont connus par les quatre espèces: *Phorcynus catulina* THIOL. (V. THIOLLIÈRE, 1854, p. 9, Pl. 3, fig. 2); *Crossorhinops* (*Paleoscyllium*) *minus* (WOODW.) (A. SMITH-WOODWARD, 1889, p. 339, Pl. XVI, fig. 4); *Orectolobus* (*Crossorhinus*) *jurassicus* (WOODW.) (A. SMITH-WOODWARD, 1918, p. 231, Pl. I, fig. 1); *Corysodon cirinensis* DE SAINT-SEINE (P. DE SAINT-SEINE, 1949, p. 14, fig. 7 et 8, et Pl. I, fig. C, D).

Les deux premières espèces doivent probablement tomber en synonymie. Les dents sont connues chez *Phorcynus*, *Orectolobus* et *Corysodon*. On trouvera une excellente discussion de ces Orectolobidae ainsi que d'autres Sélaciens de la même époque dans le travail de P. DE SAINT-SEINE (1949) sur les Poissons du calcaire lithographique de Cerin (voir aussi p. 324 de ce travail).

Nos pièces, par leur silhouette, se rapprochent surtout d'*Orectolobus* (*Crossorhinus*) *jurassicus* (WOODW.) dont elles diffèrent cependant par les particularités suivantes:

1) Elles sont de taille beaucoup plus considérable, mesurant, pour les deux exemplaires utilisables, 95 et 72 cm contre 17 cm pour *Orectolobus jurassicus* (WOODW.).

2) Leur tête est proportionnellement plus courte et plus large.

3) L'écartement des ceintures et, partant, des nageoires paires, est supérieur.

4) La forme des pectorales est différente (ce trait a une valeur relative car l'aspect des nageoires est très tributaire de leur déploiement au moment de la fossilisation).

5) La première dorsale est vraisemblablement plus avancée.

6) L'anale est plus développée.

Une partie de ces différences indiquent une forme plus pélagique qu'*Orectolobus jurassicus* (WOODW.). La position dressée des couronnes des écailles placoides empêche toutefois de considérer les Requins d'Eichstätt comme des Sélaciens eunectiques.

Quelques particularités de leur squelette ont une certaine importance taxonomique. Tout d'abord la disposition des pièces basales de la pectorale est assez intéressante. Chez le deuxième exemplaire, malgré le mauvais état de conservation du proptérygium et du mésoptérygium, il est néanmoins visible que le métaptérygium porte la grande majorité des rayons basaux (Pl. I, fig. 3). Ce point montre un niveau évolutif différent de celui atteint par *Phorcynus catulina* THIOL. dont nos Sélaciens se rapprochent par ailleurs. Les pectorales des autres petits Orectolobidae du Jurassique sont dans un état de conservation qui ne permet pas l'étude de cette région. La disposition des pièces basales de la pectorale des Orectolobidae, où le

mésoptérygium et le métaptérygium portent un nombre égal de radiales, passe pour primitive; une répartition semblable peut en effet s'observer chez quelques Hybodontes (C. BROWN, 1900, fig. 1, p. 153, T. XV, fig. 1; E. KOKEN, 1907, T. II). Les pectorales de quelques Cladoselachi du Dévonien figurés par J. A. MOY-THOMAS (1936, p. 266, fig. 5 et p. 268, fig. 7) montrent par contre un métaptérygium beaucoup plus considérable que le mésoptérygium et portant bien plus de rayons. Il en va de même chez certaines formes généralement considérées comme primitives (p. ex. *Chlamydoselachus anguineus* GARMAN, 1885, Pl. XI).

Si les calcifications radiaires des vertèbres de nos Sélaciens devaient être l'indice d'une structure réellement astérospondyle, ce qui n'est pas assuré (WHITE, 1937), ce fait indiquerait une parenté probable avec les Isurida White mais les éloignerait par contre des Orectolobidae du Jurassique qui semblent être encore cyclospondyles ou tectospondyles (DE SAINT-SEINE, 1949).

La disposition des deux cératohyals venant en contact sur le plan de symétrie de l'animal constitue un second trait digne d'être mentionné bien que beaucoup moins important. Elle n'a été décrite à ma connaissance que chez *Carcharias americanus* MIT. (FÜHRBRINGER, 1903, T. XVII, fig. 20) et chez *Chlamydoselachus anguineus* GARM. (GARMAN, 1885, Pl. IX), de même que pour les espèces fossiles *Synechodus dubriensis* (MACKIE) (SMITH-WOODWARD, 1910, Pl. XLV, fig. 7a), *Hybodus bassanus* WOODW. (SMITH-WOODWARD, 1915, Pl. I, fig. 1a et Pl. II fig. 1b) et *Palaeospinax priscus* (EGERTON) (EGERTON, 1872, Pl. VII, fig. 1).

Une particularité que nos trois Sélaciens partagent avec une grande partie des formes contemporaines du Kimmeridgien supérieur réside dans la très grande longueur des insertions des nageoires (voir fig. 1 et 2 de ce travail et, comme résumé, WHITE, 1937, fig. 8 à 11 et DE SAINT-SEINE, 1949, fig. 7). Ce trait, bien qu'exagéré par la fossilisation, n'en est pas moins réel et présente une certaine importance.

Ces trois fossiles dont j'ai mis en lumière plus haut les ressemblances dans la silhouette du corps avec les Orectolobidae ne peuvent cependant entrer dans le cadre de cette dernière famille, à cause surtout du galbe de leurs dents.

Celles-ci, par la forme élancée et recourbée en S de la couronne et par la base très profondément divisée en deux lobes et dont la face inférieure ne montre généralement pas de sillon, sont très semblables à celles des Carchariidae, et ceci malgré la rareté des dents à denticules accessoires. Or, cette dernière famille dérive directement des Orectolobidae (E. G. WHITE, 1937), qui, eux, représentent la souche des Galeoidea. Rien dans la disposition de leur squelette ne s'opposerait à ce que les trois Sélaciens d'Eichstätt soient des Carchariidae; bien plus, certaines caractéristiques telles que la répartition des radiales sur le métaptérygium de la pectorale sont des arguments en faveur de cette dernière suggestion. Ils ont encore beaucoup de traits d'Orectolobidae et, pour se convaincre de leur position intermédiaire entre ces deux familles, il suffit de les soumettre aux critères de séparation des «super-familles» des Orectoloboidea et des Odontaspoidea donnés par WHITE (1937, p. 102). Ils ont moins de traits communs avec les Isuroidea.

Je placerais en définitive ces Requins, dont l'intérêt pour la phylogénie des Galeoidea est considérable, dans la famille des Carchariidae en me basant surtout sur l'aspect de la denture. Il me paraît indispensable de ranger ces formes du Jurassique supérieur dans un genre nouveau. Je propose *Palaeocarcharias* n. gen. et je

dédie l'espèce à E. STROMER VON REICHENBACH qui, le premier, détermina en collection un de ces Sélaciens. Le nouveau nom sera donc :

Palaeocarcharias stromeri n. gen. n. sp.²⁾

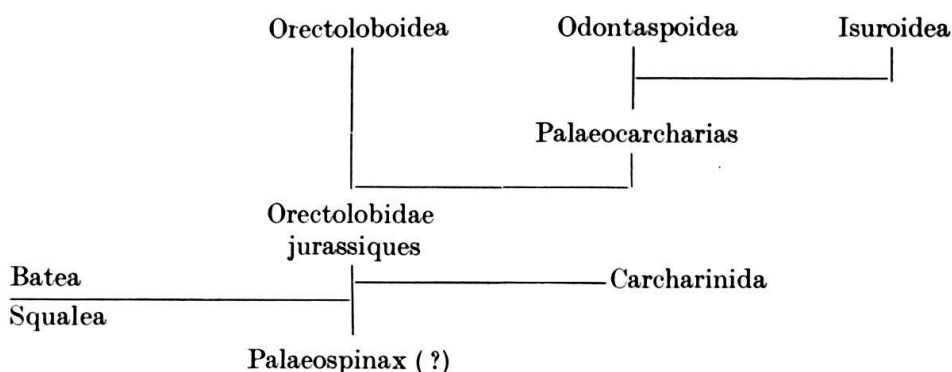
Diagnose: Sélacien pélagique, à corps fusiforme, de taille moyenne, pouvant atteindre un mètre et peut-être plus. Tête arrondie et courte, bouche large et subterminale. Dents antérieures pointues, à couronne généralement unicuspidée, mince et étroite, pas très haute (max. 1 cm). Base profondément divisée en deux lobes. Couronnes distales basses et peu cuspidées. Dents formées histologiquement d'un noyau de dentine trabéculaire recouvert d'orthodentine. Denticules dermiques présentant très généralement des carènes longitudinales. Vertèbres un peu plus larges que longues, d'aspect solide, à calcifications radiaires de type inconnu. Région postérieure du corps grêle et un peu plus courte que le tronc. Première dorsale au-devant ou au-dessus des ventrales; deuxième dorsale grande, symétrique, un peu plus haute que le corps au niveau de l'insertion et située peu en retrait des ventrales. Caudale courte à axe bas; lobe inférieur très peu accentué et lobe apical arrondi. Anale située sous la retombée de la deuxième dorsale et très proche de la caudale. Ventrales très arrondies, distantes des pectorales d'une demi-longueur de base au minimum. Pectorales à extrémité peu anguleuse, remarquablement longues par rapport à leur largeur, très probablement tribasales, le métaptérygium falciforme portant la majorité des rayons basaux.

Le type du genre *Palaeocarcharias* est l'espèce *P. stromeri*.

Le type de l'espèce est le deuxième exemplaire tel que nous l'avons défini p. 315.

Je rattache non sans quelque doute à *P. stromeri* n. gen. n. sp. la dent *Carcharias* (*Odontaspis*) aff. *gracilis* (AG.) signalée par F. BASSANI (1885, p. 79) du Tithonien de Serrada près Rovereto (Tyrol), ainsi que la couronne dentaire décrite par F. J. PICTET (1860, p. 74, Pl. XVII, fig. 1) du Virgulien (Kimmeridgien supérieur) du Jura neuchâtelois sous le nom d'*Odontaspis macer* (QUEN.).

Ce genre représente probablement un des tout premiers pas de l'évolution des Isurida. En se basant, tout en le modifiant légèrement, sur le tableau de la phylogénie des Elasmobranches donné par WHITE (1937), la position de *Palaeocarcharias* n. gen. devrait être la suivante:



Que cette étape ait eu lieu au Jurassique supérieur ne saurait surprendre, car, au Crétacé, le genre *Carcharias* (*Odontaspis*) est déjà assez bien représenté et la

²⁾ Les figures 1 à 9 représentent donc *Palaeocarcharias stromeri* n. gen. n. sp., Calcaire Lithographique d'Eichstätt. Phil.-Theol. Hochschule, Eichstätt.

plupart des auteurs faisaient remonter l'origine de la famille des Carchariidae au Nécomien. Néanmoins BASSANI avait signalé, dès 1885, *C. (Odontaspis) aff. gracilis* (AG.) avec *Carcharodon* sp. dans le Tithonien des Alpes de l'Italie septentrionale.

ANNEXE

Sélaciens modernes au Jurassique

Comme il est question dans ce travail d'Elasmobranches qui occupent au Kimmeridgien supérieur une place importante dans l'évolution des Sélaciens modernes, j'ai réuni dans le tableau ci-dessous les formes du Jurassique apparentées au Galeoidea, Squaloidea et Bateoidea. Dans la première partie, j'ai placé les formes bien étudiées connues par des squelettes en général bien conservés. La seconde division a trait aux Sélaciens représentés par des dents ou des débris divers. Tous les Genres signalés dans cette dernière section n'appartiennent peut-être pas aux Sélaciens modernes, bien que chacun d'entre eux ait été classé, une fois au moins, dans ce groupe, par un paléoichtyologue de renom. J'ai indiqué parfois, par une courte phrase, mon opinion sur la position systématique de ces fossiles. Rappelons, pour terminer, qu'un grand nombre de ces formes ont été discutées dans le magnifique travail de P. DE SAINT-SEINE (1949) et que toute la bibliographie antérieure à 1890 se trouve mentionnée dans la première partie du «Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum» de Sir A. SMITH-WOODWARD.

Genre	Niveau géologique et localité	Description et principaux travaux	Remarques
<i>Formes connues par des squelettes bien conservés</i>			
<i>Corysodon</i> DE SAINT-SEINE	Malm zeta calcaire lithogr. Ain	P. DE SAINT-SEINE, 1949 p. 14, fig. 7, 8, pl. I, fig. C, D.	1 espèce <i>C. cerinensis</i> DE SAINT-SEINE
<i>Crossorhinops</i> WHITE	Malm zeta calcaire lithogr. Bavière	A. SMITH-WOODWARD, 1889, p. 339, pl. XVI, fig. 4. E. G. WHITE, 1936, p. 14-15. E. G. WHITE, 1937, fig. 11, p. 40.	1 espèce <i>C. minus</i> (WOODW.) = <i>Palaeoscyllium minus</i> WOODW. Probablement synonyme de <i>Phorcynis catulina</i> THIOL.
<i>Orectolobus</i> WOODW.	Malm zeta calcaire lithogr. Bavière	A. SMITH-WOODWARD, 1918, p. 235, pl. I, fig. 4.	1 espèce <i>O. jurassicus</i> WOODW.
<i>Phorcynis</i> THIOL.	Malm zeta calcaire lithogr. Ain	F. THIOLLIÈRE, 1854, p. 9, pl. III, fig. 2. P. DE SAINT-SEINE, 1949 p. 9, fig. 1-6, pl. I, fig. C, D.	1 espèce <i>P. catulina</i> THIOL.
<i>Orthacodus</i> WOODW.	Lias, Dogger, Malm (Crétacé) Europe (voir DE BEAUMONT 1960)	L. AGASSIZ, 1833-1843, p. 298, T. 37, fig. 24-29. A. SMITH-WOODWARD, 1889, p. 349-351. G. DE BEAUMONT, 1960.	24 espèces décrites = <i>Sphenodus</i> AG.

Genre	Niveau géologique et localité	Description et principaux travaux	Remarques
<i>Formes connues par des squelettes bien conservés</i>			
<i>Palaeocarcharias</i> n. gen.	Malm zeta calcaire lithogr. Bavière	G. DE BEAUMONT, 1960.	1 espèce <i>P. stromeri</i> n. gen. n. sp.
<i>Palaeoscyllium</i> WAGNER	Malm zeta calcaire lithogr. Bavière	A. WAGNER, 1863, p. 289, pl. V, fig. 2.	1 espèce <i>P. formosum</i> WAGNER
<i>Pristiurus</i> BONAP.	Malm zeta calcaire lithogr. Bavière	C. HASSE, 1879-1885, p. 255, pl. XXXV, fig. 45 et 46. A. SMITH-WOODWARD, 1889, p. 344.	1 espèce <i>P. hassei</i> WOODW.
<i>Squatina</i> ALDRO.	Malm zeta calcaire lithogr. Bavière	G. ZU MUENSTER, 1843, p. 53, pl. I, fig. 4. O. FRAAS, 1854, p. 782, pl. XXVII-XXIX. H. VON MEYER, 1856, p. 3. H. DINKEL, 1920.	3 espèces <i>S. alifera</i> (MUENSTER) = <i>Thaumas alifer</i> MUENSTER = <i>Th. fimbriatus</i> MUENSTER <i>S. acanthoderma</i> FRAAS <i>S. speciosa</i> (VON MEYER) = <i>Th. speciosus</i> VON MEYER
<i>Protospinax</i> WOODW.	Malm zeta calcaire lithogr. Bavière	A. SMITH-WOODWARD, 1918, p. 233, pl. I, fig. 1-3.	1 espèce <i>P. annectans</i> WOODW.
<i>Asterodermus</i> AG.	Malm zeta calcaire lithogr. Bavière	L. AGASSIZ, 1833-1843, p. 381, T. 44, fig. 2-6. A. WAGNER, 1863, p. 311. H. VON MEYER, 1856, p. 9.	2 espèces <i>A. platypterus</i> AG. <i>A. tithaninus</i> VON MEYER
<i>Spathobatis</i> THIOL.	Malm zeta calcaire lithogr. Ain, Bavière Kimmeridgien Boulogne s/Mer	F. THIOLLIÈRE, 1854, p. 7, pl. I, II. A. WAGNER, 1863, p. 313. H. SAUVAGE, 1873, p. 94. P. DE SAINT-SEINE, 1949, p. 21, fig. 12-27, pl. I, fig. B, pl. II, pl. III, fig. A-C.	1 espèce <i>S. bugesiacus</i> THIOL. = <i>S. mirabilis</i> WAGNER = <i>S. morinicus</i> SAUVAGE = <i>Aellopos elongatus</i> MUENSTER = <i>Euryarthra muensteri</i> AG.
<i>Belemnobatis</i> THIOL.	Malm zeta calcaire lithogr. Ain	F. THIOLLIÈRE, 1854, p. 8, pl. III, fig. 1. P. DE SAINT-SEINE, 1949, p. 47, fig. 28-33, pl. III, fig. B, pl. IV, fig. A-C.	1 espèce <i>B. sismondæ</i> THIOL.

Genre	Niveau géologique et localité	Description et principaux travaux	Remarques
<i>Formes connues par des débris divers</i>			
<i>Raineria</i> OSSWALD	Rhétien Gruber- eck (westl. Rieserkogel)	K. OSSWALD, 1928, p. 496, pl. VIII.	ROSTRE denticules dermiques et calcifications. Peut-être proche de <i>Scapanorhynchus</i> (A. SMITH-WOODWARD, 1889, pl. XVII, fig. 2, 3).
<i>Bidentia</i> MUSPER	Malm zeta Schneitheim	F. A. QUENSTEDT, 1852, p. 169, T. XIV, fig. 21-22. F. MUSPER, 1920, p. 35, T. I, fig. 1-4.	DENTS ISOLÉES 1 espèce <i>B. bidens</i> (MUSPER) = <i>Hemipristis bidens</i> QUEN. Probablement un Hétérodonte.
<i>Meristodon</i> AG.	Bajocien Montmoret Jurassique Tilgate Manganischlak	L. AGASSIZ, 1833-1843, p. 286. E. VON EICHWALD, 1871, p. 14, pl. I, fig. 1-3. H. SAUVAGE, 1883, p. 480, pl. XII, fig. 34.	DENTS ISOLÉES 3 espèces ? <i>M. jurensis</i> AG. <i>M. paradoxa</i> SAUVAGE <i>M. carinata</i> VON EICHWALD Peut-être un Hybodonte.
<i>Selachidea</i> ? QUEN.	Dogger alpha Wurtemberg	F. A. QUENSTEDT, 1852, p. 173, T. 13, fig. 10.	DENTS ISOLÉES 1 espèce <i>S. torulosi</i> QUEN. Cuspides isolées indéterminables.
<i>Anacorax</i> AG.	Bajocien (?) Sully près Bayeux	E. E. DESLONGCHAMPS, 1877, p. 4, pl. I, fig. 4-5. F. PRIEM, 1908, p. 20, fig. 10.	DENT ISOLÉE 1 espèce <i>A. antiquus</i> (DESLONGCHAMPS) Le genre doit peut-être se ranger parmi les Notidanoidea (CASIER 1947).
<i>Carcharodon</i> AG.	Tithonien (?) Sfuzo, val di Non Toldi près Rovereto	F. BASSANI, 1885, p. 75, fig. 1 et 2.	DENTS ISOLÉES <i>C. sp.</i> Détermination exacte.
<i>Arthropterus</i> AG.	Lias inf. Lyme regis	L. AGASSIZ, 1833-1843, p. 379.	FRAGMENT DE NAGEOIRE 1 espèce <i>A. rylei</i> AG. Indéterminable.
<i>Cyclarthrus</i> AG.	Lias inf. Lyme regis	L. AGASSIZ, 1833-1843, p. 379, T. 44, fig. 1.	FRAGMENT DE NAGEOIRE 1 espèce <i>C. macropterus</i> AG. Indéterminable.
<i>Spinax</i> CUV.	Lias inf. Lyme regis	C. HASSE, 1879-1885.	VERTÈBRES Hétérodonte ?
<i>Myliobatis</i> CUV.	Dogger Dives Linden Malm Normandie	C. HASSE, 1879-1885.	VERTÈBRES
<i>Raja</i> CUV.	Malm zeta calcaire lithogr. Bavière	C. HASSE, 1879-1885.	VERTÈBRES

BIBLIOGRAPHIE

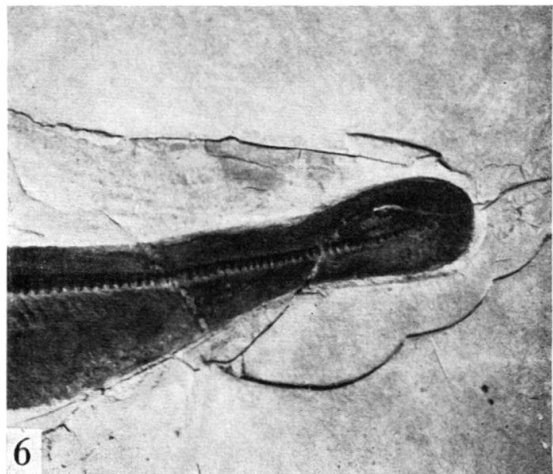
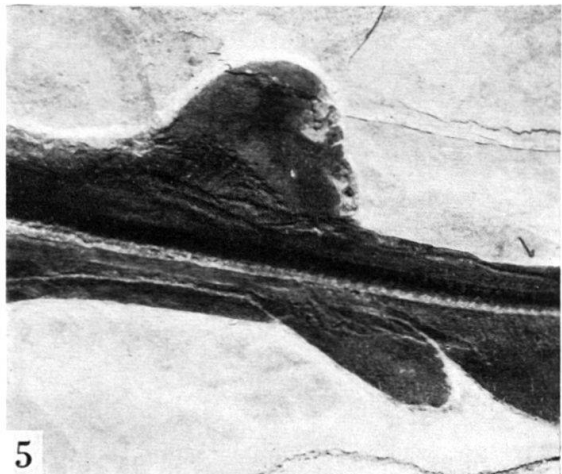
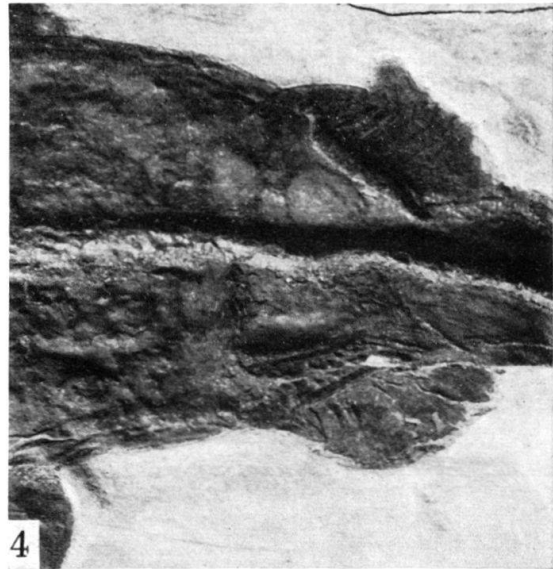
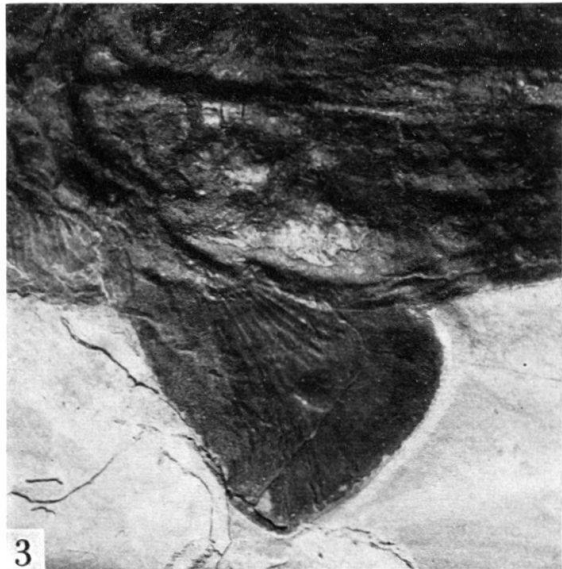
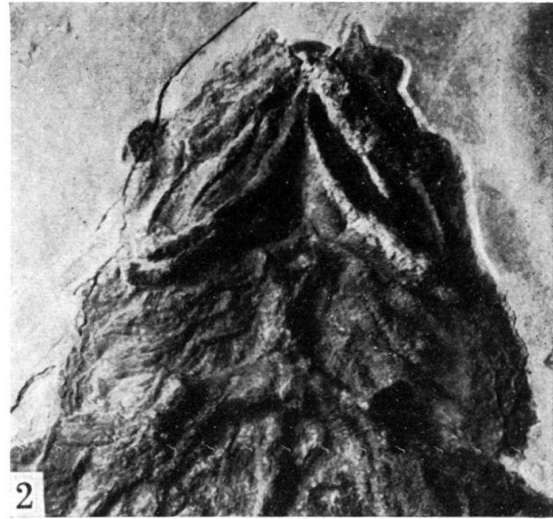
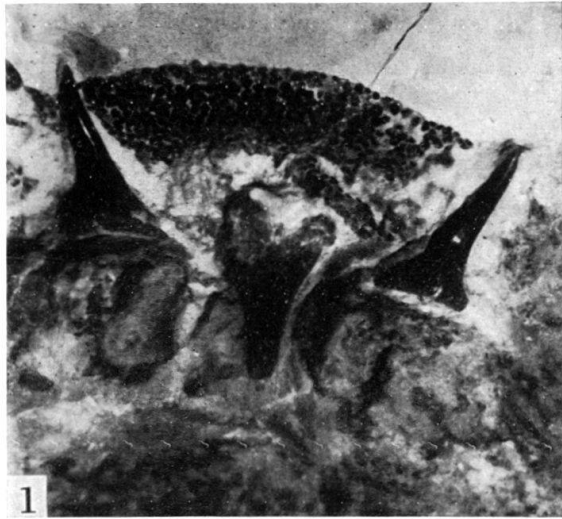
- AGASSIZ, L. (1833-43): *Recherches sur les Poissons fossiles*. Tome III.
- BASSANI, F. (1885): *Sulla probabile Esistenza del Genere Carcharodon nel Mare titonico*. Atti Soc. Ital. Sci. Nat. 28.
- BEAUMONT, G. DE (1960): *Contribution à l'étude des genres Orthacodus Woodw. et Notidanus Cuv. (Selachii)*. Mém. Soc. pal. suisse (sous presse).
- BERG, L. S. (1940): *Classification of Fishes both recent and fossil*. Trav. Inst. Zool. Acad. Sci. URSS 5.
- BIGELOW, H. B. & SCHROEDER, W. C. (1948): *Lancelets, Cyclostomes and Sharks*. Fishes of the Western North-Atlantic, Part. I.
- BROUGH, J. (1935): *On the Structure and Relationships of the Hybodont Sharks*. Mem. and Proceed. Manchester Litt. Phil. Soc. 79.
- BROWN, C. (1900): *Über das Genus Hybodus und seine systematische Stellung*. Palaeontogr. 46.
- CASIER, E. (1947): *Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii*. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique 23.
- DINKEL, H. (1920): *Untersuchung der Squatinen im Weisser Jura Schwabens*. Inaug. Diss. Tübingen.
- EICHWALD, C. E. VON (1871): *Geognostisch-Palaeontologische Bemerkungen zur Halbinsel Mangani-schlak*.
- FRAAS, O. (1854): *Squatina acanthoderma von Nusplingen*. Berlin 1854.
- FÜHRBRINGER, K. (1903): *Beiträge zur Kenntniss des Visceralskelets der Selachier*. Morph. Jb. 31.
- GARMAN, S. (1885): *Chlamydoselachus anguineus Garm. A living Species of Cladodont Shark*. Bull. Mus. Comp. Zool. 12.
- (1913): *The Plagiostomia*. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 36.
- GOODRICH, E. S. (1909): *Cyclostomes and Fishes*. In Ray. Lankester, Treatise on Zoology, Part IX.
- HASSE, J. C. F. (1879-85): *Das natürliche System der Elasmobranchier*. 3 Bände.
- KOKEN, E. (1907): *Über Hybodus*. Geol. Pal. Abh. (N.F.) 5.
- MARQUARD, E. (1946): *Beiträge zur Kenntnis des Selachiergebisses*. Rev. suisse Zool. 53.
- MEYER, H. VON (1859): *Asterodermus platypterus aus dem lithographischen Schiefer von Kehlheim*. Palaeontogr. 7.
- MOY-THOMAS, J. A. (1936): *The Structure and Affinities of the fossil Elasmobranch Fishes of the carboniferous Rocks of Glenkartholm, Elskdale*. Proc. Zool. Soc. London.
- MUSPER, F. (1920): *Der Brenztal Oolith, sein Fossilinhalt und seine Deutung*. Jh. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg, 76.
- OSSWALD, K. (1928): *Raineria nov. gen. Ein Selachier Rostrum aus dem alpinen Rhät*. Zeit. Deut. Geol. Gesell. 80.
- PICTET, F. J. & JACCARD, A. (1860): *Description de quelques débris de Reptiles et de Poissons fossiles trouvés dans l'étage jurassique supérieur (Virgulien) du Jura neuchâtelois*.
- PRIEM, F. (1908): *Etude des Poissons fossiles du bassin parisien*. Ann. Pal.
- QUENSTEDT, F. A. (1882): *Handbuch der Petrefaktenkunde*. 3er Auflage.
- ROMER, A. S. (1945): *Vertebrate Paleontology*. 2nd. ed.
- RÖSE, C. (1898): *Über die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbelthieren*. Anat. Anz. 14.
- SAINT-SEINE, P. DE (1949): *Les Poissons des calcaires lithographiques de Cerin*. N. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, fasc. 2.
- SAUVAGE, E. (1873): *Notice sur un Spathobate du terrain portlandien de Boulogne-sur-Mer*. Bull. Soc. Acad. Boulogne-sur-Mer.
- (1883): *Notes sur les Poissons fossiles*. Bull. Soc. Géol. France (3^e sér.), 9.
- THIOLLIÈRE, V. (1854): *Description des Poissons fossiles provenant des gisements coralliens du Jura dans le Bugey*. Ann. Sci. Phys. Nat. Lyon, (2^e sér.), 4.
- WAGNER, A. (1863): *Monographie der fossilen Fische aus den lithographischen Schiefen Bayerns*. Abh. k. Bayr. Akad. Wiss. Math. Nat. Kl. 9.
- WALTHER, J. K. (1904): *Die Fauna der solnhofener Plattenkalke*. Denkschr. Med. Naturw. 11.

- WHITE, E.G. (1936): *A Classification and Phylogeny of the Elasmobranch Fishes*. Amer. Mus. Novit. 837.
- (1937): *Interrelationships of the Elasmobranch, with a Key to the Order Galea*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 74.
- WOODWARD, A. S. (1889): *Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum*. Part. I: *Elasmobranchi*.
- (1902-1912): *The fossil Fishes of the English Chalk*. Pal. Soc. 64.
 - (1916): *The fossil Fishes of the English Wealden and Purbeck Formations*. Pal. Soc. 69.
 - (1918): *On two new Elasmobranch Fishes from the lithographic Stone of Bavaria*. Proc. Zool. Soc. London.
 - (1932): *Textbook of Paleontology* (ZITTEL). Vol. 2.
-

Planche I

Palaeocarcharias Stromeri n. gen. n. sp. Exemplaire No 2.

- Fig. 1. Dents au voisinage de la symphyse. $\times 2$.
Fig. 2. Mâchoires, région branchiale et ceinture pectorale. $\times 0,27$.
Fig. 3. Nageoire pectorale droite et colonne vertébrale. $\times 0,27$.
Fig. 4. Partie postérieure du tronc et nageoires ventrales. $\times 0,27$.
Fig. 5. Nageoire dorsale, nageoire anale et début de la nageoire caudale. $\times 0,27$.
Fig. 6. Nageoire caudale. $\times 0,27$.



9. – HANS HESS (Basel): Über die Abgrenzung der Astropectiniden-Gattungen *Pentasteria* Valette und *Archastropecten* Hess¹⁾.

Zwei Jahre nach Veröffentlichung der monographischen Bearbeitung der fossilen Astropectiniden (HESS, 1955) war es mir möglich, in der Sammlung des Laboratoire de Géologie der Faculté des Sciences in Lyon dank der Freundlichkeit von Herrn Prof. GAUTHIER das Original zu *Pentasteria boisteli* VALETTE eingehend zu untersuchen²⁾. Ich stellte diesen Seestern (1955, S. 47) mit dem Vorbehalt zur neu geschaffenen Gattung *Archastropecten*, dass bei sicherer Zugehörigkeit der von VALETTE aufgestellte Name *Pentasteria*³⁾ statt oder neben *Archastropecten* zu verwenden sei.

Es ist nun möglich, die von VALETTE (1929) gegebene, ausführliche Beschreibung in bezug auf die systematisch wichtigen Infra-Marginalia zu ergänzen. Das Original zeigt zwar die Apikalseite, doch lassen sich unter den Supra-Marginalia die Aussenflächen einer grösseren Zahl von Infra-Marginalia wenigstens im oberen Teil untersuchen. Die am meisten freiliegenden Aussenflächen lassen bis fünf kräftige, aber eher kurze Stacheln erkennen, die auf hufeisenförmigen Warzen stehen. Die Reihe der Stachelwarzen verläuft im mittleren Teil der Aussenfläche noch nahe dem distalen (aboralen) Rand, die obersten Warzen liegen aber dem proximalen (adoralen) Rand näher, so dass hier die Reihe schräg verläuft. Die Zahl der Stacheln und damit der hufeisenförmigen Warzen dürfte insgesamt 6 bis 7 betragen. Die Infra-Marginalia von *P. boisteli* sind somit prinzipiell gleich gebaut wie die aller von mir 1955 unter *Archastropecten* eingereihten Formen. Eine recht grosse Übereinstimmung besteht beispielsweise mit der 1955 auf S. 94, Fig. 52 abgebildeten Platte.

Der Gattungsname *Archastropecten* HESS muss also durch *Pentasteria* VALETTE ersetzt werden. Dies hat leider zur Folge, dass der Typus der Gattung, zu der die Mehrzahl der fossilen Astropectiniden gehören, Merkmale aufweist, die für die meisten Arten nicht repräsentativ sind. Es handelt sich vor allem um die Supra-Marginalia, von denen bei *P. boisteli* bekanntlich ein Teil kurze, kegelförmige Supra-Marginalstacheln aufweist, die in entsprechenden Gruben stehen. Seinerzeit waren die Formen mit solchen Supra-Marginalstacheln als Gruppe des *Archastropecten rectus* (McCoy) bezeichnet worden, die grossen Gruppen mit *A. huxleyi* (WRIGHT) und *A. cotteswoldiae* (BUCKMAN) umfassten nur Formen ohne solche Stacheln. Da von *P. boisteli* die Oralseite nicht bekannt ist, lässt sich über das systematisch wichtige Merkmal der hufeisenförmigen Warzen auf den Adambulakralia – ein weiteres Merkmal der «*A. rectus*-Gruppe» – nichts aussagen.

¹⁾ Vorgetragen an der Sitzung der Schweiz. Paläontologischen Gesellschaft in Lausanne, am 12. September 1959.

²⁾ Dieser Besuch wurde durch eine Subvention des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung ermöglicht.

³⁾ BLAINVILLE (Dictionnaire des Sciences naturelles, 60, 1830, p. 216) verwendete für eine Seesterngruppe, welche aber eine höhere systematische Einheit als die Gattung umfasst, die Bezeichnung *Pentastéries*, AGASSIZ (Nomenclator zoologicus..., Solothurn 1842, S. 11) latinisierte die Bezeichnung in *Pentasterias*, während einige Jahre später D'ORBIGNY (Cours élémentaire de Paléontologie et de Géologie stratigraphiques 2, Fasc. 1, 1852, p. 131) für sie *Pentasteria* verwendete. Für diese schlecht definierte, heute längst in mehrere Gattungen aufgeteilte Gruppe gilt also der Name *Pentasterias*; der von VALETTE geschaffene Name *Pentasteria* ist gültig.

Aus diesen Gründen soll der Name *Archastropecten* als Untergattung von *Pentasteria* bestehen bleiben. Zusammenfassend stellt sich also die Systematik dieses Formenkreises folgendermassen dar:

Alte Einteilung (1955)	Neue Einteilung
Gattung <i>Archastropecten</i> HESS	Gattung <i>Pentasteria</i> VALETTE
Gattungstypus: <i>A. huxleyi</i> (WRIGHT)	Gattungstypus: <i>P. boisteli</i> VALETTE
Gruppe des <i>A. huxleyi</i>	Untergattung <i>Archastropecten</i>
Gruppe des <i>A. cotteswoldiae</i>	Untergattung <i>Archastropecten</i>
Gruppe des <i>A. rectus</i>	nicht ausgeschieden
Gruppe des <i>A. portlandicus</i> (nur eine Art)	<i>P. portlandica</i> (HESS)
Gruppe des <i>A. carthusiae</i> (nur eine Art)	<i>P. carthusiae</i> (HÉRENGER)

Der 1955 (S. 78) gegebene Bestimmungsschlüssel für isolierte Astropectiniden-Marginalia bleibt im wesentlichen gleich, nur dass für die als *Archastropecten* cf. *rectus* beschriebenen Marginalia eine weitere Unterteilung gemacht werden kann: Robuste und relativ lange Marginalia, dabei die Supra-Marginalia mit grossen und ziemlich tiefen Gruben, werden als *Pentasteria* cf. *recta* bezeichnet, weniger robuste Supra-Marginalia mit kleineren und seichteren Gruben als *P. cf. boisteli* oder *P. cf. rupellensis*, wobei natürlich in zweiter Linie auch die Ausbildung der Schuppen und Granula verwertet wird (siehe unten).

Die am nächsten mit *P. boisteli* verwandte Art ist unzweifelhaft *Pentasteria rupellensis* (D'ORBIGNY) (siehe DE LORIO, 1887). Die Infra-Marginalia und die Apikaltäfelchen der beiden Arten sind recht ähnlich, wobei allerdings die Infra-Marginalia von *P. boisteli* ein dichtes Kleid feiner Dornen tragen, während bei *P. rupellensis* locker stehende und grössere Dornen vorkommen. Ein weiteres Unterscheidungsmerkmal ist die unterschiedliche Granulation der Supra-Marginalia: Bei *P. boisteli* kurze Dörnchen, bei *P. rupellensis* hexagonale, dicht aneinanderstossende Schuppen. Die Supra-Marginalstacheln hingegen sind bei beiden Arten sehr ähnlich.

Zur 1955 gegebenen Liste fossiler Astropectiniden muss schliesslich noch eine Art nachgetragen werden, die in einer mir damals nicht bekannten Arbeit erschienen ist. Es handelt sich um *Astropecten pilleti* DE LORIO (1876) aus der Unterkreide («Néocomien inférieur») von Aix-les-Bains. Das einzige aufgefundene Exemplar zeigt die Oralseite. Da die Ambulakralfurche geschlossen ist, sind praktisch nur Infra-Marginalia und Adambulakralia sichtbar. Die geringe Grösse ($R : r = \text{ca. } 13 \text{ mm} : 5 \text{ mm}$) wie auch die geringe Zahl der Marginalia lassen vermuten, dass es sich nicht um eine kleine Art, sondern um ein jugendliches Individuum einer grösseren Art handelt. Da zudem Granulation und Bewaffnung der erwähnten Platten verschwunden sind, scheint ein Vergleich mit anderen Arten aussichtslos: *A. pilleti* ist eine zoologisch nicht definierbare Art.

Zusammenfassung

Der Gattungsname *Archastropecten* HESS muss durch *Pentasteria* VALETTE ersetzt werden. *Archastropecten* wird als Untergattung für die Formenkreise um

Pentasteria huxleyi (WRIGHT) und *Pentasteria cotteswoldiae* (BUCKMAN) vorgeschlagen. – *Astropecten pilleti* DE LORIOLE aus der Unterkreide von Aix-les-Bains ist nicht näher definierbar.

LITERATUR

- HESS, H. (1955): *Die fossilen Astropectiniden. Neue Beobachtungen und Übersicht über die bekannten Arten.* Schw. Pal. Abh. 71.
- LORIOLE, P. DE (1876): *Note sur quelques espèces nouvelles appartenant à la classe des Echinodermes.* Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève 26.
- (1887): *Note sur quelques Echinodermes fossiles des environs de la Rochelle.* Annal. Soc. Sci. nat. la Rochelle 23.
- VALETTE, DOM A. (1929): *Note sur quelques Stellérades jurassiques du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon.* Trav. Lab. Géol. Facult. Sci. Lyon, fasc. 16, mém. 13.

10. – HANS HESS (Basel): **Pentasteria (Archastropecten) procera n. sp. (Asteroidea, Astropectinidae) aus dem Bajocien von Cheltenham, England.**¹⁾ Mit 1 Textfigur und 1 Tafel (I).

Nach Abschluss der Arbeit über die fossilen Astropectiniden (1955) konnte ich im British Museum (Natural History) in London den im folgenden beschriebenen, neuen Astropectiniden untersuchen. Herrn L. BAIRSTOW danke ich auch hier herzlich für sein Entgegenkommen, ebenfalls den Trustees für die Erlaubnis, die im Museum hergestellten Aufnahmen verwenden zu dürfen.

Pentasteria (Archastropecten) procera n. sp.

Diagnose: Arme lang und schmal. Ventrolateralfeld klein und auf die Scheibe beschränkt. Marginalia relativ lang und schmal, Infra-Marginalstacheln in einer schrägen Reihe am distalen Plattenrand. Mundeckstücke gross.

Derivatio nominis: Nach den schlanken Armen.

Holotypus: Das auf Tafel 1 und Textfigur 1 abgebildete Exemplar, British Museum (N. H.), Nr. E 5021.

Locus typicus: Guiting Power, E. Cheltenham, Gloucestershire.

Stratum typicum: Bajocien: Inferior Oolite, «Freestone Middle Bed».

Dimensionen: Scheibenradius (r) = 13 mm.

Armradius (R) = 80 mm (Arm fast vollständig erhalten).

Armbreite an der Basis = ca. 10 mm.

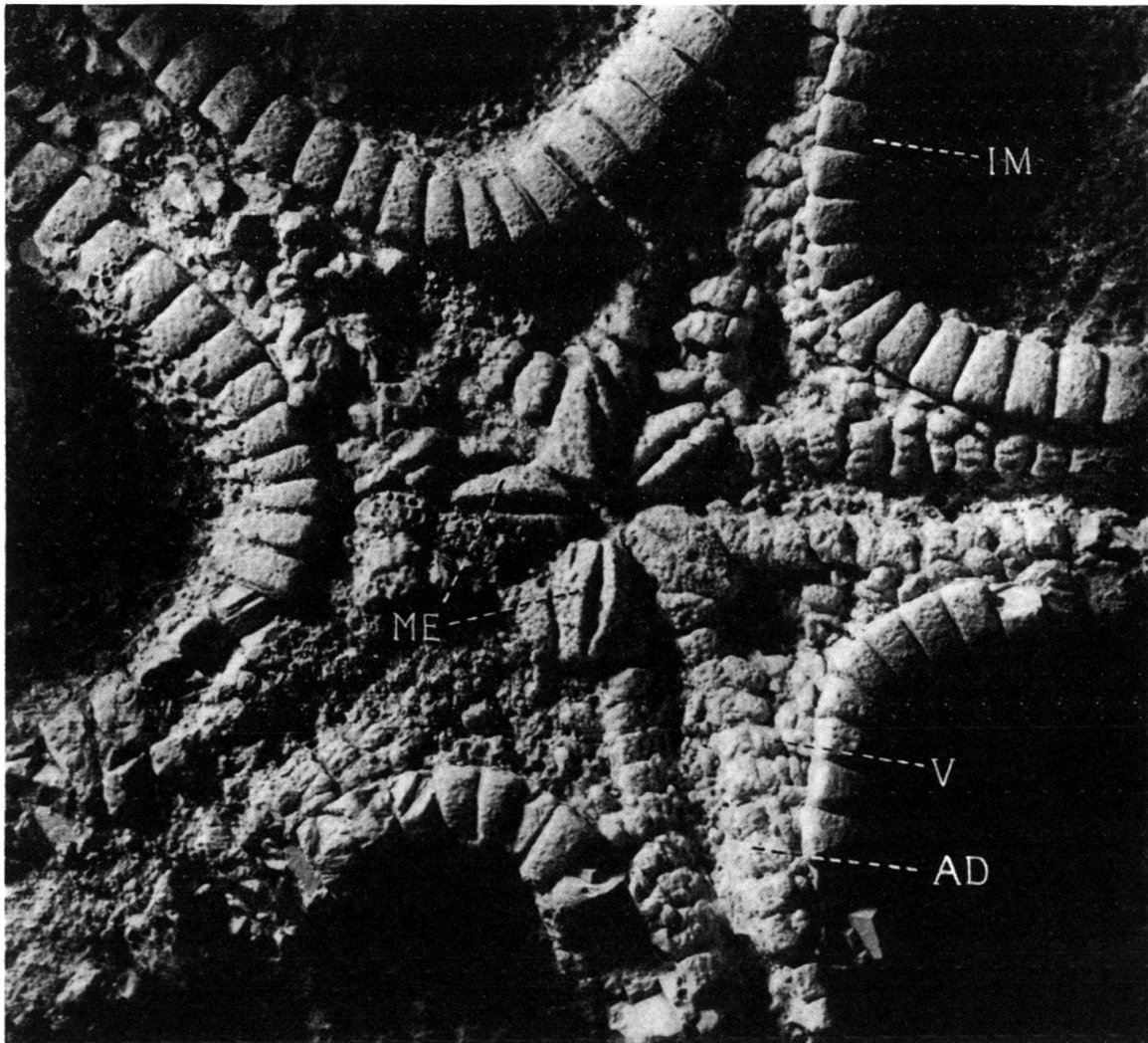
Armbreite 40 mm vom Scheibenmittelpunkt weg = 7–8 mm.

Beschreibung: Das einzige bekannte Exemplar zeigt die Oralseite, die Apikalseite der vorstehenden Art ist also unbekannt. Die Verwitterung hat einzelne Stellen ziemlich stark angegriffen und sogar einen Teil der Platten entfernt, doch sind die Skulpturen meist noch recht gut erkennbar.

¹⁾ Publiziert mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Vorgetragen an der Sitzung der Schweiz. Paläontologischen Gesellschaft in Lausanne am 12. September 1959.

Neben den langen, schlanken Armen sind die kleinen, im mittleren Armbereich quadratischen Infra-Marginalia für die hier beschriebene Art bezeichnend. Die an der Umrandung der Scheibe beteiligten Infra-Marginalia sind breiter als lang²⁾. Etwa vom Ende des ersten Armviertels an sind die Infra-Marginalia gleich lang wie breit und etwa von der Armhälfte an länger als breit. Die Verwitterung hat die Infra-Marginalia als vorstehende Platten relativ stark angegriffen. Immerhin lässt



Scheibe von *Pentasteria* (*Archastropecten*) *procera* n. sp. Holotyp. Guiting Power, E. Cheltenham (Gloucestershire). Inferior Oolite, Freestone Middle Bed. Ca. $\times 3$. British Museum (N. H.), Nr. E 5021.

sich noch deutlich erkennen, dass ihre Aussenfläche von recht dicht stehenden Granula besetzt war. Die ursprünglich auf den Granula sitzenden Dornen sind aber verschwunden. Infra-Marginalstacheln waren maximal vier vorhanden, dies lässt sich aber nur aus den hufeisenförmigen Stachelwarzen schliessen, auf denen sie inseriert waren. An einer Stelle im mittleren Abschnitt des längsten Armes ist

²⁾ Es sei daran erinnert, dass die Bezeichnungen Breite und Länge gleichsinnig wie beim ganzen Arm gebraucht werden.

aber doch noch ein Stachel vollständig erhalten. Er ist nicht ganz doppelt so lang wie die daneben liegende Marginalplatte und nicht abgeplattet. Die Stachelwarzen stehen in einer etwas schrägen Reihe, dabei sind die beiden äussersten grösser als die inneren. Die schräge Reihe zieht sich vom Distalrand gegen den Proximalrand der Aussenfläche hin, wobei die äusserste (also gegen das Supra-Marginale gerichtete) Warze schon nahe dem Proximalrand steht.

Durch die geringe Breite der Arme beschränkt sich das Ventrolateralfeld praktisch auf die Scheibe, es reicht nur bis zum fünften oder sechsten Infra-Marginale³⁾, also ungefähr bis zu einem Punkt, der 16 bis 18 mm vom Scheibenmittelpunkt entfernt ist. Auf der Scheibe stehen im Armwinkel die Ventrolateralia in mehreren Reihen, es lässt sich nicht mehr genau feststellen, ob 5 oder 6 Reihen vorhanden waren. Die Ventrolateralia der Scheibe sind länglich-rechteckig mit etwas abgescrägten Kanten, beim Übergang der Scheibe in die Arme sind auch einige bedeutend schmalere Plättchen sichtbar. Die Oberfläche der Ventrolateralia ist mit Granula bedeckt, die denen der Infra-Marginalia sehr ähnlich sehen, Dornen sind auch in diesem Fall nicht mehr erhalten.

Die Ambulakralfurche ist bei den drei besser erhaltenen Armen zur Hälfte bis zu drei Vierteln geöffnet, das durch die Ambulakralia gebildete Dach ist also nicht stark zusammengedrückt. Die Ambulakralia sind sehr ähnlich denen von *Advenaster inermis* HESS (1955, S. 12, Fig. 3). Die Mundöffnung wird von den fünf Paaren der Mundeckstücke umgeben, die annähernd die doppelte Grösse wie die anstossenden Adambulakralia aufweisen. Diese sind im Bereich der Scheibe noch breiter als lang, in den Armen aber etwa quadratisch. Deutlich sind der in die Ambulakralfurche vorspringende Schnabel und die in drei unregelmässigen Reihen angeordneten Granula zu erkennen. Jede dieser Reihen umfasst etwa 4 Granula, die innerste Reihe mit den Furchendornen ist etwas wulstig, aber nicht so ausgeprägt wie etwa bei *Pentasteria (Archastropecten) woltersdorfi* HESS (1955, Taf. 3, Fig. 1, 4). Von den Furchendornen sind einige erhalten, sie sind länger als ein Adambulakrale breit ist. Die Granulation der Mundeckstücke und der Adambulakralia ist im übrigen entsprechend ausgebildet wie bei den übrigen Platten der Oralseite.

Verwandtschaftliche Beziehungen: Das kleine Ventrolateralfeld und die Bewaffnung der Adambulakralia und der Infra-Marginalia verweisen *Pentasteria procera* n. sp. in die Untergattung *Archastropecten* HESS⁴⁾ und zwar in den 1955 als «*A. cotteswoldiae*-Gruppe» bezeichneten Formenkreis. Von ähnlichen Arten besitzt *Pentasteria scarburgensis* (WRIGHT) aus dem Inferior Oolite bedeutend kürzere Arme bei gleichem Scheibenradius und kräftiger gebaute Marginalia. Eine enge Verwandtschaft besteht hingegen zwischen *P. procera* n. sp. und *P. mandelslohi* (MÜNSTER) aus dem Bajocien von Aalen. Bei der deutschen Form treffen wir zwar ebenfalls die kurze, schräg stehende Reihe von Stachelwarzen, die Infra-Marginalia sind aber eindeutig breiter und robuster.

³⁾ Das erste Infra-Marginale steht in der Winkelhalbierenden zweier benachbarter Arme.

⁴⁾ *Archastropecten* war 1955 als selbständige Gattung aufgestellt worden. In der vorangehenden Notiz (S. 329) wurde dieser Name durch *Pentasteria* VALETTE ersetzt, aber als Untergattung beibehalten.

Zusammenfassung

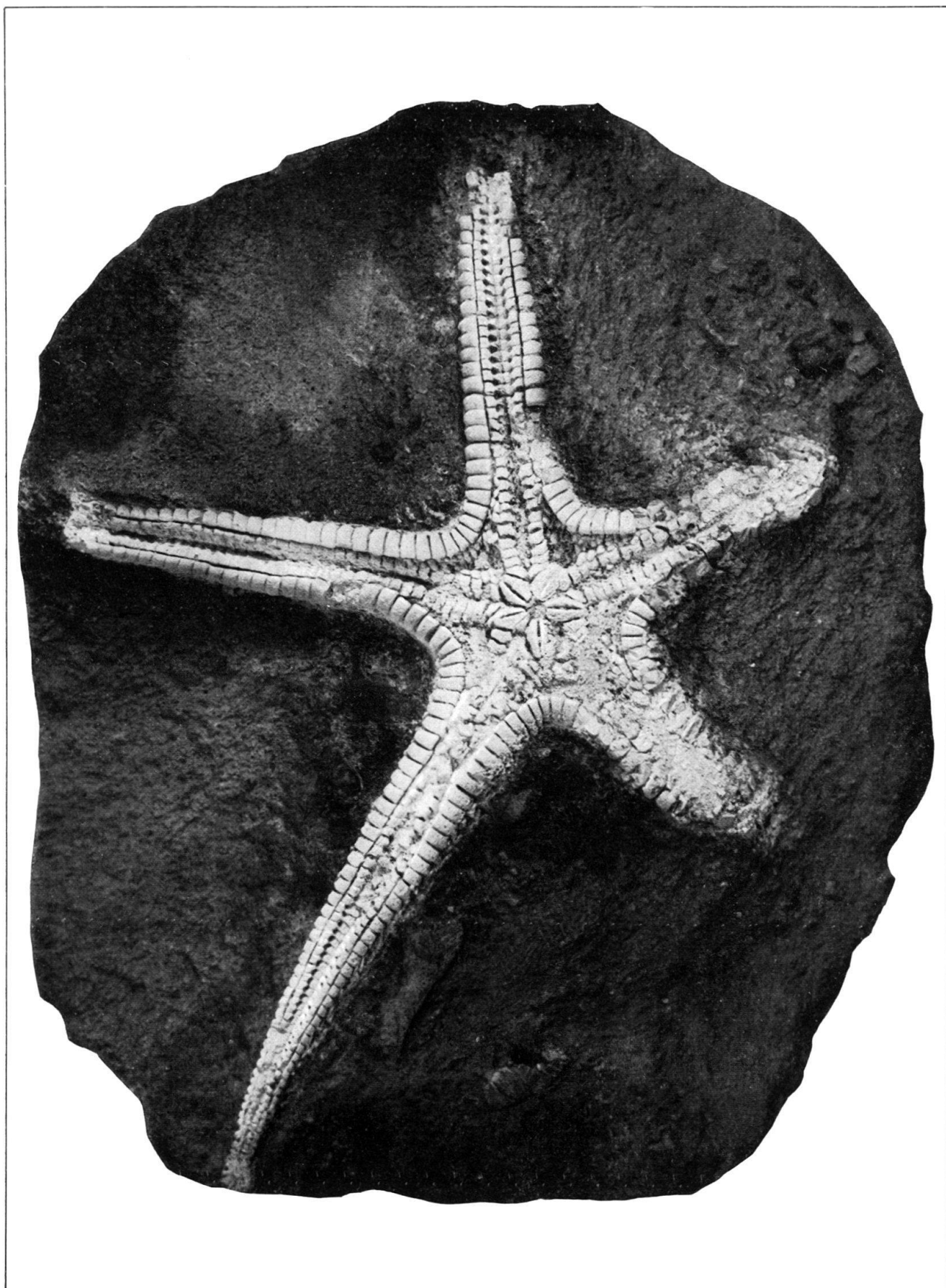
Aus dem Bajocien von Cheltenham wird ein neuer Astropectinide, *Pentasteria* (*Archastropecten*) *procera* n. sp., beschrieben. Die neue Art ist mit *Pentasteria* (*Archastropecten*) *mandelslohi* (MÜNSTER) aus dem Bajocien von Aalen nahe verwandt.

LITERATUR

HESS, H. (1955): *Die fossilen Astropectiniden. Neue Beobachtungen und Übersicht über die bekannten Arten.* Schw. pal. Abh. 71.

Tafel I

Pentasteria (*Archastropecten*) *procera* n. sp. Holotyp. Guiting Power, E. Cheltenham (Gloucestershire). Inferior Oolite, Freestone Middle Bed. $\times 1,25$. British Museum (N. H.), Nr. E 5021.



11. – HANS HESS (Basel): **Neubeschreibung von *Geocoma elegans* (Ophiuroidea)**
aus dem unteren Callovien von La Voulte-sur-Rhône (Ardèche) ¹⁾²⁾. Mit 37 Textfiguren.

INHALTSVERZEICHNIS

Vorwort	335
I. Stratigraphischer Teil	336
1. Lage des Ophiurenhorizontes	336
2. Profil der Schürfung	337
II. Paläontologischer Teil	340
1. Einleitung	340
2. Morphologie des Ophiurenskelettes	340
3. Erhaltungszustand des Materials	343
4. Bisherige Arbeiten	345
5. Skelettbau von <i>Geocoma elegans</i>	347
A. Grössenverhältnisse	347
B. Scheibenskelett	
Dorsale Bedeckung	347
Ventralseite und Mundskelett	349
C. Armskelett	
Dorsalschilder	353
Lateralschilder und federförmige Stacheln	356
Ventralschilder	361
Wirbel und Muskulatur	364
D. Ontogenie	367
E. Besondere Beobachtungen	370
6. Systematische Stellung	
A. Vergleich mit fossilen Formen, <i>Ophiopinna</i> n. g.	371
B. Vergleich mit rezenten Formen	376
7. Oekologie	377
Zusammenfassung	383
Literaturverzeichnis	384

VORWORT

Die Stratigraphie und Paläontologie der am Rand des französischen Zentralmassivs bei La Voulte in einer schmalen Zone erhaltenen Jura-Ablagerungen wurde 1928 von SAYN & ROMAN unter Mitarbeit einer Reihe von Spezialisten monographisch dargestellt. Eigene Aufsammlungen in den Jahren 1956 und 1957 (die letzte der insgesamt drei Exkursionen wurde vom Schweizerischen Nationalfonds subventioniert) ergaben eine reiche und bemerkenswerte Ausbeute an Ophiuren und Crustaceen aus dem unteren Callovien. In der vorliegenden Arbeit werden nun die Ophiuren einer Neubeschreibung unterzogen; gleichzeitig soll an Hand der mit den Ophiuren erlangten Ergebnisse versucht werden, ein Lebensbild der in diesen Schichten eingebetteten Fossilien zu zeichnen. Herr Dr. F. BACHMAYER (Wien) übernahm die Bearbeitung von zwei seltenen, kleinen Krebsresten, seine Beschreibung findet sich an einer anderen Stelle dieser Zeitschrift (S. 422). Die übrigen Krebsreste wurden von Dr. BACHMAYER für eine spätere Bearbeitung vorgesehen.

¹⁾ Bearbeitet und publiziert mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

²⁾ Vorgetragen an der Sitzung der Schweiz. Paläontologischen Gesellschaft in Lausanne, am 12. September 1959.

Als Vergleichsmaterial standen mir die Ophiuren des Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences in Lyon, der Bayerischen Staatssammlung in München, der ENGEL'schen Sammlung (Städtische Steinsammlung) in Göppingen, des Paläontologischen Museums der Universität Tübingen, des Naturhistorischen Museums Wien und des Naturhistorischen Museums Basel zur Verfügung. Rezentes Vergleichsmaterial erhielt ich vom Natur-Museum Senckenberg in Frankfurt und vom Muséum National d'Histoire naturelle in Paris. Den Vorstehern der genannten Sammlungen sei für Ihre Mithilfe herzlich gedankt, ebenso Herrn Prof. F. MAYR, Hochschule Eichstätt, und Herrn Prof. Dr. FREYBERG, Universität Erlangen, die mir leihweise Geocomen aus den Solnhofen Plattenkalken überliessen. Dank schulde ich auch Dr. E. HESS (Oberwil) und F. WOLTERSDORF (Basel), die sich an einem Teil der Exkursionen beteiligten. Während der dritten Exkursion war es mir möglich, die von J. LAURENT (St. Péray, Ardèche) bei La Voulte gesammelten Fossilien einzusehen.

Einen besonders grossen Anteil am Zustandekommen der vorliegenden Arbeit hat Herr O. GARRAUX-SCHMID, der mit grosser Geduld die oft nicht leicht zu entziffernden Einzelheiten des durchwegs kleinen Materials zeichnete.

Das Originalmaterial und das Belegmaterial zum Schürfungsprofil wurden mit wenigen Ausnahmen im Basler Naturhistorischen Museum deponiert.

I. STRATIGRAPHISCHER TEIL

1. Lage des Ophiurenhorizontes

Die mesozoischen Ablagerungen der Umgebung von La Voulte beschränken sich auf einen schmalen Gürtel, der – abgesehen von fraglichen Triasresten – die Stufen vom Bajocien bis zum mittleren Malm umfasst. Der Fossilreichtum, der diese Aufschlüsse berühmt gemacht hat, erstreckt sich vor allem auf Bathonien («faune de la Pouza» und Crinoidenbrekzie des Pont des Etoiles), Callovien (im unteren Teil Crustaceen und Ophiuren, im mittleren und oberen Teil Ammonitenfaunen und eine schöne Spongienfauna), sowie Oxford. Die ältesten erhaltenen Stufen, teils Bajocien und Bathonien, teils unteres Callovien, sind durch eine grosse Verwerfung vom kristallinen Untergrund getrennt, an der Kontaktzone ist an einigen Stellen eine Verwerfungsbrekzie sichtbar. In den La Voulte zunächst gelegenen Aufschlüssen des Ravin de Gramade kommt grösstenteils das untere Callovien in Kontakt mit dem kristallinen Untergrund, jenseits der Wasserscheide sind es Bathonien und Bajocien. Infolge steiler tektonischer Aufrichtung, sowie teilweiser Verschuppung dieser älteren Sedimente begegnete eine Parallelisierung grossen Schwierigkeiten. Im Aufschluss des Ravin de Gramade, dem Fundpunkt der Ophiuren, kommt noch die Eisenimprägnation dazu: Nach SAYN & ROMAN (1928) schieben sich die Eisenerzlinen in verschiedenen Niveaus ein und verlaufen diskontinuierlich. Eine weitere Komplikation bedingen die Fazieswechsel, die sich im Gebiet von La Voulte bemerkbar machen.

Die Aufschlussverhältnisse im Ravin de Gramade sind heute nicht mehr besonders gut. Immerhin lässt sich noch erkennen, dass im oberen Teil des Tälchens Reste der jenseits der Wasserscheide, beim Pont des Etoiles, so schön ausgebildeten Crinoidenbrekzie mit *Isocrinus* cf. *nicoleti* DESOR vorhanden sind, weiter

unten jedoch, bei der alten Eisenmine, der Sedimentmantel direkt mit feinblättrigen grauen Mergeln des unteren Callovien beginnt. In diesen erscheinen schon sehr bald die ersten Posidonien und Ophiuren, gleichzeitig beginnen die Eisenimprägnationen, gekennzeichnet durch die Rottönung der Tonschieferplättchen. Die kleine Schürfung, deren Profil unten angegeben ist, wurde an einer solchen Stelle angelegt.

Weiter oben im Tälchen, wo etwas jüngere Schichten anstehen, nimmt die Zahl der Linsen und Knollen von hartem, teils eisenhaltigem Tonkalk zu. Ebenso schalten sich häufiger rotgefärbte Tonschieferbänkchen und harte, graue Mergelkalkbänkchen ein. Diese Bänkchen zeigen vielfach an der Oberfläche ausgewitterte Ophiuren. In vielen Mergelkalkbänkchen und in den meisten der harten Tonkalkknollen (diese werden von SAYN & ROMAN teils als «rognons carbonatés», teils als «nodules argilo-silicieux» bezeichnet) finden sich beim Zerschlagen Krebse. Als weitere Fossilien wurden in ihnen gefunden: Dibranchiaten (*Plesiotheuthis gevreyi* ROMAN), Fische (darunter ein in der Sammlung LAURENT aufbewahrter Selachierrest) und der Schädel eines Krokodiliers. Auf der Oberfläche eines der harten, rechteckigen Bänkchen fand ich ein nicht weiter bestimmbares Comatuliden-Armfragment, ein ähnliches Handstück enthält einen gut erhaltenen *Rhabdocidaris* mit Stacheln (Sammlung LAURENT). Während auf den harten grauen Bänkchen Exemplare von *Spiroceras* sp. noch ab und zu gefunden werden, sind andere Ammoniten sehr selten. SAYN & ROMAN (1928, S. 111) erwähnen ein Exemplar von *Proplanulites koenigi* SOW., wir selbst fanden ein gut erhaltenes Exemplar von *Reineckites* cf. *stuebeli* STEINMANN (bestimmt von F. WOLTERS DORF und aufbewahrt im Naturhistorischen Museum Basel). Diese Ammonitenfunde weisen die Ophiurenschichten ins untere Callovien (Macrocephalusschichten). Aus der Umgebung von la Pouza nennen SAYN & ROMAN *Strenoceras haugi* DOUVILLÉ aus der Basis der Posidonienmergel, diese dürften somit bereits im obersten Bathonien beginnen.

Während jenseits der Wasserscheide, beim Pont des Etoiles und in der Umgebung von la Pouza, in den Callovienmergeln noch Posidonien vorkommen, fehlen in diesen nur etwa 1 bis 2 km vom Ravin de Gramade entfernten Aufschlüssen die Ophiuren vollständig. Krebse kommen nach SAYN & ROMAN als Seltenheiten noch vor, wir haben selbst keine gefunden.

2. Profil der Schürfung

Die Schürfung wurde unweit der alten Eisenmine im Ravin de Gramade und nur wenige Meter im Hangenden der Verwerfungsbrekzie, im steil aufgerichteten Schichtpaket angelegt. Die erste Erschürfung erfolgte 1956, während einer zweiten Exkursion im gleichen Jahr wurde die Stelle weiter ausgebeutet und im Jahre 1957 das folgende Profil unter Mithilfe von F. WOLTERS DORF aufgenommen. Die Breite des Aufschlusses betrug total etwa 5 Meter. Leider liessen sich die abgebauten Schichten nicht weiter seitlich verfolgen, da das etwas vorstehende Schichtpaket links und rechts von Runsen begrenzt war und der weitere Verlauf infolge tektonischer Störungen nicht ermittelt werden konnte. In dem aufgeschlossenen Bereich liessen sich horizontal keine Verschiedenheiten feststellen. Die recht grosse lithologische Einheitlichkeit der Mergelserien im Ravin de Gramade lässt die Vermutung zu, dass in diesem Gebiet die Schichten horizontal keinen wesentlichen

Veränderungen unterworfen sind. Dies gilt natürlich nicht unbedingt für den Fossilinhalt, es sprechen im Gegenteil manche Anzeichen für ein linsenförmiges Vorkommen der Ophiuren.

Die Schürfung setzte in der jüngsten Schicht (12 des folgenden Profils) an. Das Profil ist von unten nach oben beschrieben, die Zahlen in Klammern sind die Nummern der im Basler Naturhistorischen Museum deponierten Gesteinsproben. «/a» nach der Zahl bedeutet, dass ein Dünnschliff hergestellt wurde, diese Schliffe werden im Anschluss an das Profil gesondert besprochen.

1. 1,2 cm Harter, roter Kalkmergel. Posidonien auf der Oberseite.
2. 0,2–0,3 cm Grauer, blättriger Mergel. Krebse.
3. 0,3–0,6 cm Ziemlich harter, feingeschichteter Kalkmergel mit dünnen, etwas weicheren Zwischenlagen. Unterseite bedeckt von dünner Tonschicht, bei deren Wegbürsten werden vereinzelt Posidonien und häufig jugendliche Ophiuren (Ventralseite) sichtbar. Oberseite der Bank mit grossen Posidonien, deren Klappen teilweise noch zusammenhängen. Darüber als Abschluss dünne Tonschicht mit schlecht erhaltenen Ophiuren (meist Dorsalseite sichtbar). (AA 1183)
4. 5 cm Grauer Mergel. Ab und zu verkohlte Krebse.
5. 3 cm Harter grauer Mergel.
6. 3 cm Mergel. Unten grau, vereinzelt Ophiuren und verkohlte Krebse. Posidonien seltener, meist junge Exemplare. Eine etwa 2 cm von der Unterseite entfernte Zone enthält häufiger Ophiuren. Darüber rot und grau gestreifte Zone mit einer an Ophiuren reichen Schichtfläche (Dorsalseite nach oben). Über den Ophiuren und von diesen durch dünne Zwischenlage getrennt, Fläche mit zahlreichen Posidonien mit noch zusammenhängenden Klappen. Abschliessend grauer Mergel mit einzelnen Posidonienlagen (Klappen meist getrennt). Krebse und Ophiuren nur vereinzelt. (AA 1184 und AA 1186 aus dem unteren Teil, AA 1185/a aus dem oberen Teil)
- 7a. 2 cm Feiner grauer Mergel. Etwa in der Mitte Lage mit vollständig zerbrochenen Posidonienschalen. Darüber vereinzelt, meist erwachsene Ophiuren (Ventralseite nach unten) im weichen Mergelton eingebettet (keine Schichtfläche). Über den Ophiuren zuerst 0,1 cm Mergelton, dann Lage mit gut erhaltenen Posidonien (Klappen zusammenhängend, Öffnung nach unten). Anschliessend Zone mit teilweise getrennten und zerbrochenen Klappen und Zone mit massenhaft schlecht erhaltenen Ophiuren (im Mergelton eingeschlossen, keine Schichtfläche), Posidonien nur vereinzelt.
- 7b. 1 cm Gegen 10 dünne, rötliche Kalkmergelplättchen, getrennt durch feine, graue Mergelzonen. Zwischen unterstem und zweitunterstem Plättchen gut erhaltene Ophiuren häufig (Dorsalseite meist nach oben gerichtet), nicht selten von meist ganz jugendlichen Posidonien begleitet. Zwischen den übrigen Plättchen Ophiuren nur vereinzelt, hingegen vermehrt mittelgrosse Posidonien und ab und zu verkohlte Krebse von geringer Grösse. Unter dem obersten Plättchen etwas häufiger erwachsene Ophiuren; auf diesem Plättchen erwachsene Ophiuren in grosser Zahl. Diese Ophiuren liegen an der Grenze zwischen dem härteren Plättchen und einer Mergeltonschicht, sie sind sehr stark pyritisiert und zeigen unter der Pyritkruste meist noch die fossilisierten Muskelfasern. Die ganze Oberseite ist höckerig ausgebildet und Pyritkonkretionen und Pyritlinsen mit Krebse sind häufig, meist aber mulmig zerfallen.
(7a–b: AA 1187 und AA 1190/a; 7b AA 1188 und AA 1189)
8. 30 cm Graue Mergel. Unterseite dieses Komplexes, also die an Oberseite von 7b stossende Schichtfläche, ruht auf toniger Zwischenlage mit mulmig zerfallenem Pyrit. Darüber 5 cm harter, schlecht spaltbarer Mergel. Ophiuren selten. Eine 6 cm von der Unterseite entfernte Lage enthält häufig schlecht erhaltene, pyritisierte Krebse. 10 cm von der Unterseite entfernt rotes Bänkchen (0,1 cm), darüber häufig pyritisierte Krebse. 14,5 cm von der Unterseite entfernt rötliche

Zone (0,3 cm), die mit einer von Posidonien bedeckten Schichtfläche beginnt, Posidonien (aller Altersstadien) mit meist noch zusammenhängenden Klappen, deren Aussenflächen aber wahllos nach oben und nach unten. Allgemein in den unteren 14,5 cm einzelne Schichtflächen mit Posidonien, Ophiuren in schlechter Erhaltung, meist nesterweise beisammen, aber von den Posidonienlagen durch oft nur dünne Zwischenlagen getrennt. Die oberen 15,5 cm von Schicht 8 mit einer Zone von harten, ovalen Knollen oder Pyritlinsen, die Knollen enthalten im Inneren häufig Krebse oder Krebsfragmente. Krebse aber auch ausserhalb der Knollen, meist pyritisiert, aber auch verkohlt. Ophiuren in dieser oberen Zone nur vereinzelt, nie mit den Krebsen zusammen vorkommend.

9a-c. ca. 3 cm Drei dünnplattige, harte, ziegelrote Kalkmergelbänkchen mit tonigen Zwischenlagen. Kern dieser Plättchen meist grau. Die Dreizahl ist nicht immer gut ausgebildet, teilweise fehlen die weichen Zwischenlagen (AA 1200/a).

Folgende Ausbildung ist gewöhnlich anzutreffen:

9a. 0,2-0,3 cm Ophiuren nur vereinzelt, vor allem auf der oberen Schichtfläche (AA 1195).

9b. 0,5-1,5 cm Aus zwei bis drei dünnen und nicht isolierbaren Einzelplättchen zusammengesetzt. Auf der unteren Schichtfläche im Mergelton eingebettet jugendliche Ophiuren, stellenweise sehr zahlreich und fast immer die Ventralseite zeigend. An der Grenzfläche zwischen grauem Mergelton und härterem, rotem Tonschiefer ab und zu grössere Posidonien mit noch zusammenhängenden Schalenklappen. Auf der oberen Schichtfläche ab und zu erwachsene Ophiuren (Dorsalseite sichtbar), Lebensspuren (Kotschnüre) und Foraminiferen nicht selten, ebenfalls zerriebene Fragmente von Posidonienschälchen.

Statt der beschriebenen Ausbildung kann Schicht 9b auch mit 9c zu einer härteren Platte verwachsen sein.

9c. 0,7-0,9 cm Wie 9b kein einheitliches Plättchen, sondern aus meist zwei dünnen Plättchen ohne tonige Zwischenlagen zusammengesetzt. Auf der unteren Schichtfläche Tonlage, in dieser vereinzelt grosse Ophiuren, aber auch ganz jugendliche, selten Posidonienklappen (noch zusammenhängend, Innenseite nach unten), ein Cumaceenrest. Obere Schichtfläche ebenfalls bedeckt von Tonlage, bei deren Wegbürsten zuerst einzelne, mehr oder weniger zerfallene Ophiuren und dann – an der Grenze zwischen Ton und rotem Tonschiefer – sehr zahlreich Ophiuren aller Altersstadien, wobei aber die jugendlichen Individuen überwiegen und die erwachsenen selten sind. Lebensspuren, Foraminiferen und meist jugendliche Posidonien ebenfalls vorhanden, aber nicht häufig. Ein zweiter Cumaceenrest. (AA 1197, AA 1199/a)

Vereinzelt kommen Ophiuren auch im Inneren der Bänkchen 9b und 9c vor.

10. 3 cm Gut spaltbarer, schmutziggrauer, feiner und toniger Mergel, unten mit Eisen imprägniert. Ophiuren selten nahe der Unterseite. Ab und zu verkohlte Krebse. Posidonien häufig, vor allem auf der obersten Schichtfläche, hier in allen Altersstadien mit noch zusammenhängenden Klappen (Innenseiten meist nach unten liegend). (AA 1201 und AA 1202)

11. 2 cm Weicher, toniger Mergel, schmutziggrau. Linsen von Pyritkonkretionen. Nahe der Unterseite Lage mit Posidonien. Ophiuren eher vereinzelt. (AA 1203)

12. 5 cm Ziemlich harter, grauer, plattiger Kalkmergel. Häufig pyritisierte Krebse. Ophiuren selten.

Dünnschliffe: Die aus den Schichten 6, 7 und 9 gewonnenen Dünnschliffe zeigten alle ein sehr ähnliches Bild. Das Gefüge ist kryptokristallin, kolloidartig, und kleine Quarzkörnchen sind in ihm regellos verteilt. Eine Bänderung liess sich nicht feststellen. Hie und da tritt feinverteilter Pyrit auf, sowie in mehr oder weniger grosser Zahl kleine, teilweise pyritisierte Schalentrümmer, die wohl von Posidonien stammen. Die einzigen Unterschiede zwischen den Schliffen bestehen in der etwas schwankenden Häufigkeit der Schalentrümmer und in der etwas verschiedenen Homogenität des Gefüges. Foraminiferen wurden in keiner Probe

angeschliffen, dies stimmt mit der Seltenheit dieser Fossilien auf den Schichtflächen überein. Der Dünnschliff eines mehrere hundert Meter von der Schürfung entfernt gefundenen, eisenhaltigen Tonkalkplättchens (AA 1204/a) zeigte das gleiche Bild wie die aus der Schürfung stammenden Proben. Auf der Oberfläche dieser knolligen und manchmal etwas von Pyrit durchsetzten Bänken sind nicht selten Ophiuren ausgewittert, sie lieferten dank ihrer Härte und Widerstandsfähigkeit einen grossen Teil der in den Sammlungen aufbewahrten Stücke.

II. PALÄONTOLOGISCHER TEIL

1. Einleitung

In einer parallelen Arbeit (HESS, 1960) trat ich auf Erkennbarkeit und systematischen Wert von mesozoischen Ophiuren ein und wies darauf hin, dass ohne bessere Kenntnis der im Zusammenhang erhaltenen, zum grossen Teil schon bekannten Funde, eine systematische Erfassung der isolierten Elemente ein schier aussichtsloses Unterfangen ist. Unter diesem Gesichtspunkt erfolgte die vorliegende Neubeschreibung der schon im Jahre 1858 von HELLER aufgestellten und im Jahre 1928 von VALETTE erneut beschriebenen Art.

Das von La Voulte stammende Ophiurenmaterial ist vielleicht das vollständigste je von fossilen Ophiuren bekannt gewordene. Dieser glückliche Umstand und vor allem auch der merkwürdige Skelettbau rechtfertigen sicher eine eingehende Neubearbeitung.

Die Schlangensterne aus dem Callovien von La Voulte und die in der parallelen Arbeit beschriebenen Reste aus dem Oxford des Berner Juras zeigen, dass in den jurassischen Meeren eine bemerkenswerte Vielfalt teils hochspezialisierter Formen geherrscht hat, und dass sich die mesozoischen Typen meist ohne weiteres an die rezenten anschliessen lassen. Vorgängig der Beschreibung unseres Materials soll deshalb kurz der Bau des Ophiurenskelettes, ausgehend von rezenten Formen, besprochen werden³⁾.

2. Morphologie des Ophiurenskelettes

Zur Orientierung der verschiedenen Flächen und Vorsprünge an den einzelnen Skelettelementen verwenden wir folgende Bezeichnungen:

proximal: gegen die Mundöffnung oder das Scheibenzentrum gerichtet;
distal: gegen die Armspitze oder den Scheibenrand gerichtet;

³⁾ Wir folgen dabei der von den Zoologen gebrauchten Einteilung der Ophiuroidea in die beiden Ordnungen Euryalae und Ophiurae. Diese beiden Ordnungen lassen sich wie folgt charakterisieren (nach HYMAN, 1955):

Ophiurae: Arme einfach, horizontal beweglich; Artikulation der Wirbel durch Höcker und Gruben; Arme und Scheibe meist mit vollständiger Schilderbedeckung; Arme können sich nicht um fremde Objekte winden.

Euryalae: Arme einfach oder verzweigt; Artikulation der Wirbel durch sanduhrförmige Vorsprünge, die an benachbarten Gelenkflächen rechtwinklig zueinander stehen; Beschilderung von Armen und Scheibe oft rudimentär und durch eine dicke Haut verborgen; Arme auch vertikal beweglich und einrollbar.

Die grosse Mehrheit der mesozoischen Ophiuroideen gehört zu den Ophiurae, doch sind Euryalae-Wirbel schon seit der Trias bekannt (JÖRG, 1941).

adradial: gegen den Radius (also den Arm) gerichtet;
 abradial: vom Radius weg gerichtet, auf der Scheibe werden auch die Ausdrücke interbrachial oder interrarial verwendet.

dorsal;
 ventral.

Um die Lage eines Skelettelementes im Verband festzulegen, verwenden wir ebenfalls die Ausdrücke proximal und distal.

Die von mir gebrauchte Terminologie lehnt sich an die klassische an (LUDWIG, 1878); für die Nomenklatur der Wirbel und Mundeckstücke halte ich mich weitgehend an die von WOLBURG (1939) verwendeten Bezeichnungen. Bei den folgenden Ausführungen sind die in den Figuren gebrauchten Kurzbezeichnungen in Klammern angegeben.

Die Arme der Schlangensterne sind scharf von der Scheibe abgesetzt, schlank und beweglich. Das Arminnere wird fast ganz von den Wirbeln (W) angefüllt, um sie legen sich (nur bei den Ophiuræ typisch entwickelt) die unpaaren Dorsal- und Ventralschilder (DS und VS), sowie die paarigen, Stacheln (St) tragenden Lateralschilder (LS). Im proximalen Armteil sind die Wirbel meist mehr oder weniger scheibenförmig, im distalen erscheinen sie infolge abnehmender Höhe und Breite immer langgestreckt. Die absolute Länge aller Armsegmente ist aber annähernd gleich. Zwischen Ventral- und Lateralschildern treten die Ambulakralfüsschen (Tentakel) durch Öffnungen nach aussen, diese Tentakelporen (TP) sind gewöhnlich durch ein oder zwei umgewandelte Stacheln, die Tentakelschuppen (Sch) geschützt. Die Füsschen dienen bei den Schlangensternen als Tast- und teilweise auch als Respirationsorgane, und nicht als Fortbewegungsmittel, wie bei den Seesternen. Die Ortsveränderung erfolgt durch kräftige Armbewegungen, die durch das Zusammenwirken der vier Zwischenwirbelmuskeln hervorgerufen werden⁴⁾. Zwei grössere Längsmuskeln liegen dorsal, zwei kleinere ventral, dazwischen – in der vertikalen Mittellinie der Wirbel – befindet sich bei den Ophiuræ die Gelenkung in Form von ineinander greifenden Höckern und Gruben (zygospondyle Artikulation). Auf die anders ausgebildete Gelenkung (streptospondyler Typ) der Euryalæ wurde bereits hingewiesen. Die zygospondyle Artikulation erfolgt in zwei Ebenen, einer vertikalen und einer horizontalen. In der vertikalen steht auf jeder Gelenkfläche je ein Gelenkhöcker und eine Grube, auf der proximalen Fläche steht der Höcker dorsal und die Grube ventral, auf der distalen Fläche verhält es sich gerade umgekehrt. In der horizontalen Ebene befindet sich ein Höckerpaar, und zwar auf der proximalen Fläche ventral und auf der distalen dorsal. Dadurch kommen die Höckerpaare mehr oder weniger beidseits der medianen Höcker zu liegen. Damit sich der Arm seitlich bewegen kann, muss zuerst ein medianer Höcker aus seiner Grube heraustreten, was nur durch eine gewisse Knickung des Armes möglich ist. Die horizontalen Höckerpaare haben dabei eine scharnierartige Funktion (siehe SPENCER, 1925, S. 247). Die Fortbewegung erfolgt vor allem durch die Betätigung der Muskeln der proximalen und mittleren Armabschnitte, die dünnen distalen Segmente dienen nur als Stützen. Weiterhin fällt am Ophiurenwirbel die Ventralrinne auf, die das radiäre Wasser-

⁴⁾ Über die Lebensweise der vergraben lebenden Ophiuren siehe unten (S. 378).

gefäß und den radiären Nervenstamm aufnahm, sowie die seichtere Dorsalrinne, in der ein radiärer Ausläufer des Coeloms verlief. Beidseits der Ventralrinne liegen, etwas distal verlagert, die Gruben, in denen die Füßchen inseriert waren.

Beim Eintritt in die Scheibe setzen sich auf der Ventralseite die Arme vorerst praktisch unverändert fort, Ventral- und Lateralschilder mit ihren Stacheln werden beibehalten. Das proximalste, noch in dieser Weise ausgebildete Armsegment beherbergt den Mundwirbel (MW), dieser besitzt eine von den übrigen Wirbeln abweichende proximale Gelenkfläche, da er auf dieser mit den Mundeckstücken verbunden ist. Nach der allgemein anerkannten LUDWIGSchen Auffassung (1878) der Homologien der Mundskeletteile ist der Mundwirbel durch Verwachsung der dritten Ambulakralia entstanden. Jedes der insgesamt 10 Mundeckstücke (ME) ist das Verwachsungsprodukt eines ambulakralen und eines adambulakralen Stückes. Der adambulakrale oder interambulakrale Teil ist, da er stark in die Mundöffnung vorspringt, von aussen sichtbar und trägt am adradialen Rand eine Reihe von Schuppen, die Mundpapillen (P). Je zwei interambulakrale Teile des benachbarten Radius sind miteinander an der proximalen Spitze verbunden. Dadurch entstehen fünf V-förmige Stücke (oft Kiefer genannt)⁵⁾, wobei die gegen die Mundöffnung gerichtete Spitze des V eigentlich eine senkrecht verlaufende Kante darstellt und gewöhnlich die Kieferplatte oder den Torus angularis (To) trägt. Auf diesem steht, wiederum senkrecht, eine Reihe von meist kräftigen Stacheln, die Zähne (Z). Die beiden Enden des V entsprechen den ambulakralen Teilen der Mundeckstücke. Öffnung und Schliessung des Mundes werden durch Muskeln bewirkt, welche die Kieferbestandteile (also je zwei Mundeckstücke eines benachbarten Radius) miteinander verbinden, sowie solche, welche die Kiefer untereinander verbinden. Die Begriffe «Kiefer» und «Zähne» sind etwas unglücklich, da natürlich diesen Gebilden nicht die entsprechenden Funktionen zukommen. Sie dienen vielmehr als eine Art Reusen bei der Ernährung. Dem ambulakralen Teil des Mundeckstückes entspringen auf der adradialen Seite die beiden Mundfüßchen. Von diesen ist nur das zweite von aussen sichtbar, es tritt gewöhnlich neben den Adoralschildern (AO) hervor und ist häufig durch Schuppen geschützt, die eine Fortsetzung der Mundpapillen darstellen. Im Interradius eines jeden Kiefers liegt ein Oralschild (O), beidseits flankiert von den Adoralschildern (AO). Zwischen den Adoralschildern steht am Anfang eines Radius, in der Verlängerung der Ventralschilder der Arme, das meist wenig entwickelte Ventralschild des Mundskelettes (VM).

Bei unserer Beschreibung beginnen wir die Numerierung der Armsegmente mit demjenigen, das den Mundwirbel enthält. Proximalwärts folgen dann nur noch Teile des Mundskelettes: Mundeckstücke, Oralschild, Adoralschilder und Ventralschild des Mundskelettes.

Im Körperinneren liegen über den Kiefern, und daher von aussen nicht sichtbar, die Peristomalplatten (PE). Sie sind pro Kiefer meist in Zweizahl vorhanden, seltener tritt nur ein Stück auf. Sie kommen erst zum Vorschein, wenn die dorsalen Scheibenplatten entfernt werden (Fig. 7a, 7b). Beidseits der Arme befindet sich auf der Ventralseite der Scheibe eine schlitzförmige Öffnung, die Bursalspalte (Bu),

⁵⁾ Für die Mundeckstücke ist in der angelsächsischen Literatur der Name «half-jaws» gebräuchlich. Das Wort «Kiefer» sollte deshalb nicht für isolierte Mundeckstücke gebraucht werden.

die in das Körperinnere führt. Sie dient einerseits der Atmung, andererseits treten durch sie die Geschlechtsprodukte nach aussen, da die Gonaden in die Bursae münden. Die Bursalspalte wird gewöhnlich von zwei Bursalspangen oder Genitalplatten eingefasst, von denen die eine adradial und die andere abradial (interbrachial) liegt. Der Interradius oder Interbrachialraum der Ventralseite ist gewöhnlich mit kleinen Platten ausgefüllt, die Scheibe kann aber auch gekörnelt oder nackt sein.

Auf der Dorsalseite der Scheibe sind die Arme nicht mehr sichtbar, da sie beim Eintritt in die Scheibe unter den dorsalen Platten verschwinden. Unter diesen fallen meist die beidseits der Armbasis gelegenen Radialschilder (RS) auf, diese können stark entwickelt sein (z. B. bei *Ophiomusium*), oder aber sich in der Grösse nur wenig von den übrigen dorsalen Scheibenplatten unterscheiden (z. B. bei *Geocoma elegans*).

3. Erhaltungszustand des Materials

Die Ophiuren des Callovien von La Voulte sind, je nach der Schichtfläche, mehr oder weniger stark pyritisiert. Am stärksten ist die Pyritisierung bei den Individuen auf der Oberfläche von Schicht 7b. Scheibe, proximale Armabschnitte und proximale Stacheln der grösseren Individuen sind von einer dicken Kristallkruste bedeckt, beim Entfernen dieser, auf den Schildern ansetzenden Kruste kommen die ebenfalls pyritisierten kontraktiven Muskelfasern zwischen den Wirbeln zum Vorschein, häufig begleitet von Klümpchen eines durchscheinenden, farblosen Minerals (Phosphorit?) (Fig. 26, 27). Da in den distalen Armabschnitten nur gerade die Schilder pyritisiert sind, hängt das Ausmass der Pyritisierung offenbar vom ursprünglich vorhandenen Gehalt an organischer Substanz ab.

Die zwischen dem untersten und dem zweituntersten Plättchen von Schicht 7b vorkommenden Ophiuren sind – auch im Bereich der Scheibe – weniger stark pyritisiert, so dass die Schilder noch alle Einzelheiten zeigen. Die Individuen sind mehrheitlich vollkörperlich erhalten, der Armquerschnitt ist also noch flach-oval, wie zu Lebzeiten der Tiere, und nur das Scheibenzentrum ist auf der Dorsalseite etwas eingesunken. Gewöhnlich lassen die Ophiuren dieser Schichtfläche den ganzen Schilderbelag der Scheibenoberseite erkennen, nur ganz vereinzelt treten grössere Pyritkristalle in der Scheibenmitte auf. Beim Aufbrechen der Arme sind nie Muskelfasern erkennbar, sondern nur eine schwarze, homogene Masse.

Die Oberseite von Schicht 9c ist bedeckt von Ophiuren, die nur teilweise pyritisiert sind. Meist sind nur Scheibe und proximale Armteile von grösseren Individuen schwarz gefärbt, mittlere und distale Armteile solcher Exemplare sowie ganz allgemein die kleinen Individuen zeigen eine fleischrote Färbung. Durch ihre fleischrote Farbe und einen gewissen Oberflächenglanz fallen die membranartigen, federförmigen Stacheln des mittleren Armabschnittes (Fig. 16) sofort auf. In der Tonlage, welche die Oberfläche von Schicht 9c bedeckt, kommen ab und zu etwas zerfallene Skelette von erwachsenen Individuen vor, die immer nur fleischrot gefärbt sind. Die Individuen mit schwarzer Scheibe dagegen liegen an der Grenze von grauer Tonschicht und ziegelrotem Tonschieferplättchen. Die proximalen Armabschnitte der Ophiuren dieser Schichtfläche sind nicht vollkörperlich erhalten, sondern die Lateralschilder sind auf der Dorsalseite in die

grossen, distalen Muskelfelder hineingedrückt. Wenn dann noch die Dorsalschilder verschwunden sind, treten die Dorsalkanten der Wirbel zutage, und es ergibt sich das in Fig. 1 dargestellte, charakteristisch gratartige Aussehen der proximalen Armregion. Da die Fossilien erst durch Wegbürsten der Tonschicht freigelegt wurden, konnte festgestellt werden, dass die Dorsalschilder schon bei den noch im Sediment eingebetteten Individuen fehlten. Im Gegensatz zum erst-

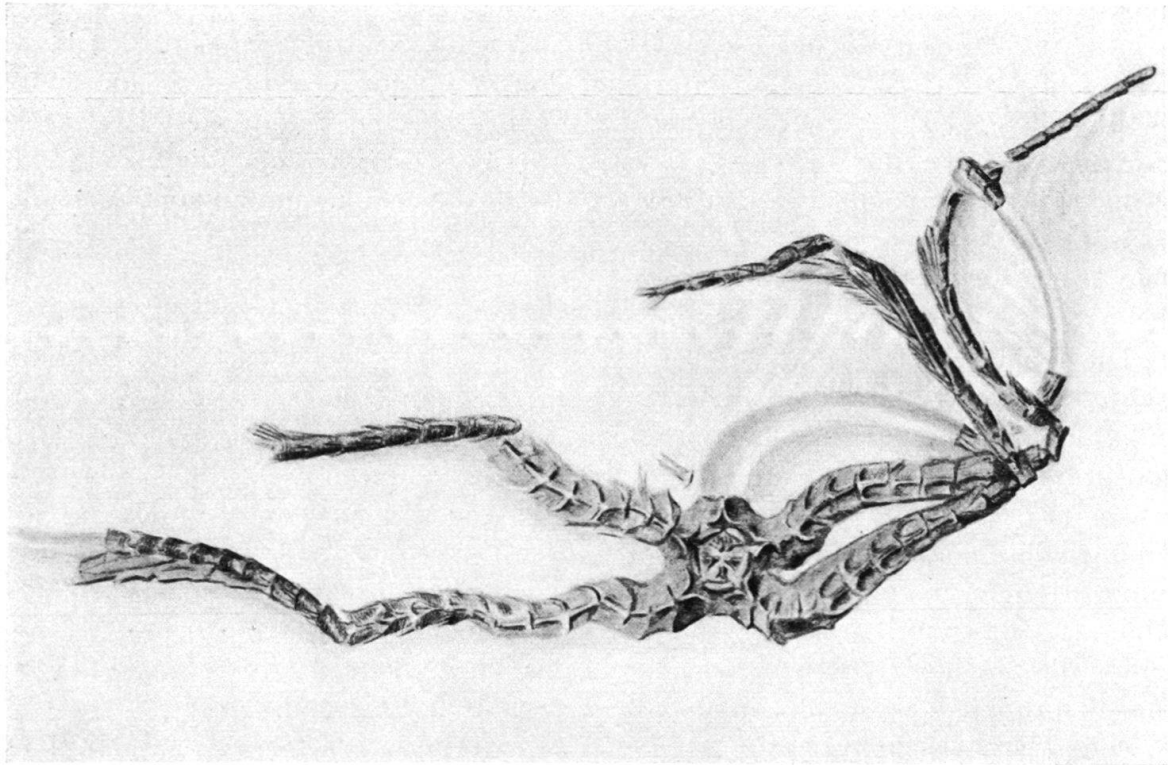


Fig. 1. Dorsalansicht eines jüngeren Individuums von *Ophiopinna elegans* (HELLER) (= *Geocoma elegans*), Callovien, La Voulte-sur-Rhône, Schicht 9c-Oberseite. Scheibenmitte in Fig. 7a vergrössert dargestellt. $\times 6$. Museum Basel M 648.

erwähnten Erhaltungszustand hatte bei diesen Exemplaren die Muskelsubstanz offenbar genügend Zeit zur Verwesung, so dass bei der Komprimierung des lockeren Sediments während der Diagenese die Lateralschilder in die an Stelle der dorsalen Muskeln vorhandenen Hohlräume absinken konnten. Da die ventralen Muskelgruben kleiner sind, konnte sich der geschilderte Umstand auf der Ventralseite nicht so bemerkbar machen. Das Einsinken der Lateralschilder in die ventralen Muskelgruben führt vor allem zu einem Hervortreten der Ventralschilder. Eine solche Erhaltung ist beispielsweise bei den von VALETTE auf Taf. 2, Fig. 1b, 1c und 4 abgebildeten Exemplaren sichtbar. An den distalen Armteilen ist hingegen vollkörperliche Erhaltung die Regel (Fig. 1, 32). Die Scheibe ist meist stark geschrumpft, dies ist besonders auf der Dorsalseite gut erkennbar, weniger gut hingegen auf der Ventralseite, wo die starken Mundeckstücke dem Einsinken grösseren Widerstand entgegensetzten. Auf der Dorsalseite sinken vor allem Scheibenmitte und Interbrachialräume ein, während die Wirbel und Mundeckstücke der Schrumpfung und dem Schichtdruck besseren Widerstand leisten konnten (Fig. 1, 7a).

Bei den von VALETTE abgebildeten Exemplaren sind die verschiedenen Erhaltungszustände deutlich erkennbar.

Vollkörperliche Erhaltung: Taf. 1, Fig. 2 (eine Dorsal- und eine Ventralseite), Taf. 1, Fig. 4 (Dorsalseite), Taf. 2, Fig. 1a und 1 (Dorsalseite, Scheibe stärker pyritisiert, Armstacheln abgebrochen), Taf. 2, Fig. 3 (Ventralseite oder Dorsalseite?), Taf. 2, Fig. 2 (Dorsalseite, sehr stark pyritisiert, Scheibenmitte eingesunken).

In die Muskelfelder der Wirbel gedrückte Lateralschilder: Taf. 1, Fig. 1a und 1 (Ventralseite), Taf. 1, Fig. 3 (Dorsalseite, nicht Ventralseite wie von VALETTE angegeben), Taf. 2, Fig. 1b, 1c (Ventralseite), Taf. 2, Fig. 4.

Beim von VALETTE auf Taf. 1, Fig. 1a und 1 abgebildeten Exemplar sind die Ventralschilder verschwunden, so dass die Ventralrinnen der Wirbel offen daliegen. Die Dorsalschilder fehlen beim auf Taf. 1, Fig. 3 abgebildeten Individuum, hier treten die dorsalen Kanten der Wirbel hervor.

Die geschilderten Erhaltungsmöglichkeiten bewirken den unterschiedlichen Aspekt der Ophiuren von La Voulte, dem auch VALETTE in seiner Arbeit zum Opfer fiel.

4. Bisherige Arbeiten

Die Art wurde 1858 von HELLER geschaffen. Dieser bildete auf Taf. 5, Fig. 1 eine kleine Platte mit mehreren Individuen ab. Das Typusplättchen gehört heute noch zur Sammlung des Wiener Naturhistorischen Museums, es entspricht nur der Hälfte eines aus zwei Stücken zusammengeleimten, grösseren (ca. 9×6 cm) Plättchens. Auf diesem sind 18 mehr oder weniger gut – teils nur als Abdrücke erhaltene – mittelgrosse Individuen vorhanden. Sie zeigen die meisten der unten beschriebenen Merkmale, darunter auch die federförmigen Stacheln. Mundskelett und dorsale Scheibenbedeckung sind aber undeutlich, resp. gar nicht erhalten. Fig. 2 der gleichen Tafel stellt ein vergrössertes Armfragment dar, nach HELLER stammt es von der Ventralseite in Scheibennähe. Es dürfte sich aber eher um eine dorsale Armpartie handeln, mit in die distalen Muskelgruben gedrückten Lateralschildern. In der auf Fig. 3 abgebildeten, distalen Armpartie der Ventralseite sind die Stacheln sicher zu lang gezeichnet. In der Beschreibung erwähnt HELLER, dass die Schilder (welche, wird nicht angeführt) überall von zierlichen, feinen Querrunzeln bedeckt seien. An einer anderen Stelle heisst es freilich, dass der Art eigentliche Seitenplättchen fehlen, obgleich die Runzelung immer nur auf den Lateralschildern auftritt. Die im distalen Armteil kielartigen Ventralschilder wurden schon von HELLER erkannt.

In einigen späteren Arbeiten wird *G. elegans* nur erwähnt (so von OPPEL, 1865). BOEHM (1889, S. 266) hingegen untersuchte die Gattung *GEOCOMA* kritisch, wobei ihm zahlreiche Exemplare von *G. carinata* und *G. elegans* aus der Münchner Sammlung zur Verfügung standen. Er kam zum Schluss, dass *G. elegans* zoologisch nicht zu definieren sei.

Die ausführliche Arbeit von VALETTE ist ein Musterbeispiel dafür, wie Arten abgetrennt werden, deren Unterscheidungsmerkmale nur auf Erhaltungszustand und Aspekt beruhen. VALETTE fügte zur ursprünglichen Art *G. elegans* zwei neue hinzu: *G. bruni* und *G. romani*.

Nach VALETTE besitzt *G. elegans* eine gekörnelte Scheibe auf Dorsal- und Ventralseite. Seine Textfig. 8 zeigt Einzelheiten der beiden Seiten, die Beschreibungen und Abbildungen müssen aber zum grossen Teil berichtigt werden. So sind die aus der Scheibe austretenden Arme zu schmal gezeichnet. Die Dorsalseite der Arme wird in Fig. 8/2a–d richtig abgebildet, allerdings ohne die federförmigen Stacheln, die von VALETTE gar nicht erkannt und beschrieben worden sind. Das in Fig. 8/1a abgebildete Armfragment der Ventralseite zeigt offensichtlich die Ventralrinnen der Wirbel, die irrtümlicherweise für die Ventralschilder gehalten werden («la plaque du milieu est très étroite et longue»). Die gleichen Abbildungen (Fig. 8/1a, b) zeigen Lateralschilder, die in die proximalen Muskelgruben gedrückt sind, wodurch ihre Form verfälscht ist («Les plaques latérales ont une partie saillante en forme de crochet qui touche d'abord à la plaque centrale au-dessous du pore tentaculaire, puis qui s'en écarte de plus en plus obliquement et s'arrête au bas externe de la plaque où elle forme un épaississement»). Nur in Fig. 8/1c und 1d befinden sich die Schilder in normaler Lage, da solche distale Abschnitte ja immer vollkörperlich erhalten sind. Natürlich ist der in Fig. 8/1e abgebildete Armquerschnitt in Gestalt eines niederen Dreieckes ebenfalls der Erhaltung zuzuschreiben. Beim Vergleich mit den Ventralschildern von *G. carinata* schreibt VALETTE: «Dans le *G. carinata* les plaques centrales sont plus larges et ont la forme d'un cône tronqué; dans le *G. elegans* elles sont beaucoup plus étroites et ressemblent à un simple tube.» Die Interpretation der Ventralschilder bei *G. carinata* ist richtig; die Ventralschilder von *G. elegans* unterscheiden sich in Wirklichkeit nur wenig von denen der fränkischen Art.

In Textfig. 9 in VALETTE'S Arbeit ist *G. bruni* abgebildet. Fig. 9/1 zeigt aber nicht die Ventralseite, sondern die Dorsalseite, die Erhaltung ist ähnlich wie bei unserem in Fig. 1 abgebildeten Individuum. Die Armfragmente von Fig. 9/1a und 1b können der Ventralseite angehören (gleiche Erhaltung wie Fig. 8/1a und 1b), oder aber auch der Dorsalseite (Dorsalschilder verschwunden). Ein Entscheid ist nicht möglich, da Angaben über das den Zeichnungen zugrunde liegende Original fehlen. Auch der Armquerschnitt von «*G. bruni*» ist lediglich der Erhaltung zuzuschreiben. Als eine der Unterscheidungsmöglichkeiten gibt VALETTE an, dass die Arme von *G. elegans* gleichmässiger und länger sind als die von *G. bruni*. Nun sind aber bei den als *G. bruni* abgebildeten Individuen die Arme entweder nicht vollständig erhalten, oder die distalen Partien sind noch vom Sediment bedeckt. Die in die dorsalen Muskelgruben gedrückten und dadurch auch etwas seitlich verschobenen Lateralschilder täuschen die grössere Armbreite von «*G. bruni*» vor. «*G. bruni*» und *G. elegans* sollen verschieden ausgebildete Ventralseiten besitzen. Da aber in Fig. 9/1 nicht eine Ventral-, sondern eine Dorsalseite abgebildet ist, fällt auch dieses Unterscheidungsmerkmal.

G. romani ist die dritte der von VALETTE unterschiedenen Arten. Seine Textfig. 10 lässt kaum etwas Charakteristisches erkennen, mehr sagen die Tafelabbildungen. Taf. 2, Fig. 2 zeigt sicher keine Ventral-, sondern eine Dorsalseite. Dieses von VALETTE als typisch angesehene Exemplar ist so stark pyritisiert, dass keine Einzelheiten mehr erkennbar sind. VALETTE schreibt (S. 79) selber: «L'exemplaire de la collection de BRUN, qui est photographié à la planche II, fig. 2, en grandeur naturelle, montre parfaitement la forme générale de l'espèce, et fait bien ressortir

les différences que je viens de signaler entre les deux espèces. Mais l'exemplaire a été malheureusement transformé en pyrite sulfureuse qui a détruit les détails des bras». *G. romani* soll sich durch die breiteren und höheren Lateralschilder von den beiden anderen Arten unterscheiden. Es handelt sich aber nur um den Fall von guter, vollkörperlicher Erhaltung der Arme, deshalb ist auch der Armquerschnitt von *G. romani* gerundet und nicht dreieckig. Nach VALETTE weisen die Ventralschilder von *G. romani* die Form eines abgestumpften Kegels auf. Die Ventralschilder besitzen nun wirklich eine solche Gestalt, dies ist aber bei allen Exemplaren der Fall, bei denen sie überhaupt erhalten sind. Die anscheinend weniger starke Bestachelung von *G. romani* ist darauf zurückzuführen, dass bei ungestörter Erhaltung die Stacheln den Armen mehr oder weniger anliegen und nicht mit den Lateralschildern nach aussen gedrückt sind. Schliesslich sei erwähnt, dass von VALETTE den Armstellungen zur systematischen Unterscheidung eine grosse Bedeutung beigemessen wird: Schlanke, biegsame Arme bei *G. elegans*; steife und breitere Arme bei *G. bruni*; relativ breite, aber gewundene Arme bei *G. romani*. Ohne wirklich vorhandene anatomische Unterlagen ist aber die Abgrenzung von Arten auf Grund von Armstellungen sinnlos.

Die Untersuchung eines Teils der Originalien zu VALETTE's Arbeit in der Lyoner Sammlung und das selbst gesammelte Material bestätigte die aus den Beschreibungen und Abbildungen von VALETTE gewonnene Überzeugung, dass im Callovien von La Voulte nur eine einzige Ophiurenart vorkommt. *G. bruni* und *G. romani* müssen als selbständige Arten verlassen werden. Da ihnen lediglich verschiedene Erhaltungszustände zugrunde liegen, ist natürlich auch die Beibehaltung als Unterarten nicht berechtigt.

5. Skelettbau von *Geocoma elegans*

A. Grössenverhältnisse

Grösste Exemplare:

Scheibendurchmesser = 5,5 mm.

Armbreite beim Austritt aus der Scheibe = 1,6–1,8 mm.

Armlänge = 45 mm, ein Abdruck auf der unteren Schichtfläche von Bänkchen 9b zeigt sogar 50 mm.

Zahl der Armsegmente von vollständigen Armen = 75–80.

Etwas kleinere Individuen, darunter auch das grösste der in Fig. 37 abgebildeten Reihe, besitzen einen Scheibendurchmesser von etwas unter 5 mm und Armlängen von 35 bis 40 mm. Das grösste Exemplar von Fig. 37 weist eine Armlänge von 37 mm und an den beiden vollständig erhaltenen Armen 61 und 65 Segmente auf. Von diesen erwachsenen Stadien bis hinab zu den kleinsten, fossil überhaupt erhaltungsfähigen Tieren, von 0,2 mm Durchmesser, kennen wir von *Geocoma elegans* alle Altersstufen. Die nachfolgenden Beschreibungen stützen sich auf erwachsene oder nahezu erwachsene Individuen mit gelegentlichen Hinweisen auf jüngere Individuen, die ganz jugendlichen Stadien werden anschliessend gesondert besprochen.

B. Scheibenskelett

Dorsale Bedeckung:

Der Scheibenrücken ist von einer grossen Zahl kleiner, zarter Plättchen bedeckt (Fig. 2 und 3). Diese sind in der Mitte der Scheibe sehr klein und gerundet,

nach aussen folgen etwas grössere Plättchen von unregelmässig eckiger Gestalt, wobei die grössten über den Armen stehen. In den Interbrachialräumen finden sich

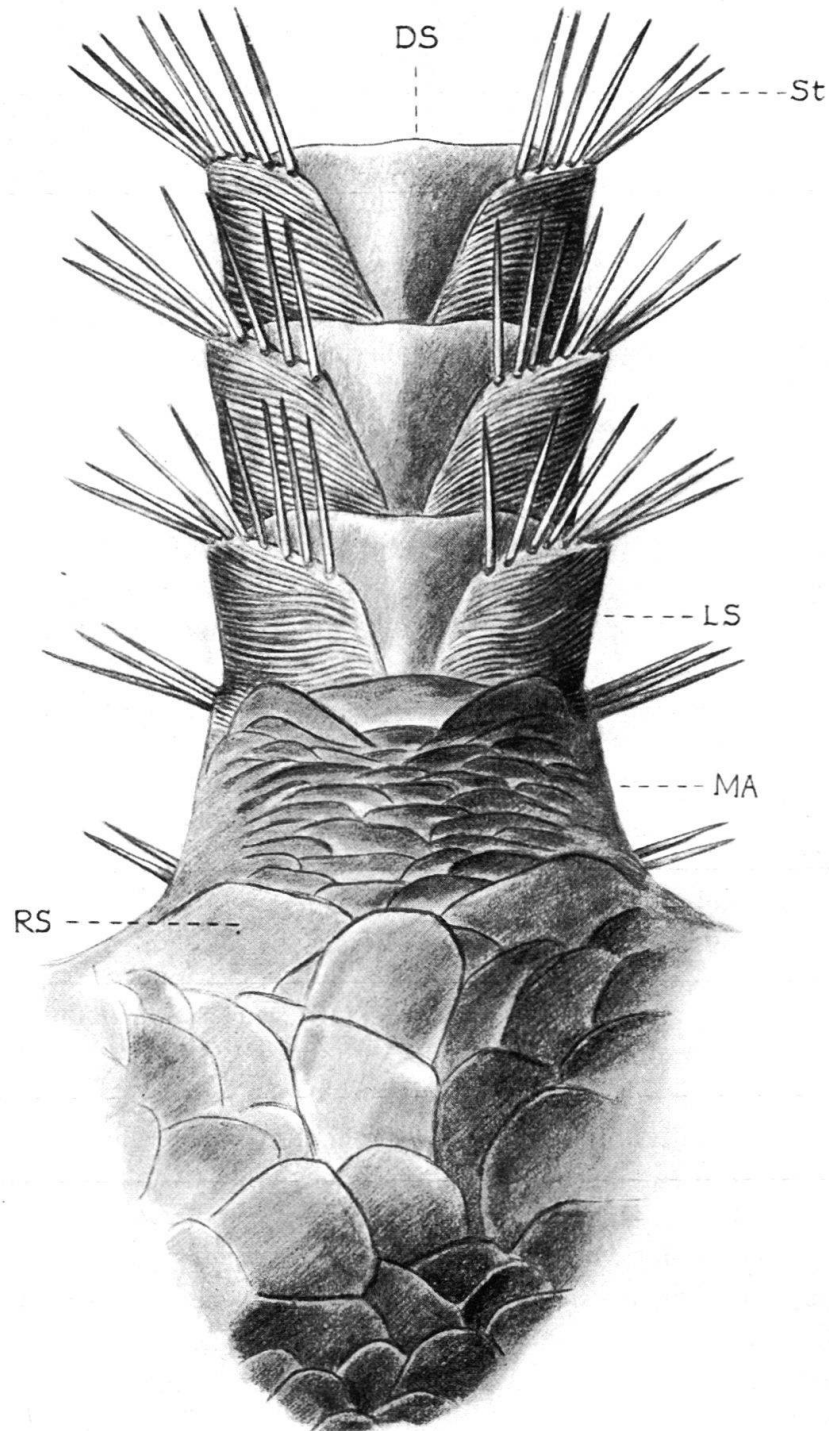


Fig. 2. Dorsalseite von Armbasis und benachbarter Scheibenregion eines erwachsenen Individuums von *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte, Schicht 7b, Oberseite des zweituntersten Plättchens. Leicht schematisiert. $\times 27$. Museum Basel M 649. DS = Dorsalschild, LS = Lateral-schild, RS = Radialschild, MA = «Manschette», St = Lateralstacheln.

wiederum kleine Plättchen, die sich auf die Ventralseite der Scheibe fortsetzen. Die Armbasis der Dorsalseite wird von einer «Manschette» aus gedrängt stehenden Plättchen bedeckt (MA in Fig. 2), die bedeutend breiter als lang sind. Diese Ausdehnung der dorsalen Scheibenbedeckung erfasst fast das ganze, üblicherweise bei Schlangensternen als erstes dorsal sichtbare zweite Armsegment. Beidseits jeder

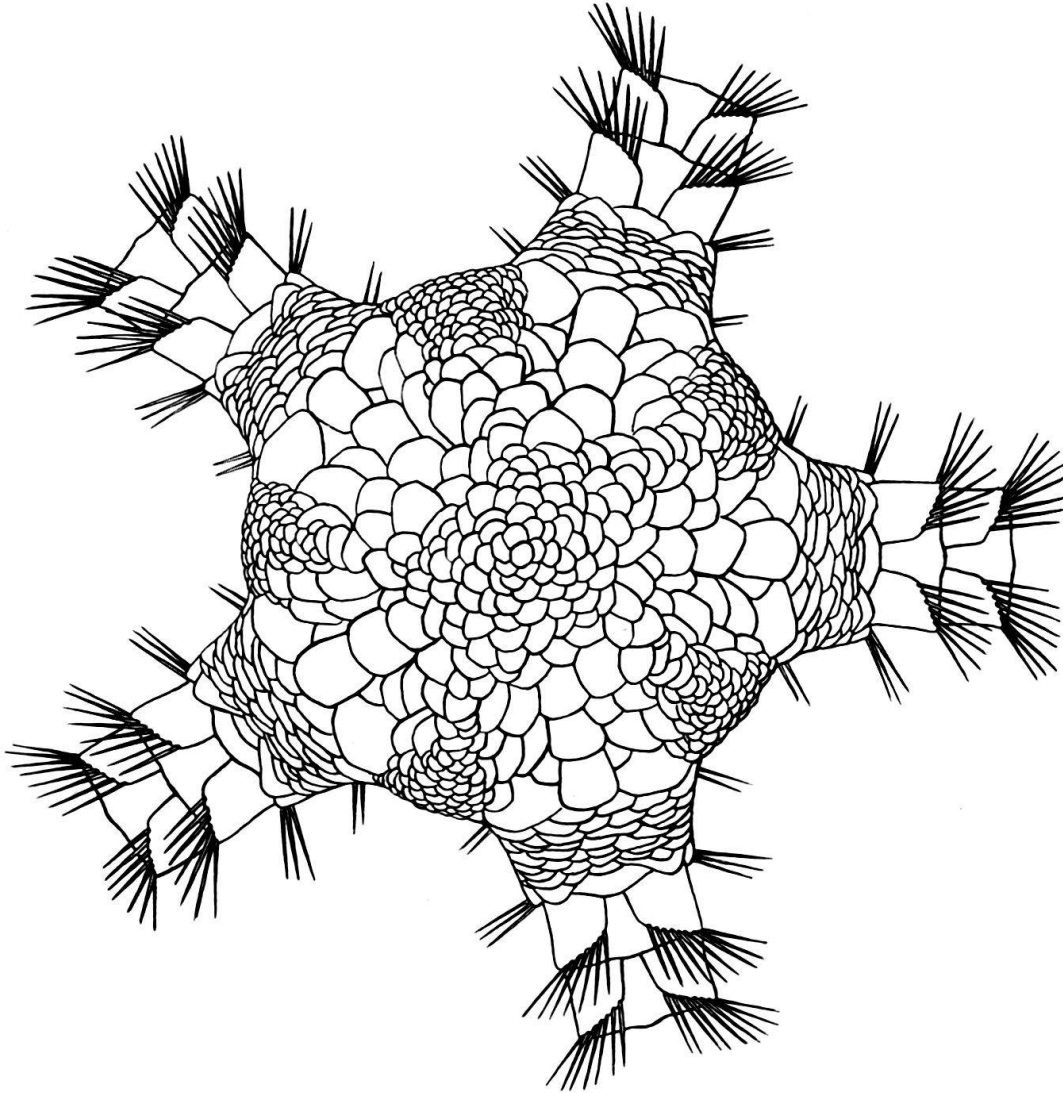


Fig. 3. *Ophiopinna elegans*, Rekonstruktion der Dorsalseite der Scheibe. Ca. $\times 10$.

Armwurzel, an die «Manschette» nach innen anschliessend, liegt je ein grösseres Plättchen; diese insgesamt 5 Plättchenpaare müssen wohl als Radialschilder angesehen werden (RS in Fig. 2), die demnach bei der vorliegenden Art von geringer Grösse sind. Die Radialschilder werden nur wenig von benachbarten Schildern überlappt.

Ventralseite und Mundskelett.

Die Scheibenunterseite (Mundöffnung und benachbarte Platten) wird in Fig. 4–6 dargestellt, Fig. 5 nach einem Original, Fig. 4 auf Grund mehrerer Exemplare, Fig. 6 ist die Rekonstruktion.

Der ventral sichtbare Teil der Mundeckstücke (ME in Fig. 4) ist dreieckig-oval oder keulenförmig und in der Mitte etwas eingetieft, je zwei Mundeckstücke eines

Interradius bilden einen V-förmigen Kiefer. An dessen Spitze steht der dreieckige Torus (To), dieser trägt die senkrechte Reihe von eher schwachen Zähnen (Z), von denen natürlich nur der unterste sichtbar ist. In Fig. 10 sind zwei Zähne vergrößert dargestellt, ihre Gestalt ist stumpf-kegelig mit einer basalen Vertiefung,

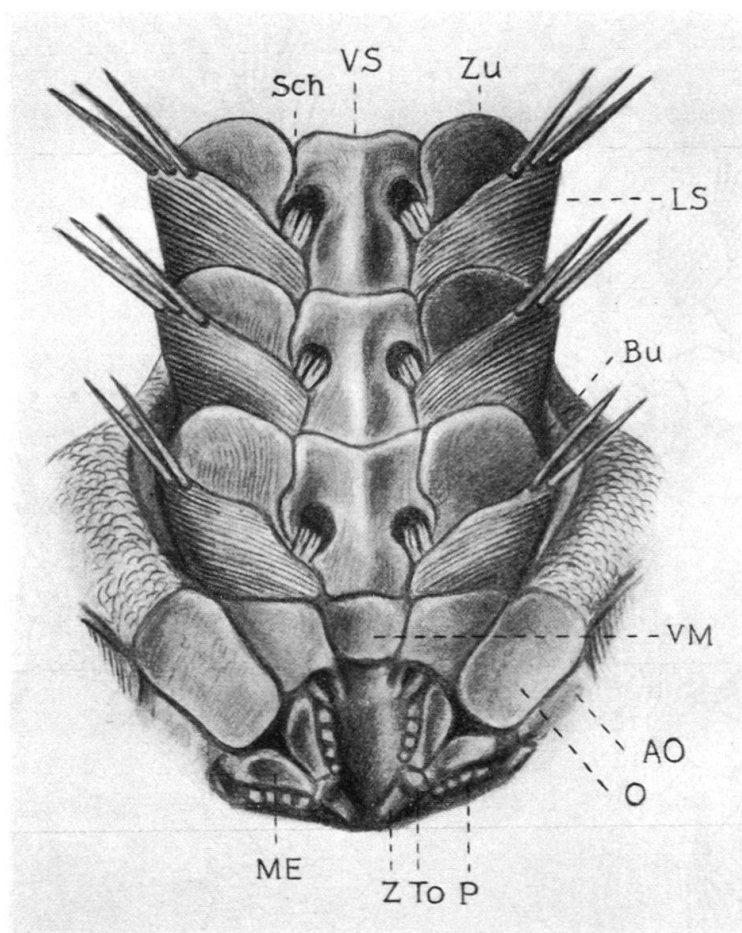


Fig. 4. Leicht schematisierte Darstellung der Mundregion (Ventralseite der Scheibe) von *Ophiopinna elegans*, gezeichnet nach mehreren Exemplaren (hauptsächlich nach Stück Museum Basel M 650). $\times 22$. ME = Mundstück, P = Papillen, Z = Zahn, To = Torus angularis, O = Oralschild, AO = Adoralschild, VM = Ventralschild des Mundskelettes, Bu = Bursalspalte, LS = Lateralschild, VS = Ventralschild, Sch = Tentakelschuppen, Zu = Zunge (distale Verlängerung des Lateralschildes).

in der sich der vom Torus ausgehende Muskel inserierte; die Oberfläche ist fein längsgestreift. Distalwärts schliessen sich pro Mundstück 6 Papillen an (P), die vier proximalen sitzen am Mundstück und sind quadratisch bis gerundet, die zwei distalen sind länglich und stehen vor dem Adoralschild (zum Schutz des zweiten Mundfüsschens).⁶⁾ Jeder der fünf Kiefer wird gegen den Interbrachialraum von den fünf Oralschildern (O) begrenzt, diese sind rechteckig-gerundet und fast doppelt so lang als breit. Jedes Oralschild wird von zwei kleineren Adoralschildern (AO) flankiert, deren interbrachiale, an das Oralschild grenzende Kante fast dop-

⁶⁾ Diese zwei äusseren Papillen können als Tentakelschuppen des zweiten Mundfüsschens aufgefasst werden.

pelt so lang ist wie die radiale, an das Ventralschild des Mundskelettes (VM) grenzende. Dieses ist klein und quadratisch. Distal folgt dann das über dem Mundwirbel stehende Ventralschild des ersten Armsegmentes mit wohl ausgebildeten Tentakelporen. Dieses erste eigentliche Ventralschild ist etwas gekielt, der distale Rand ist schwach konvex. Die Tentakelporen befinden sich etwa in der Mitte des frei sichtbaren Teils, sie werden seitlich vom Ventralschild umspannt. In die Poren-

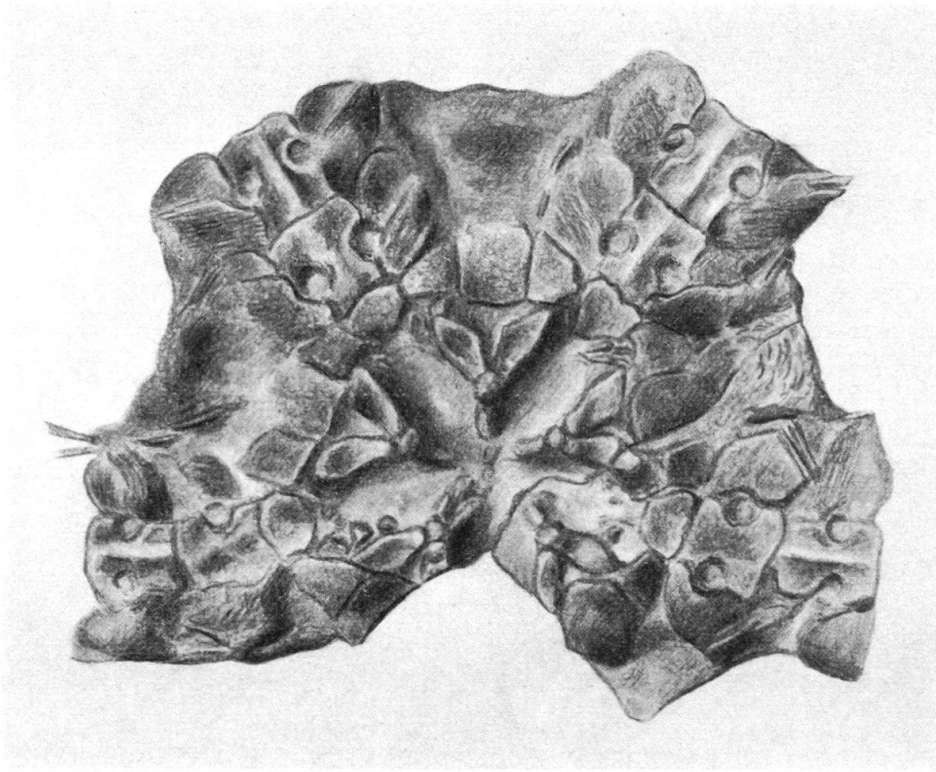


Fig. 5. Ventralseite der Scheibe von *Ophiopinna elegans* (Exemplar von Schicht 7b), Callovien, La Voulte. $\times 20$. Museum Basel M 651.

öffnung ragen zwei längliche, in der Mitte geriefte Tentakelschuppen (Sch). Die Lateralschilder des ersten Segmentes zeigen bereits die typische, feine Querrunzelung und am distalen Rand zwei Lateralstacheln. Dieser Rand läuft in eine grosse Zunge (Zu) aus, die aber glatt ist und keine Runzelung zeigt. Diese Zunge ist als Ausläufer der Lateralschilder und nicht als selbständiges Skelettelement zu betrachten, sie ist nur an den proximalen Segmenten gut entwickelt.

Längs der Armbasis öffnen sich auf der Ventralseite der Scheibe die fünf Paare der Bursalspalten (Bu). Sie werden von sehr flachen und relativ breiten Bursalspangen (Genitalplatten) eingefasst (Fig. 11). Der restliche Interbrachialraum der Ventralseite wird von den von der Dorsalseite herablaufenden, sehr kleinen und rundlichen Plättchen ausgefüllt. Eine Granulation der Scheibe liess sich weder auf Dorsal- noch Ventralseite je feststellen.

Isolierte Munddeckstücke werden ab und zu in der die obere Schichtfläche von Bänkchen 9c bedeckenden Tonlage gefunden. Sie sind aber nicht sehr gut erhalten und unterscheiden sich teilweise beträchtlich voneinander, ein grösseres und ein kleineres Stück sind in Fig. 8 und 9 abgebildet. Ein nachträglich noch aufge-

fundenes Mundeckstück ist besser erhalten, es zeigt eine ähnliche Gestalt wie das in Fig. 34 der parallelen Arbeit (HESS, 1960) abgebildete.

Einen besseren Einblick in das Mundskelett erhält man bei Entfernung der dorsalen Scheibenbedeckung (Fig. 7a und 7b). In die Mitte ragen die fünf Mundeckstückpaare oder Kiefer, an deren Spitze in Fig. 7a noch drei, in Fig. 7b alle untersten Zähne erhalten sind. Distalwärts folgt der fast geschlossene Kranz der fünf Peristomalplatten (PE) mit wurstförmigem Umriss. Die ambulakralen

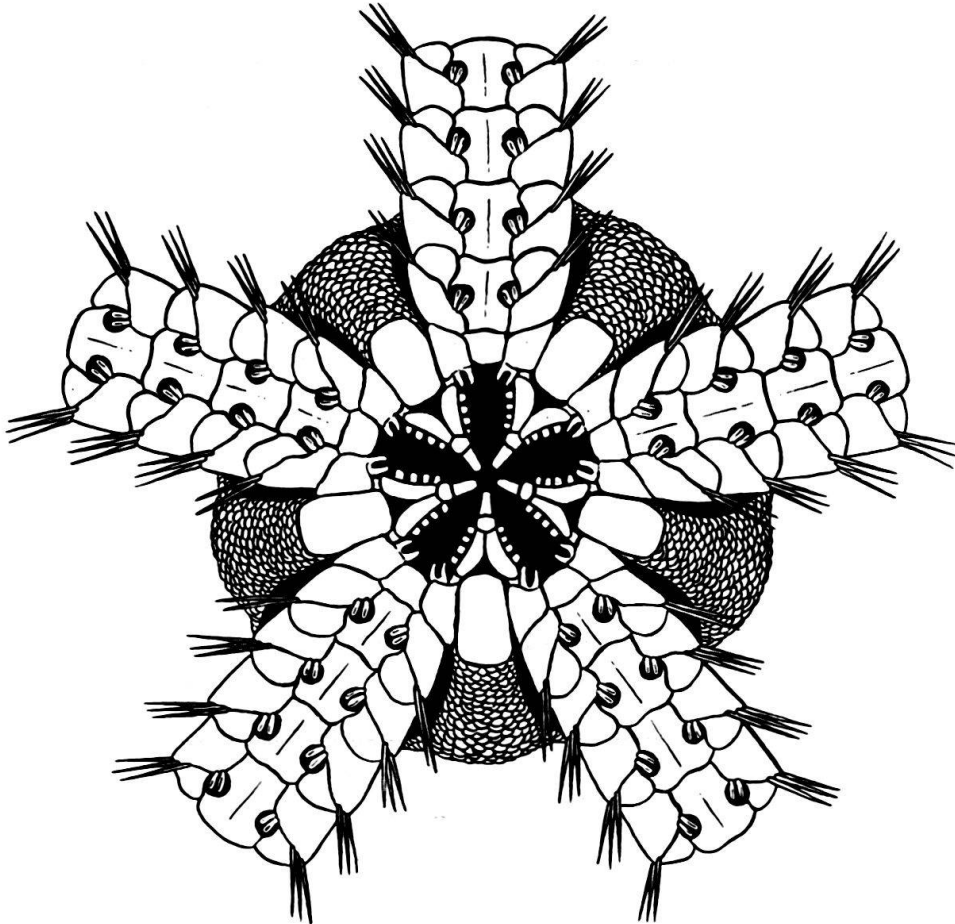


Fig. 6. *Ophiopinna elegans*, Rekonstruktion der Ventralseite der Scheibe. $\times 10$.

Teile der Mundeckstücke (AM) bilden ein V mit nach aussen konvexen Seiten, dieses öffnet sich gegen die zwischen den Peristomalplatten bestehende Lücke. Das in Fig. 7b dargestellte Mundskelett stammt von der Oberseite von Schicht 7b; durch Auswitterung des umgebenden Gesteins und Entfernung der Muskelsubstanz treten die Muskelfelder deutlich hervor, sie stehen schon bei den ambulakralen Teilen der Mundeckstücke stark schräg. Das gleiche lässt sich beim Mundwirbel (MW) feststellen, dessen dorsale Ansicht ganz von den distalen Muskelflächen beherrscht wird.

Bei rezenten Ophiuren findet man solche Dorsalansichten nicht schon bei den noch in der Scheibe befindlichen; sondern erst bei distaleren Wirbeln (vgl. die von LYMAN, 1882, und die von MATSUMOTO, 1917, gegebenen Abbildungen). Im Bereich der Scheibe stehen die Muskelfelder dieser Formen also praktisch senkrecht, und die Wirbel sind geldrollenartig angeordnet.

C. Armskelett

Dorsalschilder.

Da das erste Armsegment (mit dem Mundwirbel) noch vollständig im Bereich der Scheibe liegt, trägt es natürlich noch kein Dorsalschild. Vom Dorsalschild des zweiten Segmentes ist nur der distale Rand sichtbar, der Rest – wenn überhaupt entwickelt – wird von der bereits besprochenen «Manschette» bedeckt (Fig. 2 und 3). Das erste, vollständig sichtbare Dorsalschild gehört zum dritten Segment, es stellt ein dünnes Plättchen mit einem fast geraden distalen Rand und

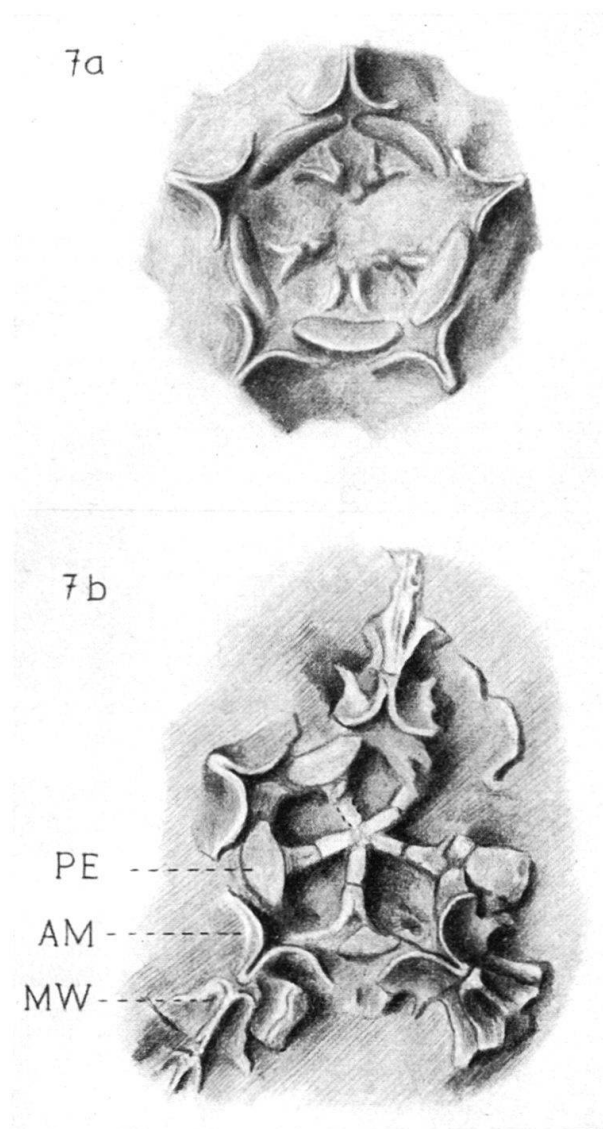


Fig. 7. Dorsalansichten des Scheiben-Innenskeletts von *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte.
Fig. 7a = Exemplar Museum Basel M 648. $\times 20$.

Fig. 7b = Exemplar auf Oberseite einer Platte von Schicht 7b. Museum Basel M 652. $\times 15$.

PE = Peristomalplatte, AM = ambulakraler Teil des Mundeckstückes, MW = Mundwirbel.

einem schwachen Kiel dar. In der Mitte wird nur eine relativ kleine Fläche von den weit nach oben greifenden Lateralschildern freigelassen, die einzelnen Dorsalschilder werden aber durch die Lateralschilder nicht getrennt. Distalwärts, mit

abnehmender Armbreite, zeigen die Distalränder eine immer stärkere Biegung (Fig. 13).

Die unten noch eingehend zur Sprache kommende Umgestaltung der Lateral-schilder des mittleren Armabschnittes, gekennzeichnet durch das Auftreten von federförmigen Stacheln, führt auch zu einer Modifikation der Dorsalschilder. Am 13. bis 14. Armsegment ist bei erwachsenen Individuen schon eine deutliche Re-

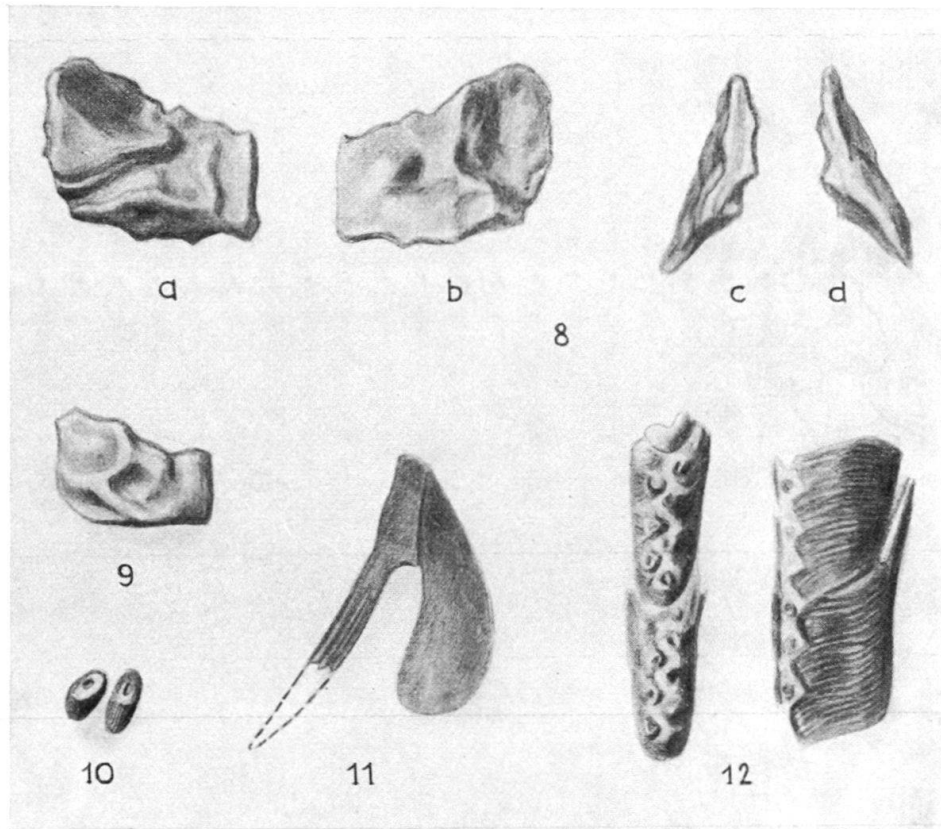


Fig. 8–12. *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte. Museum Basel M 653–657.

- Fig. 8: Mundeckstück. $\times 20$. a = radial, b = interrادية (abradial), c = ventral, d = dorsal.
 Fig. 9: Mundeckstück, interrادية Ansicht. $\times 20$.
 Fig. 10: Zwei Zähne in schräger Ansicht (Ansatzstellen am Torus nach oben zeigend). Ca. $\times 60$.
 Fig. 11: Bursalspangen (isoliert), links radiales, rechts interrادية Stück. $\times 27$.
 Fig. 12: Segmente aus dem mittleren Teil zweier Arme (Bereich der federförmigen Stacheln), links Dorsalansicht (Stachelansatzstellen!), rechts Seitenansicht (zickzackförmiger Rand!). $\times 27$. Von Schicht 7b, Oberseite.

duktion des Dorsalschildes zu erkennen (Fig. 13–15), wobei sich die Lateral-schilder am proximalen Ende der Dorsalschilder treffen. Am 15. Segment, an dem gewöhnlich die ersten federförmigen Stacheln auftreten, ist das Dorsalschild stark reduziert und gegen den distalen Rand des Segmentes gedrängt, dies ist in noch stärkerem Mass beim folgenden Segment der Fall (oberstes Segment in Fig. 14). An den folgenden Segmenten konnten überhaupt keine Dorsalschilder mehr festgestellt werden, sie treten erst wieder in rudimentärer Form nach dem Aufhören der federförmigen Stacheln auf, was ungefähr nach dem 30. Segment der Fall ist.

Die an noch etwa 15 distalen Armgliedern auftretenden Dorsalschilder sind klein, dreieckig und ganz an den distalen Rand des Segmentes gedrängt (Fig. 13).

Bei jugendlichen Individuen, so dem in Fig. 16 abgebildeten, stossen die Lateralschilder schon proximalwärts der federförmigen Stacheln fast auf der ganzen

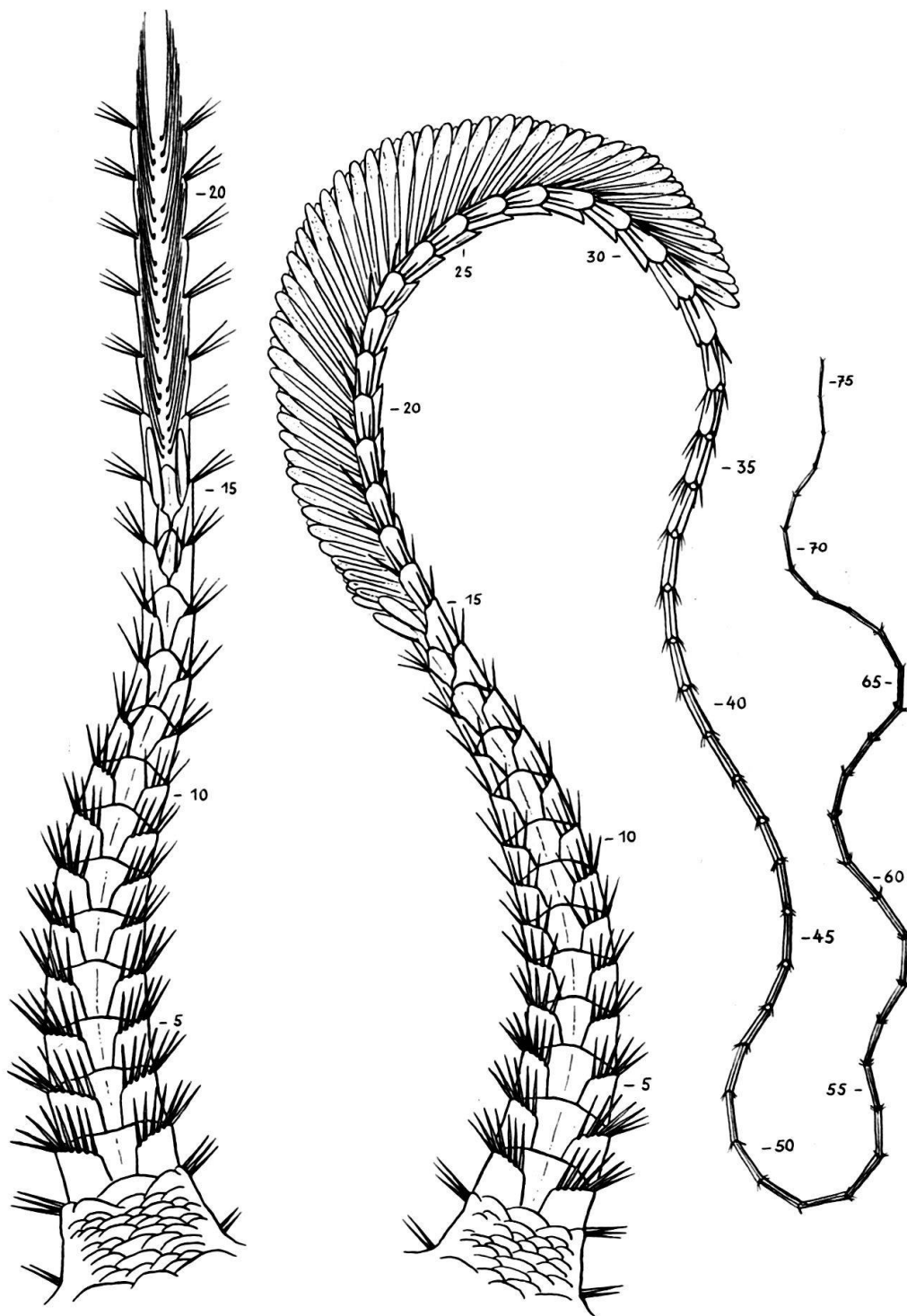


Fig. 13. *Ophiopinna elegans*, Rekonstruktion der Dorsalseite der Arme, links bis zu den ersten Segmenten mit federförmigen Stacheln, rechts ein vollständiger Arm mit der oft beobachteten Torsion. $\times 10$.

Länge der Segmente zusammen. Deshalb sind hier die Dorsalschilder schon in Scheibennähe nur noch rudimentär entwickelt.

Lateralschilder und federförmige Stacheln

Entsprechend dem niederen, querovalen Armquerschnitt sind die Lateralschilder stark gebogene, dünne Plättchen von der Form eines niedergedrückten C. Dieses C ist im proximalen Armabschnitt gerundet, im mittleren Abschnitt (also im Bereich der federförmigen Stacheln) gekantet (Fig. 17) und relativ höher. In den distalen Armteilen ist der Armquerschnitt, und damit auch der Querschnitt der Lateralschilder, annähernd rund. Da Dorsal- und Ventralschilder vorerst noch rudimentär vorhanden sind, aber schliesslich ganz fehlen, bestehen die distalen Arme praktisch nur noch aus Lateralschildern und von diesen eingeschlossenen, rudimentären Wirbeln. Die Lateralschilder unterscheiden sich von allen übrigen Skelettelementen durch ihre dorsoventral, also konzentrisch verlaufende feine Runzelung der Oberfläche (Fig. 2, 4, 16, 18 und andere).

Von der Dorsalseite betrachtet sind die Lateralschilder bis etwa zum 13. Segment unregelmässig trapezförmig (Fig. 13). Bei den distal folgenden Segmenten treffen sich vorerst die Lateralschilder an ihrem proximalen Ende, im darauf folgenden Bereich der federförmigen Stacheln verlaufen die dorsalen Kanten annähernd parallel (Fig. 14, oberste zwei Segmente; Fig. 17), sind aber durch eine breite Lücke getrennt, auf die sich die federförmigen Stacheln legen. Auf der Ventralseite sind die Lateralschilder vorerst ebenfalls trapezförmig, zusätzlich treten aber an diesen proximalen Segmenten halbkreisförmige Flügel oder Zungen auf (Zu in Fig. 4, vgl. auch Fig. 18, 19), die sich am distalen Ende der Lateralschilder, neben den Füsschenöffnungen, vorwölben. Diese Zungen sind an den 9–10 proximalen Segmenten ausgebildet; obgleich ihnen die Runzelung der Lateralschilder fehlt, handelt es sich sehr wahrscheinlich nur um eine distale Verlängerung der Lateralschilder und nicht um besondere Plättchen. An einigen Exemplaren lassen sie sich nämlich noch als schmales Band bis auf die Dorsalseite hinauf verfolgen. Dieses schmale Band ist in den Figuren nicht eingezeichnet, da es praktisch unter den Stacheln verschwindet. Es liess sich an unserem Material nicht mit Sicherheit feststellen, ob die Zungen in mittleren und distalen Armabschnitten noch vorhanden sind, wie dies in ähnlicher Weise bei *Ophiura? longivertebralis* WOLBURG (1939, Taf. 1, Fig. 21, 22) und bei der in der parallelen Arbeit neu aufgestellten Art *Ophiopinna? wolburgi* (HESS, 1960, Fig. 29–33) der Fall ist.

An den proximalen Armsegmenten sind auf der Dorsalseite gewöhnlich 7, seltener 8 Stacheln sichtbar. Auf der Ventralseite sind es meist drei, so dass sich die Zahl der Stacheln auf total 10 beläuft. Sie sind rund, spitz zulaufend und mit einer schwachen Längsriefung versehen, ihre Länge entspricht ungefähr derjenigen eines Armsegmentes. Die Stachelansätze stehen ganz am distalen Rand, sie sind nicht markant, sondern nur als feine Einkerbungen entwickelt, unter denen im dorsalen Teil die auf der Ventralseite breite Zunge als schmales Band verläuft. Auf der Ventralseite stehen über der Füsschenöffnung zwei schmale Tentakelschuppen mit Längsriefung (Fig. 19, 33), die vom innersten Teil des distalen Randes ausgehen.

Die erwähnten Zahlen der Lateralstacheln gelten nur für den in Scheibennähe gelegenen Bereich. Distalwärts beginnt sich die Zahl der Lateralstacheln relativ

rasch zu verringern: Am Lateralschild des 10. Segmentes sind dorsal noch 5 Stacheln sichtbar, am 12. und 13. noch 3 bis 4. Während bis etwa zum 13. Segment die Stacheln noch ausschliesslich an der distalen Kante der Lateralschilder stehen, rücken am 14. Segment zwei Stacheln auf die innere dorsale Kante (Fig. 14, 15). Gleichzeitig setzt die schon erwähnte Reduktion der Dorsalschilder ein. Beim

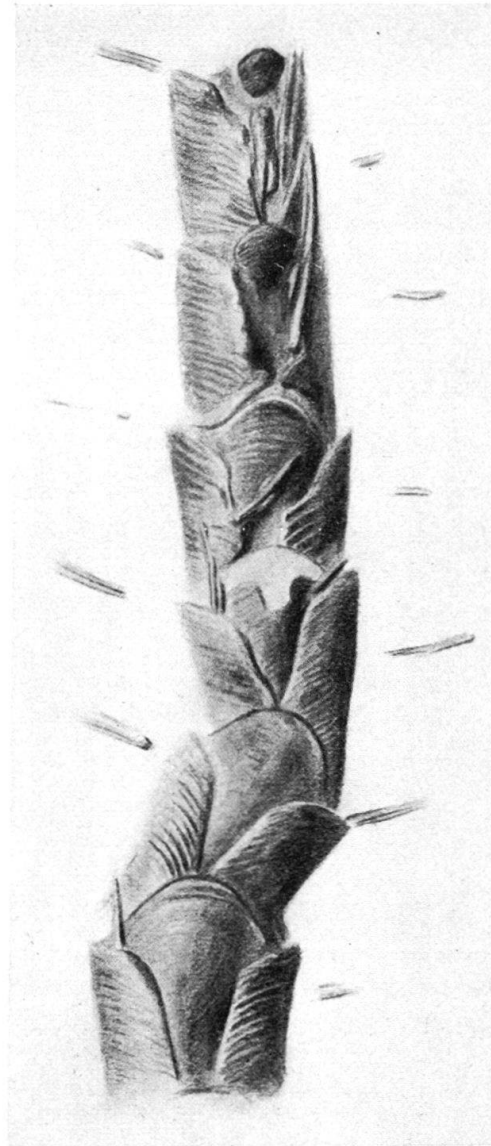


Fig. 14. *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte, Dorsalansicht eines Armes proximal der Region der federförmigen Stacheln (diese sind an den beiden obersten Segmenten entwickelt). $\times 27$.
Museum Basel M 657.

15. Segment ist je der innerste und am meisten proximal stehende Stachel mit einer Membran versehen, deren Umriss federförmig ist. Der Stachel hat seine Längsriefung verloren und ist nur als Stützstab des federförmigen Gebildes entwickelt. Wir haben schon oben diese modifizierten Stacheln als federförmige Stacheln bezeichnet. An den folgenden Segmenten stehen auf der inneren, dorsalen Kante jedes Lateralschildes drei federförmige Stacheln, bei grossen Indi-

viduen auf einer Armseite auch vier (Fig. 12). Die inneren Ränder verlaufen parallel und sind, da die Dorsalschilder in diesem Armabschnitt fehlen (s. oben), durch eine längliche Öffnung getrennt, diese läuft durch alle Armsegmente (Fig. 15, links). Die federförmigen Stacheln inserieren sich an kräftig entwickelten Ansatzstellen, die alternierend angeordnet sind und kanzelartig vom Lateralschild nach

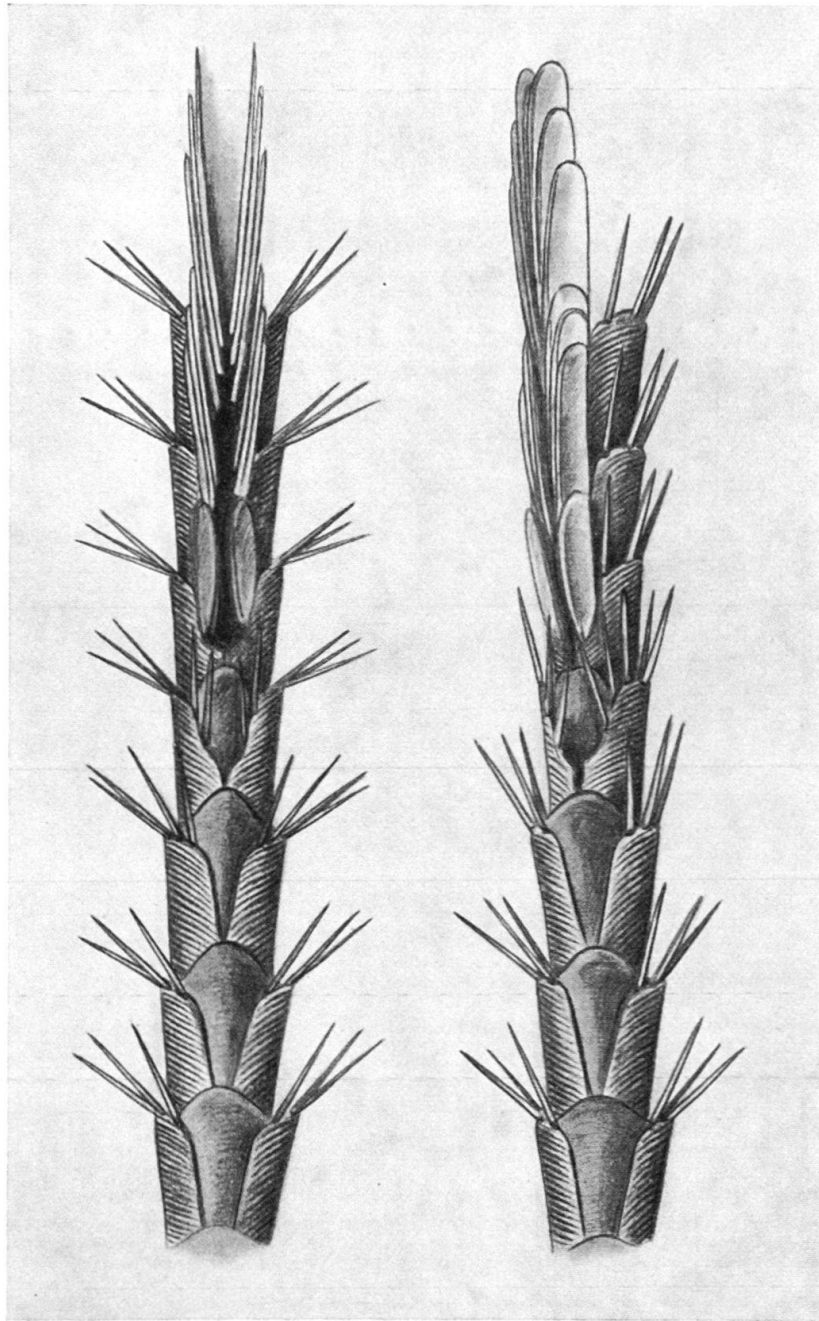


Fig. 15. *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte. Zwei Arme aus dem mittleren Armbereich in Dorsalansicht. Ca. $\times 20$.

Links: 8. bis 14. Segment (am 12. Segment die ersten federförmigen Stacheln). Museum Basel M 658. Von Schicht 7a.

Rechts: 11. bis 17. Segment (am 15. Segment die ersten federförmigen Stacheln). Museum Basel M 659. Von Schicht 7b.

innen vorstehen (Fig. 12 und 17), die Öffnung erhält dadurch ein zickzackartiges Aussehen. Die Ansatzstellen der federförmigen Stacheln sind bedeutend grösser als die Fusspunkte der normalen Stacheln, sie weisen eine zentrale Vertiefung, in der sich der knotenförmig verdickte Fusspunkt des Stützstabes inserieren konnte (Fig. 17). Auch die Seitenansicht ist zickzackartig (Fig. 12), da die Ansatz-

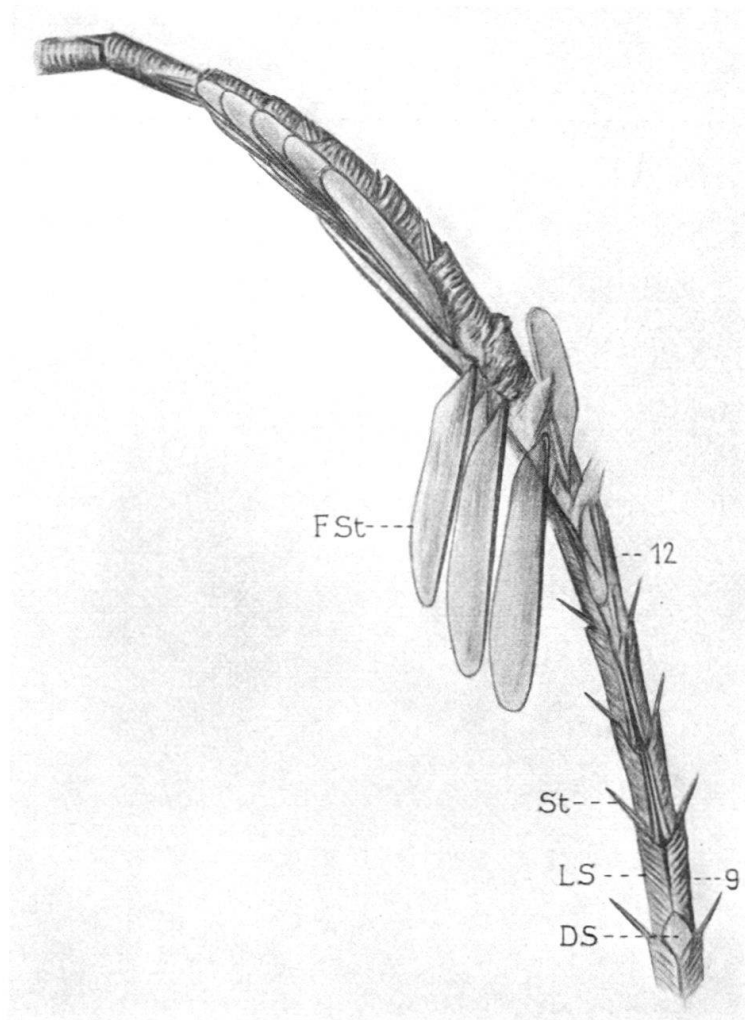


Fig. 16. *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte. Bereich der federförmigen Stacheln eines jüngeren Exemplars von der Oberseite der Schicht 9c. Bis zum 12. Segment in Dorsalansicht, nachher in seitlicher Ansicht. $\times 20$. Sammlung HESS. DS = Dorsalschild, LS = Lateralschild, St = Lateralstachel, FSt = federförmiger Stachel.

stellen distalwärts gerichtet sind. In Fig. 17 sind die Verhältnisse schematisch wiedergegeben, die Stachelansätze sind aber etwas überbetont und, der besseren Verständlichkeit wegen, zu wenig stark distalwärts gerichtet. Am distalen Rand finden sich drei bis vier gewöhnliche Lateralstacheln (Fig. 13, 15, 17). Die federförmigen Stacheln sind bei erwachsenen Individuen an etwa 15 Armsegmenten entwickelt, distal folgend sind nur noch die normalen Stacheln des distalen Randes vorhanden. Über die Entwicklung an jugendlichen Individuen vgl. unten.

Die federförmigen Stacheln können an allen Ophiuren von La Voulte festgestellt werden, vorausgesetzt, dass sich die Arme in einer günstigen Lage befinden.

Bei vielen Individuen liegen sie nicht selten eng den Armen an (Fig. 15, links, Fig. 16, oberste Segmente) und sind dann, besonders bei schlechter Erhaltung, nicht so deutlich sichtbar. Dies mag der Grund sein, dass sie bis jetzt noch von keinem Autor erwähnt worden sind. An anderen Exemplaren sind sie aber ausgespreizt, wie dies in den Figuren 13, 17 und 19 dargestellt ist. Es lässt sich beobachten, dass die Ausspreizungen praktisch immer mit einer Armkrümmung in

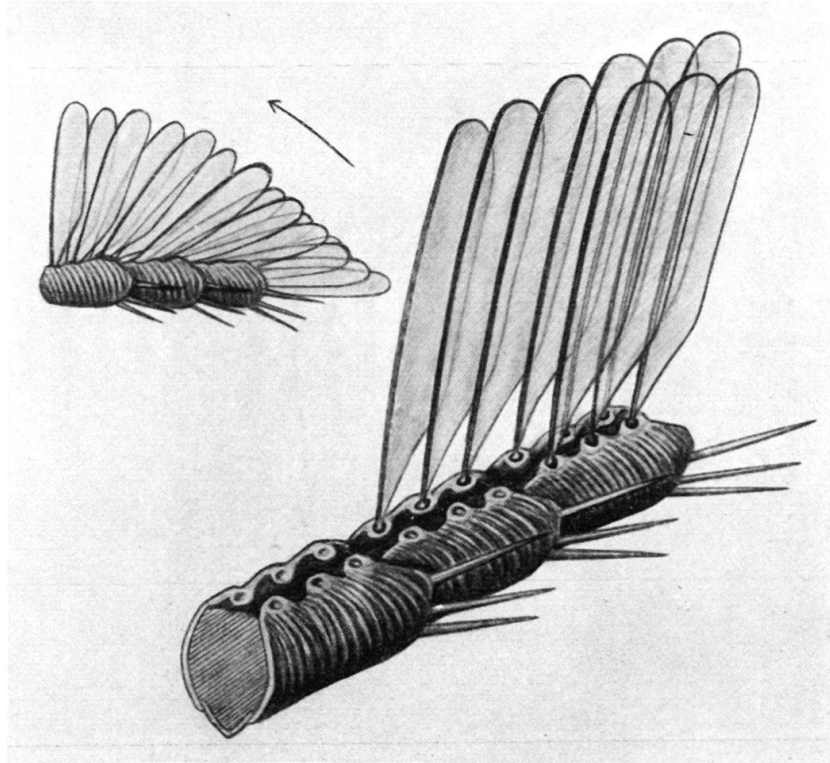


Fig. 17. *Ophiopinna elegans*, Rekonstruktion von drei Armsegmenten mit federförmigen Stacheln. Unten aufgestellt (ca. $\times 20$), oben links in «Aufrechte»-Stellungen (ca. $\times 10$).

diesem Bereich und einer Torsion der Arme verbunden sind, so dass die federförmigen Stacheln seitlich zu liegen kommen (vgl. Übersichtsbild, Fig. 37). Einzelne federförmige Stacheln sind in stark abgeknicktem Zustand in situ erhalten (Fig. 16), andere fanden sich isoliert auf gewissen Schichtflächen.

Besonders schön sind die federförmigen Stacheln an Individuen von Schicht 9c (Oberfläche) erhalten, wo sie trotz ihrer dünnen, membranartigen Struktur sofort durch ihre fleischrote Farbe und ihren Oberflächenglanz auffallen. Der Stützstab der ausgespreizten Gebilde liegt immer proximalwärts, ist also gegen die Scheibe gerichtet, der membranartige Teil immer gegen die Armspitze. Bei den niedergeschlagenen federförmigen Stacheln liegt der Stützstab immer dorsal, und die Membran legt sich in die Öffnung zwischen den Lateralschildern. Da ein federförmiger Stachel mehr als doppelt so lang wie das entsprechende Armsegment ist, überlappen sich die dem Arm anliegenden Membranen, wodurch der federförmige Aspekt noch stärker hervortritt (Fig. 15, rechts).

Bei jüngeren Individuen, die ja gerade auf der oberen Schichtfläche 9c häufig sind, finden sich die ersten federförmigen Stacheln schon am 10. Segment, und

zwar trägt dieses pro Lateralschild einen federförmigen Stachel. Am darauffolgenden Segment sind sie in typischer Dreizahl vorhanden, total sind sie nur an 7 Segmenten entwickelt (Fig. 16). Auf noch jüngere Stadien gehen wir auf S. 368 ein.

In Abschnitt 7 (Ökologie) werden wir nach rezenten Analogien der federförmigen Stacheln suchen und einen Erklärungsversuch zur Funktion dieser Gebilde unternehmen.

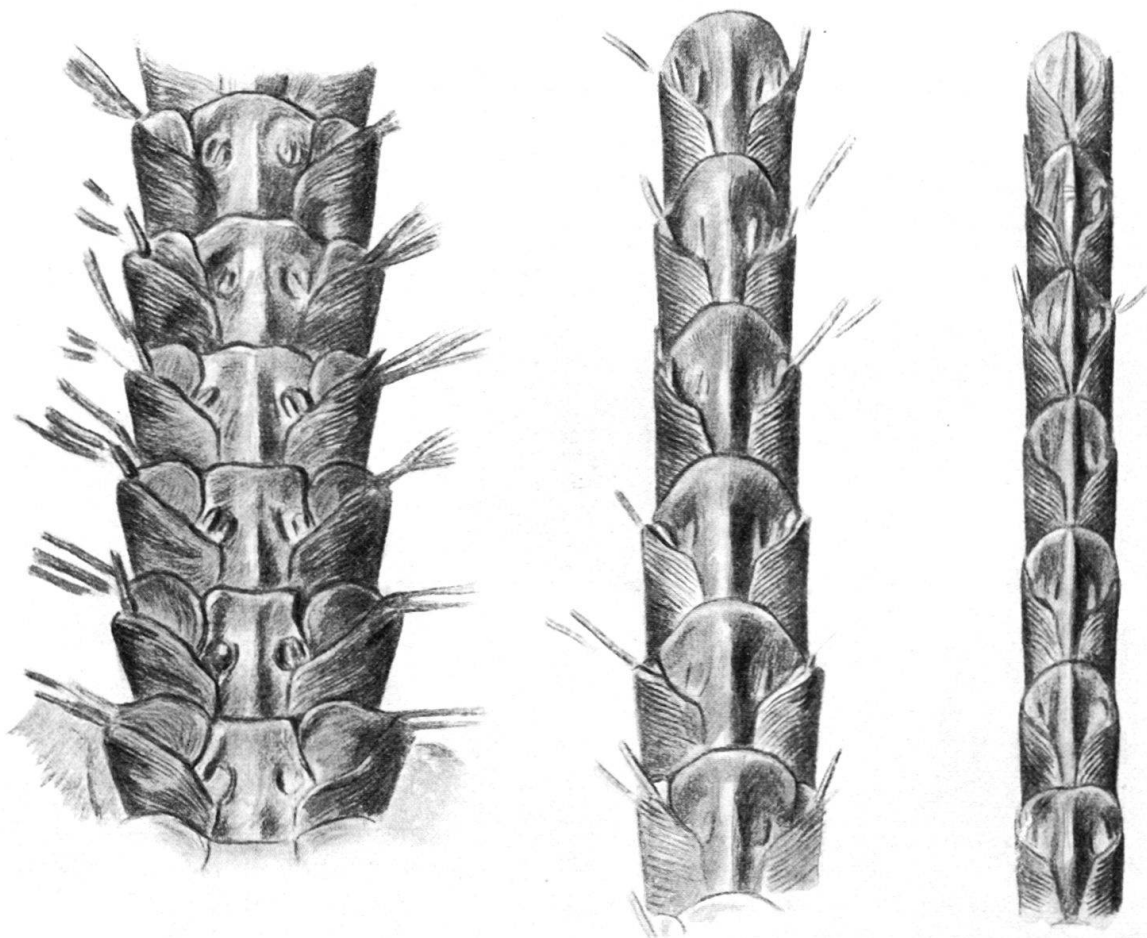


Fig. 18. *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte. Ventralansichten von links nach rechts distal fortschreitenden Armteilen. Links: 2. bis 7. Segment, Mitte: 10. bis 15. Segment, Rechts: 16 bis 22. Segment. Von einem im Gehängeschutt gefundenen Plättchen. $\times 20$. Museum Basel M 650.

Ventralschilder.

Das Ventralschild des Mundskelettes und dasjenige des ersten Armsegmentes haben wir bereits oben besprochen (S. 351). Eine Reihe von Segmenten des proximalen und mittleren Armabschnittes eines erwachsenen Individuums ist in Fig. 18 dargestellt. Die Arme dieses, aus dem Gehängeschutt stammenden Exemplares, sind praktisch vollkörperlich erhalten. Links ist das 2. bis 7. Segment gezeichnet. Der an den proximalen Segmenten noch konvexe, distale Rand verläuft am 5. und

6. Segment annähernd gerade und an den folgenden Segmenten immer stärker konkav (Fig. 18, Mitte). Der an den proximalen Ventralschildern noch schwache Kiel verstärkt sich distal zusehends und ist im mittleren Armabschnitt (Fig. 18, rechts), wo auf der Dorsalseite die federförmigen Stacheln stehen, sehr ausgeprägt. Die Kielform des Armes in diesem Abschnitt ist in Fig. 17 schematisch dargestellt.

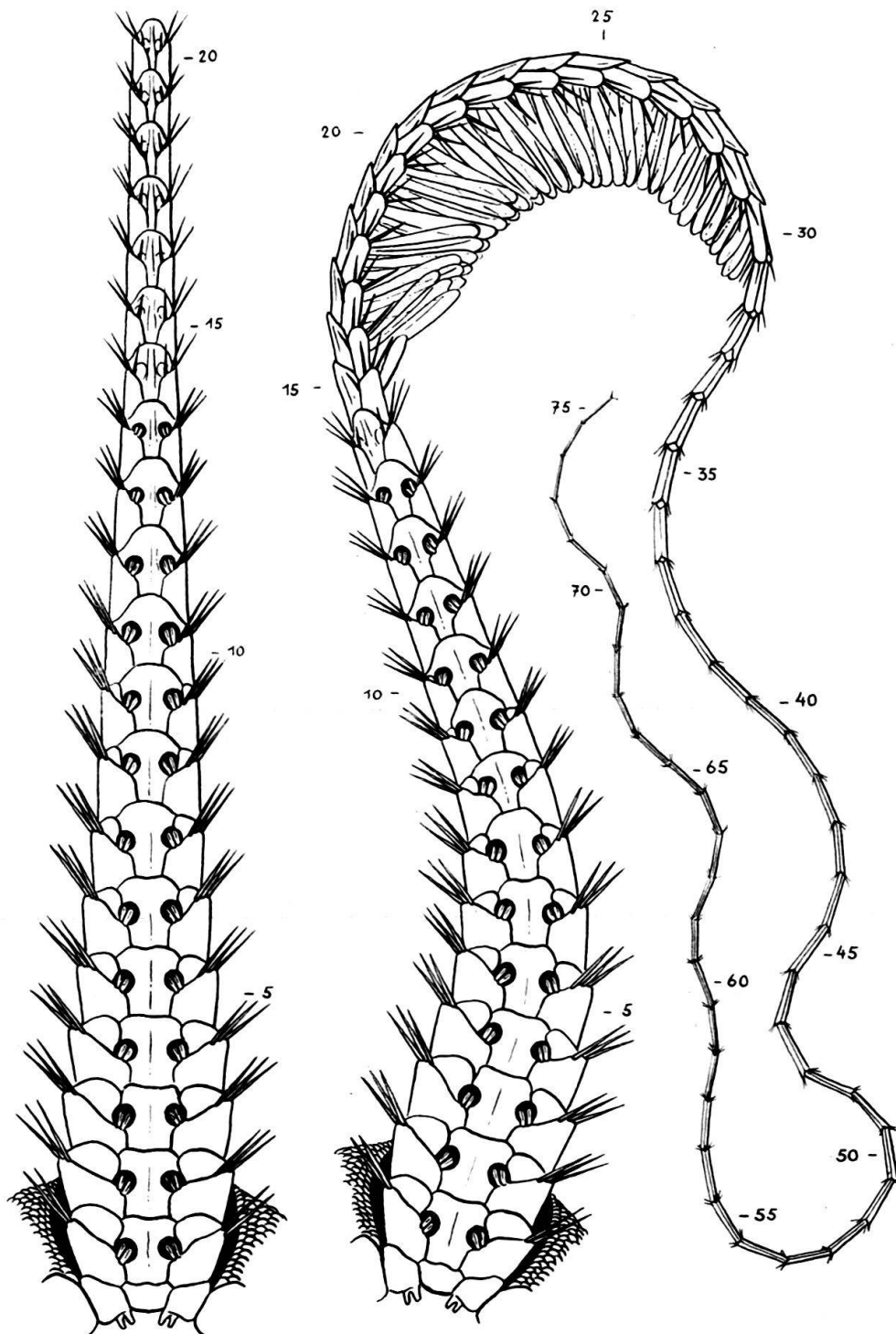


Fig. 19. *Ophiopinna elegans*. Rekonstruktion der Arme, Ventralseite, rechts vollständiger Arm in Drehstellung. $\times 10$.

In der Mitte des frei sichtbaren Teils der Ventralschilder befindet sich beidseits je eine Tentakelpore (Füsschenöffnung) mit zwei Tentakelschuppen. Diese lassen sich bis etwa zum 13. Segment gut verfolgen, an den folgenden Segmenten ist nur noch eine seichte Grube erkennbar, und schliesslich, vom 15. bis 20. Segment an, sind keine eigentlichen Tentakelschuppen mehr vorhanden. Deren Rolle wird viel-

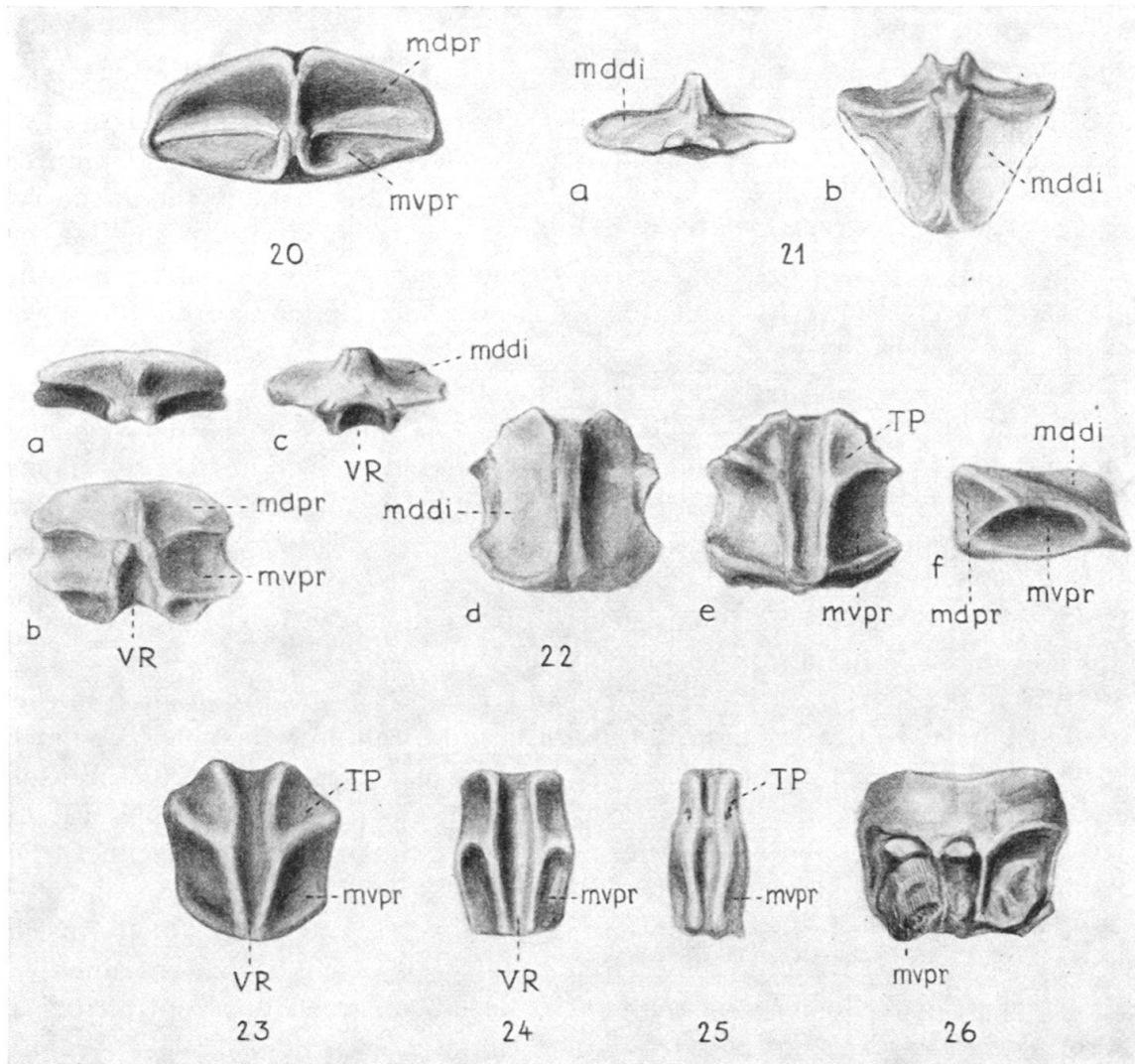


Fig. 20–26. Wirbel von *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte. Ca. $\times 20$. Museum Basel M 660–666.

Fig. 20: Proximalansicht des zweiten Wirbels. Oberseite von Schicht 7b.

Fig. 21: Proximaler Wirbel, etwas verdrückt. a = Distal- und b = Dorsalansicht. Oberseite von Schicht 9c.

Fig. 22: a = Proximalansicht, b = Ansicht schräg von unten (proximal-ventral), c = Distalansicht, d = Dorsalansicht, e = Ventralansicht, f = Seitenansicht. Oberseite von Schicht 9c.

Fig. 23–25: Ventralansichten dreier Wirbel aus zunehmend distalen Armgebieten. Oberseite von Schicht 9c.

Fig. 26: Proximales Segment mit fossilisierten Muskelfasern des ventralen, proximalen Muskelbündels (mvpr), Oberseite von Schicht 7b.

Bei den Dorsal- und Ventralansichten sind die distalen Kanten nach oben orientiert.
m = Muskelansatzfläche, d = dorsal, v = ventral, pr = proximal, di = distal, TP = Eintrittsöffnung für Tentakel, VR = Ventralrinne.

mehr von normalen Lateralstacheln übernommen (Fig. 18, 33). In den distalen Armabschnitten, etwa vom 30. Segment an, werden die Ventralschilder rudimentär, da die Lateralschilder auch auf der Ventralseite fast in der ganzen Länge zusammenstossen. Sie sind also analog ausgebildet wie die Dorsalschilder in diesem Armteil, und wie die Dorsalschilder verschwinden sie schliesslich ganz.

Wirbel und Muskulatur.

Da gerade die Wirbel in Schlämmrückständen als isolierte Elemente besonders charakteristisch sind, verdienen sie bei vollständigem Material unser besonderes Interesse. Nun bereitete aber das Auffinden isolierter Wirbel in den Ophiuren-schichten von La Voulte grosse Schwierigkeiten. Nur die auf der Oberfläche von Schicht 9c befindliche Tonlage lieferte eine gewisse Zahl von Wirbeln. Bei der Befreiung vom Sediment zerbrachen leider viele der zarten Gebilde. Immerhin reichen die vorhandenen Elemente aus, dass wir uns ein klares Bild vom Arm-Innenskelett verschaffen können.

Einige der besser erhaltenen Wirbel sind in Fig. 20–26 abgebildet. Fig. 20 zeigt die Proximalansicht des zweiten Wirbels, also eines Wirbels, der sich noch in der Scheibe befindet. Der Querschnitt ist ausgesprochen niederoval (Höhe: ca. 1 mm, Breite: ca. 2 mm). Die Mittellinie ist eine scharfe Kante mit zwei schlanken und wenig ausgeprägten ventralen Gelenkhöckern, der dorsale Gelenkhöcker hebt sich kaum von der Kante ab. Im Gegensatz zu den distal folgenden Wirbeln sind am zweiten Wirbel die proximalen (dorsalen und ventralen) Muskelgruben (mdpr und mvpr) ungefähr gleich tief.

In Fig. 21 ist die Dorsal- (b) und die Distalansicht (a) eines proximalen Wirbels dargestellt, dieser ist 0,9 mm lang, 1,1 mm breit und stammt von einem noch nicht erwachsenen Individuum. Auch dieser Wirbel ist sehr nieder, die Dorsalkante steht gratartig hervor, und die grossen distalen Muskelflächen (mddi) nehmen fast die ganze Dorsalseite ein (die distale Seite ist in Fig. 21 b nach oben gezeichnet). Die Dorsalansicht zeigt im oberen Teil der Abbildung die stark verkürzte, distale Seite, da möglicherweise der Wirbel schwach verdrückt ist. Auf der distalen Ansicht (Fig. 21 a) lassen sich die sehr schwach ausgebildeten Gelenkhöcker erkennen. Die ventralen Muskelfelder sind sehr flach, sie laufen gegen die Ventralrinne in löffelförmige Fortsätze aus.

Ein recht gut erhaltener Wirbel ist in Fig. 22 abgebildet, er dürfte aus dem proximalen Armbereich, etwa aus der Gegend des 10. Segmentes, eines jüngeren Individuums stammen. Seine Länge beträgt 0,7 mm. Die dorsale Ansicht (22 d) zeigt einen anderen Aspekt als beim eben besprochenen Wirbel: die äusseren Kanten verlaufen fast parallel, und die distale Fläche ist von oben gar nicht sichtbar. Die dorsale Kante ist etwas abgewittert. Wiederum beherrschen aber die distalen Muskelfelder praktisch die ganze Dorsalfläche. Auf der Ventralseite (22 e) nehmen die proximalen Muskelfelder nicht ganz $\frac{2}{3}$ der Fläche ein, der Rest wird von den Füsschengruben (als TP bezeichnet, weil sie zu den Tentakelporen führen) und der Ventralrinne eingenommen. Die Ventralseite ist nochmals in der schrägen Ansicht (22 b) sichtbar, gleichzeitig mit der Proximalansicht. Diese ist in Fig. 22 a in Frontalansicht abgebildet, die Ventralrinne endet in zwei Knoten, dem proximalen, ventralen Gelenkhöckerpaar. Der dorsale Gelenkhöcker ist nicht besonders

deutlich. Die Frontalansicht der Distalseite (22c) zeigt wiederum die ausgeprägte Dorsalkante und die sehr flachen dorsalen Muskelfelder; die entsprechenden ventralen Muskelfelder sind kaum zu unterscheiden. Die Seitenansicht (22f) fasst das Gesagte zusammen: Wirbel sehr flach; dorsale-distale und ventrale-proximale Muskelfelder sehr gross und sich auf einem grossen Teil des Wirbels kreuzend; dorsale-proximale Muskelfelder relativ klein; ventrale-distale Muskelfelder praktisch nicht unterscheidbar.

Die in Fig. 28 dargestellte Rekonstruktion ist auf dem in Fig. 22 abgebildeten Wirbel begründet. Die beiden gezeichneten Wirbel sind etwas auseinandergerückt, damit die Art und Weise, wie die Muskeln auf den entsprechenden Flächen ansetzen, deutlicher wird. Besonders auffällig ist wiederum die starke Überkreuzung der dorsalen-distalen und der ventralen-proximalen Muskeln. Dies war offenbar nötig, um beim vorhandenen niederen Armquerschnitt noch eine genügende Ansatzfläche für die Muskeln zu gewährleisten.

Fig. 23–25 zeigt die Ventralansichten dreier Wirbel aus zunehmend distalen Armpartien. Alle Wirbel sind etwa 0,7 mm lang. Links ist ein Wirbel abgebildet, dessen Lage etwas proximal der Region der federförmigen Stacheln gewesen sein dürfte. Im Gegensatz zu den scheibennäheren Wirbeln verlaufen hier die proximalen Muskelfelder schräg gegen das proximale Ende der Ventralrinne. Fig. 24 und 25 zeigen Ventralansichten aus distaler gelegenen Armteilen. Die Ventralrinne ist ungefähr gleich geblieben, die proximalen Muskelfelder haben aber eine beträchtliche Reduktion erfahren. In Fig. 25 sind die Füsschenöffnungen (TP) als kleine Eintiefungen sehr deutlich sichtbar.

Aus dem mittleren Armteil stammt das in Fig. 29 abgebildete Armfragment, bei dem durch Entfernung der bedeckenden Schilder die Wirbel freigelegt wurden. Die 5 proximalen Wirbel sind ganz von der Dorsalseite sichtbar, die drei ersten zeigen noch Reste von pyritisierten Muskelfasern. Diese erscheinen etwas kontrahiert. Die 4 distalen Wirbel zeigen die Seitenansicht, wobei wiederum die grossen ventralen-proximalen und die noch grösseren dorsalen-distalen Muskelfelder auffallen.

Es wurde schon erwähnt, dass an Exemplaren von der Oberseite von Schicht 7b meist noch die unter einer Pyritkruste verborgenen, fossilisierten Muskelfasern erhalten sind. Ein solcher Erhaltungszustand ist in Fig. 27 abgebildet, die Figur zeigt den proximalen Armteil in Dorsalansicht. Man erkennt deutlich zwischen den armbrust- oder bogenförmigen dorsalen Kanten der Wirbel die parallel verlaufenden Fasern der dorsalen-distalen Muskeln. Am zweituntersten Segment sind noch die Muskelfelder teilweise sichtbar. Immer an den distalen Enden der Muskelbündel treten Ansammlungen eines halbdurchscheinenden Minerals auf (Phosphorit?). Ein einzelnes Segment, diesmal in Ventralansicht, ist in Fig. 26 abgebildet. Besonders auf der linken Seite ist das Bündel der proximalen-ventralen Muskelfasern schön erhalten, es läuft schräg gegen das proximale Ende der Ventralrinne zu und wird am distalen Ende von einem Körnchen des erwähnten Minerals begleitet. Der distale Teil dieses Segmentes ist noch unter Resten der stark pyritisierten Ventral- und Lateralschilder verborgen.

Unter den rezenten Ophiuren findet man ähnliche Wirbel bei Arten der Gattung *Amphiura* FORBES. Die Wirbel sind aber bei dieser Gattung nicht so ausgesprochen

nieder, und die dorsalen-distalen wie auch die ventralen-proximalen Muskelfelder nehmen keine so grosse Fläche ein wie bei unserer fossilen Art. Wirbel, die denen von *Geocoma elegans* noch näher kommen, wurden in Schlämmrückständen der Oxford-



Fig. 27. *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte. Proximales Armfragment in Dorsalansicht, mit in situ erhaltenen dorsalen-distalen Muskelbündeln. Oberseite von Schicht 7b. $\times 40$. Museum Basel M 655.

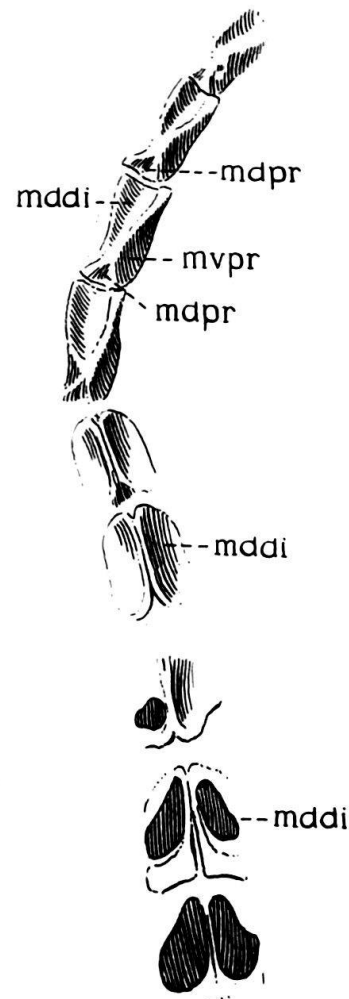


Fig. 29. *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte. Entblösste Wirbel des mittleren Armteiles, die untersten zwei mit Resten von Muskelfasern, die obersten vier seitlich abgedreht, von der Oberseite von Schicht 7b. $\times 20$. Museum Basel M 667. Bezeichnungen wie in Fig. 20-26.

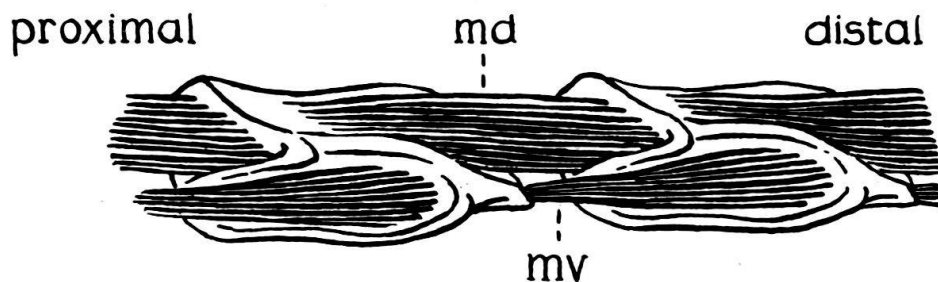


Fig. 28. Rekonstruktion der Muskelverbindungen der Arme (Seitenansicht) von *Ophiopinna elegans*. Basierend auf dem in Fig. 22 abgebildeten Wirbel (mittlerer Armabschnitt). Ca. $\times 40$. Bezeichnungen wie in Fig. 20-26.

tone des Berner Juras gefunden (HESS, 1960, S. 412, Fig. 25–28). Der Vergleich wird an jener Stelle durchgeführt, hier sei nur darauf hingewiesen, dass jene Wirbel – obgleich in gewissen Einzelheiten abweichend ausgebildet – eine Vorlage dafür liefern, wie gut erhaltene *G. elegans*-Wirbel aussehen würden. Diese Feststellung gilt besonders für die Gelenkflächen.

D. Ontogenie

Das mir zur Verfügung stehende Material umfasst die frühesten Stadien, deren Erhaltung fossil überhaupt möglich ist. Besonders häufig sind diese ganz jungen Individuen auf der Oberseite von Schicht 9c, sie fehlen aber auch auf anderen Schichtflächen nicht.

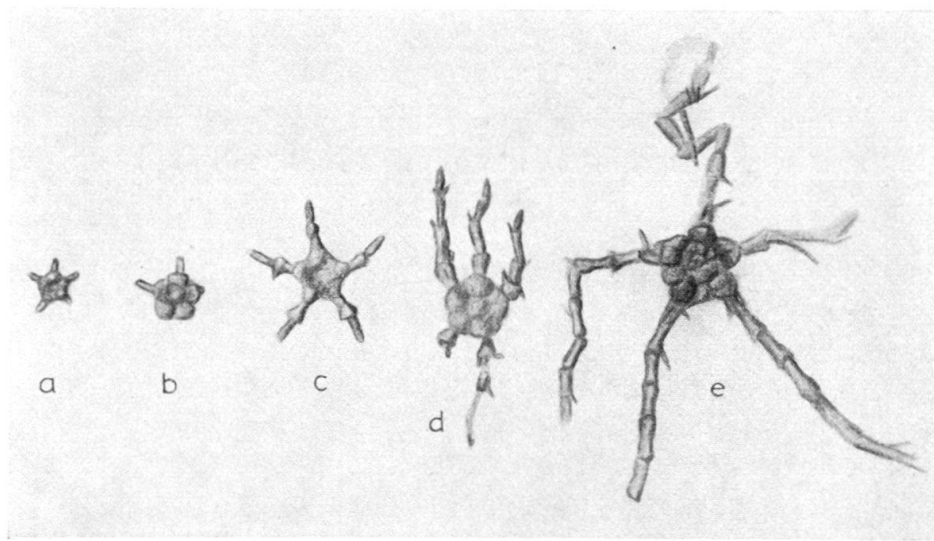


Fig. 30. *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte. Jugendliche Stadien in Dorsalansicht. $\times 15$. a, b und d vom gleichen Plättchen, Museum Basel M 668; c = Museum Basel M 669; e = Museum Basel M 670.

In Fig. 30/a–e ist eine Reihe von Individuen abgebildet, welche die Dorsalseite zeigen. Das erste dieser Reihe, zugleich das kleinste gefundene, hat einen Scheibendurchmesser von nur 0,2 mm. Sichtbar sind lediglich die fünf primären Radialia, sowie die fünf Terminalia als kurze Stummel. Das Dorsocentrale ist nicht vorhanden, vermutlich weil es zur Fossilisation noch zu klein war. Ähnliche Entwicklungsstadien werden beispielsweise von FEWKES (1887, Taf. 2, Fig. 12–14) abgebildet. Beim nächsten Stadium (Fig. 30/b) sind die primären Radialia etwas grösser, und in der Scheibenmitte ist nun das Dorsocentrale gut sichtbar (Scheibendurchmesser dieses Exemplares = 0,35 mm). Individuen dieser Grössenordnung werden auf den Platten recht häufig angetroffen, ebenso solche des in Fig. 30/c abgebildeten Stadiums. Hier finden wir etwas längere Terminalia mit deutlicher Längsstreifung und erstmals ein zusätzliches Armglied, das distal ausgesprochen verdickt ist. Bevor ein weiteres, signifikantes Scheibenwachstum eintritt, werden noch mehr Armglieder angelegt (Fig. 30/d, Scheibendurchmesser 0,4 mm), und an deren verdickten, distalen Enden erscheinen die ersten Stachelchen. Erst mit schon recht langen Armen (Fig. 30/e, Scheibendurchmesser 0,5 mm) beginnt auch

eine Vermehrung der dorsalen Scheibenplättchen. Bei den zwischen den primären Radialia (die nicht mit den späteren Radialschildern identisch sind) auftauchenden Plättchen handelt es sich eventuell um die später auf die Ventralseite rückenden Oralschilder. Weitere, hier nicht abgebildete Stadien, besitzen bereits eine grosse Anzahl dorsaler Scheibenplättchen von ungefähr gleicher Grösse. Erst bei nahezu erwachsenen Individuen tritt die erwähnte Differenzierung in der Grösse der einzelnen Schilder auf (vgl. Fig. 3).

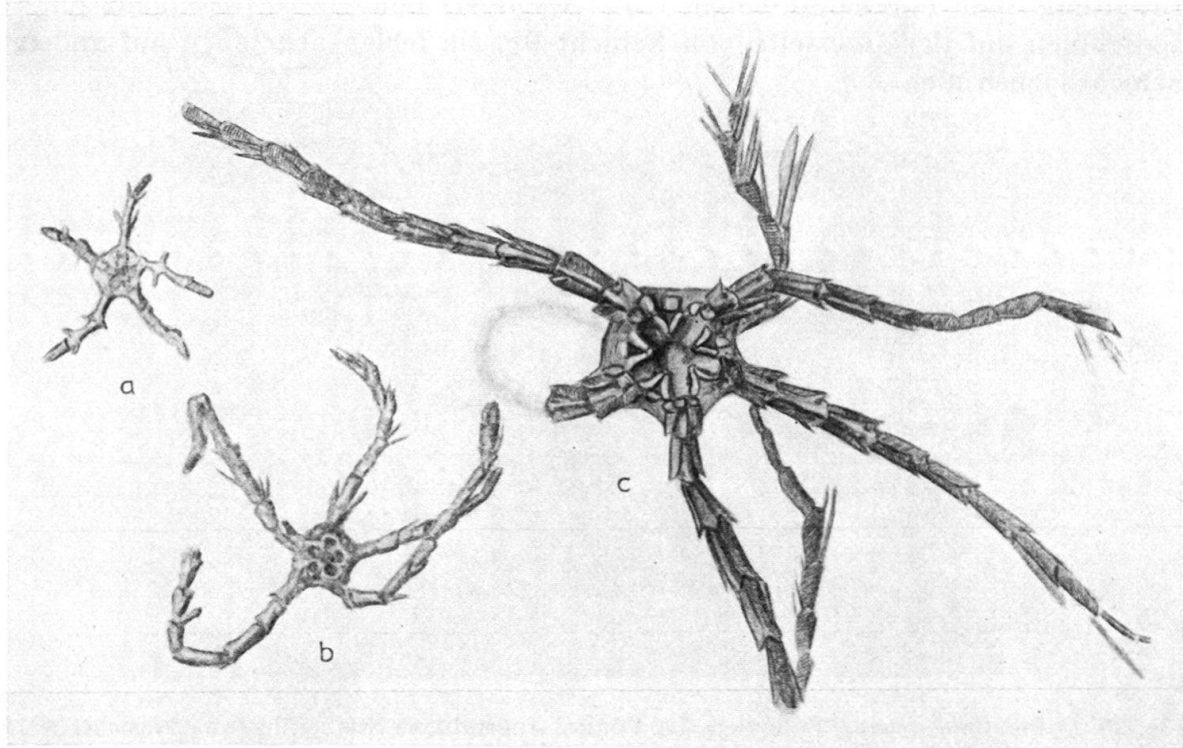


Fig. 31. *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte. Jugendliche Stadien in Ventralansicht. $\times 15$.
a = Museum Basel M 669; b = Museum Basel M 671; c = Museum Basel M 668.

Das erste Stadium in der Reihe der Ventralansichten (Fig. 31/a) zeigt bereits die Mundeckstücke. Weitere Plättchen sind aber nicht eindeutig zu identifizieren, die Armglieder natürlich ausgenommen. Es wurden zwar noch kleinere, den jüngsten Dorsalansichten entsprechende Stadien der Ventralseite vorgefunden. Da aber kaum Einzelheiten erkennbar sind, habe ich auf eine Abbildung verzichtet. Wie schon bei Besprechung der Dorsalseiten erwähnt, besteht die Weiterentwicklung vorerst in einer Vermehrung der Zahl der Armsegmente (Fig. 31/b, mit einem Scheibendurchmesser von 0,4 mm). An einzelnen Lateralschildern dieses Individuums ist bereits die charakteristische Querrunzelung erkennbar, die Armsegmente sind nicht mehr so stark angeschwollen. Dorsal- und Ventralschilder sind aber – im Gegensatz zum nächsten Stadium (Fig. 31/c, Scheibendurchmesser 0,9 mm) – noch nicht ausgebildet. Dieses zeigt das in allen Teilen klar erkennbare Mundskelett. Die länglichen Ventralschilder sind an den ersten 7 (oder 8?) Segmenten vorhanden, die Tentakelporen an den ersten 5. Die Runzelung der Lateralschilder ist auch an den distalen Segmenten deutlich erkennbar, und erstmals

sind einige federförmige Stacheln sichtbar (nach oben zeigender Arm). Pro Segment scheinen nur zwei solch modifizierter Stacheln vorzukommen, die membranartigen Lamellen sind noch sehr schmal. Die proximalen Segmente des in Fig. 31/c abgebildeten Individuums gleichen den distalen von erwachsenen Individuen, wobei natürlich die Segmente der jugendlichen Tiere bedeutend kürzer sind.

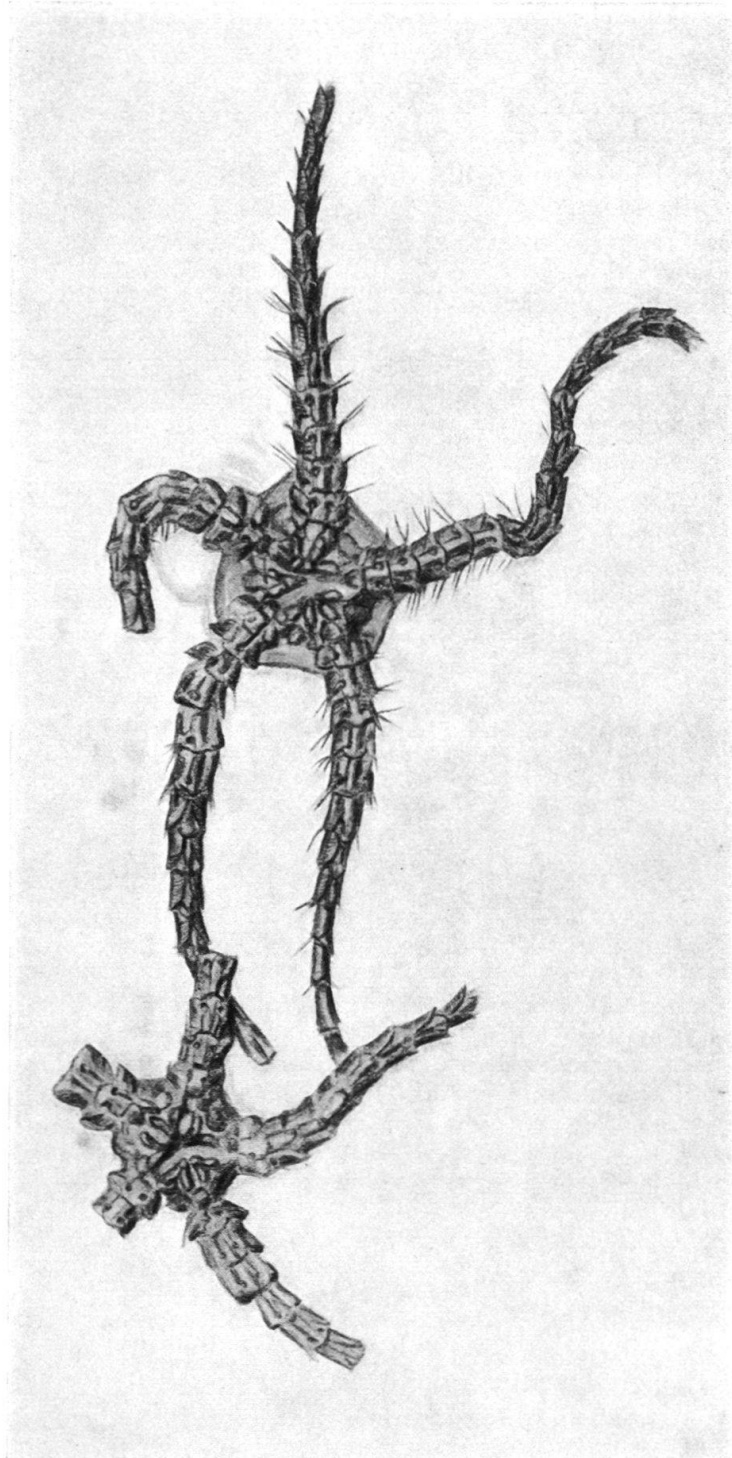


Fig. 32. *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte. Ventralansichten zweier älterer Stadien als das in Fig. 31 c abgebildete. Oberseite von Schicht 9c. $\times 6$. Museum Basel M 672.

Noch grössere Stadien sind in Fig. 32 abgebildet. Solche Exemplare finden sich sehr häufig auf der Oberseite von Schicht 9c, der gleichen Grössenordnung gehören auch die in Fig. 1 und 16 abgebildeten Exemplare an. Alle Skelettelemente sind nun in typischer Ausführung vorhanden, allerdings sind die Ventralschilder noch relativ schmal. Auf der Dorsalseite stossen die Lateralschilder schon im proximalen Armteil in der Mitte zusammen (Fig. 16), und den Lateralschildern fehlen die bei erwachsenen Individuen vorhandenen distalen Zungen.

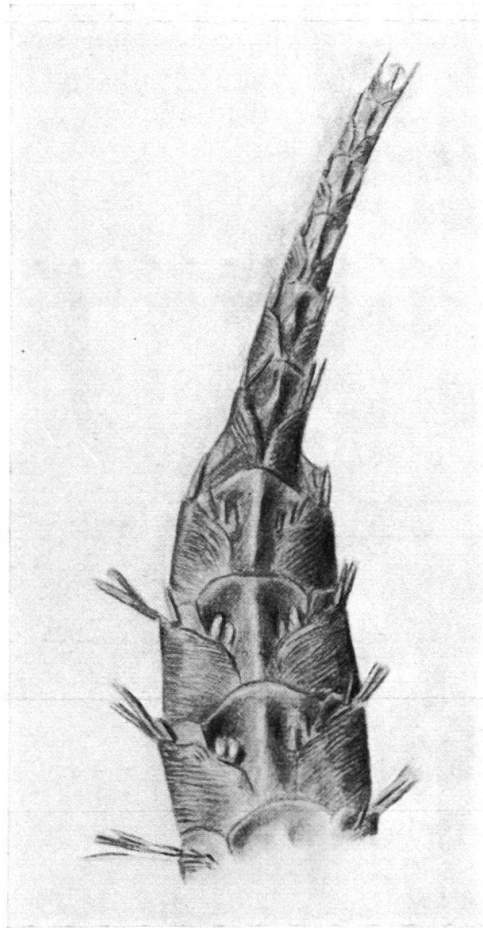


Fig. 33. *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte. Unterseite des obersten Plättchens von Schicht 7b. Regenerierter Arm (Regeneration setzt am 10. Segment an), Ventralseite. $\times 13$. Museum Basel M 655.

E. Besondere Beobachtungen

Regenerierte Arme sind an den Ophiuren von La Voulte trotz des umfangreichen Materials ausserordentlich selten. Ich kenne nur zwei Individuen mit einem regenerierten Arm, ein solcher ist in Fig. 33 abgebildet. Der gut erhaltene Arm zeigt die Ventralseite; das von der Bruchstelle ausgehende, distale Armstück ist nur etwa halb so breit wie das proximale. Die Ausbildung der Schilder entspricht ganz der durch die Armbreite vorgezeichneten Stellung: Tentakelschuppen und zungenförmige Verlängerungen der Lateralschilder im proximalen Armteil; diese Merkmale fehlen dem distalen.

Eine vielleicht pathologische Besonderheit ist in Fig. 34 abgebildet. Dieses Exemplar wurde neben einem absolut normal ausgebildeten Individuum – beide leider etwas angewittert – auf einem kleinen Plättchen im Gehängeschutt gefunden. Das abgebildete Stück zeigt die Ventralseite. Die fünf Kiefer sind deutlich sichtbar, die Oral- und Adoralschilder sind hingegen nicht mehr vorhanden. Die Arme zeigen praktisch nur die etwas abgetragenen Wirbel und vielleicht noch einen Teil der Lateralschilder. Die fünf Interbrachialräume werden von je einem kräftigen, hohen, in Ventralansicht dreieckigem Skelettelement (x in Fig. 34) beherrscht. Die Spitze des Dreiecks ist gegen die Mundöffnung gerichtet und läuft in einer Verlängerung aus. Die Struktur dieser merkwürdigen Gebilde entspricht genau derjenigen der Kiefer und Wirbel, so dass sie ebenfalls zum Skelett gezählt werden müssen.

Eine solche Ausbildung der Interbrachialräume ist mir weder an fossilen noch an rezenten Ophiuren bekannt.

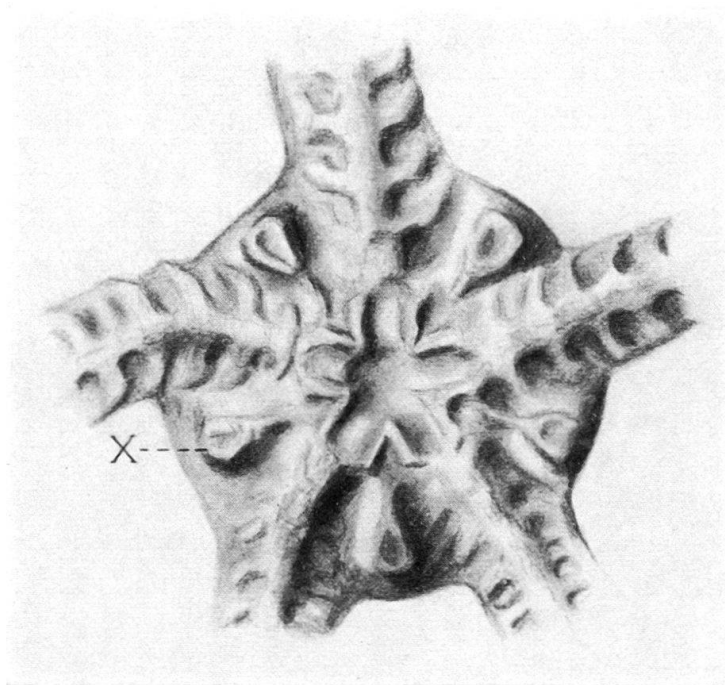


Fig. 34. *Ophiopinna elegans*, Callovien, La Voulte. Ventralseite einer Scheibe mit unbekanntem Element (x). Plättchen aus Gehängeschutt. $\times 7$. Museum Basel M 673.

6. Systematische Stellung

A. Vergleich mit fossilen Formen

Der Gattungsname *Geocoma* wurde 1850 von D'ORBIGNY (Prodrome, Bd. 1, Ét. 13, No. 543) für *Ophiura carinata* MÜNSTER (in GOLDFUSS, Petrefacta Germaniae, Bd. 1, S. 206, Taf. 62, Fig. 5) geschaffen. Die summarische Diagnose von D'ORBIGNY erfuhr durch ZITTEL (1876–80, S. 447) eine Erweiterung⁷⁾. BOEHM (1889)

⁷⁾ Scheibe klein, rund, oben und unten fein gekörnelt; je zwei Genitalspalten in jedem der meist etwas eingedrückten Interbrachialräume. Arme dünn und schlank, in ganz feine Spitzen auslaufend, kantig. Mundschilder gross, herzförmig. Mundspalten mit 4–5 Mundpapillen. Dorsalschilder der Arme sehr gross, in der Mitte schwach gekielt; Lateralschilder klein, mit ganz kurzen Stacheln besetzt, grösstenteils auf die Unterseite gedrängt. Ventralschilder länglich oder fast ebenso breit als lang, nicht durch die Lateralschilder getrennt, sondern sich berührend. Tentakelschuppen fehlen.

gelangte in seiner kritischen Studie zur Auffassung, dass *Geocoma carinata*, *Geocoma elegans* und *Geocoma libanotica* (KÖNIG) aus der Oberkreide des Libanon (siehe unten) zoologisch nicht zu definieren seien und folglich auch die Gattung *Geocoma* unhaltbar sei. Einen von ZITTEL (Fig. 316c, d) zu *Geocoma planata* (QU.) gestellten Fund beschrieb BOEHM als *Ophiocten kelheimense*, die QUENSTEDT'sche *Ophiura planata* ist nach dem gleichen Autor an Hand der Originalien nicht definierbar.

Der Gattungstypus, *G. carinata*, gehört wohl zu den bekanntesten fossilen Schlangensternen, und schon BOEHM erwähnte, dass zahlreiche Exemplare von bestechendem Äusseren seien. Leider bestätigt die nähere Untersuchung diesen ersten Eindruck nicht, und es bereitet ausserordentliche Mühe, den Feinbau des Skelettes zu enträtseln. BOEHM nannte an erkennbaren Einzelheiten lediglich:

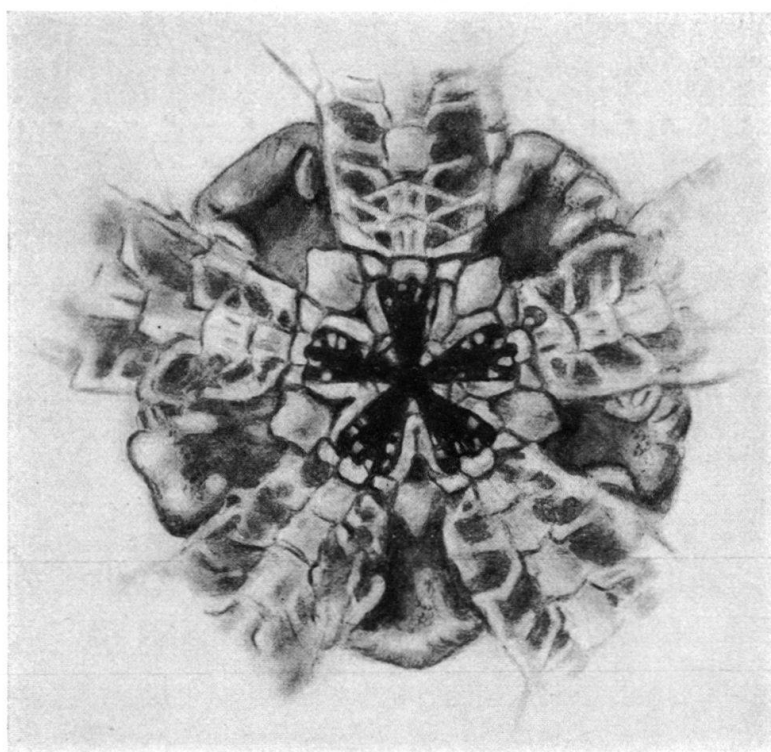


Fig. 35. *Geocoma carinata*, Plattenkalk (Malm Zeta) von Zandt bei Eichstätt. Ventralansicht der Scheibe. $\times 10$. Bayerische Staatssammlung München, As I 555.

Grosse, sich in der Mittellinie berührende Radialschilder; eventuelle Schuppenbedeckung der Dorsalseite der Scheibe; mehrere kurze, abstehende Lateralstacheln; stark entwickelte Lateralschilder; möglicherweise Tentakelschuppen. Das Mundskelett und die proximalen Dorsal- und Ventralschilder seien zu mangelhaft erhalten.

Auf die von ZITTEL gegebene Abbildung der Dorsalseite werden wir noch eintreten, die Ventralseite ist überhaupt nie richtig abgebildet worden, weshalb dies in Fig. 35 nachgeholt sei. Die folgenden Ausführungen beziehen sich auf Exemplare der Sammlungen von Eichstätt (Naturwissenschaftliches Institut der Hochschule), Erlangen (Geologisches Institut der Universität) und München (Bayerische Staatssammlung), praktisch alle *Geocomen* stammen von Zandt. Die Arme aller unter-

suchten Individuen sind im proximalen Teil stark verdrückt, so dass trotz meist fehlenden Dorsalschildern die genaue Form der Wirbel unbekannt ist. Solche sind leider auch in isoliertem Zustand nie gefunden worden.

Die Scheibenbedeckung auf der Dorsalseite ist meist schlecht erhalten, besser steht es mit dem Mundskelett, das vor allem am Stück As I 555 der Münchner Sammlung gut zu deuten ist (Fig. 35). Es handelt sich bei diesem Exemplar um das Original zu BROILI-ZITTEL (Grundzüge der Paläontologie, 1. Bd., 6. Aufl., 1924, Fig. 382a, S. 241) mit folgenden Dimensionen: Scheibendurchmesser 5,5 mm, Armlänge 40 mm (längster und nahezu vollständiger Arm). Die Armstellung deutet auf Einregelung. In Fig. 35 erkennt man deutlich die fünf schlanken, in die Mundöffnung vorspringenden Mundeckstückpaare, an ihrer Spitze stehen auf den recht grossen Tori die eher schwachen, länglich-dreieckigen Zähne. Mundpapillen dürften insgesamt 6 vorhanden gewesen sein, zwei davon stehen vor dem kleinen Ventralschild des Mundskelettes zum Schutz des zweiten Mundfüsschens. (Am rechten, unteren Arm sind links vor dem Ventralschild zwei längliche Papillen, rechts eine solche erhalten.) Die am Mundeckstückrand stehenden 4 Papillen sind quadratisch. Die zitronenförmigen Oralschilder springen mit dem zugespitzten Teil in die Interbrachialräume vor. Die Adoralschilder sind klein, wobei die an die Oralschilder grenzenden Kanten fast doppelt so lang sind wie die an die Ventralschilder des Mundskelettes grenzenden. Das Ventralschild des ersten Armsegmentes ist bedeutend grösser als dasjenige des Mundskelettes. Die folgenden Ventralschilder sind noch etwas grösser und schwach gekielt, die distale Kante ist schwach bogenförmig und umgreift die Tentakelporen (besonders gut sichtbar am zweiten Segment des nach links zeigenden Armes). Die Lateralschilder sind eher undeutlich, offenbar weil sie stark gegen die Wirbel, resp. in die proximalen Muskelfelder gedrückt sind. Die so entstandenen schwachen Vertiefungen sind teilweise von feinkörnigem Sediment erfüllt. Immerhin lässt sich erkennen, dass die distalen Kanten zuerst parallel der Armachse verlaufen und dann ziemlich scharf nach aussen umbiegen. Die Ventralschilder werden also durch die Lateralschilder nicht getrennt. Die zugespitzten Lateralstacheln sind etwas länger als ein Armsegment, ihre Zahl hat offenbar 5 nicht überstiegen. In den Interbrachialräumen treten die Bursalspangen stark hervor, und es lassen sich deutlich Reste einer Körnelung erkennen.

Die bei *G. elegans* nachgewiesenen Tentakelschuppen sowie die halbkreisförmigen Zungen und die Runzelung der Lateralschilder konnten weder am abgebildeten, noch an den übrigen Exemplaren von *G. carinata* beobachtet werden.

Fig. 36 zeigt einen Ausschnitt aus dem mittleren Armteil einer weiteren Ventralseite (München, Nr. 1924 V 12a). Die Lateralschilder (LS) scheinen etwas angeschwollen zu sein, der distale Rand verläuft schräg, mit einer Einbuchtung für die Tentakelporen (TP) im mittleren Teil der Kante. Die Ventralschilder (VS) sind langoval bis lanzenförmig, aber nicht kielförmig wie bei *G. elegans*. Tentakelschuppen sind auch an diesem Armstück nicht sichtbar.

Ein weiteres Exemplar (München As I 556) lässt in den Interbrachialräumen der Ventralseite deutlich dachziegelartig übereinander stehende, breite, aber sehr kurze Plättchen erkennen. Die gleichen Plättchen sind auch an einer grossen Ventralseite der Erlanger Sammlung sichtbar (I 71); einer der Arme dieses Exem-

plars ist regeneriert. Am Exemplar 1952 XV 134 der Münchner Sammlung sind auf der Dorsalseite der Scheibe eine Zahl von Schildern undeutlich sichtbar, darunter auch mässig grosse Radialschilder. Der Scheibenrücken eines anderen Individuums (Erlangen B 1) ist hingegen deutlich gekörnelt, und an den Armen sind die dorsalen, medianen Kanten der Wirbel sichtbar. Einen noch besser erhaltenen Scheibenrücken zeigt Stück Erlangen B 6, und zwar ist wiederum die ganze Scheibe von ziemlich groben Körnern bedeckt.

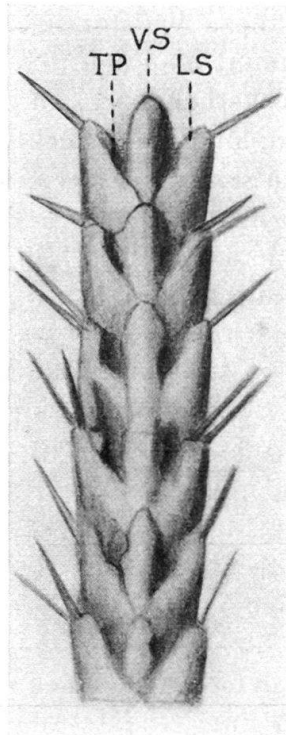


Fig. 36. *Geocoma carinata*, Plattenkalk von Zandt. Teil des mittleren Armbereiches, Ventralansicht. $\times 20$. Bayerische Staatssammlung München 1924 V 12a. TP = Tentakelpore, LS = Lateralschild, VS = Ventralschild.

Bei einem Teil der untersuchten Exemplare ist demnach die Scheibe auf Dorsal- und Ventralseite gekörnelt. An anderen Individuen zeigen sich dagegen auf der Ventralseite dicht aneinanderstossende, kleine Plättchen und auf der Dorsalseite (nie deutlich sichtbar) mässig grosse Plättchen. Zwar kann ich über die Art der dorsalen Scheibenbedeckung noch kein endgültiges Urteil fällen, doch dürfte die in der Literatur verbreitete Ansicht, dass *G. carinata* grosse, paarweise aneinanderstossende Radialschilder besitzen soll, nicht richtig sein. Auf der bekannten Abbildung in BROILI-ZITTEL (Grundzüge der Paläontologie, 1. Bd., 4. A. 1915, Fig. 377b) bezeichnen die Radialschilder genau den Verlauf der Arme unter der dorsalen Scheibenbedeckung; die Interbrachialräume und das Scheibenzentrum sind eingedrückt, was ja bei fossilen Ophiuren die Regel ist.

Die über den Armwurzeln von *G. elegans* liegende «Manschette» fehlt bei *G. carinata*, ebenfalls die federförmigen Stacheln des mittleren Armabschnittes.

Die Diagnose von *Geocoma carinata* lässt sich auf Grund der erwähnten Befunde wie folgt fassen:

Dorsal- und Ventralseite der Scheibe mit Plättchenbelag und zusätzlicher Körnelung. Radialschilder mässig gross. Dorsal- und Ventralschilder leicht kantig. Oralschilder gegen die Interbrachialräume ausgebuchtet. Adoralschilder klein, nur seitlich der Oralschilder und nicht proximal vor diesen zusammenstossend. 6 Mundpapillen, wovon 4 quadratische in einer Reihe am Mundeckstück und 2 längliche vor dem kleinen Ventralschild des Mundskelettes. Zähne eher schwach. Lateralstacheln am distalen Rand der Lateralschilder und nicht von den Armen abstehend, etwas länger oder gleich lang wie ein Armsegment, die Zahl 5 nicht übersteigend. Lateralschilder glatt.

Damit ergeben sich folgende Unterscheidungsmerkmale zwischen *G. carinata* und *G. elegans*:

<i>G. carinata</i>	<i>G. elegans</i>
Scheibe auf Dorsal- und Ventralseite gekörnelt	Scheibe nicht gekörnelt
Lateralschilder ohne Skulptur, wahrscheinlich distal nicht in Zungen verlängert	Lateralschilder mit Querrunzelung, distal in Zungen verlängert
Stacheln nicht modifiziert	Federartige Stacheln im mittleren Armabschnitt
Ventralschilder auch im mittleren Armabschnitt relativ flach	Ventralschilder im mittleren Armabschnitt ausgesprochen kielförmig
Grosse Art	Kleine Art

Wie aus dieser Zusammenstellung ersichtlich ist, beziehen sich die meisten Unterschiede auf die Modifikation des mittleren Armabschnittes bei *G. elegans*. Die vorhandenen Unterschiede machen für *Geocoma elegans* die Aufstellung einer neuen Gattung nötig:

Ophiopinna n. g.

Der. nominis: Nach den federförmigen Stacheln.

Genotypus: *Geocoma elegans* HELLER.

Diagnose: Dorsalseite der Scheibe und Interbrachialräume der Ventralseite von kleinen, zarten Plättchen bedeckt. Armbasis der Dorsalseite mit «Manschette» aus breiten, kurzen Plättchen. Zähne eher schwach, kegelförmig. 4 quadratische und 2 längliche Mundpapillen. Adoralschilder nicht proximal vor den länglichen Oralschildern zusammenstossend. Proximale Lateralschilder mit etwa 10 dem Arm angedrückten Stacheln. Lateralschilder mit distaler Zunge. Mittlerer Armabschnitt mit rudimentären oder ohne Dorsalschilder, Lateralstacheln in federförmige Stacheln umgewandelt, Ventralschilder kielförmig. Wirbel sehr nieder, Gelenkzapfen schwach, dorsale-distale und ventrale-proximale Muskelfelder sehr gross, sich in der Seitenansicht stark überkreuzend.

Zur Gattung *Geocoma* sind noch drei weitere Ophiuren gestellt worden. Aus der Oberkreide (Cenoman) von Hakel und Maifouk im Libanon stammt *G. libanotica* (KÖNIG). Die Originalabbildung ist unbrauchbar, worauf schon BOEHM (1889, S. 268) hinweist. Dieser Autor stellt die vor ihm erschienenen Arbeiten über diese Art zusammen und erwähnt, dass die Art zoologisch nicht zu definieren sei. Eine Beschreibung neueren Datums, die allerdings nicht viel Aufschluss gibt, findet sich in ROGER (1946). Er bildet ein Exemplar von Hadjoula ab (Taf. XI, Fig. 10), das besser erhalten ist als die übrigen Funde. Die Scheibe hat einen Durch-

messer von 5 mm, die Arme erreichen eine Länge von 28 mm. «Hautskelett» und Mundbewaffnung sollen verschwunden sein. Die systematische Stellung dieser Art ist demnach immer noch unklar. Auf die Ökologie der erwähnten Schichten wird unten noch eingegangen.

In einer kleinen Notiz beschrieb VALETTE (1927) unter dem Namen *Geocoma magna* einen Schlangensterne aus dem oberen Toarcien (an einer anderen Stelle ist von unterem Bajocien die Rede) von Alfara (Tortosa), dessen Abbildung und Beschreibung indessen völlig unzureichend sind. In der gleichen Arbeit schlägt VALETTE für einen tertiären Schlangensterne, für den aber keine Fundortsangaben und keine Beschreibung gegeben werden, den Namen *Geocoma subelegans* vor.

Die von WOLBURG (1939) auf Grund von isolierten Skelettelementen geschaffene *Ophiura longivertebralis* zeigt in den Lateralschildern, durch die konzentrische Streifung und die distale Zunge, gewisse Anklänge an die Lateralschilder von *Ophiopinna elegans*. Die übrigen Merkmale (Lateralstacheln, Wirbelbau) weichen aber zu stark ab, um die beiden Arten als systematisch verwandt erscheinen zu lassen.

Die in der parallelen Arbeit (HESS, 1960) in Fig. 25–28 abgebildeten Wirbel, resp. die in Fig. 29–33 abgebildeten Lateralschilder aus dem Oxford des Berner Juras zeigen hingegen eine recht grosse Übereinstimmung mit den entsprechenden Skeletteilen von *Ophiopinna elegans*. Dies gilt besonders für die Wirbel, worauf weiter oben (S. 367) schon hingewiesen wurde. Die Lateralschilder zeigen gleichfalls Querrunzelung und distale Zunge, hingegen fehlen die federförmigen Stacheln, da der distale Rand aller vorgefundenen Lateralschilder eine grössere Zahl feiner Kerben aufweist und nie Ansatzstellen für federförmige Stacheln festgestellt werden konnten. Wenn auch bei der Art aus dem Schweizer Jura die federförmigen Stacheln nicht vorhanden sind, zeigt sie doch eine recht grosse Ähnlichkeit mit *Ophiopinna elegans*. Deshalb habe ich für sie den Namen *Ophiopinna? wolburgi* vorgeschlagen.

B. Vergleich mit rezenten Formen

Da die Systematik der rezenten Ophiuren nicht auf phylogenetischen Prinzipien aufgebaut ist (vgl. HESS, 1960), stösst die Abklärung der Stellung von Gattungen wie *Geocoma* D'ORB. und *Ophiopinna* nov. im Vergleich zu rezenten Formen auf Schwierigkeiten. *Geocoma carinata* und *Ophiopinna elegans* wurden von früheren Autoren ausnahmslos in die Nähe der rezenten Gattung *Amphiura* FORBES gestellt. Folgende Merkmale kommen zwar bei *Amphiura* vor, sind aber bei *Ophiopinna elegans* nicht vorhanden: Nur zwei durch eine Lücke getrennte Mundpapillen; Adoralschilder proximal vor dem Oralschild zusammenstossend; Lateralstacheln kurz, aber kräftig, auf deutlich ausgebildeten Stachelwarzen sitzend und senkrecht vom Arm abstehend; Lateralschilder eher robust gebaut. Eine gewisse Ähnlichkeit zeigen nur die Wirbel. Diese haben bei *Amphiura filiformis* eine Y-förmige Dorsalansicht und grosse dorsale-distale Muskelflächen. Die ventralen-distalen Muskelfelder sind aber bei *O. elegans* bedeutend schwächer ausgebildet. Ganz verschieden gebaut sind die in der Scheibe befindlichen Wirbel (vgl. z. B. unsere Fig. 7b und die Abbildung von *Amphiura bellis* in LYMAN, 1882, Taf. XL, Fig. 16). Der ähnliche Habitus, sowie die ähnlichen Armwirbel von *Ophiopinna*

und *Amphiura* scheinen eher auf eine analoge Lebensweise der beiden Formen zurückzuführen sein, als auf eine nahe Verwandtschaft.

7. Ökologie

In diesem Abschnitt soll versucht werden, mit Hilfe der morphologischen Besonderheiten der Ophiuren, ihres Vorkommens im Schichtverband, sowie ihren Beziehungen zur Begleitfauna die Fragen nach Lebensweise und Umwelt zu beantworten.

Die Fauna der Ophiurenschiefer ist artenarm, besteht sie doch, abgesehen von den im stratigraphischen Teil erwähnten und für die nachfolgenden Betrachtungen bedeutungslosen Gelegenheitsfunden, nur aus *Ophiopinna elegans*, *Posidonia ornati* QU. (*P. alpina* GRAS), sowie Crustaceen. Als Mikrofossilien fanden sich zusammen mit den Ophiuren (besonders in Schicht 9) auch Angehörige der Foraminiferengattungen *Ammodiscus*, *Dentalina*, *Ophthalmidium* und *Trochammina* (nach freundlicher Begutachtung durch Herrn Prof. REICHEL). Diese sind aber nur ganz vereinzelt und bedeutend seltener als die Schlangensterne. Die Crustaceen der Tonschiefer sind meist nicht gut erhalten und noch zu wenig bearbeitet. Ihr ökologischer Wert wird ferner dadurch beeinträchtigt, dass es sich bei vielen Resten auch um nach Häutungen zurückgebliebene Panzer handeln könnte (vgl. GLAESSNER, 1939). Die Beantwortung der Frage, ob das Vorkommen allochthon oder autochthon ist, muss also vor allem auf Grund der Ophiuren erfolgen, die Posidonien spielen dabei aus naheliegenden Gründen nur eine untergeordnete Rolle.

Die Schürfung liess eindeutig erkennen, dass auf den mit Posidonien angefüllten Schichtflächen Ophiuren fehlen. Auf den an Ophiuren reichen Flächen sind vereinzelt Posidonien anzutreffen, und zwar neben erwachsenen Individuen auch jüngere und jüngste Stadien. Auf der Oberseite von Schicht 9c kann beobachtet werden, wie die glattschaligen, jüngsten Posidonien (mit einem Schalendurchmesser von nicht ganz 0,4 mm) ab und zu senkrecht, also mit ihrer Längsachse quer zur Schichtfläche, im Sediment stecken. Diese ganz jungen Bivalven sind vollkörperlich und mit geschlossenen Klappen erhalten. Die etwas älteren Individuen sind zwar auch vollkörperlich erhalten, zeigen aber immer geöffnete Klappen. Ob diese noch zusammenhängen oder getrennt sind, hängt von der Schichtfläche ab. Die erwachsenen Posidonienschalen sind meist bruchdeformiert, sie besitzen noch die dünnen Kalkschalen, die teilweise von Pyrit imprägniert sein können. Ophiuren und Posidonien sind manchmal nur durch 0,4 bis 1 mm dicke Ton- oder Mergellagen voneinander getrennt.

Die in gewissen Lagen häufigen Crustaceen sind nie mit den Ophiuren zusammen zu finden. Eine Ausnahme bilden nur zwei zarte Krebsreste, die auf der Ober- und der Unterseite von Schicht 9c entdeckt wurden. Diese Krebschen sind von besonderem paläontologischen und ökologischen Interesse, gehören sie doch der fossil bisher noch nicht nachgewiesenen Ordnung der Cumaceen an. Sie werden von F. BACHMAYER in einer parallelen Notiz beschrieben (S. 422). Die rezenten Cumaceen leben entweder oberflächlich eingegraben oder werden schwimmend in höheren Wasserschichten angetroffen (SCHÄFER, 1956). Sie kriechen nicht auf dem Sediment umher, sondern graben sich sofort in dieses ein. Ihre Ernährung besteht

vor allem aus Detritus. Sie bevorzugen Schlick oder Sand mit schwacher Sedimentation und finden sich meist in sehr enger Besiedlungsdichte. Bei Bedarf können die Cumaceen das Sediment rasch wieder verlassen, indem sie sich durch plötzliches Gerade- und Abwärtsbiegen des Abdomens herausschnellen. Die grosse Seltenheit der Cumaceenart von La Voulte lässt sich vielleicht dadurch erklären, dass die Krebschen im vergrabenen Zustand vom Tod ereilt wurden, resp. dass sie ein lebensfeindliches Sediment nicht mehr rechtzeitig verlassen konnten. In diesem Fall müssten die Schlangensterne an ihrem Lebensort, im Sediment vergraben, abgestorben sein.

In diesem Zusammenhang ist die Lebensweise der rezenten, unter der Sedimentoberfläche lebenden Ophiuren von Interesse. DES ARTS (1910) beobachtete bei *Amphiura chiajei*, dass nur die Armspitzen aus dem Sediment hervorschauen, die Scheibe und der Hauptteil der Arme sich aber im Sediment in kleinen Hohlräumen befinden. Diese werden durch Schleimabsonderungen und mit Hilfe der Stacheln aufrecht erhalten. An der Sedimentoberfläche erscheint *A. chiajei* nie, die Fortbewegung erfolgt, indem einzelne Arme eingezogen und an einer anderen Stelle wieder hervorgestreckt werden, dadurch wird auch die Scheibe allmählich nach gezogen. Obgleich der Sauerstoffverbrauch von eingegrabenen Arten zufolge der geringen Bewegungen nicht gross ist – nach WINTZELL (1918) verbrauchen *Ophiopholis aculeata* und *Ophiura albida* doppelt so viel und *Ophiocomina nigra* sowie *Ophiothrix fragilis* etwa viermal so viel Sauerstoff wie *A. chiajei* – stellt er gerade in nährstoffreichen Sedimenten den kritischen Faktor dar. Die Zirkulation des Atemwassers erfolgt durch die Kanäle, in denen die Arme liegen, zu den Bursae und wird mit Hilfe von Arm- und Pumpbewegungen der Scheibe aufrecht erhalten. Zusätzlich treten um die Bursae Ciliarströmungen auf (GISLÉN, 1924). Mit Hilfe der Podia werden durch die gleichen Kanäle auch die der Ernährung dienenden Schlammpartikelchen zur Mundöffnung befördert, in umgekehrter Richtung gelangen die Exkremente in Form kleiner Zylinder an die Oberfläche.

Unsere Tonschieferplatten zeigen nicht selten neben den Ophiuren kleine, gelbrote und strukturlose Zylinder von etwa 0,5 bis 1 mm Länge und 0,1 bis 0,4 mm Durchmesser, die vielleicht den von DES ARTS bei *A. chiajei* beobachteten Exkrementen entsprechen. Als weitere Spuren fanden sich relativ häufig schwarze, schnurartige, vielfach in spitzem Winkel geknickte Gebilde, die bis mehrere mm lang und bis 0,5 mm dick werden. Herr Dr. A. SEILACHER hatte die Freundlichkeit, sich diese Spuren anzusehen, seiner Meinung nach handelt es sich am ehesten um (phosphatische) Kotschnüre. Dünnere, verzweigte Schnüre sind vielleicht koprolithische Füllungen der Gänge von Sedimentfressern. Eine vierte Art von Spuren, grössere Zylinder mit Querklüftung, können als Fisch-Koprolithen gedeutet werden.

Aus den Armstellungen der auf den verschiedenen Schichtflächen vorgefundenen Individuen von *Ophiopinna elegans* kann weder auf eine Einregelung, noch auf nennenswerte Wasserbewegung geschlossen werden. Einzig in der die Oberseite von Schicht 9c bedeckenden Tonlage treten auseinandergefallene Skelette auf. Diese müssen einige Zeit der Verwesung und vermutlich einer mässigen Wasserbewegung ausgesetzt gewesen sein, bevor sie endgültig eingebettet wurden. Eine gewisse Wasserbewegung wird auch durch die auf manchen Schicht-

flächen vorkommenden einklappigen und zerbrochenen Posidonien wahrscheinlich gemacht. Schon allein die Erhaltung der Ophiurenskelette bildet den Beweis für ein Benthosleben und eine autochthone Thanatocoenose. Der zarte Skelettbau, die ausserordentliche Seltenheit von regenerierten Armen, die dargelegte Lage im Schichtverband und das Verhältnis zur Begleitfauna sprechen für ein Leben unterhalb der Sedimentoberfläche.

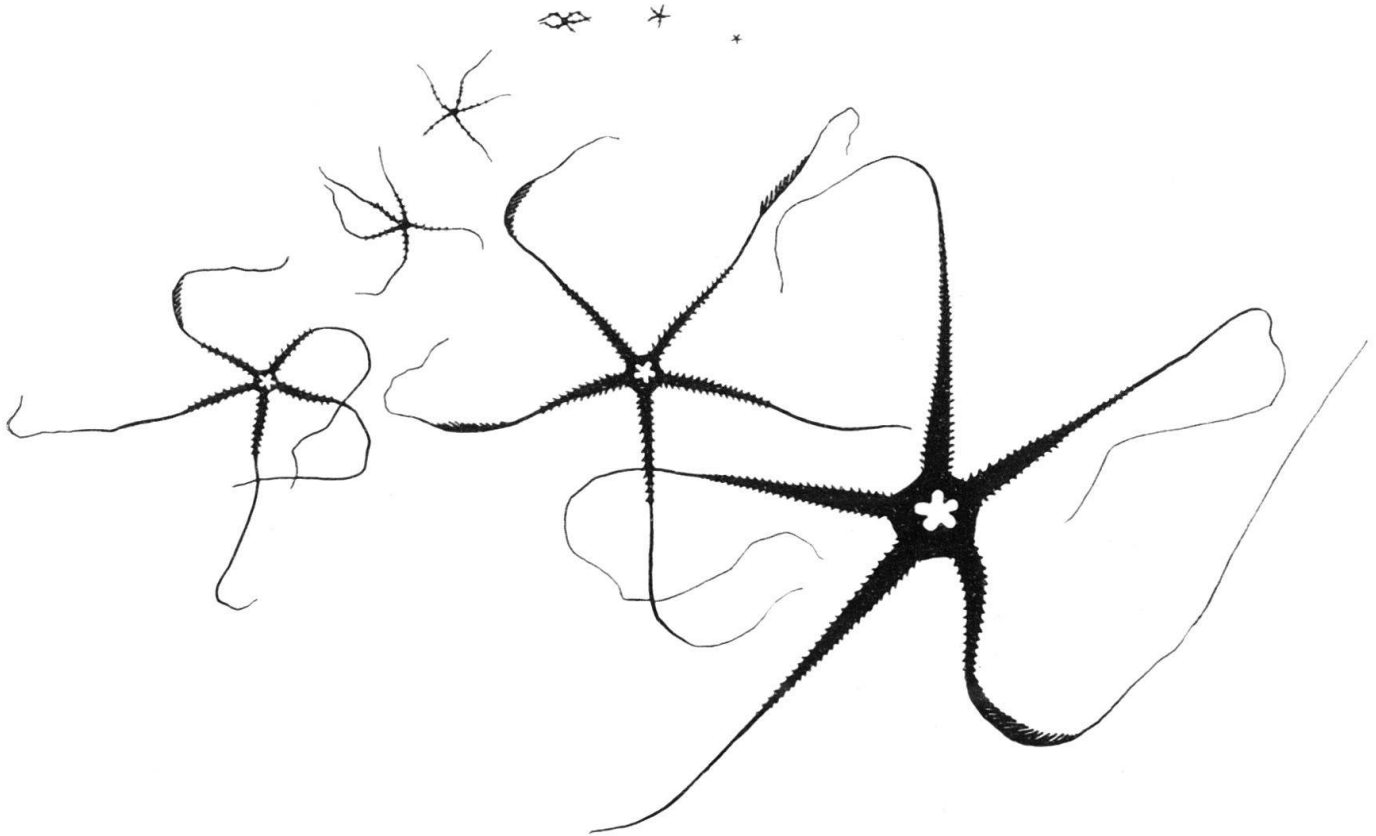


Fig. 37. *Ophiopinna elegans*. Zusammenfassung der vorgefundenen Altersstadien, mit natürlichen Armstellungen. $\times 2$.

Bei einer Lebensweise innerhalb des Sediments erhebt sich die Frage nach der Funktion der federförmigen Stacheln. Gewisse Rückschlüsse lassen sich am ehesten aus den Haltungen der Arme machen, die in regelmässiger Weise mit gewissen Stellungen der federförmigen Stacheln parallel gehen. Fast immer, wenn im mittleren Armabschnitt eine seitliche Krümmung auftritt, lässt sich eine 90° betragende Torsion des Armes und eine Ausspreizung der federförmigen Stacheln beobachten. An der Torsion sind meist 2 bis 4 proximalwärts der federförmigen Stacheln gelegene Segmente beteiligt, manchmal auch noch mehr (Fig. 13, 15, 19). Bei geraden Armen legen sich die federförmigen Stacheln dachziegelartig übereinander und sind eng dem Arm angepresst (Fig. 15, links). Es ist offensichtlich, dass bei einer solchen Stellung dieser Gebilde die Krümmung der Arme erschwert ist. Die schräg nach innen gerichteten proximalen Muskeln der Ventralseite (Fig. 26) dürften imstande gewesen sein, dem einzelnen Segment eine gewisse Torsion zu verleihen. Die Addition dieser einzelnen Drehungen über eine Reihe von Segmenten könnte theoretisch zur erforderlichen Torsion von 90° führen. Es

muss aber fraglich erscheinen, ob der ganze Betrag schon durch Drehung an einigen wenigen Segmenten erreicht werden konnte. Zudem ist eine gewisse Schrägstellung der ventralen, proximalen Muskeln auch bei manchen rezenten Ophiuren vorhanden, denen die federförmigen Stacheln fehlen. Da bei den Wirbelgelenkungen unserer Art ein Heraustreten der schwachen Gelenkzapfen aus den wenig tiefen Gruben leicht möglich war, dürfte einer Torsion von dieser Seite her wenig im Wege gestanden haben.

Nun könnte der ganze Torsionsbetrag von 90° aber auch erst mit der Komprimierung des anfänglich lockeren Sediments auf $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{10}$ des ursprünglichen Wertes erreicht worden sein (dieser Betrag kann aus der Verdrückung der Fossilien abgeschätzt werden). Die federförmigen Stacheln wären dann schräg nach oben gerichtet gewesen. Die auffällige Knickung der Arme einiger Exemplare bei Beginn der federförmigen Stacheln (ein solches Exemplar ist in Fig. 1 abgebildet) spricht für eine gewaltsam erfolgte Torsion in diesen Fällen. Senkrecht, resp. mehr oder weniger schräg aufgestellte federförmige Stacheln könnten als Stabilisier- und bis zu einem gewissen Grad auch als Fortbewegungsorgane im lockeren Sediment gedient haben, vor allem als Stützen oder Widerlager für die Armbewegungen. Eine Bewegung der Arme innerhalb des Sediments wurde durch die auffällig scharfen, kielartigen Ventralschilder des mittleren Armabschnittes offensichtlich erleichtert. Bei senkrecht aufgestellten federförmigen Stacheln hätte ein Hin- und Herbewegen der Arme auch der Atmung dienen können, indem ein direkter Zugang zur sauerstoffreicheren Oberfläche geschaffen wurde. Wenn wir hingegen als Lebensort die Sedimentoberfläche annehmen, dann könnte theoretisch eine seitliche Armbewegung bei senkrecht stehenden federförmigen Stacheln eine Fortbewegung in Richtung Scheibe bewirkt haben. Für diese Verwendung der federförmigen Stacheln, auf die mich Herr Prof. REICHEL aufmerksam gemacht hat, sind aber die Zwischenwirbelmuskeln zu schwach ausgebildet.

Die Deutung der Funktion der federförmigen Stacheln wird durch den Umstand erschwert, dass für dieses Gebilde keine rezenten Analogien vorhanden sind. Bei der rezenten Gattung *Ophiopleron* LUDWIG (1888) und bei jugendlichen Individuen der Gattung *Ophiothrix* (MORTENSEN, 1932–33) sind die Lateralstacheln durch dünne Membranen verbunden. LUDWIG vermutete dass diese «Flossen» die Tiere zum Schwimmen befähigten. MORTENSEN konnte aber *Ophiopleron* nie schwimmend beobachten, so dass die Funktion der «Flossen» noch ungeklärt ist. Gegen aktive Schwimmbewegungen spricht auch die zu schwache Muskulatur (MORTENSEN). An den Adambulakralia gewisser Asteroidea (*Pteraster*, *Myxaster*) treten ähnliche Flossen auf. Alle diese Bildungen unterscheiden sich aber doch wesentlich von den bei *Ophiopinna elegans* vorkommenden, isoliert stehenden federförmigen Stacheln, die zudem noch eine tiefgreifende Modifikation dieses Armabschnittes verursachen.

Alle bisher mitgeteilten Beobachtungen sprechen für eine autochthone Lage der Ophiuren von La Voulte, dagegen eigentlich nur das Vorkommen von Dorsal- und Ventralseiten zusammen auf den gleichen Schichtflächen. Solche Vorkommen wurden zwar bei fossilen Ophiuren schon mehrmals beobachtet (KUTSCHER, 1940), doch dürften diese Ophiurenlager durch Zusammenschwemmung in Vertiefungen in Strandnähe und nachherige Eindeckung mit Sediment erfolgt sein. Bei unserem

Material kann beobachtet werden, dass mengenmässig meist die nach der Lage im Schichtverband «richtige» Seite überwiegt.

Die ganz jungen Stadien, denen die federförmigen Stacheln noch fehlen, sind praktisch immer «richtig» orientiert, so finden sich beispielsweise auf der Oberseite von Schichtfläche 9c nur Dorsalseiten der jüngsten Stadien.

Leider sind Angaben in der Literatur über die Lage rezenter Ophiuren im Sediment sehr spärlich. Wenn sich Ophiuren eingraben, kommen sie natürlich primär immer mit der Ventralseite nach unten zu liegen. Die Möglichkeit kann aber doch nicht ganz von der Hand gewiesen werden, dass sie imstande sind, sich sekundär zu drehen. Bei einer solchen Drehung könnten die federförmigen Stacheln mitgeholfen haben. Da wir es bei den Ophiurenschichten von La Voulte nach allen Anzeichen mit einem ursprünglich nährstoffreichen, aber auch H_2S -haltigen Sediment zu tun haben, ist eine Beobachtung von DES ARTS (1910) über die Reaktion von Ophiuren auf ungenügende Sauerstoffverhältnisse interessant. Dieser Autor beobachtete im Aquarium, dass Individuen von *Ophiocomina nigra* bei nicht ganz frischem Wasser an die Wasseroberfläche kamen und sich dabei auf den Rücken legten. Die Ambulakralfüsschen (Podia) waren dabei in äusserst beschleunigter Tätigkeit. Wenn auch vermutlich *O. elegans* an einen niederen Sauerstoffverbrauch angepasst war, könnte doch ein Absinken des Sauerstoffgehaltes im Lebensraum anfänglich zu ähnlichen Bewegungen und schliesslich zum Tod geführt haben.

Rezente Lebensgemeinschaften, die gewisse Rückschlüsse auf die Verhältnisse im Callovienmeer von La Voulte zulassen, wurden von PETERSEN (1918) aus der östlichen Nordsee beschrieben. Die zarten Ophiuren *Amphiura filiformis* und *A. chiajei* sind unterhalb 20 m Tiefe sehr häufig. So treten in der *Echinocardium-Filiformis*-Gemeinschaft aus 20–22 m Tiefe im Kattegatt pro m^2 Grund etwa 240 Individuen von *A. filiformis* auf. Aus etwa 300 m Tiefe stammt eine Lebensgemeinschaft mit *Amphilepis norvegica* und zahlreichen Lamellibranchiern (am häufigsten die zarten Formen *Axinus flexuosus* und *Pecten vitreus*), sowie einigen Polychaeten. An den tieferen Stellen fand PETERSEN nur Schlick, wobei die Tiere grösstenteils in diesem vergraben lebten («I had never imagined that the food of the animals in question could consist of the black malodorous mass of sulphureous mud often brought up by the dredge from the bottom», PETERSEN, S. 8). Wo die *Amphiura*-Exemplare mit ihren Armen ein dichtes Netzwerk im Sediment bilden, fand PETERSEN nur wenige Bivalven, weil diese offenbar in den frühesten Stadien eine Beute der Ophiuren werden. Die Hauptnahrung der vergraben lebenden Ophiuren dürfte aber doch in Detritus bestehen, worauf zahlreiche Untersuchungen des Mageninhaltes hinweisen.

In den von PETERSEN beobachteten Populationen weisen die Schlangensterne eine geringere Besiedlungsdichte auf als die Ophiuren von La Voulte. Hier kommen auf Schicht 9c-Oberseite pro m^2 durchschnittlich 2000, ja sogar bis 3000 Individuen vor, wobei in diesen Zahlen natürlich alle Altersstufen vertreten sind. Wo die erwachsenen Individuen überwiegen, wie auf Schicht 7b-Oberseite, wird eine Dichte von etwa 1500 pro m^2 erreicht. Bei den genannten Zahlen ist zu bedenken, dass es sich bei *O. elegans* um eine kleine Art handelt, dass also die fossile Population nicht direkt mit denjenigen rezenten Populationen vergleichbar ist, die aus grösseren Arten zusammengesetzt sind.

Von fossilen Ablagerungen, mit denen die Ophiurenschichten von La Voulte verglichen werden können, kommen vorerst die Schichten der oberen Kreide des Libanon in Betracht. Wir folgen bei diesem Vergleich der neueren Arbeit von ROGER (1946), in der nur die Evertabraten behandelt sind. Auffällig ist die Häufigkeit der Cephalopoden und besonders der Crustaceen, sowie, allerdings nur in zwei Aufschlüssen, von *Geocoma libanotica*. Die Arme der Schlangensterne sind meist ruhig ausgebreitet und zeigen nie Zerfallserscheinungen. Leider ist über den Skelettbau dieser Art nur wenig bekannt (siehe S. 375), so dass von dieser Seite über die Lebens- und Ablagerungsbedingungen nicht viel zu erwarten ist. In der Oberkreide des Libanon überwiegen nach ROGER Formen des Nekton (dibranchiate Cephalopoden, Penaeiden, Fische) und des Plankton (Globigerinen, Stomatopodenlarven, Branchiopoden, *Antedon*⁸⁾, gewisse Fische), der Boden ist sehr arm an Benthosformen. Aus der Seltenheit der Lebensspuren, der gleichmässigen Schichtung, der grossen Seltenheit von Rippeln, der Abwesenheit von grösseren Gesteinsfragmenten und der chemischen Analyse des Gesteins schloss ROGER auf eine beträchtliche Ablagerungstiefe, wobei nach der bionomischen Einteilung der Meeresböden von SCHMIDT (1935) diese Schichten in die Kategorie der stillen Böden (Nr. 4 und 5) einzureihen sind. ROGER fasst seine Schlussfolgerungen folgendermassen zusammen:

« Il m'apparaît donc en conclusion que les couches à poissons se sont déposées au Liban, pendant le Cénomanién, dans des sillons entre les hauts fonds portant des récifs de Rudistes. Dans ces eaux calmes, riches en plancton et en necton, s'épanouissait une vie intense avec Poissons, Crustacés, Céphalopodes, sur la vase profonde ou à son voisinage, vivaient encore des Poissons et certains Crustacés marcheurs, mais le benthos fixé était réduit à presque rien et seuls quelques Annélides fouillaient dans la boue. Couche après couche, suivant probablement le rythme des saisons, une fine boue calcaire visqueuse enfouissait dans un milieu rapidement aseptique les organismes de cette mer. »

Da im unteren Callovien von La Voulte neben den Ophiuren ebenfalls sehr häufig Crustaceen vorkommen, sowie – allerdings viel seltener – Fische und Dibranchiaten, bieten die beiden Faunen in qualitativer Beziehung auf den ersten Blick ein recht ähnliches Bild. Es wäre zu untersuchen, in welchem Mass die Crustaceenfauna von La Voulte, vor allem die in den Tonschiefern mit den Ophiuren wechsellagernde, aus benthischen und nektonischen Formen zusammengesetzt ist. In beiden Ablagerungen beweisen jedenfalls die Ophiuren ein Benthosleben, wenn auch noch nicht entschieden werden kann, ob die im Libanon gefundenen Schlangensterne an der Oberfläche des Schlickes oder in diesem vergraben lebten. Im allgemeinen scheint das Tierleben der Oberkreide des Libanon, vor allem was die schwimmenden Formen anbelangt, reichhaltiger gewesen zu sein als dasjenige des Callovien von La Voulte.

Eine weitere, uns in diesem Zusammenhang interessierende Faunengemeinschaft ist diejenige des devonischen Hunsrückschiefers, die ja ebenfalls zu einem wesentlichen Teil aus Ophiuren zusammengesetzt ist. Allerdings zeigen die Echinodermen dieser Schichten einen grossen Artenreichtum, und die meisten Tiere sind

⁸⁾ Obgleich frei beweglich, müssen die Comatuliden unter die benthonischen Formen eingereiht werden.

durch Strömungen eingeregelt (VON KOENIGSWALD, 1930). Es sind durchwegs grössere Formen, die Besiedlungsdichte scheint nach den vorhandenen Angaben nicht besonders gross gewesen zu sein. Die Untersuchungen von RICHTER (1931) zeigten, dass neben dem reichen Benthosleben, das sich auf dem Sediment abspielte, auch eine Besiedlung des Schlicks selbst vorhanden war, und zwar durch Organismen, die verzweigte Wohnröhren oder Kriechgänge anlegten. RICHTER trat einem Massensterben (etwa durch Vergiftung) der Tierwelt des Hunsrückschiefers mit dem Argument entschieden entgegen, dass dann alle Altersstadien betroffen sein müssten. Er verlegte deshalb die Diagenese (Reduktion und Pyritisierung) in den Schlamm, unterhalb die von reichem Benthosleben erfüllte Sedimentoberfläche. Die Tiere starben in erwachsenem Zustand ab und wurden relativ rasch begraben. Nach RICHTER darf aus dem H_2S -Gehalt eines frischen Sediments oder aus der Sulfidführung eines Gesteins nicht auf H_2S -Gehalt und Sauerstoffarmut des sedimentierenden Meerwassers geschlossen werden (vgl. auch HECHT, 1933). Die Bereiche der Oxydation und Reduktion stossen innerhalb des Sediments in einer scharfen Grenze zusammen, diese ist durch das Zusammentreffen der braunen Oxydationszone und der schwarzen Reduktionszone unverkennbar.

Da wir im Callovien von La Voulte bei allen Arten reichlich jugendliche Stadien antreffen, ist für unseren Fall ein überraschendes, schlagartiges Absterben der ganzen Population wahrscheinlicher. Das Sediment muss reich an organischer, in Zersetzung begriffener Substanz gewesen sein. Offensichtlich blieb die oberste Bodenschicht für einige Arten noch bewohnbar. Nach Angaben von RICHTER (1931, S. 323) werden gewisse Muscheln über oder sogar in weichem, schwarzem Schlick mit H_2S -Gestank in oft erstaunlichen Mengen angetroffen, dabei können sie sogar in durch Eisensulfid völlig geschwärzter Schale noch gedeihen. Die schon oben erwähnte Tatsache, dass auf Schicht 9c die in der Tonschicht liegenden Ophiurenskelette nicht mehr schwarz gefärbt sind, wohl aber die darunter an der Grenze zwischen Ton und Kalkmergel liegenden, deutet auf eine Zunahme des H_2S -Gehaltes nach unten. Wenn sich bei solchen Verhältnissen die Sedimentation verstärkte, musste für die Ophiuren die Erstickungsgefahr rasch zunehmen.

Direkte Schlüsse auf die Wassertiefe zur Zeit der Ablagerung der Callovien-schichten von La Voulte lassen die Ophiuren nicht zu. Immerhin sprechen die geschilderten Verhältnisse nicht gegen die von DREYFUSS (1954) postulierten 50 bis 100 m für die Posidonien-haltigen «terres noires», da gleichförmige Ablagerungsbedingungen und eine artenarme, aber individuenreiche Fauna schon in relativ geringen Tiefen vorkommen können. Natürlich ist auf Grund unserer Befunde auch eine etwas grössere Tiefe von 100 bis 200 m möglich, so dass zur genaueren Festlegung der Ablagerungstiefe andere Kriterien herangezogen werden müssen.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Ophiuren des unteren Callovien von La Voulte-sur-Rhône (Ardèche) werden einer eingehenden Neubeschreibung unterzogen. Es wird festgestellt, dass die beiden von VALETTE aufgestellten Arten, *Geocoma bruni* und *G. romani*, lediglich Erhaltungszustände darstellen und nicht berechtigt sind. Für die einzige Art *G. elegans* HELLER wird die Gattung *Ophiopinna* nov. aufgestellt. Ihr Hauptmerkmal ist der

stark modifizierte mittlere Armabschnitt mit federförmigen Stacheln an den Dorsalrändern der Lateralschilder, ein weiteres Merkmal sind sehr niedere Wirbel mit stark proximalwärts verschobenen dorsalen-distalen Muskelfeldern. Die Gattung *Geocoma* wird an Hand des Genotyps *G. carinata* (MÜNSTER) neu definiert. Die Ophiurenschichten von La Voulte werden einer ökologischen Analyse unterzogen.

LITERATURVERZEICHNIS

- BACHMAYER, F. (1960): *Eine fossile Cumaceen-Art (Crustacea, Malacostraca) aus dem Callovien von La Voulte-sur-Rhône (Ardèche)*. Eclog. geol. Helv.
- BOEHM, G. (1889): *Ein Beitrag zur Kenntnis fossiler Ophiuren*. Ber. naturf. Ges. Freiburg 4.
- DES ARTS, L. (1910): *Über die Lebensweise von *Amphiura chiajei* unter Berücksichtigung der anatomischen Verhältnisse*. Bergens Mus. Aarb., Naturvid. Rekke 12.
- DREYFUSS, M. (1954): *Le Jura dans les mers du jurassique supérieur*. Mém. Soc. géol. France (NS) 32, Fasc. 1, N° 69.
- FEWKES, J. W. (1887): *On the development of the calcareous plates of *Amphiura**. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 13.
- GISLÉN, T. (1924): *Echinoderm Studies*. Zool. Bidr. från Uppsala 9.
- GLAESSNER, M. F. (1939): *Zur Kenntnis der Häutung bei fossilen Krebsen*. Palaeobiologica 2.
- HECHT, F. (1933): *Der Verbleib der organischen Substanz der Tiere bei meerischer Einbettung*. Senckenbergiana 15.
- HELLER, C. (1858): *Über neue fossile Stelleriden*. Sitz.-Ber. k. Akad. Wissensch., math.-naturw. Classe 28 (Wien).
- HESS, H. (1960): *Ophiurenreste aus dem Malm des Schweizer Juras und des Departements Ht. Rhin*. Eclog. geol. Helv. 53/1.
- HYMAN, L. H. (1955): *The Invertebrates: Echinodermata* (Vol. IV). (McGraw-Hill), New York.
- JÖRG, E. (1941): *Die Tonmergellagen des Hauptmuschelkalkes im Breisgau und im Gebiet der Dinkelberge, ihre Fauna und stratigraphische Bedeutung*. Jahresb. Mitt. Oberrh. geol. Ver., N. F. 30 (Stuttgart).
- KÖNIG, E. (1825): *Icones fossilium sectiles*.
- KOENIGSWALD, R. VON (1930): *Die Arten der Einregelung ins Sediment bei den Seesternen und Seelilien des unterdevonischen Bundenbacher Schiefers*. Senckenbergiana 12.
- KUTSCHER, F. (1940): *Ophiuren-Vorkommen im Muschelkalk Deutschlands*. Z. Deutsch. Geol. Ges. 92.
- LUDWIG, H. (1878): *Beiträge zur Anatomie der Ophiuren*. Z. wiss. Zool. 31.
- (1888): *Ophiopteron elegans, eine neue, wahrscheinlich schwimmende Ophiuridenform*. Z. wiss. Zool. 47.
- LYMAN, T. (1882): *Report on the Ophiuroidea*. Rept. Sci. Results Voyage Challenger, Zool. 5.
- MATSUMOTO, H. (1917): *A monograph of Japanese Ophiuroidea, arranged according to a new classification*. J. Coll. Sci. Tokyo 38, Art. 2.
- MORTENSEN, TH. (1932–33): *On an extraordinary Ophiurid, *Ophiocanops fugiens* Koehler. With remarks on *Astrogymnotes*, *Ophiopteron*, and on an albino *Ophiocoma**. Vidensk. Meddel. Dansk naturhist. Foren. 93.
- OPPEL, A. (1865): *Geognostische Studien im Ardèche Departement*. Pal. Mitt. Mus. Königl. Bayer. Staates 5.
- PETERSEN, C. (1918): *The sea bottom and its production of fish food*. Rept. Danish Biol. Sta. 25.
- RICHTER, R. (1931): *Tierwelt und Umwelt im Hunsrückschiefer; zur Entstehung eines schwarzen Schlammsteins*. Senckenbergiana 13.
- ROGER, J. (1946): *Les invertébrés des couches à poissons du Crétacé supérieur du Liban*. Mém. Soc. géol. France (NS) 23, Fasc. 2, Mém. 51.
- SAYN, G., & ROMAN, F. (1928): *Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de la Voulte-sur-Rhône*. Trav. Lab. Géol. Faculté Sci. Lyon, Fasc. 13, Mém. 11.
- SCHÄFER, W. (1956): *Wirkungen der Benthos-Organismen auf den jungen Schichtverband*. Senckenbergiana Lethaea 37.

- SCHMIDT, H. (1935): *Die bionomische Einteilung der fossilen Meeresböden*. Fortschr. Geol. Paläont. (38) 12.
- SPENCER, W. K. (1925): *A monograph of the British Palaeozoic Asterozoa*, Pt. 6 (1922). Palaeontogr. Soc. London.
- VALETTE, DOM A. (1927): *Nota acerca de una nueva especie de «Ofiuro» de Cataluña*. «Exercitatorium», Rev. Seminario Conciliar Barcelona 2, Nr. 2.
- (1928): *Note sur des Ophiuridés du Callovien inférieur de la Voulte (Ardèche)*. In: SAYN & ROMAN 1928.
- WINTZELL, J. (1918): *Bidrag till de skandinaviska ophiuridernas biologi och fysiologi*. Diss. Uppsala.
- WOLBURG, J. (1939): *Skelettreste von Ophiuren aus dem deutschen Lias, ihre systematische Zugehörigkeit und Bedeutung als Mikrofossilien*. Paläont. Z. 21.
- ZITTEL, K. A. VON (1876–80): *Handbuch der Palaeontologie*, 1. Bd., 1. Abt.

12. — HANS HESS (Basel): **Ophiurenreste aus dem Malm des Schweizer Juras und des Departements Haut-Rhin¹⁾²⁾**. Mit 50 Textfiguren

INHALTSVERZEICHNIS

Vorwort	385
Erkennbarkeit und systematischer Wert von Fragmenten mesozoischer Ophiuren . . .	386
Beschreibung der Funde	388
1. <i>Ophiomusium</i> cf. <i>gagnebini</i> (THURMANN) im unteren Malm des Berner und Solothurner Juras	389
2. <i>Ophiothrix</i> ? <i>royeri</i> (DE LORIO) im Sequan (Humeralismergel) von Raedersdorf . .	396
3. <i>Ophiotrigonum oxfordiense</i> n. g. n. sp. aus dem Renggeri-Ton der Freiberge	401
4. Isolierte Skelettelemente aus Schlämmrückständen des Renggeri-Tons der Freiberge .	407
A. Zu <i>Ophiomusium</i> cf. <i>gagnebini</i> (THURM.) gehörende Skelettelemente	410
B. <i>Ophiopinna</i> ? <i>wolburgi</i> n. sp.	411
C. Diverse, unbestimmbare Skelettelemente	417
5. Isolierte Skelettelemente aus Schlämmrückständen der Effingerschichten des Gulden-thals, Kt. Solothurn (vorläufige Mitteilung)	419
Zusammenfassung	420
Literaturverzeichnis	420

VORWORT

Bei den nachfolgend beschriebenen Ophiurenresten handelt es sich teils um Funde, die schon seit längerer Zeit im Basler Naturhistorischen Museum aufbewahrt werden, teils um selbst gesammelte Fragmente und aus Schlämmrückständen ausgelesene Skelettelemente. Herrn Dr. E. GASCHÉ danke ich für sein Entgegenkommen beim Studium des Museumsmaterials. Rezentes Vergleichsmaterial erhielt ich vom Naturmuseum Senckenberg in Frankfurt und vom Muséum National d'Histoire naturelle in Paris. Die Zeichnungen der vorliegenden Arbeit stammen wiederum von Herrn O. GARRAUX-SCHMID.

Im Verband erhaltene Ophiurenskelette gehören zwar im Mesozoikum zu den Seltenheiten (wenn von einigen Massenvorkommen abgesehen wird), die isolierten

¹⁾ Bearbeitet und publiziert mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

²⁾ Vorgetragen an der Sitzung der Schweiz. Paläontologischen Gesellschaft in Lausanne, am 12. September 1959.

Skelettelemente sind aber in vielen Schlämmrückständen so häufig und charakteristisch, dass in einem einleitenden Abschnitt versucht werden soll, Erkennbarkeit und systematischen Wert solcher Funde zu skizzieren. Betreffs Terminologie und Skelettbau der Ophiuren sei auf die parallel erscheinende Neubeschreibung von *Geocoma elegans* verwiesen (HESS, 1960).

ERKENNBARKEIT UND SYSTEMATISCHER WERT VON FRAGMENTEN MESOZOISCHER OPHIUREN

Seit ungefähr 20 Jahren haben die isolierten Skeletteile von Ophiuren im Mesozoikum und Tertiär Europas vermehrte Beachtung gefunden. Isolierte Elemente wurden zwar schon von TERQUEM & BERTHELIN (1875), ISSLER (1908), BARTENSTEIN & BRAND (1937), MOHLER (1937) und MORTENSEN (1937) abgebildet und erwähnt, ohne dass jedoch die Funde systematisch eingereiht worden wären. Im Jahre 1939 erschien die wegweisende Arbeit von WOLBURG über Skelettreste aus dem deutschen Lias. Schon ein Jahr früher hatte sich BERRY mit Skelettelementen aus dem holländischen Senon befasst. JÖRG bildete 1941 Funde aus dem Hauptmuschelkalk Süddeutschlands ab, ohne sie indessen zu benennen.

Die Ophiuren der Oberkreide Nordeuropas wurden durch RASMUSSEN (1950, 1951) und MÜLLER (1950) eingehend dargestellt, wobei RASMUSSEN teilweise und MÜLLER ausschliesslich isolierte Elemente bearbeiteten. Isolierte Funde aus dem österreichischen Tertiär beschrieb KÜPPER (1954).

Aus dieser kurzen Aufstellung ist ersichtlich, dass sich ausser WOLBURG niemand eingehender mit jurassischen Formen befasst hat. Ein kürzlich von SIEVERTS-DORECK (1958) veröffentlichter, vorläufiger Bericht über eine Sammlung von Kleinfunden aus dem fränkischen Jura zeigt erneut die ausgedehnte Verbreitung von Ophiuren in jurassischen Sedimenten. Die grösste Häufigkeit scheinen diese Fossilien in Schlämmrückständen toniger Sedimente zu erreichen (WOLBURG, JÖRG, eigene Untersuchungen).

Während WOLBURG und RASMUSSEN in der artlichen Benennung der isolierten Elemente sowie im Aufstellen neuer Gattungen zurückhaltend waren, gingen BERRY, MÜLLER und KÜPPER weiter und teilten praktisch das ganze gefundene Material in Arten auf. Dabei kombinierten BERRY und MÜLLER die verschiedenen Typen der vorgefundenen Skelettelemente (Wirbel, Lateralschilder, Radialschilder, Mundeckstücke, sowie teilweise Dorsal- und Ventralschilder) auf Grund der relativen Häufigkeiten zu Arten. Ein solches Vorgehen wurde von RASMUSSEN mit Recht kritisiert (1950, S. 99): Die grösseren und robusten Platten erhalten sich leichter und werden beim Auslesen auch leichter gefunden als die kleinen, zarten. Die proximalen Wirbel und Lateralschilder unterscheiden sich ganz wesentlich von den entsprechenden Schildern des distalen Armteils. (Diese Unterschiede lassen sich gewöhnlich durch ein reiches Material bis zu einem gewissen Grad überbrücken.) Gewisse Arten und Gattungen besitzen Skelettelemente, die bei anderen Formen ähnlich aussehen; solche Elemente verfälschen also die relativen Mengenverhältnisse. KÜPPER fand bei seinem Material, dass in einer Sedimentprobe oft bestimmte Einzelteile angereichert waren, während die übrigen Skelettelemente derselben Art nur mit grosser Mühe gefunden werden konnten. Er machte

dafür eine Anzahl von Auslesefaktoren der Sedimentation verantwortlich. Die gleiche Tatsache liess sich auch beim selbst ausgeschlammten Material feststellen.

Aus den erwähnten Gründen empfahl RASMUSSEN (1950), weitgehend die offene Nomenklatur (unter Bezugnahme auf rezente Gattungen) anzuwenden und grösste Zurückhaltung bei allen generischen Bestimmungen fossiler Schlangensterne zu üben. Nach ihm sind die Eigenschaften, auf denen sich eine befriedigende zoologische Klassifizierung begründet, bei den fossilen Formen praktisch nie zu beobachten. Eine Ausnahme bildet nur die Gattung *Ophiomusium*, deren Angehörige auch nach ihren Einzelteilen gut kenntlich sind.

Infolge der noch ungenügenden Zahl der beschriebenen fossilen Funde und ihrer allgemeinen Ähnlichkeit mit rezenten Formen sind wir gezwungen, für die Erfassung der mesozoischen Schlangensterne weitgehend auf die rezente Systematik abzustellen. Da diese ausschliesslich auf dem Skelettbau beruht, ist es an sich ohne weiteres möglich, gut erhaltene fossile Funde direkt mit rezenten zu vergleichen. In diesem günstigsten Fall liegt das Haupthindernis in der unbefriedigenden Systematik der rezenten Formen.

In der klassischen Arbeit über die Challenger-Ophiuren teilte LYMAN (1882) die Schlangensterne mit unverzweigten Armen («Ophiuridae») in drei grosse Gruppen ein: 1) Formen mit Armstacheln an den Aussenrändern der Lateralschilder und parallel zum Arm (also an die Lateralschilder gedrückt), 2) Formen mit Armstacheln auf den Seitenflächen der Lateralschilder und in starkem Winkel vom Arm abstehend, und 3) *Astrophyton*-artige Ophiuren. Die «*Astrophytidae*» bilden LYMAN's zweite Familie, sie umfasst Formen mit verzweigten Armen (heute die Ordnung Euryalae). LYMAN begnügte sich im allgemeinen, die Gattungen direkt den Gruppen unterzuordnen. Später entstanden, neben neuen Gattungen, auch eine ganze Anzahl vage begrenzter Familien, die indessen die natürlichen Zusammenhänge nur beschränkt ausdrücken. Neben der Bestachelung der Lateralschilder wurden nun in vermehrtem Mass auch die Skelettanhänge der Mundeckstücke herangezogen. CLARK schrieb 1911 (S. 2): «The classification of the Ophiuroidea as it stands to-day is little short of absurd». MATSUMOTO schlug 1915, resp. 1917 eine neue Klassifikation vor, bei der die Ophiuren in vier Ordnungen aufgeteilt werden. Er bediente sich dabei vor allem des Mund-Innenskelettes, so der Verbindung zwischen Radialschildern und Genitalplatten (Bursalspangen), der Ausbildung und Zahl der Peristomalplatten und der Ausbildung der Mundeckstücke, vor allem des ambulakralen Teils. Für die weitere Differenzierung wurden wiederum Armbestachelung, Mundbewaffnung, Ausbildung der Radialschilder und bis zu einem gewissen Grad die Wirbel herangezogen. MATSUMOTO ist aber mit seiner Neueinteilung bei den Zoologen nicht recht durchgedrungen, obgleich sie eher den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen zu entsprechen scheint (vgl. HYMAN, CUÉNOT).

Die bemerkenswerte morphologische Homogenität der rezenten Ophiuren macht eine Abklärung der natürlichen Zusammenhänge besonders schwierig. Erschwerend fällt nach CLARK (1911) ins Gewicht, dass wir über die Wachstumsphasen der meisten Formen nicht näher orientiert sind. Ferner ist das Ausmass der Verkalkung der Schilder wechselnd. Normalerweise nimmt die Verkalkung progressiv mit dem Alter zu, dies gilt in besonderem Mass für die Ophiolepididae. Bei den Amphiuridae tritt aber nicht selten das Gegenteil ein. Ein artmässiger Vergleich zwischen erwachsenen und jugendlichen Individuen ist zwar bis zu einem gewissen Grad durchführbar, da die neuen, an der Armspitze gebildeten Segmente von erwachsenen Individuen den proximalen Segmenten von jugendlichen Individuen ähnlich sind. Die distalen Wirbel rezenter Ophiuren lassen sich aber nicht zur Aufspürung phylogenetisch primitiver Ophiuren brauchen, weil die entspre-

chenden Segmente vor allem als Stützen bei den Armbewegungen dienen, also eine andere Funktion als die proximalen Segmente haben. Bei den sich kaum aufeinander bewegenden distalen Segmenten sind die Muskeln und entsprechenden Ansatzflächen nur schwach ausgebildet. Hinzu kommt, dass die distalen Segmente (und Wirbel) vieler Ophiuren ausserordentlich ähnlich sind.

Da die Einteilung von MATSUMOTO sich zum grossen Teil auf Merkmale gründet, die an Fossilien nur sehr selten zu beobachten sind, sehen wir uns gezwungen, die alte LYMAN'sche Einteilung als Basis zu verwenden. Auch SPENCER (1925, S. 282) kam bei den paläozoischen Formen zu einer ähnlichen Schlussfolgerung.

Aus mesozoischen Sedimenten wurde eine ganze Reihe von vollständigen Skeletten beschrieben, so von SCHÖNDORF (1913) und KUTSCHER (1940) aus der deutschen Trias, von BOEHM (1889), LEUTHARDT (1904) und GUILLAUME (1926) aus Dogger und Malm Zentral- und Westeuropas, und von SPENCER (1907) aus der englischen Kreide. Da bei diesen Funden meist auch die Mundbewaffnung sehr deutlich erhalten ist, trifft für sie der von RASMUSSEN (1950) geäusserte Pessimismus nicht zu. Das gleiche gilt für *Ophiopinna elegans* (*Geocoma elegans*) (HESS, 1960). Im allgemeinen werden aber die mesozoischen Ophiuren doch nur als Armfragmente und vor allem als isolierte Skelettelemente gefunden. Eine erste Schwierigkeit besteht darin, die vollständigen Funde mit den Fragmenten und vor allem mit den isoliert gefundenen Wirbeln zu vergleichen, da die Wirbel bei den ganzen Funden nur selten sichtbar sind. So ist beispielsweise an manchen Individuen von *Geocoma carinata* (MÜNSTER) aus den Lithographenkalken von Zandt die Mundbewaffnung deutlich erhalten, die Wirbel dieser Art sind aber unbekannt (vgl. HESS, 1960). Auch bei den von BOEHM beschriebenen Funden lassen sich die Wirbel nicht erkennen.

Obgleich die Wirbel die charakteristischsten Ophiurenelemente in Schlämmrückständen darstellen, ist ihr taxonomischer Wert wechselnd (LIEBERKIND, zitiert von RASMUSSEN, 1951): In gewissen Formenkreisen liefern sie brauchbare Unterscheidungsmerkmale, in anderen nicht. Beim Vergleich von Armfragmenten oder einzelnen Armsegmenten (die in Tönen ab und zu neben den vorherrschenden isolierten Elementen gefunden werden) mit vollständigen Funden, sind deshalb vielfach die Lateralschilder und in zweiter Linie die Dorsal- und Ventralschilder entscheidend. Aus diesem Grund bin ich mit RASMUSSEN der Überzeugung, dass neue Arten oder gar Gattungen nicht auf isolierten Wirbeln allein begründet werden sollten. Die Schaffung einer neuen Art kann beim heutigen Stand unserer Kenntnisse nur verantwortet werden, wenn mindestens Wirbel und Lateralschilder im Zusammenhang vorhanden sind oder sicher kombiniert werden können. Für Armfragmente sollten neue Gattungen nur geschaffen werden, wenn es sich um charakteristische und gut abgrenzbare Formen handelt.

BESCHREIBUNG DER FUNDE

In der vorliegenden Arbeit werden sowohl Armfragmente als auch isolierte Skelettelemente beschrieben. Zwei Typen von Armfragmenten konnten bestehenden, aber noch unvollständig beschriebenen Arten zugeordnet werden. Eine Serie weiterer Fragmente diente zur Schaffung einer gut charakterisierbaren neuen

Gattung. Die aus Schlämmproben ausgelesenen Skelettelemente werden im Anschluss an die Fragmente gesondert besprochen, sie umfassen alle taxionomischen Wertstufen: Eine nach Gattung und Art bestimmbare Form; eine neue Art, die in die Nähe einer bekannten Gattung gestellt wird; sowie Elemente, die teils noch nicht mit Sicherheit einzuordnen, teils ganz unbestimmbar sind.

1. *Ophiomusium* cf. *gagnebini* (THURMANN) im unteren Malm des Berner und Solothurner Juras.

Aus den Effingerschichten (Argovien) vom Hofbergli bei Günsberg (Kt. Solothurn) und von Brochetten im Guldenthal (Kt. Solothurn) werden im Basler Naturhistorischen Museum eine Zahl von Armfragmenten einer kleinen Ophiurenart aufbewahrt. Vor einigen Jahren sammelte ich am Hofbergli einige weitere Fragmente. Isolierte Elemente und einzelne Armsegmente der gleichen Art fanden sich in Schlämmrückständen von Brochetten und im Renggeri-Ton (unteres Oxford) von Les Rouges Terres (siehe 4. und 5. Abschnitt).

Bei Durchsicht der Literatur ergab sich, dass THURMANN schon im Jahre 1851 ähnliche Ophiurenreste aus dem Oxford des Berner Juras (Combe d'Eschert, Montvouhay in der Mont Terrible-Kette, Cornol) erwähnte und eines der Fragmente abbildete (Taf. 2, Fig. 20). Die Figur zeigt ein Armfragment mit 10 Segmenten, am proximalen Ende haften noch die grossen Radialschilder. Die Lateral-schilder umfassen den Arm dorsal und ventral. Dorsal- und Ventralschilder sind keine gezeichnet, wohl aber die Füsschenöffnungen an allen 10 Gliedern. Wenn wir eine gewisse Unbeholfenheit der skizzenhaften Zeichnungen berücksichtigen, stimmt das Armfragment THURMANN's ganz mit den oben erwähnten Funden überein. Dorsal- und Ventralschilder sind so unauffällig, dass ihnen in der alten Zeichnung wohl keine Bedeutung zugemessen wurde. Die Art erhielt von THURMANN den Namen *Ophiura Annoni*, sie war allerdings vom gleichen Autor schon ein Jahr früher unter dem Namen *Acrourea medio-jurensis* erwähnt worden, aber nur mit dem Vermerk: «Rayon d'une petite ophiure du genre *Acrourea* AG. – Très caractéristique dans l'Oxfordien du Jura bernois.» Es ist mir nicht bekannt, wo das Original aufbewahrt wird.

In der gleichen Arbeit (1851) bildete THURMANN den berühmten, im Jahre 1733 bei La Ferrière (Neuenburger Jura) gefundenen Schlagenstern unter dem Namen *Ophiura Gagnebini* MERIAN erneut ab. Dieses altehrwürdige Fossil – es handelt sich um das älteste Original des Basler Naturhistorischen Museums – war schon 1742 von BOURGUET abgebildet und 1772 von GAGNEBIN beschrieben worden. Eine gute photographische Aufnahme findet sich in LEUTHARDT (1925), der auch die ältere Literatur erwähnt. Da das Stück nicht aus dem Anstehenden stammt, kann es leider nicht sicher eingestuft werden. Nach THURMANN (1851) könnte es aus dem unteren Corallien (Rauracien), lithologisch aber eher aus dem Astartien (Sequan) stammen. Der Tonmergelkalk, auf dem der Schlagenstern liegt, erinnert an Argovien. In der Umgebung von La Ferrière treten sowohl Renggeri-Ton und Terrain à Chailles als auch Argovien auf, wenn auch die Schichten des bis in die Umgebung von La Chaux-de-Fonds vorstossenden argovischen Faziesbereiches überwiegen. Nach LEUTHARDT sollen weitere, vollständige Exemplare in den Effin-

gerschichten der Lägern und von Küttigen gefunden worden sein, diese Funde konnten nicht ermittelt werden.

Die Untersuchung des leider schlecht erhaltenen Originals zeigt, dass die Dorsal-seite nach oben liegt. Es ist so stark abgeschliffen, dass von der dorsalen Scheibenbedeckung nichts mehr erhalten ist, sondern die Bursalspangen von oben sichtbar werden. Vom Mundskelett sind nur die groben Umrisse erhalten. Die Arme bestehen vor allem aus den ebenfalls abgeschliffenen, kräftigen Lateralschildern. Zwischen den Lateralschildern liegen relativ schmale Wirbel, von denen nur einer etwas besser erhalten ist. Er zeigt eine sattelförmige Dorsalkante, die mit derjenigen des in Fig. 3a abgebildeten Wirbels gut übereinstimmt.

Lateralschilder und Ausbildung der Wirbel weisen den Fund zur Gattung *Ophiomusium* LYMAN. Die Grössenverhältnisse und die dorsale Ansicht der Wirbel sprechen für eine Identität mit den Armfragmenten aus den Effingerschichten und folglich auch mit den von THURMANN als *Ophiura Annoni* beschriebenen Funden.

Es erhebt sich die Frage, welcher Name den sehr wahrscheinlich zu ein und derselben Art gehörenden Funden zukommt. Da *Acrourea medio-jurensis* ein nomen nudum ist, schlage ich vor, den durch ein Original belegten Namen *Ophiomusium gagnebini* zu verwenden und «*Ophiura Annoni*» als Synonym zu betrachten. Autor des Namens ist THURMANN, da MERIAN das Stück nur etikettiert und nie eine Beschreibung veröffentlicht hat.

Material

Es stehen mir aus den Effingerschichten vom Hofbergli total 48 Armfragmente zur Verfügung, von denen 37 aus dem Basler Naturhistorischen Museum stammen und 11 selbst gefunden wurden. Aus den Effingerschichten von Brochetten stammen nur drei Fragmente (Museum Basel). Zwei Stücke umfassen noch einen Teil der Scheibe, das besser erhaltene (vom Hofbergli, eigene Sammlung) ist in Fig. 1 abgebildet. Das schlechter erhaltene stammt von Brochetten (Museum Basel, M 602). Die beiden distalsten Segmente sind in Fig. 6b abgebildet (eigene Sammlung). Alle übrigen Fragmente nehmen eine Mittelstellung ein. Die nachfolgende Beschreibung stützt sich hauptsächlich auf das abgebildete Material, das ein genaues Abbild der Art gibt.

Die Erhaltung ist meist ausgezeichnet. Die Echinodermenstruktur kommt sehr deutlich hervor, an einigen Fragmenten ist eine leichte, sekundäre Pyritimprägation vorhanden. Einige Stücke zeigen an den Enden die Wirbelgelenke in aller Deutlichkeit, andere sind abgebrochen, so dass an den Enden das von einer amorphen Masse ausgefüllte Arminnere sichtbar ist.

Dimensionen

Das grösste Fragment (Brochetten, Museum Basel M 603) stammt aus einem proximalen Armabschnitt, es ist 2,1 mm breit und 1,9 mm hoch, die Länge eines einzelnen Segmentes beträgt 1,5 mm. Das kleinste Segment (Fig. 6b, rechts) ist 0,5 mm lang, es haftet auf dem in Fig. 6 abgebildeten, grösseren Armstück. Die übrigen proximalen Armfragmente sind meist etwa 1,5 mm breit und 1,2 mm hoch, im mittleren Armabschnitt (Fig. 4) sind sie etwa 0,8 mm breit und 0,6 mm hoch.

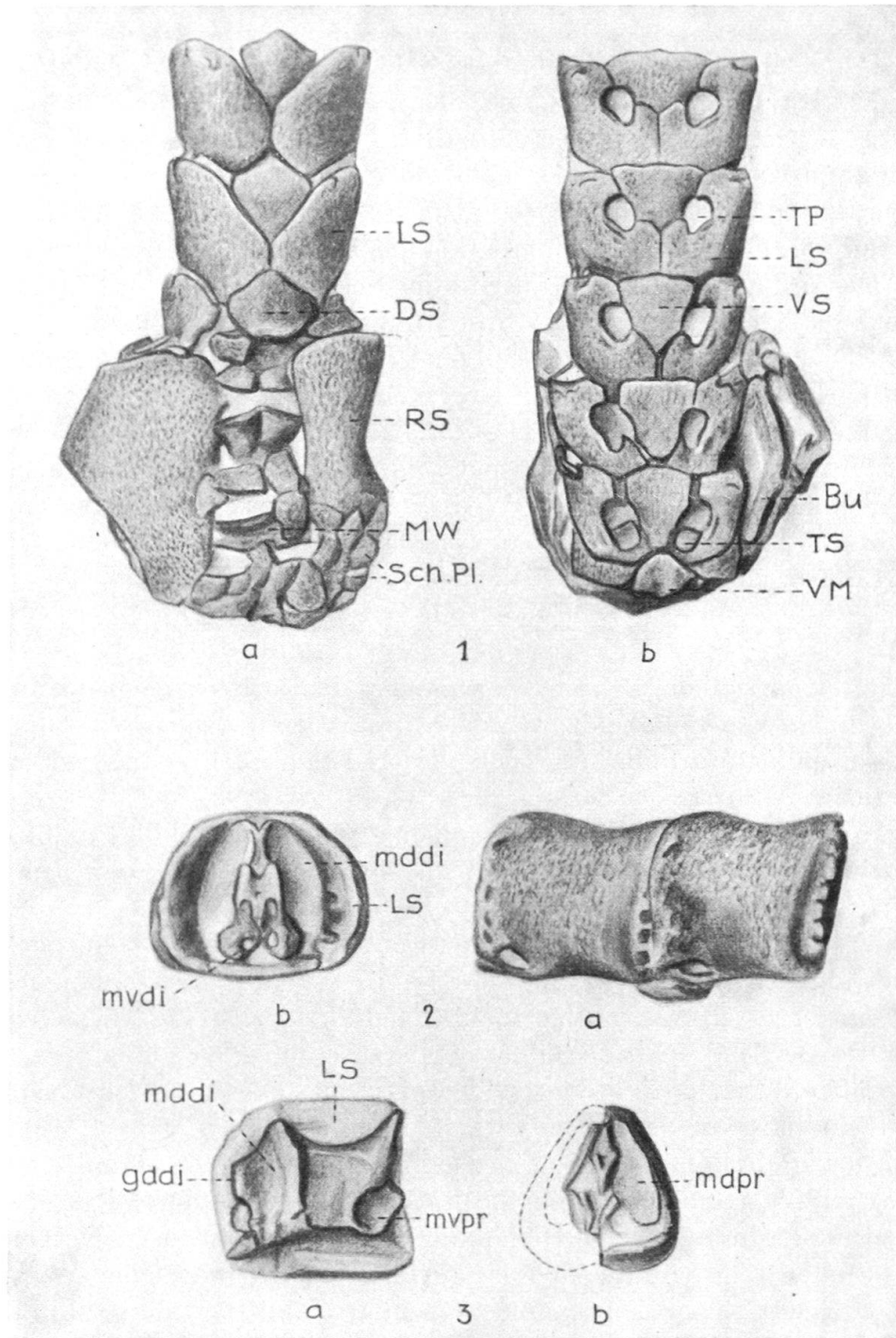


Fig. 1-3. *Ophiomusium* cf. *gagebini* (THURM.), Effingerschichten, Hofbergli (Kt. Solothurn). $\times 14$.

Fig. 1: Proximales Armfragment mit Teil der Scheibe, zwei distale Segmente nicht gezeichnet. a = Dorsalansicht, b = Ventralansicht. Sammlung HESS.

Fig. 2: Proximales Fragment, aus zwei Segmenten bestehend. a = Seitenansicht (distales Ende ist links), b = Distalansicht. Museum Basel M 606.

Fig. 3: Wirbel mit anhaftendem Lateralschild. a = Seitenansicht, b = Proximalansicht. Museum Basel M 607.

DS = Dorsalschilder, LS = Lateralschilder, VS = Ventralschilder, RS = Radialschild, MW = Mundwirbel, VM = Ventralschild des Mundskelettes, Bu = Bursalspange, Sch. Pl. = dorsale Scheibenplatten, TP = Tentakelpore, TS = Tentakelschuppe, m = Muskelansatzfläche, d = dorsal, v = ventral, pr = proximal, di = distal.

Scheibenskelett

Von der dorsalen Scheibenbedeckung sind an dem in Fig. 1a abgebildeten Stück die Radialschilder (RS) und zwischen diesen einige kleinere Plättchen von unregelmässiger Gestalt (Sch.Pl.) erhalten. Die grossen, kräftig gebauten Radialschilder sind am vorliegenden Stück nicht vollständig, da – besonders am rechten Schild – der abradiale Teil abgebrochen ist. In Form und Grösse entsprechen sie ungefähr den von LYMAN (1882) auf Taf. 1 abgebildeten Radialschildern rezenter *Ophiomusium*-Arten. Auf der Ventralseite der Scheibe (Fig. 1b) erkennen wir zuunterst noch das kleine Ventralschild des Mundskelettes (VM), flankiert von zwei länglichen Plättchen, die als Adoralschilder zu betrachten sind. Die genaue Form der Bursalspangen (Bu) ist nicht deutlich erkennbar.

Zwischen den Radialschildern sind die in der Scheibe befindlichen Wirbel zum grössten Teil sichtbar (Fig. 1a), da hier die dorsalen Scheibenplättchen mehrheitlich verschwunden sind. Der innerste Wirbel ist sehr kurz, es handelt sich um den Mundwirbel (MW). Distal lassen sich zwei längere Wirbel mit den für *Ophiomusium* typischen Dorsalansichten erkennen.

Armskelett

Das erste Dorsalschild (DS in Fig. 1a) gehört dem dritten Segment an. Es ist, wie die folgenden, von rhomboider Gestalt. Im mittleren Armteil sind die Dorsalschilder als rudimentäre Plättchen noch vorhanden (DS, Fig. 4a), verschwinden aber in distalen Armbereichen vollständig.

In Fig. 5 ist ein proximales Armfragment abgebildet, bei dem die Dorsalschilder nicht mehr vorhanden sind und die distalen Teile der dorsalen Wirbelkanten zum Vorschein kommen.

Die Lateralschilder sind gross und kräftig. An den beiden ersten, noch in der Scheibe befindlichen Segmenten (Fig. 1b) ist ihre Ventralansicht länglich-rechteckig, mit einer grossen Aussparung für die Tentakelpore (TP). An diesen beiden Segmenten stossen die Ventralschilder noch zusammen, schon am 3. Segment werden sie aber durch die Lateralschilder getrennt. Diese werden ebenfalls am 3. Segment erstmals auf der Dorsalseite sichtbar (Fig. 1a). Vom 4. Segment an treffen sich die Lateralschilder auch in der Mittellinie der Dorsalseite.

Im proximalen Armbereich sind die Lateralschilder in der Mitte etwas verjüngt. Am Proximalrand ist eine Reihe von quadratischen, durch Kerben unterbrochenen Stellen sichtbar, diesen folgt distalwärts ein schwacher Wulst. Über diese Stelle schiebt sich das proximale Nachbarschild, das am Distalrand entsprechende Kerben aufweist und abgeschrägt ist (vgl. Distalansicht Fig. 2b und Innenansicht Fig. 3a).

In der Medianen stossen die Lateralschilder eines Segmentes dorsal und ventral mit einer glatten Fläche zusammen (die dorsale ist in Fig. 3a als LS bezeichnet). Da in mittleren und distalen Armteilen die Dorsal- und Ventralschilder rudimentär sind oder ganz fehlen, berühren sich hier die Lateralschilder auf der ganzen Länge des Segmentes.

Die kurzen, nicht einmal ein Drittel der Länge eines Segments messenden Lateralstacheln (Fig. 4 und 6) sind zugespitzt und eng dem Arm anliegend. Sie stehen nahe dem distalen Rand, die Ansatzstellen sind als Narben erkennbar,

eigentliche Stachelwarzen sind aber nicht vorhanden. Beim in Fig. 1 abgebildeten Fragment lassen sich am 3. Segment auf beiden Seiten nahe zusammen 3 Stachelansatzstellen erkennen. Am nächstfolgenden Segment sind es auf der einen Seite

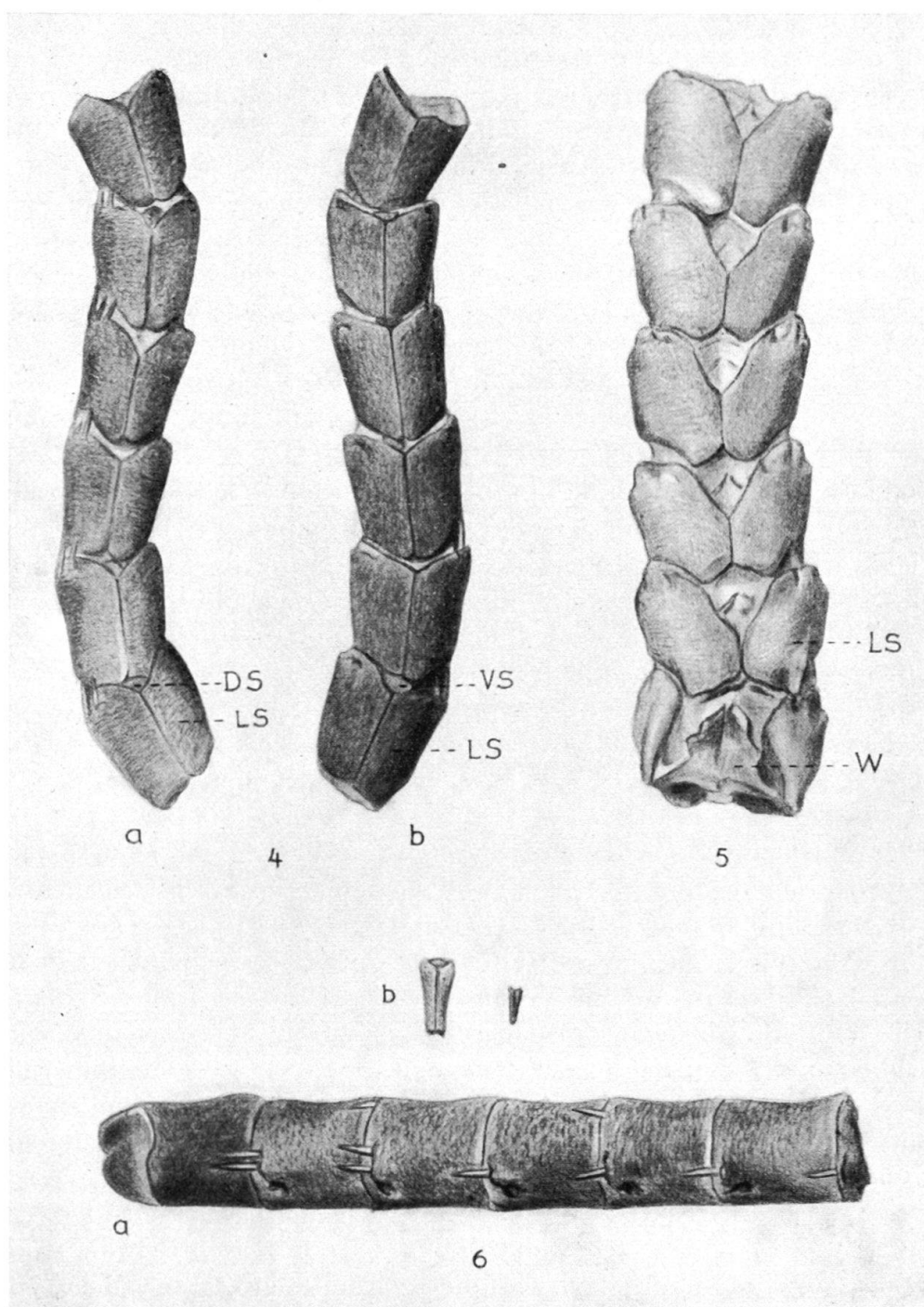


Fig. 4–6. *Ophiomusium* cf. *gagebini* (THURM.), Effingerschichten, Hofbergli (Kt. Solothurn). $\times 14$.

Fig. 4: Fragment aus mittlerem Armteil. a = Dorsalansicht, b = Ventralansicht. Museum Basel M 608.

Fig. 5: Proximales Armfragment in Dorsalansicht, Dorsalschilder verschwunden. Museum Basel M 609.

Fig. 6: Fragment aus mittlerem Armteil (a in Seitenansicht) und zwei anhaftende, distale Fragmente (b). Sammlung HESS.

W = Wirbel, übrige Bezeichnungen wie in Fig. 1–3.

wieder 3 zusammenstehende, auf der anderen Seite aber 4, wobei die dorsale Stachelnarbe etwas von den übrigen getrennt steht. Am 5. Segment sind die Verhältnisse gleich, aber seitenverkehrt, während am 6. Segment wieder je nur 3 Stachelnarben auftreten.

Am in Figur 5 abgebildeten, proximalen Armfragment, das von einem etwas grösseren Individuum stammt, sind je 3 ventral stehende und eine getrennt von diesen dorsal stehende Stachelnarbe sichtbar. An einem weiteren Fragment des mittleren Armabschnittes (eigene Sammlung) trägt jedes Lateralschild eine Gruppe von 4 relativ nahe zusammen stehenden Stacheln. An dem in Fig. 6 abgebildeten Fragment stehen nur 2 Stacheln ventral und an der Hälfte der Segmente einer dorsal, an der anderen Hälfte fehlt der dorsale Stachel. An noch distaleren Fragmenten konnte eine Dreiergruppe festgestellt werden (Fig. 4).

Das Ventralschild des ersten Segmentes ist etwa doppelt so gross wie das schon erwähnte Ventralschild des Mundskelettes. Es ist ziemlich lang, proximal zugespitzt und distal rechteckig verbreitert, die Seitenkanten sind eingebuchtet, da sie an die länglich-rechteckigen Tentakelporen (TP) grenzen. Die folgenden Ventralschilder nehmen an Länge eher ab, dafür an Breite zu (Fig. 1b) und werden von den Lateralschildern getrennt. Die proximalen Tentakelporen sind vorerst länglich-oval, dann rund. Sie sind in dieser Form an minimal 10 und maximal 15 Segmenten entwickelt. Im mittleren Armteil sind die Poren nur noch als kleine Öffnungen an der Ventralseite der unteren Stachelgruppe erhalten (Fig. 6), dann fehlen sie überhaupt (Fig. 4).

Am ersten Segment des in Fig. 1b abgebildeten Stückes ist auf jeder Seite eine blattförmige Tentakelschuppe (TS) erhalten. An einem anderen, ebenfalls proximalen Fragment (Museum Basel, M 605, Hofbergli) können sogar 2 Schuppen erkannt werden.

An einem distalen Fragment von Brocheten (Museum Basel, M 604) sind rudimentäre Ventralschilder noch vorhanden, aber keine Dorsalschilder mehr. Fragmente aus etwas proximaler gelegenen Armteilen (Fig. 4) zeigen hingegen noch beide Schilderarten, wobei die Ventralschilder etwas grösser sind (Fig. 4b, VS).

In Figur 2b und 3 sind zwei proximale Wirbel abgebildet. In der Seitenansicht (Fig. 3a) tritt die für *Ophiomusium* typische Sattelform hervor. Die Wirbel sind relativ schmal und hoch, da sie zwischen den kräftigen Lateralschildern eingesperrt sind. Die dorsalen-distalen (mddi) und die dorsalen-proximalen Muskelfelder (mdpr) sind einander ähnlich, relativ hoch und stehen nahezu senkrecht (Fig. 2b und 3b). Auf der distalen Seite fällt das stark vorspringende, dorsale Gelenkhöckerpaar auf (gddi). Unterhalb des schwächeren, ventralen Gelenkhöckers dieser Seite finden sich die Öffnungen zum Durchtritt der Füsschen (Fig. 2b). Deren Umrandung läuft in die zugespitzten Zapfen der ventralen Muskelfelder aus (mvdi in Fig. 2b, in Fig. 3a ist nur der hintere Zapfen sichtbar, der vordere ist abgebrochen). Der unpaare dorsale Gelenkhöcker der Proximalseite ist Y-förmig (Fig. 3b), das ventrale Höckerpaar wird von zwei abgelenkten Leisten gebildet. Das ventrale, proximale Muskelfeld steht etwas seitlich und distal verlagert (mvpr in Fig. 3a).

Die geschilderten Funde erlauben, für die Art folgende Diagnose aufzustellen:
Eine *Ophiomusium*-Art mit Tentakelporen an 10 bis 15 proximalen Arm-

segmenten; Radialschilder gross, übrige dorsale Scheibenplättchen eher klein, unregelmässig und recht zahlreich; 3 bis 4 kurze Lateralstacheln, der dorsale Stachel häufig durch eine Lücke von den übrigen getrennt.

Systematische Stellung und Beziehungen zu bekannten Formen

Die Zuweisung der oben beschriebenen Armfragmente zur rezenten Gattung *Ophiomusium* LYMAN erfolgte auf Grund der Ausbildung der Radial- und Lateral-schilder, der wenig entwickelten Dorsal- und Ventralschilder, sowie der Wirbel. Der einzige grössere Unterschied besteht darin, dass bei den rezenten Vertretern die Tentakelporen auf die Scheibe beschränkt, also nur an den proximalen 2 bis maximal 4 Segmenten entwickelt sind. Wie steht es nun bei den fossilen Arten, die zu *Ophiomusium* gestellt worden sind?

Ophiomusium ferrugineum BOEHM (1889) aus dem süddeutschen Dogger ist eine sehr kleine Art mit einem Scheibendurchmesser von etwa 3 mm, sie unterscheidet sich von *Ophiomusium* cf. *gagnebini* durch Radialschilder, die kaum grösser sind als die übrigen dorsalen Scheibenplatten, ferner durch die andere Ausbildung der Lateralschilder (proximale Einschnürung; deutliche Stachelwarzen, die nahe zusammen stehen). Die Tentakelporen der Doggerart sind aber wie bei der Art aus dem Malm nicht auf die Scheibe beschränkt, BOEHM erwähnt sie an 7 Arm-segmenten. Etwas grössere Exemplare von *O. ferrugineum* wurden von LEUTHARDT (1904) aus den Varianssschichten (Bathonien) von Liestal beschrieben. Bei dem von LEUTHARDT auf Taf. 2, Fig. 2 abgebildeten Individuum (Scheibendurchmesser 7 mm) lassen sich offene Tentakelporen an 7 proximalen Armsegmenten erkennen, punktförmige Eindrücke sind bis etwa zum 14. Segment vorhanden.

Einige weitere *Ophiomusium*-Arten aus der Oberkreide wurden von RASMUSSEN (1950) und VALETTE (1915) beschrieben. Mit Ausnahme von *O. granulosum* (ROEMER) sind nur Armfragmente vorhanden, die keine Tentakelporen aufweisen; solche sind bei *O. granulosum* wie bei den rezenten Formen aber nur im Bereich der Scheibe vorhanden (siehe RASMUSSEN, 1950). Als weitere zu *Ophiomusium* gehörende Art ist *Ophiurites Trunensis* BÖHM (1891/92) aus dem Oberen des Gerhardsreuter Grabens (Oberbayern) zu nennen. An den in der Münchner Sammlung aufbewahrten Armfragmenten sind aber gleichfalls keine Tentakelporen sichtbar.

Neben *O. cf. gagnebini* besitzt also lediglich die Doggerart *O. ferrugineum* (zugleich die älteste Art dieser Gattung) in den Arm hinausreichende Tentakelporen. Da im übrigen alle Eigenschaften dieser Formen mit denen typischer *Ophiomusium*-Arten übereinstimmen, sehe ich keinen Grund, sie nicht in diese Gattung einzureihen. Für die jurassischen Formen muss die Gattungsdiagnose entsprechend modifiziert werden.

Vorkommen und Begleitfauna

Ophiomusium cf. *gagnebini* findet sich in Form von Armfragmenten und isolierten Skelettelementen (siehe Abschnitt 4) in den tonigen Effingerschichten (unterer Malm, Argovien) des Solothurner Juras (Hofbergli, Guldenthal), sowie in den geologisch älteren Renggeri-Tonen (unteres Oxford) des Berner Juras. Wie schon erwähnt, lässt sich das Typusexemplar nicht mit Sicherheit einstufen, und

die von LEUTHARDT (1925) aus den Effingerschichten des Aargauer Juras erwähnten Funde konnten nicht ermittelt werden. Nach den im 4. Abschnitt erwähnten, vorläufigen Untersuchungen von Schlammproben des unteren Sequans, also derjenigen Schichten, die im Guldenthal die Effingerschichten überlagern, fehlt hier *O. cf. gagnebini* vollständig. Diese Art scheint somit den durch Effingerschichten und Renggeri-Tone charakterisierten Faziesbereich zu bevorzugen und in diesem ziemlich weit verbreitet zu sein. Näheren Aufschluss darüber kann erst die Untersuchung einer grösseren Serie von Schlammproben bringen.

In diesem Zusammenhang ist von Interesse, wie sich die anderen Echinodermen verhalten. Die Stielglieder von *Balanocrinus pentagonalis* (GOLDF.) treten in beiden Schichten sehr häufig auf, folgen also der tonigen Fazies wie *O. cf. gagnebini*. Bei den Asteriden sind die Verhältnisse anders: In den Renggeri-Tönen sind die Astropectiniden äusserst selten, dafür Goniasteriden (cf. *Tylasteria jurensis* (MÜNSTER)) häufig; in den Effingerschichten herrschen die Astropectiniden vor, vertreten durch *Pentasteria* (*Archastropecten*) cf. *recta* (McCOY) (vgl. HESS, 1955). Was die übrigen Fossilien dieser Schichten betrifft, sind sie zu bekannt, als dass ich noch auf sie einzutreten brauche.

2. *Ophiothrix? royeri* (DE LORIO) aus dem Sequan (Humeralismergel) von Raedersdorf.

Ein gut erhaltenes Armfragment einer grossen Ophiurenart aus den Humeralis-schichten (mittlerer Malm, Sequan) von Raedersdorf, nahe der Schweizergrenze, wird schon seit längerer Zeit im Basler Naturhistorischen Museum aufbewahrt (M 610). Der Fund gehört zu der im Jahre 1872 von DE LORIO als *Ophiurella Royeri* aus analogen Schichten von Maranville (Haute-Marne) beschriebenen Art. Die Originalabbildungen sind etwas schematisch, weshalb Abbildung und Beschreibung des Raedersdorfer Fragments von Nutzen sein dürften, dies umso mehr, als die charakteristischen Lateralschilder auch in isoliertem Zustand leicht erkannt werden können.

Dimensionen

Länge des Armfragments: 18 mm, Breite: 5,5 mm, Höhe: 5 mm. Das von DE LORIO auf Taf. 26, Fig. 32 abgebildete Fragment ist 10 mm lang und 3 mm breit, also bedeutend kleiner. Das gleiche gilt für das von DE LORIO in Fig. 33 abgebildete Fragment.

Beschreibung des Fundes von Raedersdorf

Das vorliegende Armfragment ist an beiden Enden abgebrochen, immerhin lässt sich am distalen Ende die Wirbelgelenkfläche noch einigermaßen erkennen (Fig. 8). Sichtbar ist vor allem eine dorsale Leiste (dl), sowie das dorsale Gelenkhöckerpaar (dg), das in den ventralen Gelenkhöcker ausläuft.

Nach der Grösse des Fragmentes muss die Armlänge mindestens 100 mm, wahrscheinlich aber um 150 mm betragen haben. Alle Schilder sind kräftig gebaut, dies gilt besonders für die Lateralschilder, die in der Mitte der Aussenfläche, auf der Höhe der Tentakelpore, einen Wulst mit einer Anzahl von sehr kräftigen Stachelwarzen aufweisen. Die Warzen sind ringförmig, mit zentraler Vertiefung

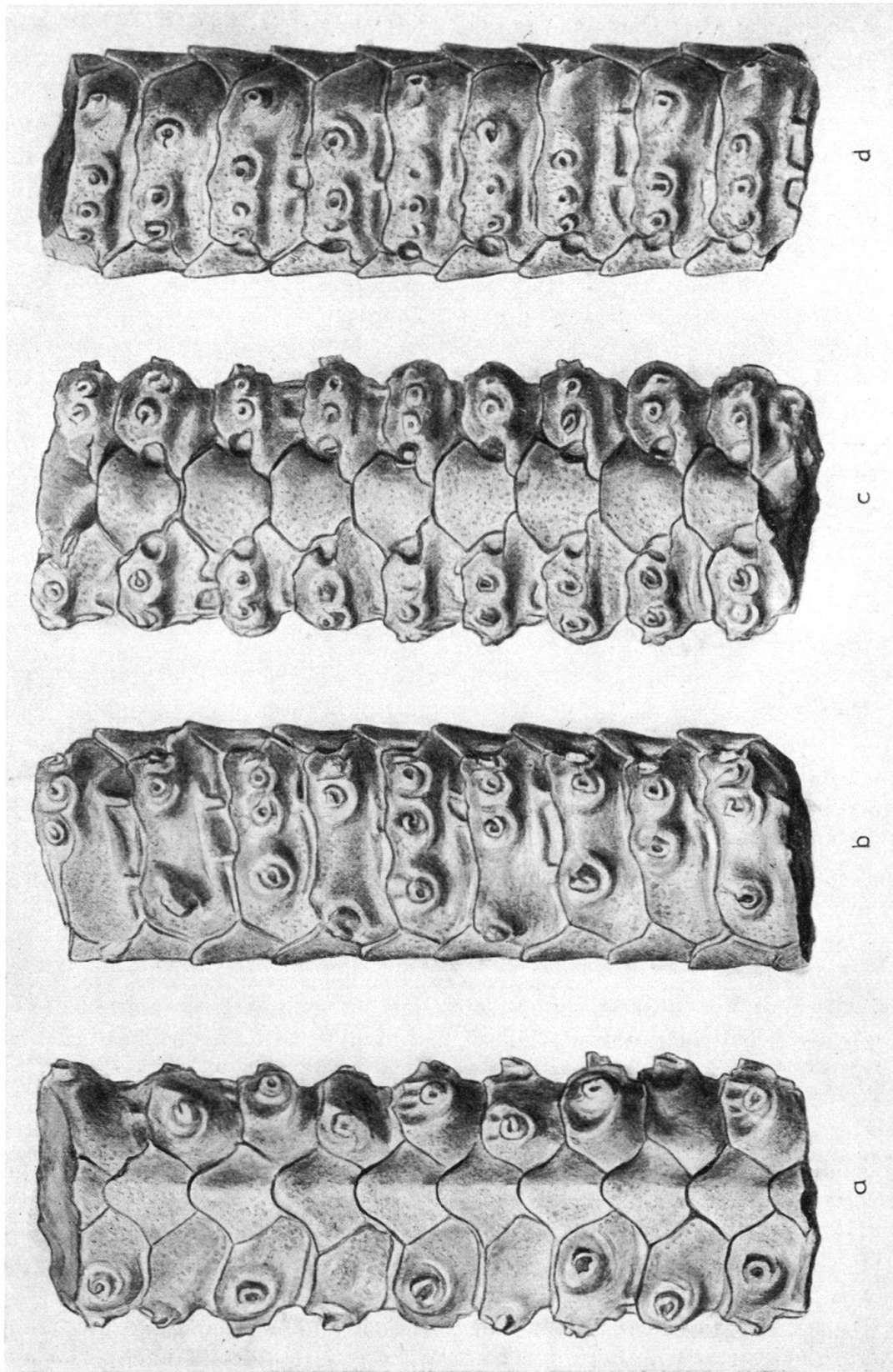


Fig. 7. *Ophiothrix* ? *royeri* (DE LORIO), Humeralisschichten (Sequan), Raedersdorf (Haut-Rhin).
 × 5. Museum Basel M 610.

a = Dorsalansicht, b und d = Seitenansichten, c = Ventralansicht.

zum Ansatz eines kräftigen Muskels, die Stacheln standen zu Lebzeiten des Tieres senkrecht vom Arm nach aussen ab. Die Warzen bilden charakteristische Gruppen, wobei Zahl und Anordnung auf der rechten Armseite (von der Ventralseite betrachtet) regelmässig sind (Fig. 7d). Am proximalen Segment steht eine Dreiergruppe ventral und eine einzelne Warze dorsal. Beim nächsten Segment besteht die ventrale Gruppe nur aus zwei Warzen, eine dritte folgt in einem gewissen Abstand. Diese alternierende Anordnung wiederholt sich bei den übrigen

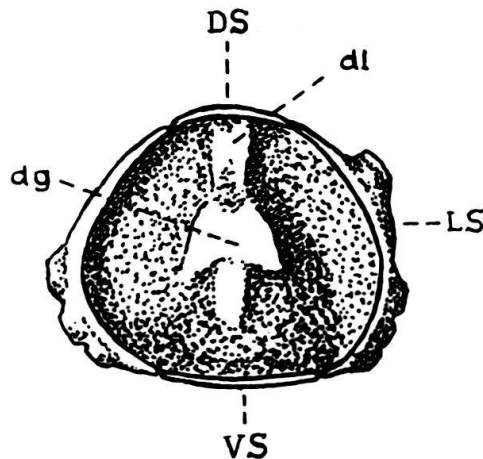


Fig. 8. *Ophiothrix ? royeri* (DE LORIO) von Raedersdorf. Das in Fig. 7 abgebildete Fragment in distaler Ansicht. $\times 6$. Museum Basel M 610.

dg = dorsaler Gelenkhöcker, dl = dorsale Leiste, übrige Bezeichnungen wie in Fig. 1–3.

Segmenten dieser Armseite. Auf der linken Armseite ist die Anordnung weniger regelmässig (Fig. 7b). Die beiden proximalen Lateralschilder stimmen noch mit denjenigen der anderen Seite überein, das distal folgende weist statt der ventralen Dreiergruppe nur ein Warzenpaar auf (die isoliert stehende Warze ist etwas gegen die Ventralseite gerückt). Die gleichen Verhältnisse treffen wir am 6. und 8. Lateralschild. Die Stellung der Warzen auf dem 4. Lateralschild entspricht derjenigen auf dem ersten. Schilder 5 und 7 tragen gleichfalls 4 Warzen, drei davon in einer Gruppe auf der Ventralseite, die dorsale Warze aber nur durch eine kleine Lücke von den drei ventralen getrennt. Das 9. und jüngste Segment besitzt nur eine Dreiergruppe, die ventral steht.

Die Tentakelporen befinden sich etwas distal der Mitte des sichtbaren Teils der Lateralschilder. Proximal werden sie von einem flacheren Teil der Lateralschilder umfasst, die distale Umrandung der Poren wird zum grössten Teil von den Ventralschildern geliefert. An der 5. Pore der rechten Armseite (Fig. 7c) ist noch eine kleine, stachelartige Tentakelschuppe erhalten.

Der proximale Teil der Lateralschilder ist flach und wird teilweise vom (proximal) benachbarten Schild überlagert. Am proximalen Rand lassen sich zwei bis drei pfeilerartige Vorsprünge erkennen. Wie die Seitenansichten (Fig. 7b und d) zeigen, stehen diese Pfeiler nicht bei jedem Lateralschild an der gleichen Stelle, sondern sind analog den Stachelwarzen gegeneinander verschoben. Diese Pfeiler dürften ähnlich den Platten und Kerben bei *Ophiomusium* cf. *gagnebini* der Artikulation der benachbarten Lateralschilder gedient haben.

Die Ventralschilder zeigen einen fünfeckigen Umriss und schildförmige Gestalt, wobei der distale Rand gerade und die Seiten als Begrenzung der Tentakelporen konvex sind. Soweit die gegenseitige Überdeckung der Schilder eine Beurteilung zulässt, ist der proximale Teil V-förmig, wiederum mit konvexen Seiten. Die Ventralschilder sind weniger stark gewölbt als die Dorsalschilder und nicht gekielt.

Der sichtbare Teil der Dorsalschilder ist 2 mm lang, die Gesamtlänge der dachziegelartig übereinandergeschobenen Schilder dürfte 2,5 mm betragen. Sie sind schwach gekielt, und ihr Distalrand ist ausgeprägt zungenförmig.

Vergleich mit den Funden von Maranville

DE LORIOI standen vier Armfragmente von Maranville (1^{re} zone à *Terebratula humeralis*) für seine Beschreibung zur Verfügung. Wie schon erwähnt, sind sie kleiner als das Fragment von Raedersdorf. Während die Lateralschilder mit ihren pfeilerartigen Fortsätzen und den etwas unregelmässig alternierenden Stachelwarzen ungefähr dem Raedersdorfer Fragment entsprechen, sind die Dorsalschilder weniger zungenförmig und die Ventralschilder stärker gerundet. Von Tentakelporen ist an DE LORIOI's Abbildungen nichts zu sehen, sie werden aber im Text erwähnt. Das gleiche gilt für die gekielte Form der Dorsalschilder.

Die vorhandenen Unterschiede sind nicht gross genug, um eine artmässige Abtrennung zu rechtfertigen und wohl am ehesten auf Altersunterschiede zurückzuführen. Die Fragmente von Maranville können auch aus distalen Armteilen stammen.

Diagnose von *Ophiothrix* ? *royeri*

Schlangensterne mit kräftigen Armen. Dorsal- und Ventralschilder mässig gross, nicht durch die Lateralschilder getrennt. Lateralschilder mit pfeilerartigen Fortsätzen am Proximalrand und einem Wulst auf der Mitte der Aussenfläche. Auf diesem kräftige, ringförmige Warzen, die mehr oder weniger alternierend stehen; auf der Hälfte der Schilder nahe der Ventralseite, auf der anderen zusätzlich eine dorsal, isoliert stehende Warze.

Systematische Stellung und Vergleich mit anderen Arten

Von DE LORIOI (1872) wurde die Art auf Grund der ähnlichen Dorsal- und Ventralschilder zur Gattung *Ophiurella* AGASSIZ gestellt. Typus dieser Gattung ist *O. speciosa* (MÜNSTER) (in GOLDFUSS, 1826–1833, Taf. 62, Fig. 4). Ich konnte das Original in der Münchner Sammlung untersuchen und dabei feststellen, dass es sich um eine andere Form handelt. So befinden sich bei *O. speciosa* die Stachelwarzen am Distalrand der Lateralschilder, und sie scheinen hufeisenförmig zu sein. Die Stacheln sind recht lang und kräftig, mit einer basalen Verdickung. In der Armmitte sind die Ventralschilder löffelförmig, und es lassen sich deutlich zwei Tentakelschuppen erkennen; die Form der Ventralschilder der beiden Arten ist also nicht ganz gleich. Die Dorsalschilder von *O. speciosa* sind mir nicht bekannt.

Da sich nur der Armbau für die taxionomische Bewertung verwenden lässt, müssen wir für diese die alte LYMAN'sche Einteilung (1882) heranziehen. Die vorliegende Art gehört mit ihren Stachelwarzen, welche senkrecht vom Arm abste-

hende Stacheln tragen, zur zweiten Gruppe (LYMAN, S. 110). Von den rund 40 Gattungen dieser Gruppe (seit LYMAN's Monographie sind noch weitere dazugekommen) zeigt *Ophiothrix* M. & TR. die meisten gemeinsamen Merkmale, nämlich sehr ähnliche Dorsal-, Ventral- und Lateralschilder. Zudem treffen sich bei den meisten *Ophiothrix*-Arten die Dorsal- und Ventralschilder, nicht hingegen die Lateralschilder. Dies lässt die Gattung *Ophiacantha* M. & TR. als wenig wahrscheinlich erscheinen; Angehörige dieser Gattung sind zwar ebenfalls stark bestachelt, aber die Lateralschilder stossen auf der Ventralseite immer und auf der Dorsalseite meist zusammen. Als Vergleichsarten mögen *Ophiothrix aristulata* (LYMAN, Taf. 21, Fig. 9–12) und *O. berberis* (Taf. 21, Fig. 1–4) dienen. Weiterhin ist bei *Ophiothrix* nur eine Tentakelschuppe vorhanden, wie das wahrscheinlich auch bei der vorliegenden Art der Fall war. Eine weitere Übereinstimmung besteht in den schwach gekielten Dorsalschildern, ferner in einem gewissen Alternieren der Stachelwarzen auch bei der rezenten *Ophiothrix fragilis*. Allerdings besitzen die rezenten *Ophiothrix*-Arten 5–10 Stacheln, im Gegensatz zu den 3–4 Stacheln der fossilen Art. Die distale Wirbelansicht von *O. ? royeri* (Fig. 8) stimmt recht gut mit derjenigen von *Ophiothrix quinquemaculata* überein (LYMAN, Taf. 42, Fig. 6), ähnliche Wirbelansichten zeigen aber auch *Ophiochaeta mixta* (Taf. 39, Fig. 16), *Amphiura bellis* (Taf. 40, Fig. 17) (die dorsalen Muskelfelder weichen hier mehr zurück), sowie *Ophionereis reticulata* (Taf. 40, Fig. 14). Eine Bestimmung der Wirbel allein wäre also recht schwierig.

Der Vergleich mit Arten der Gattung *Amphiura* ist darum von besonderem Interesse, weil praktisch alle mesozoischen und kainozoischen Ophiuren mit starker Bestachelung der Lateralschilder dieser Gattung zugewiesen wurden. Es handelt sich um *A. cretacea* SPENCER (1907), aus dem Lower Chalk von Folkestone, *A. senonensis* VALETTE (1915) aus dem Campanien der Umgebung von Sens und *A. ? senonensis* (RASMUSSEN, 1950) von England, Dänemark und Rügen. Von KÜPPER (1954) wurden isolierte Skelettelemente aus dem Torton des Wiener Beckens als *Amphiura ? badensis* und *A. ? gigantiiformis* beschrieben. Aus dem Miocän von Kalifornien stammt *Amphiura sanctaecrucis* ARNOLD (1908), und BERRY (1941) beschrieb *Amphioplus venezuelanus* aus dem oberen Eocän von Maracaibo. Keine dieser Formen kann mit *O. ? royeri* in Einklang gebracht werden. Eine gewisse, hauptsächlich grössenmässige Übereinstimmung besteht mit *A. ? gigantiiformis* KÜPPER, doch stehen bei dieser Art die Stachelwarzen ausgesprochen am Distalrand der Lateralschilder. Bei *Amphiura prattii* FORBES (siehe WRIGHT, 1863–1880) aus dem englischen Oxford scheint die Gattungszuteilung unsicher zu sein, da die Abbildungen kurze, dem Arm angedrückte Stacheln zeigen.

O. ? royeri unterscheidet sich schon durch die Lateralschilder von den erwähnten Arten, ferner ist der Armquerschnitt bei Arten der Gattung *Amphiura* relativ flach und nicht so hoch wie bei unserer Art. Auch die von RASMUSSEN auf Grund isolierter Lateralschilder aus der Oberkreide von Dänemark, Rügen und Schweden geschaffene *Ophiacantha ? danica* (1951; 1950 als *Ophiacantha ?* sp. bezeichnet) fällt ausser Betracht, da die Stachelwarzen auf diesen Lateralschildern anders angeordnet sind und die pfeilerartigen Fortsätze fehlen. Schliesslich sind von TERQUEM & BERTHELIN (1875, Taf. 18, Fig. 25a) einige Skelettelemente aus dem mittleren Lias von Essey-lès-Nancy zu *Ophiothrix* gestellt worden, von denen vor

allem ein Ventralschild in Grösse und Form den Ventralschildern von *O. ? royeri* nahe steht. Wie aber schon LYMAN betonte (1882, S. 328), sind die Gattungsbestimmungen dieser Autoren auf ungenügenden Voraussetzungen aufgebaut, die Skelettelemente gehören eher in die Nähe von *Ophiacantha*.

WOLBURG (1939) bildete auf Taf. 3, Fig. 8–11, Armstacheln ab, die denjenigen rezenter *Ophiotrix*-Arten ähnlich sind. Von diesen nicht sicher bestimmbareren Funden abgesehen, ist *O. ? royeri* die erste fossile Form, welche mit einiger Sicherheit zu *Ophiotrix* gehört.

Begleitfauna und Lebensweise

Die Humeralisschichten des Gebietes südwestlich von Basel enthalten eine reiche Fauna von Brachiopoden (*Zeilleria humeralis* ROEM.), Crinoiden (*Solanocrinus gresslyi* (ET.) und *Apiocrinus meriani* DESOR), regulären Echiniden, Austern (*Ostrea bruntrutana* THURM. = *Exogyra virgula* D'ORB.) und anderen Lamellibranchiern, sowie Gastropoden (vor allem *Natica*-Arten). Bei Raedersdorf kommen auch Korallen vor (vgl. die ausführlichen Fossillisten in DELBOS & KOECHLIN-SCHLUMBERGER, 1866).

Am anderen Fundort von *O. ? royeri*, bei Maranville, kommt eine ähnliche Fauna vor (VON DE LORIOLE werden nur Fossillisten des ganzen Gebietes gegeben).

Die Fossilien der Humeralismergel des ersterwähnten Fundgebietes sind häufig etwas abgerollt. Dieser Umstand und der Artenreichtum deuten auf eine Littoralfauna.

Die rezenten *Ophiotrix*-Arten haben ihr Hauptverbreitungsgebiet in der Flachsee des indopazifischen Raumes, nur einige wenige Arten stammen aus grösseren Tiefen, bis 520 m (vgl. KOEHLER, 1904 und 1905). Verschiedene Arten kommen aber auch ausserhalb der Tropen vor, so die bekannte *Ophiotrix fragilis* der europäischen Küsten.

Nach HYMAN (1955, S. 649) klammern sich die rezenten *Ophiotrix*-Arten gern an Schwämmen, verzweigten Korallen, Comatuliden etc. an. Dies wird dadurch erleichtert, dass der ventrale Stachel in einen Haken umgewandelt ist. LYMAN (1882) erwähnt bei der Beschreibung der Wirbel von *Ophiotrix*, dass die dorsale Leiste der Distalseite in einen entsprechenden Schlitz auf der Proximalseite passt. So entsteht ein wirksames Widerlager für die kräftigen, peitschenartigen Armbewegungen. Nach MORTENSEN (1932/33) lebt *Ophiotrix* vor allem in Hohlräumen unter Muscheln, Korallen und Steinen versteckt. Wenn die Tiere herausgenommen werden, sind ihre Bewegungen eher träge. *O. fragilis* zeigt aber nach CHERBONNIER (1954) sehr lebhaftes Armbewegungen. Diese etwas widersprechenden Angaben lassen sich wohl mit verschiedenen Beobachtungsbedingungen, resp. verschiedenen beobachteten Arten erklären. Auch wenn vollständige Funde die Art von Maranville und Raedersdorf nicht zu *Ophiotrix* weisen sollten, ist doch der Armbau so ähnlich, dass wir eine analoge Lebensweise annehmen dürfen.

3. *Ophiotrigonum oxfordiense* n. g. n. sp. aus dem Renggeri-Ton der Freiberge.

Im Jahre 1953 sammelte ich im Aufschluss des Renggeri-Tons von Les Rouges Terres bei Saignelégier (Berner Jura) nahe zusammen 10 Armfragmente eines

merkwürdigen Schlangensterne. Zwei weitere Fragmente fanden sich am gleichen Punkt während einer späteren Exkursion.

Alle Fragmente sind pyritisiert, wobei die Echinodermenstruktur noch deutlich sichtbar ist. An allen Fragmenten sind die äusseren Schilder gut erhalten, das Arminnere ist aber vielfach von einer homogenen, pyritisierten Masse angefüllt. Die Enden sind häufig abgebrochen, einige Fragmente gewähren aber doch Einblick in den Innenbau des Armes, besonders jene, bei denen die Lateralschilder stark gestört oder teilweise weggewittert sind. Wir kennen deshalb die Seitenansicht der Wirbel und zu einem geringeren Mass auch die Distal- und Proximalflächen. Leider war die eigentliche Gelenkung (Gelenkzapfen) nirgends mehr deutlich genug erhalten.

Ophiotrigonum n. g.

Der. nominis: gr. *οφις* und *τριγωνον*, nach dem dreieckigen Armquerschnitt.

Genotypus: *Ophiotrigonum oxfordiense* n. sp.

Diagnose: Grosser Schlangenstein, dessen Arme im Querschnitt die Form eines gleichseitigen Dreiecks aufweisen. Dorsalschilder dachförmig, mit scharfer Oberkante. Lateralschilder mit grösserer Seiten- und kleinerer Ventralfläche und mit zwei nach innen gerichteten konvexen Flügeln. Keine Tentakelschuppen; Lateralstacheln fehlend oder rudimentär. Distal- und Proximalflächen der Wirbel langoval, nicht sehr verschieden; Dorsalrinne gross; je zwei senkrecht stehende und napfartige, grössere dorsale und kleinere ventrale Muskelfelder; Seite der Wirbel mit konkavem Flügel, der zwischen die konvexen Flügel der Lateralschilder passt.

Ophiotrigonum oxfordiense n. g. n. sp.

Holotypus: Das in Fig. 9a–c abgebildete Armfragment, Naturhistorisches Museum Basel, M 611.

Locus typicus: Les Rouges Terres bei Saignelégier, Berner Jura.

Stratum typicum: Renggeri-Ton, unteres Oxford.

Diagnose: Siehe Gattungsdiagnose, da die vorliegende Art einer monotypischen Gattung angehört.

Beschreibung:

Die Armfragmente weisen alle praktisch die gleichen Dimensionen auf:

Höhe (Ventralschild-Oberkante Dorsalschild) = 4 mm.

Breite (Ventralfläche, ungestörtes Fragment) = 5,5 mm.

Da der Querschnitt ein gleichseitiges Dreieck bildet, beträgt die Distanz ventrale Kante des Lateralschildes: Oberkante des Dorsalschildes ebenfalls 5,5 mm.

Das Typusfragment zeigt alle Schilder in ungestörter Lage. Die Länge des sichtbaren Teiles eines Armsegmentes beträgt hier etwas mehr als 1 mm (vier Segmente sind 5 mm lang).

Die Dorsalschilder bilden einen First, der einen Winkel von 60° einschliesst. Sie liegen dachziegelartig übereinander, wobei aber der grösste Teil frei ist. Als direkte Fortsetzung schliessen sich den Dorsalschildern die Lateralschilder an.

Diese zeigen eine grössere Seiten- und eine kleinere Ventralfläche, die ebenfalls einen Winkel von etwa 60° einschliessen. Von der proximalen Kante weg laufen – besonders auf der Seitenfläche – eine Anzahl paralleler, dünner Pfeiler. Über diese

Pfeiler schiebt sich dachziegelartig das Distalende des benachbarten Schildes (Fig. 9a). Ähnliche, aber nicht so stark ausgebildete Pfeiler sind übrigens auch auf den Dorsalschildern vorhanden. Die Pfeiler dienten der Artikulation der übereinandergeschobenen Schilder. Sehr wahrscheinlich fehlten Lateralstacheln, da weder solche, noch irgendwelche Ansatzstellen an einem der Fragmente erhalten sind.

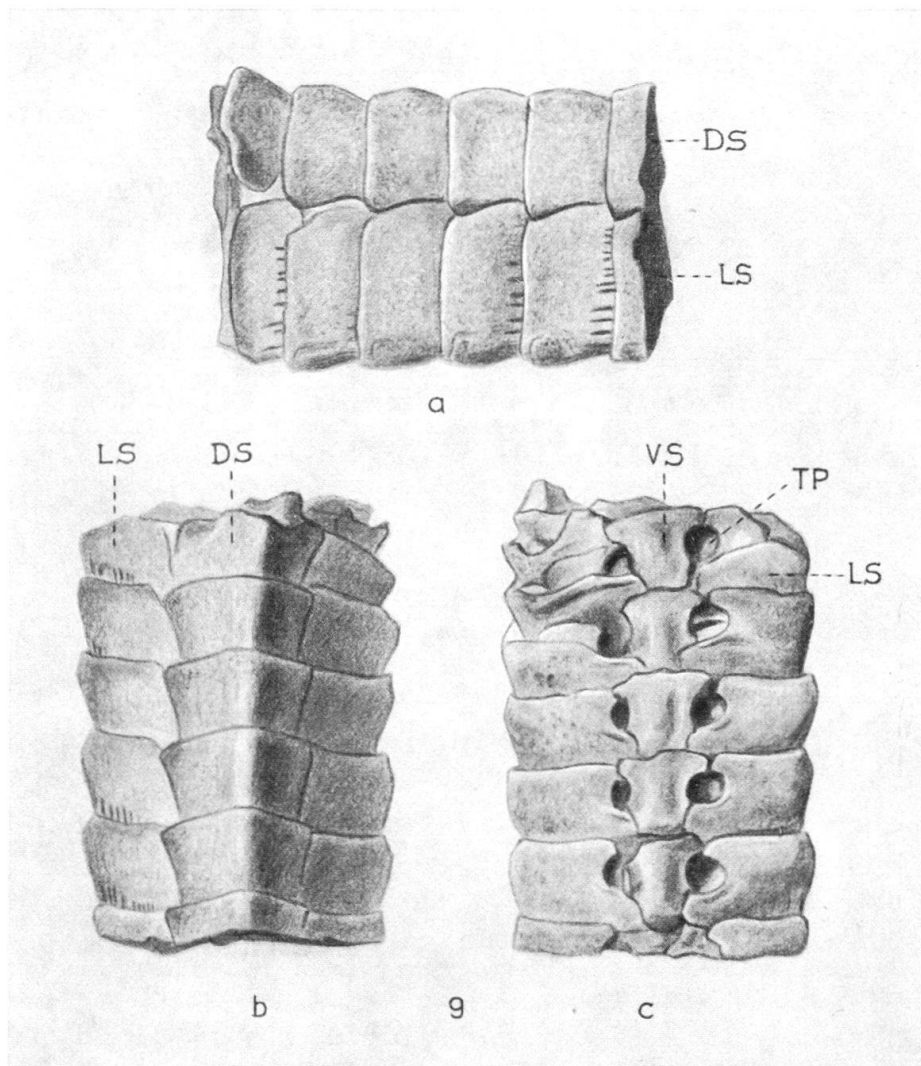


Fig. 9. *Ophiotrigonum oxfordiense* n. g. n. sp., Holotypus. Renggeri-Ton von Les Rouges Terres (Berner Jura). $\times 6$. Museum Basel M 611.

a = Seitenansicht, b = Dorsalansicht, c = Ventralansicht, übrige Bezeichnungen wie in Fig. 1-3.

Im proximalen Teil der Ventralfläche finden sich die Tentakelporen (Fig. 9c, TP), deren proximale Umrandung vor allem durch die Lateralschilder, die distale mehr durch die Ventralschilder erfolgt. Tentakelschuppen konnten nirgends beobachtet werden. Proximal der Pore steht auf dem Lateralschild ein mehr oder weniger deutlicher Wulst (Fig. 10a, oberste zwei Segmente von Fig. 9c). Wie die schematische Fig. 14 zeigt, sind Dorsal- und Lateralschilder dünn, sie erinnern an gebogene Bleche. Damit dennoch eine Verbindung mit den Wirbeln vorhanden ist, sind zwei von der seitlichen Innenfläche der Lateralschilder ausgehende, konvexe Flügel

entwickelt. Der distale Flügel beginnt knapp proximalwärts der Tentakelpore, an dieser Stelle ist von aussen der erwähnte Wulst sichtbar. Der zweite Flügel steht relativ nahe proximalwärts des ersten. Die Dicke der Flügel entspricht der-

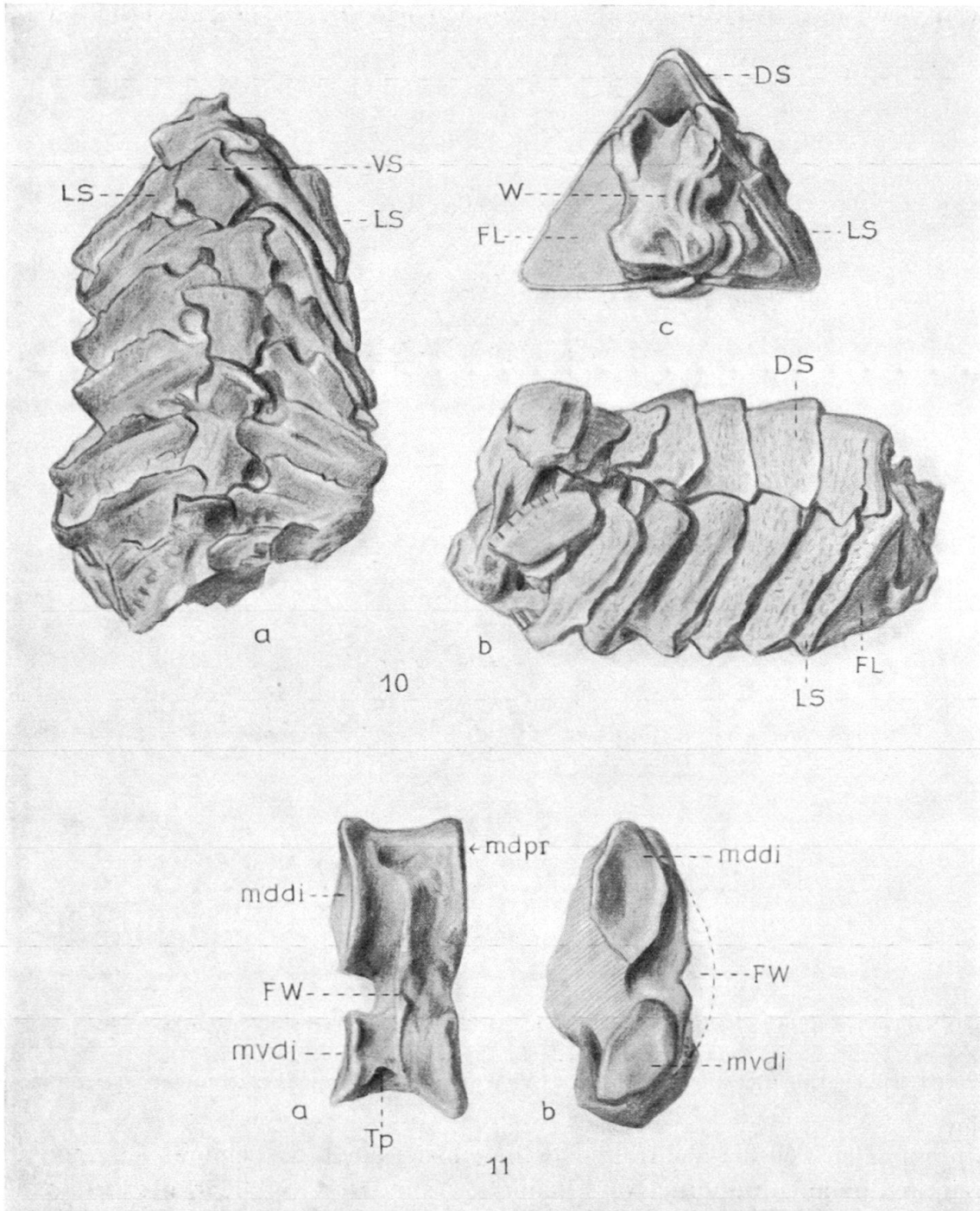


Fig. 10–11. *Ophiotrigonum oxfordiense* n. g. n. sp., Renggeri-Ton, Les Rouges-Terres. Sammlung HESS.

Fig. 10: Gestörtes Armfragment. $\times 6$. a = Ventralansicht, b = Seitenansicht, c = Distalansicht.
Fig. 11: Hälfte eines Wirbels. $\times 12$. a = Seitenansicht, b = Distalansicht.

W = Wirbel, FL = Flügel des Lateralschildes, FW = Flügel des Wirbels, Tp = Eintrittsöffnung für Tentakel, übrige Bezeichnungen wie in Fig. 1–3.

jenigen der Lateralschilder. In Fig. 14 sind diese Verhältnisse schematisch abgebildet; Fig. 10 zeigt sie an einem stark gestörten Fragment. Bei diesem lässt sich am distalen Ende (Fig. 10c und 10b, rechts) der eine der Flügel gut erkennen (FL).

Die Ventralschilder sind ähnlich wie bei den meisten Ophiuren entwickelt (Fig. 9c und 10a, VS). Sie sind proximal zugespitzt und distal verbreitert, die

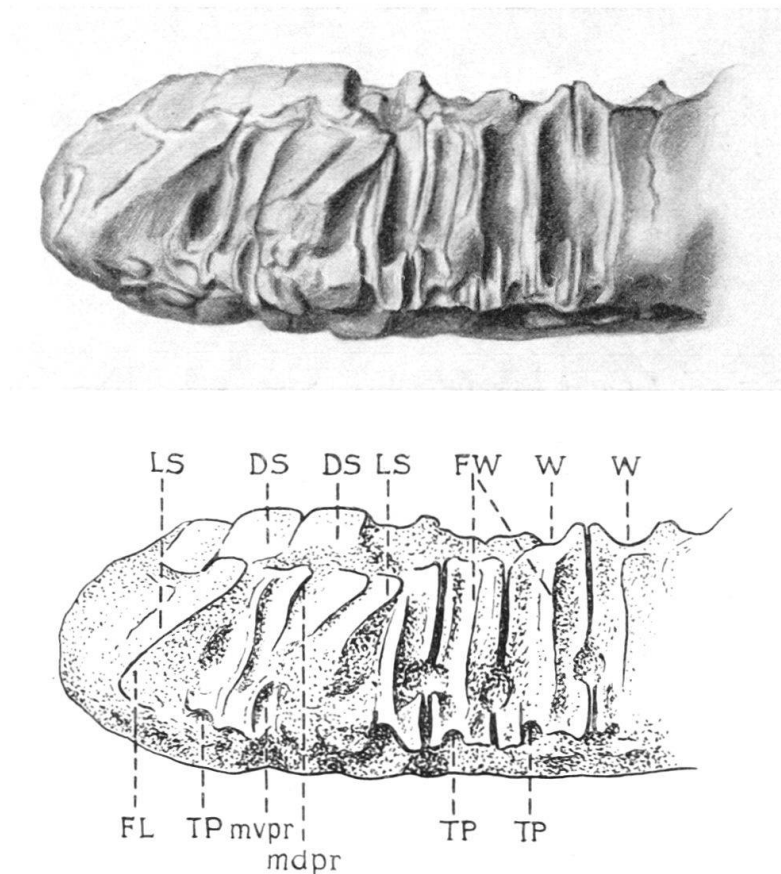


Fig. 12–13. *Ophiotrigonum oxfordiense* n. g. n. sp., aufgebrochenes Armfragment in Seitenansicht, Renggeri-Ton, Les Rouges-Terres. $\times 6$. Sammlung HESS.

Bezeichnungen: siehe Fig. 1–3 und 10–11.

distalen Fortsätze umfassen die Tentakelporen. Die sichtbare Aussenfläche ist gewölbt und die an die Tentakelpore angrenzende Kante verdickt (vgl. Fig. 9c, unterstes Ventralschild, linker Rand).

Die Wirbel sind am Holotypus nicht sichtbar. Aus einem anderen Fragment konnte hingegen die in Fig. 11 dargestellte Wirbelhälfte herauspräpariert werden. Fig. 11a zeigt die Seitenansicht. Die Seiten sind auch an dem in Fig. 12 und 13 abgebildeten, angewitterten Armfragment sichtbar. Wir erkennen grosse dorsale (mddi, mdpr) und nur etwa halb so grosse ventrale Muskelfelder (mvdi, mvpr), wobei die proximalen und distalen Felder sehr ähnlich ausgebildet sind. Alle diese napfartig eingetieften Muskelansatzflächen stehen praktisch senkrecht. In der Mitte tritt eine scharfe Kante hervor (FW), die sich in der Frontal-, resp. Distalansicht (Fig. 11b) als etwas abgebrochener Flügel zeigt. Zwischen dorsalem und ventralem Muskelfeld der Distalseite zeigt der Wirbel eine starke Einschnürung.

Unter dieser findet sich auf der Ventralseite die Austrittsöffnung des Tentakels (als TP bezeichnet, da sie zur Tentakelpore führt). Die in Fig. 11b dargestellten Muskelfelder waren ursprünglich noch grösser, sie sind etwas abgebrochen. Die Dorsalrinne ist sehr ausgeprägt (vgl. Fig. 10c). Die distale Ansicht des stark gestörten Fragmentes (Fig. 10c) lässt im dreieckigen Armquerschnitt einen abgewitterten Wirbel (W) in etwas schräger Ansicht erkennen, daneben ist ein Flügel des Lateralschildes (FL) sichtbar.

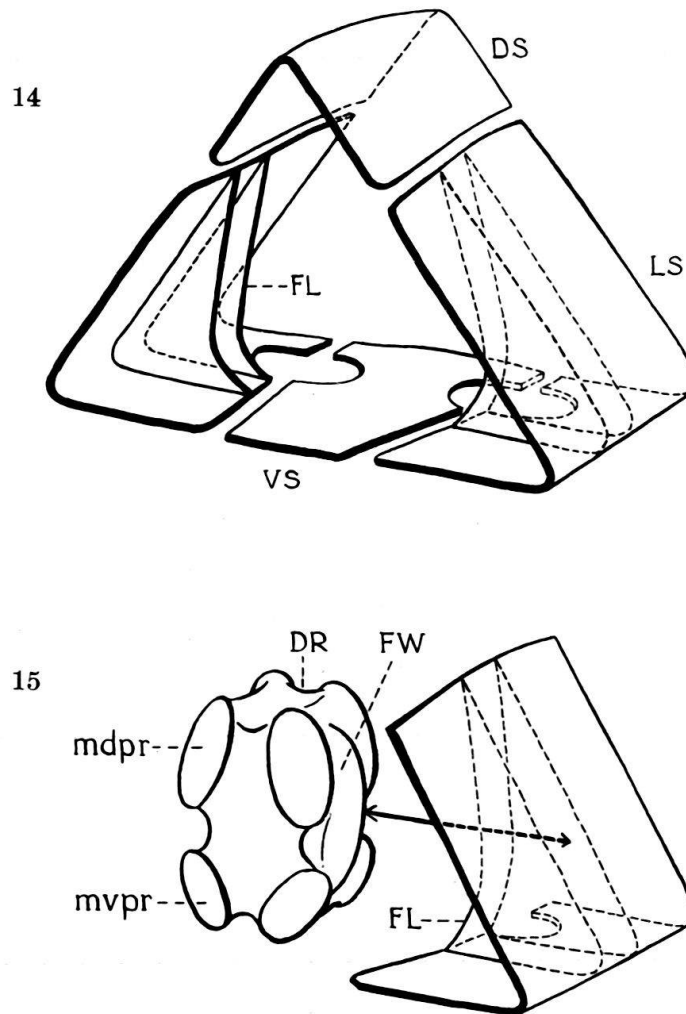


Fig. 14–15. Schematische Darstellung des Arm-Aussenskelettes (Fig. 14) und eines Wirbels im Verhältnis zum Lateralschild (Fig. 15) von *Ophiotrigonum oxfordiense* n. g. n. sp. Ca. $\times 10$.

DR = Dorsalrinne des Wirbels, übrige Bezeichnungen wie in vorangehenden Figuren.

Systematische Stellung, Lebensweise, Begleitfauna

Für die vorliegenden Armfragmente musste eine neue Gattung und Art geschaffen werden, da mir ähnliche Formen weder unter fossilen, noch unter rezenten Ophiuren bekannt sind. Die Stellung dieser Gattung im System der rezenten Ophiuren kann vorläufig nicht festgelegt werden, da wir die Scheibe von *O. oxfordiense* noch nicht kennen und es sich um eine spezialisierte Art handeln dürfte.

Abgesehen vom dreikantigen Armquerschnitt und von den offenbar fehlenden Lateralstacheln, zeichnet sich *Ophiotrigonum oxfordiense* vor allem durch die ver-

mittels Flügeln bewerkstelligte Verbindung zwischen Wirbel und Lateralschild aus. Diese Verbindung erfolgt sonst bei den Ophiuren durch Bänder, die an den Rändern des Wirbels befestigt sind. Hier aber treffen wir am Wirbel einen mittleren Flügel, dessen äusserster Teil sich zwischen das Flügelpaar der Lateralschilder schiebt (Fig. 14 und 15). Mit einer solchen Verbindung und überhaupt der Anordnung der Schilder konnte die seitliche Beweglichkeit des Armes nicht gross gewesen sein. Bei praktisch allen mesozoischen und rezenten Ophiuren sind an den Wirbeln die dorsalen Muskelgruben der Distalseite etwas proximal hingezogen und die ventralen der Proximalseite etwas distal verlagert (besonders deutliche Beispiele: Wirbel von *Ophiopinna* ? *wolburgi* n. sp., Fig. 25–28; Wirbel von *Ophiopinna elegans* (HELLER), HESS 1960, Fig. 22 und 28). Bei der vorliegenden Art stehen hingegen die Muskelfelder senkrecht.

Der dreieckige Armquerschnitt ist aus den bekannten Formen sehr schwierig abzuleiten. Möglicherweise hat die breite Ventralfläche etwas mit einem Leben auf lockerer Sedimentoberfläche zu tun. Allerdings sind die schlammbewohnenden Formen fast ausschliesslich zarte Formen mit fadenförmigen Armen, und sie leben vielfach in den obersten Sedimentschichten vergraben. Vielleicht wurden die Armfragmente auch eingeschwemmt; dafür sprechen die Abnützungen, die sich an einzelnen Fragmenten zeigen, dagegen, dass alle Stücke an einer engumgrenzten Stelle gefunden wurden und sich durch Schlämmen einer am gleichen Ort entnommenen grösseren Probe keine isolierten Elemente gewinnen liessen. Ein Fragment zeigt gewaltsame Verschiebung der Schilder, indem bei starker seitlicher Krümmung die Wirbel seitlich zwischen den Lateralschildern herausgedrückt wurden. Diese Krümmung geht indessen nicht wesentlich über das von rezenten Ophiuren noch ohne Schaden ertragene Mass hinaus. An drei weiteren Fragmenten (z. B. Fig. 10) ist die eine oder beide der Seiten so verändert, dass die Reihe der Lateralschilder wie umgelegt erscheint. Durch den offenbar ausgeübten, starken seitlichen Druck müssen die dünnen Flügel der Wirbel und Lateralschilder im Arminneren zum Teil abgebrochen sein. Diese Veränderungen mit Vorgängen während oder nach der Einbettung im tonigen Sediment zu erklären, ist schwierig, eher lässt sich an eine Einwirkung durch ein anderes Tier denken.

Die Begleitfauna von *O. oxfordiense* n. g. n. sp. besteht aus den üblichen kleinen, pyritisierten Ammoniten der Perisphinctidae, Cardioceratidae, Aspidoceratidae und Oppeliidae, ferner aus kleinen Gastropoden, Korallen, Lamellibranchiern, Brachiopoden, Haifischzähnen und – an dieser Fundstelle besonders häufig – Stielgliedern von *Balanocrinus pentagonalis* (GOLDF.). Als weitere Echinodermen kommen Marginalia von Goniasteriden vor, dann die im folgenden Abschnitt beschriebenen Mikrofossilien, die neben Echinodermen auch Foraminiferen und Ostracoden umfassen.

4. Isolierte Skelettelemente aus Schlämmrückständen des Renggeri-Tons der Freiberge

Es wurden ungefähr 20 kg Ton aus dem Aufschluss von Les Rouges Terres bei Saignelégier geschlämmt, und zwar von der gleichen Stelle, an der die Armfragmente von *Ophiotrigonum oxfordiense* n. g. n. sp. gesammelt wurden. Die häufigsten Fossilien im Schlämmrückstand waren Foraminiferen: vor allem *Ophthal-*

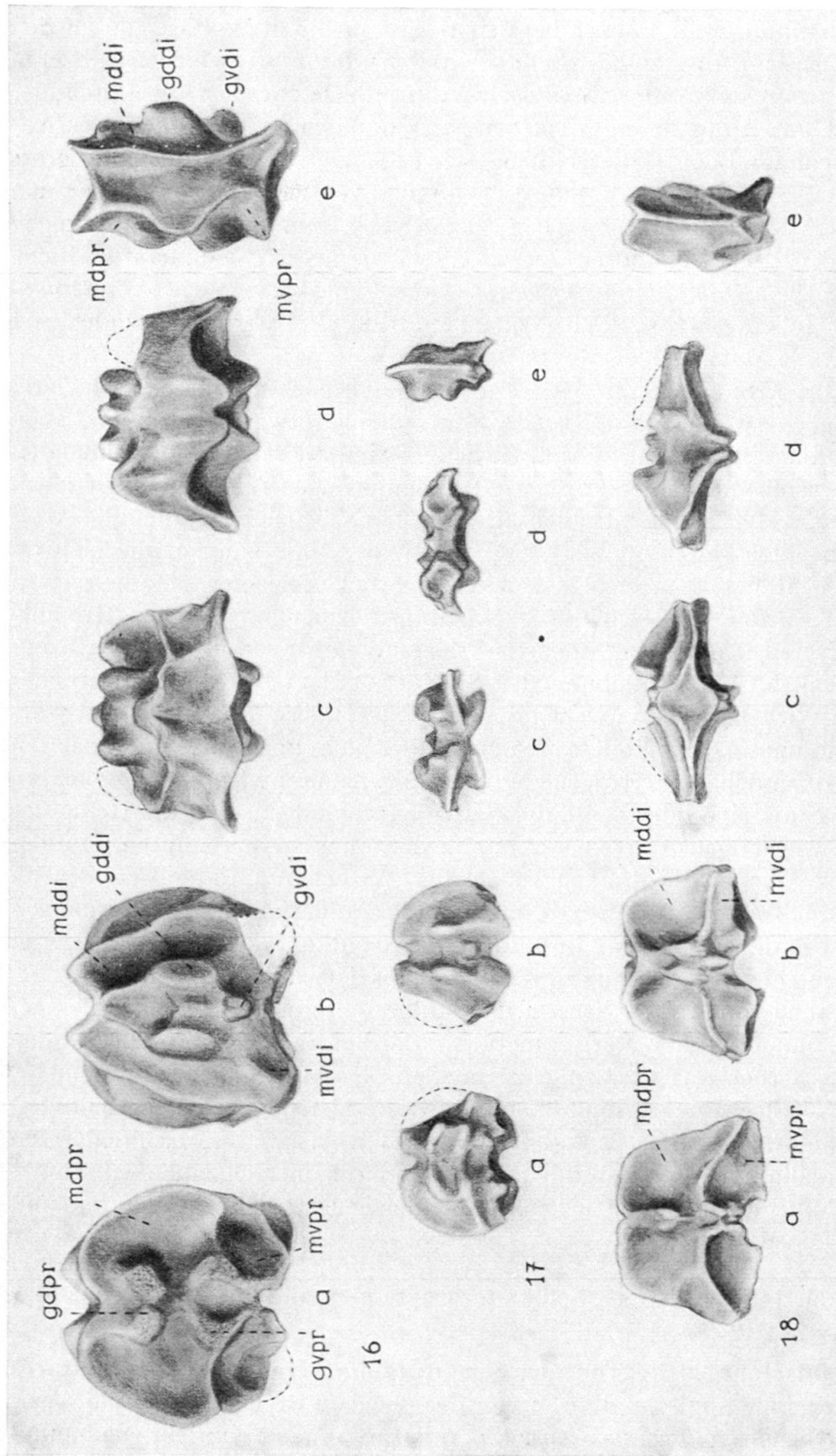


Fig. 16–18. Ophiurenwirbel aus dem Renggeri-Ton von Les Rouges Terres (Berner Jura). × 17. Museum Basel M 612–614.

Fig. 16: Mundwirbel von *Ophiomusium* cf. *gagnebini* (THURM.).

Fig. 17 und 18: Mundwirbel und proximaler Wirbel unbekannter Zugehörigkeit, wahrscheinlich nicht zu *O. cf. gagnebini* gehörend.

a = Proximal, b = Distal, c = Dorsal, d = Ventral- und e = Seitenansichten, g = Gelenkhöcker, m = Muskelansatzfläche, d = dorsal, v = ventral, pr = proximal, di = distal.

midium, Cristellarien (*Lenticulina*, *Saracenaria*), während *Nodosaria*, eine agglutinierte Form (*Ammobaculites*) und Frondicularien zurücktraten. An zweiter Stelle folgen die Echinodermen, an dritter die Ostracoden (OERTLI, 1959).

Selten waren im Schlämmrückstand Schwammnadeln und Fischzähnen.

Die Echinodermenfauna setzt sich aus folgenden Gruppen zusammen:

a) Crinoiden: Häufig jugendliche Stielglieder von *Balanocrinus pentagonalis* (GOLDF.) (Die ausgewachsenen Stielglieder dieser Art bilden einen hervorstechenden Bestandteil der Makrofauna); Zirralia, Endklauen, Armglieder und Pinnularia eines Isocriniden, offenbar handelt es sich gleichfalls um *B. pentagonalis*.

b) Asteriden: Ziemlich häufig Marginalia, Augenplatten und Ambulakralia von phanerozonen Seesternen (Goniasteridae); seltener unregelmässig gelappte oder

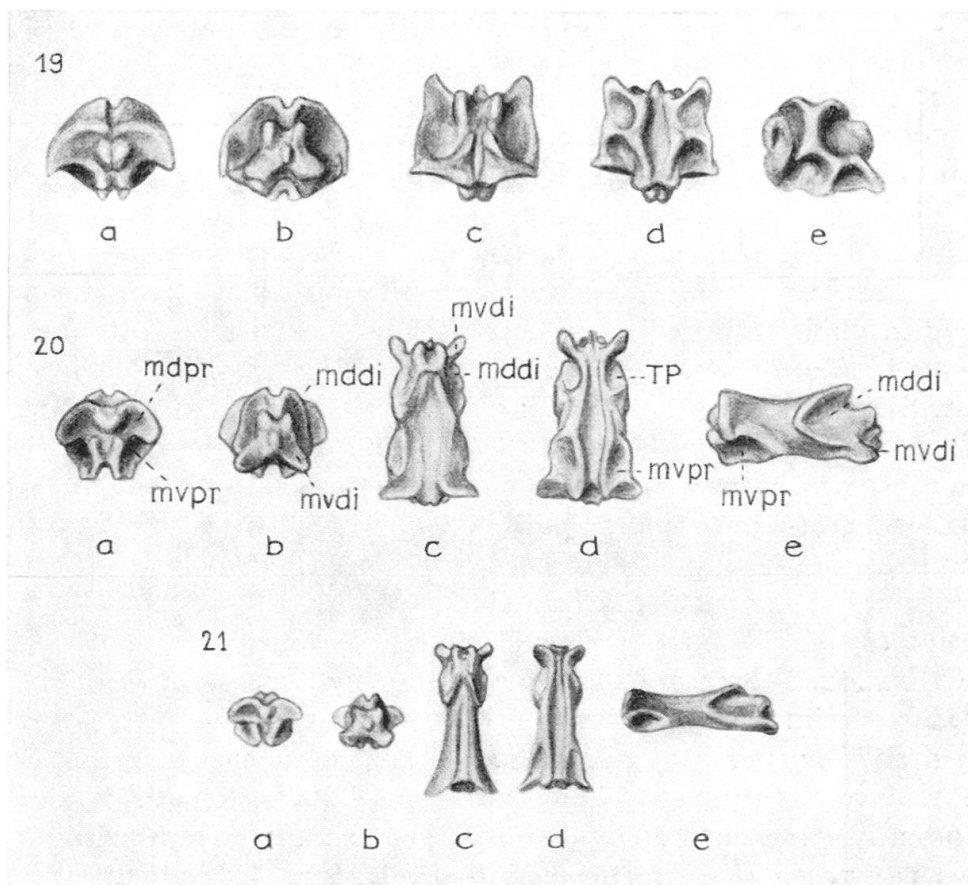


Fig. 19–21. *Ophiomusium* cf. *gagnebini* (THURM.), Renggeri-Ton von Les Rouges-Terres. Wirbel aus fortschreitend distalen Armbereichen. $\times 17$. Museum Basel M 615–617.

Bezeichnungen wie in Fig. 16–18 (TP = Eintrittsöffnung für Tentakel).

länglich-flache Plättchen mit Granula und zentraler Warze von forcipulaten Seesternen (Asteriidae).

c) Echiniden: Ziemlich selten, feine Stacheln, isolierte Teile des Kauapparates (Rotulae, Pyramidenhälften), vorläufig unbestimmbar.

d) Holothurien: Relativ häufig Rädchen und Haken.

e) Ophiuren: Sehr häufig, die vorgefundenen Skelettelemente werden anschließend detailliert beschrieben.

Beschreibung der Ophiurenreste

A. Zu *Ophiomusium* cf. *gagnebini* (THURM.) gehörende Skelettelemente

Eine Anzahl von Lateralschildern und Wirbel können dem im 1. Abschnitt beschriebenen *Ophiomusium* cf. *gagnebini* (THURM.) zugewiesen werden, wobei allerdings die Einordnung der Lateralschilder einfacher ist als die der Wirbel. In der Literatur wird erwähnt, dass die Form auch im unteren Oxford vorkommt (siehe 1. Abschnitt). Dies wird nun also auch durch eigene Funde bestätigt.

16 isolierte Lateralschilder und 8 einzelne Segmente oder Zweiergruppen von solchen können mit Sicherheit zu *O. cf. gagnebini* gestellt werden. Ein proximales Lateralschild ist in Fig. 22, eines aus dem mittleren Armteil in Fig. 23 abgebildet. Die Aussenansicht (a) des Proximalrandes (rechts) zeigt die vom Nachbarschild überdeckten, plattenartigen Stellen, auf der Innenfläche (b) des Distalrandes finden sich entsprechende Eindrücke (Fig. 22b, rechts). An den Distalrändern beider Lateralschilder erkennt man vier Stachelansatzstellen. Die Innenansicht des proximalen Schildes lässt dorsal und ventral die Flächen erkennen, die an das Lateralschild des gleichen Segmentes stossen, sie werden durch einen Wulst verbunden. Das distalere Schild besitzt längere Kontaktflächen, und die engste Stelle befindet sich nahe dem Distalrand (rechts in Fig. 23b). In diese Höhlung passt sich ein Wirbel von Form und Grösse des in Fig. 20 abgebildeten recht gut ein.

An Wirbeln, die zur vorliegenden Art gestellt werden können, stehen mir 45 zur Verfügung, obgleich bei einigen der Entscheid nicht leicht fällt. Dies gilt vor allem für die in Fig. 17 und 18 dargestellten Wirbel. Wie Fig. 1 zeigte, besitzt der Mundwirbel (MW) von *O. cf. gagnebini* bereits eine gewisse Länge. Der in Fig. 17 abgebildete Mundwirbel (dass es sich um einen solchen handelt, zeigen die beiden Gelenkhöckerpaare der Proximalseite) lässt aber sowohl in Dorsal- (c) als in Seitenansicht (e) eine scharfe Kante erkennen. Zudem ist dieser Mundwirbel zu breit und zu nieder, um ihn ohne Zögern zu einer *Ophiomusium*-Art zu stellen. Auch der in Fig. 18 abgebildete, proximale Wirbel ist sehr kurz und in der Seitenansicht (c) scharfkantig. Besser stimmen die Gelenkzapfen der Proximal- (18a) und Distalseite (18b) mit denjenigen von *O. cf. gagnebini* (Fig. 2b und 3a) überein. Doch scheint mir auch dieser Wirbel zu breit und zu zart, um ihn unbedenklich zur *Ophiomusium*-Art zu stellen. Die Zugehörigkeit der in Fig. 17 und 18 dargestellten Wirbel bleibt somit ungewiss; vielleicht bestehen Zusammenhänge mit den unten besprochenen Lateralschildern unbekannter Herkunft.

Beim sehr grossen und kräftigen Wirbel von Fig. 16 handelt es sich mit grosser Wahrscheinlichkeit um einen Mundwirbel von *O. cf. gagnebini*. Für diese Zuweisung sprechen die hohen und relativ schmalen dorsalen Muskelfelder und das stark vorspringende, dorsale Gelenkhöckerpaar der Distalseite (Fig. 16b, e), ferner die Dorsalansicht (c, vgl. Fig. 1a), und schliesslich die Seitenansicht (e). Da auf der Proximalseite ein dorsales Gelenkhöckerpaar vorhanden ist, muss es sich um einen Mundwirbel oder vielleicht auch um einen zweiten Wirbel handeln. (Der dorsale Gelenkhöcker der Proximalseite weist auch bei distaleren Wirbeln noch eine Trennfurche auf, siehe Fig. 19a.)

Der in Fig. 19 dargestellte Wirbel des mittleren Armteils und die in Fig. 20 und 21 abgebildeten distalen Wirbel gehören mit grosser Wahrscheinlichkeit zu *Ophiomusium* cf. *gagnebini*. Allen diesen Wirbeln sind breite dorsale-proximale

(mdpr) und hohe dorsale-distale Muskelfelder (mddi) eigen. Die ventralen-distalen Muskelansatzflächen (mvdi) laufen in löffelförmige Fortsätze aus. Die dorsalen Ansichten zeigen sattelförmige Flächen, die von der eher seichten Dorsalrinne durchquert werden. Die Eintrittsöffnungen der Podia (als TP bezeichnet) treten an diesen Wirbeln sehr deutlich hervor.

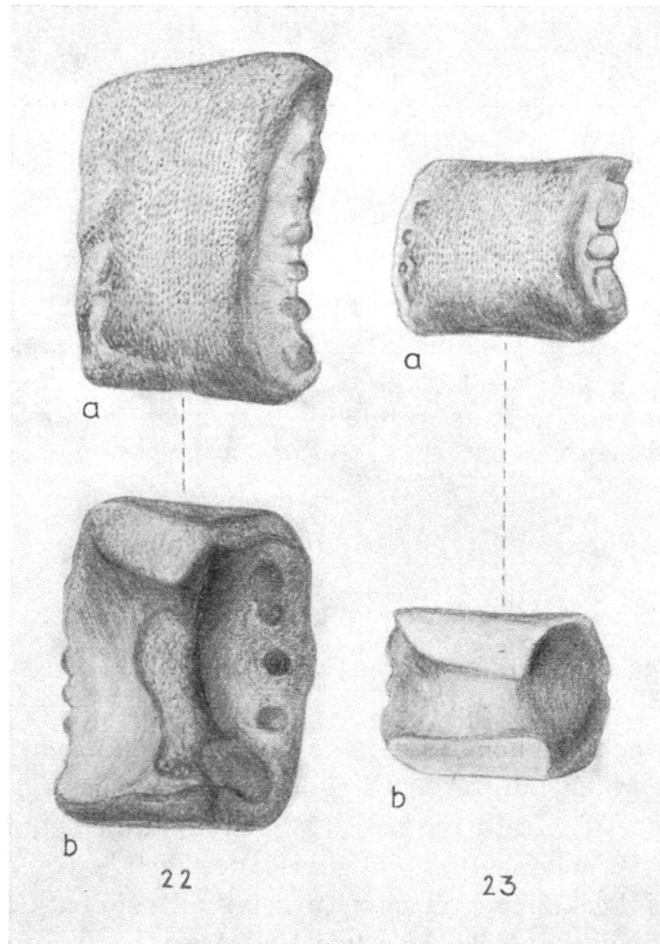


Fig. 22–23. *Ophiomusium* cf. *gagnebini* (THURM.), Renggeri-Ton von Les Rouges-Terres. Lateralschilder. $\times 17$. Museum Basel M 618, M 619.

Fig. 22: proximales Schild.

Fig. 23: Schild des mittleren Armereiches.

a = Aussenansicht (distaler Rand ist links), b = Innenansicht.

B. *Ophiopinna*? *wolburgi* n. sp.

Die meisten der vorgefundenen Ophiuren-Skelettelemente gehören einer gut charakterisierbaren, neuen Art an. Folgendes Material steht mir zur Verfügung:

596 Wirbel;

11 Mundwirbel;

8 proximale Wirbel, von Segmenten stammend, die noch im Bereich der Scheibe liegen;

413 Lateralschilder;

21 Mundeckstücke.

Unter den total beim Schlämmen erhaltenen 110 Ventralschildern befinden sich hauptsächlich zarte, zu *O. ? wolburgi* n. sp. gehörende Schilder; einige sind aber kräftiger gebaut und gehören möglicherweise einer anderen Form an, die Grenze ist nicht immer scharf zu ziehen. Das Material umfasst schliesslich noch 2 Dorsalschilder.

Die neue Art wird hauptsächlich an Hand der Lateralschilder und Wirbel charakterisiert.

Diagnose: Schlangensterne mit zart gebauten Armen. Dünne Lateralschilder mit konzentrisch gestreifter Aussenfläche, deren Distalrand eine grössere Zahl von Kerben aufweist und in eine zarte, zungenartige Verlängerung ausläuft. Wirbel nieder, mit ausgeprägter Dorsalkante, Gelenkzapfen schwach, dorsale-distale und ventrale-proximale Muskelfelder sich in der Seitenansicht kreuzend.

Der. nominis: Herrn Dr. J. WOLBURG, Bentheim, gewidmet, dem wir eine wertvolle Studie über Ophiurenelemente aus Liastonen verdanken.

Typus: Das in Fig. 29 abgebildete Armsegment, Naturhistorisches Museum Basel, M 625.

Topotypen: Das in Fig. 30 abgebildete Lateralschild (Museum Basel M 626) und der in Fig. 26 abgebildete Wirbel (Museum Basel M 622).

Locus typicus: Les Rouges Terres bei Saignelégier, Berner Jura.

Stratum typicum: Renggeri-Ton, unteres Oxford.

Beschreibung der Elemente:

Lateralschilder: Sie sind dünn und zerbrechlich. Die proximalen Schilder sind seitlich gekantet (Fig. 30, 31), die distalen sind länglich und gerundet-trogförmig (Fig. 32, 33). Die Aussenflächen tragen eine auffällige, konzentrisch (d. h. dorso-ventral) verlaufende Runzelung. Am distalen Rand der Aussenfläche befindet sich eine dünne, glatte Zunge (Zu in Fig. 30), die sich auch an den distalen Schildern noch beobachten lässt. Über dieser Zunge ist der distale Rand der gerunzelten Fläche mit feinen Einkerbungen versehen, deren Zahl bei den proximalen Lateralschildern bis 15 betragen kann. Die Kerben sind Ansatzstellen feiner und vermutlich eher langer Stacheln. Am Typussegment ist ein relativ dicker Stachel sichtbar (St in Fig. 29a), der, da er nicht in situ erhalten ist, auch von einer anderen Form stammen kann.

Die Innenansicht zeigt ausser einem schwachen Wulst in der Umgebung der Tentakelpore (untere Aussparung in Fig. 30b) wenig Skulptur. In Fig. 31 ist ein Lateralschild in dorsaler Ansicht dargestellt, die Tentakelpore ist unten gerade noch sichtbar, rechts befindet sich die distale Zunge, während der dorsale-distale, gekerbte Rand schräg nach innen verläuft. Bei den in Fig. 32 und 33 abgebildeten distalen Schildern ist die Aussparung für die Tentakelpore noch schwach angedeutet (vgl. Fig. 33b). Aus den Lateralschildern können wir schliessen, dass Tentakelporen am grösseren Teil der Armsegmente entwickelt waren.

Wirbel: Die Wirbel der vorliegenden Art sind im Schlämmrückstand dank ihrer charakteristischen Form sehr gut erkennbar. Da einige Wirbel noch im Zusammenhang mit den eben beschriebenen Lateralschildern erhalten waren, steht die Zusammengehörigkeit ausser Zweifel. Dass auf 413 Lateralschilder mehr als

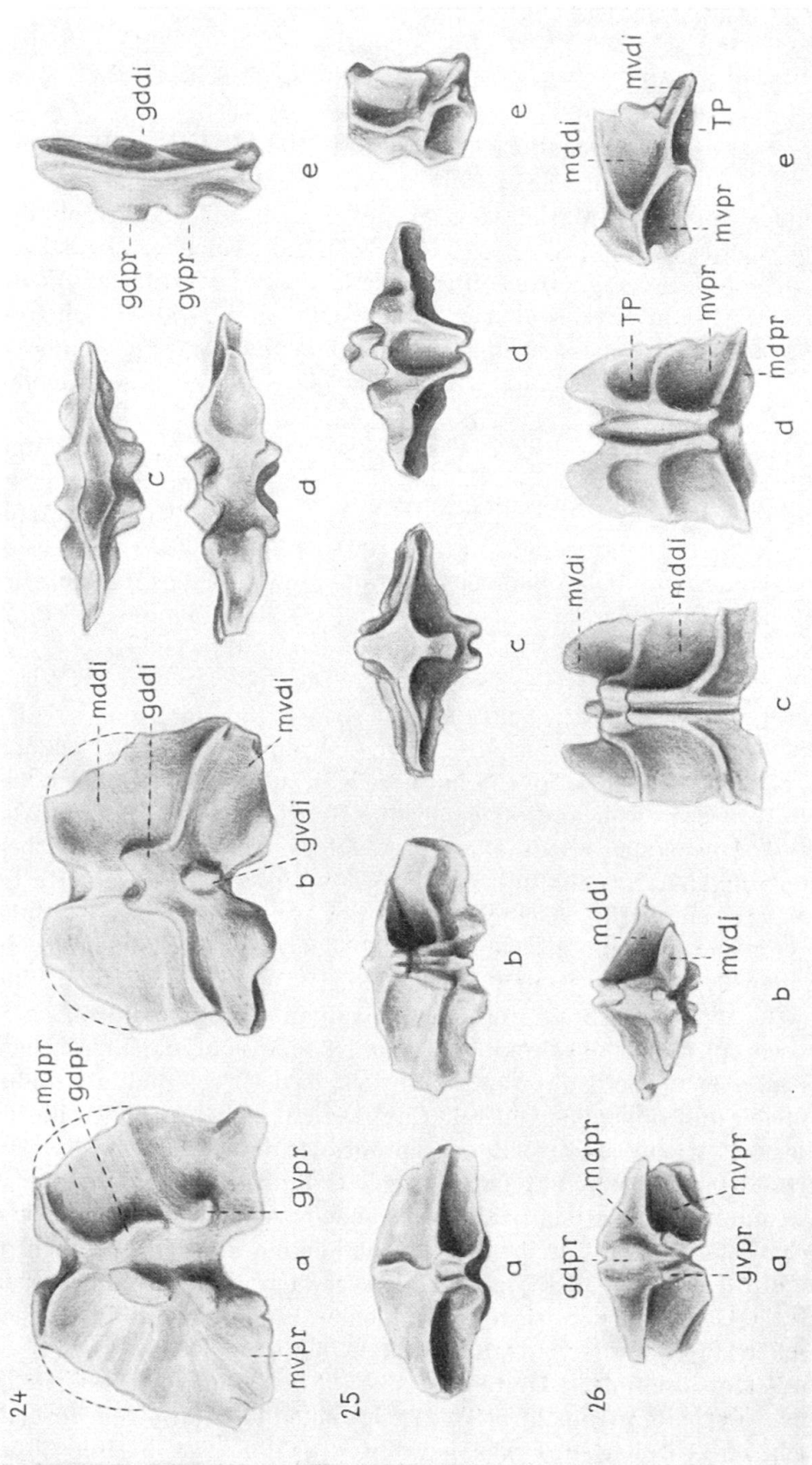


Fig. 24–26. *Ophiopinna ? volburgi* n. sp., Wirbel aus dem Renggeri-Ton von Les Rouges-Terres.
× 17. Museum Basel M 620–622.

Fig. 24: grosser Mundwirbel.

Fig. 25: proximaler Wirbel.

Fig. 26: Wirbel aus mittlerem Armbereich.

Bezeichnungen wie in Fig. 16–18.

600 Wirbel kommen, ist nicht verwunderlich, sind doch die Wirbel robuster, meist grösser und beim Auslesen unter der Lupe auch leichter aufzufinden.

Im vorhandenen Material wurden 8 Mundwirbel der in Fig. 24 dargestellten Form gefunden. Der abgebildete Wirbel ist der besterhaltene und zugleich der grösste. Alle diese Wirbel sind sehr kurz, also in der Seitenansicht (24e) scheibenförmig, und besitzen dünne, zerbrechliche Muskelansatzflächen. Auf der Proximalseite (a) fallen die beiden Gelenkhöckerpaare auf (gdpr und gvpr), die dorsalen (mdpr) und ventralen (mvpr) Muskelflächen sind kaum auseinanderzuhalten und mit einer gegen die Mittellinie gerichteten Streifung versehen. Die Distalseite (b) ist in dieser Beziehung etwas differenzierter, da die ventralen Felder (mvdi) durch eine Leiste von den dorsalen (mddi) getrennt sind. Bei den kleineren, nicht abgebildeten Mundwirbeln ist auf der Distalseite der ventrale Gelenkhöcker (gvdi) nicht von den dorsalen getrennt, sondern zu einem vogelartigen Gebilde verwachsen.

Wenn auch die Mundwirbel in ihrer Form stark von den in Fig. 25–28 dargestellten Wirbeln abweichen, gehören sie doch zur gleichen Art wie diese, da im Material auch einige, noch in den Bereich der Scheibe (wahrscheinlich zum zweiten Segment) gehörende Wirbel den Übergang aufzeigen. Diese proximalen Wirbel sind schon beträchtlich länger und die proximalen-ventralen, sowie die distalen-dorsalen Muskelfelder deutlich grubig vertieft. Allerdings sind sie höher als der in Fig. 25 abgebildete Wirbel, der ebenfalls aus der Scheibenregion stammen dürfte.

Die in Fig. 25–28 dargestellte Reihe zeigt die Veränderungen, denen die Wirbel beim Fortschreiten vom proximalen zum distalen Armteil unterworfen sind. Die Zusammengehörigkeit dieser und überhaupt aller 600 ähnlichen Wirbel ist aber dank folgenden, charakteristischen Eigenschaften leicht zu ermitteln: 1) Eine ausgeprägte, dorsale Kante, in welche die Dorsalrinne eingelassen ist, 2) die grossen dorsalen-distalen und ventralen-proximalen Muskelfelder, welche an den Wirbeln des mittleren und distalen Armabschnittes die fast waagrechte Seitenkante bewirken (vgl. Seitenansichten Fig. 26–28e), und 3) die geringe Höhe. Die distalen Muskelfelder beanspruchen nicht die ganze Dorsalfläche (Fig. 26c und 27c), der Rest wird von den (ventralen-distalen Muskelfeldern (mvdi), sowie von einer erhöht liegenden, seitlichen Verbreiterung der Dorsalkante eingenommen.

Charakteristisch sind auch die Proximal-, resp. Distalansichten. Entsprechend dem niederen Armquerschnitt ist das dorsale Muskelfeld der Proximalseite (mdpr, Fig. 25 und 26) flach und breit, das ventrale (mvpr) zieht sich stark nach hinten. Die Gelenkhöcker dieser Seite sind wenig ausgeprägt, der dorsale (gdpr) ist eigentlich nur die Verbreiterung einer senkrecht stehenden, dünnen Leiste. Diese Leiste endet unten im Raum zwischen den beiden schwachen, ventralen Gelenkhöckern (gvpr). Die Gelenkung der Distalseite (b) besteht aus einer kräftigen, oben gegabelten Leiste, auf der in der Mitte das dorsale, verwachsene Gelenkhöckerpaar liegt. Der ventrale Gelenkhöcker ist nur als kleiner Knopf ausgebildet. Diese Leisten und Höcker laufen in die ventralen Muskelfelder aus.

Ventral- und Dorsalschilder, Mundeckstücke: Am Typussegment ist ein Ventralschild in situ erhalten (Fig. 29, VS), es zeigt einen löffelförmigen Fortsatz. Die Aussenansicht eines isolierten, etwas gewölbten Schildes ist in Fig. 36 abgebildet, dieselbe Form ist den meisten der 110 vorgefundenen Ventralschildern

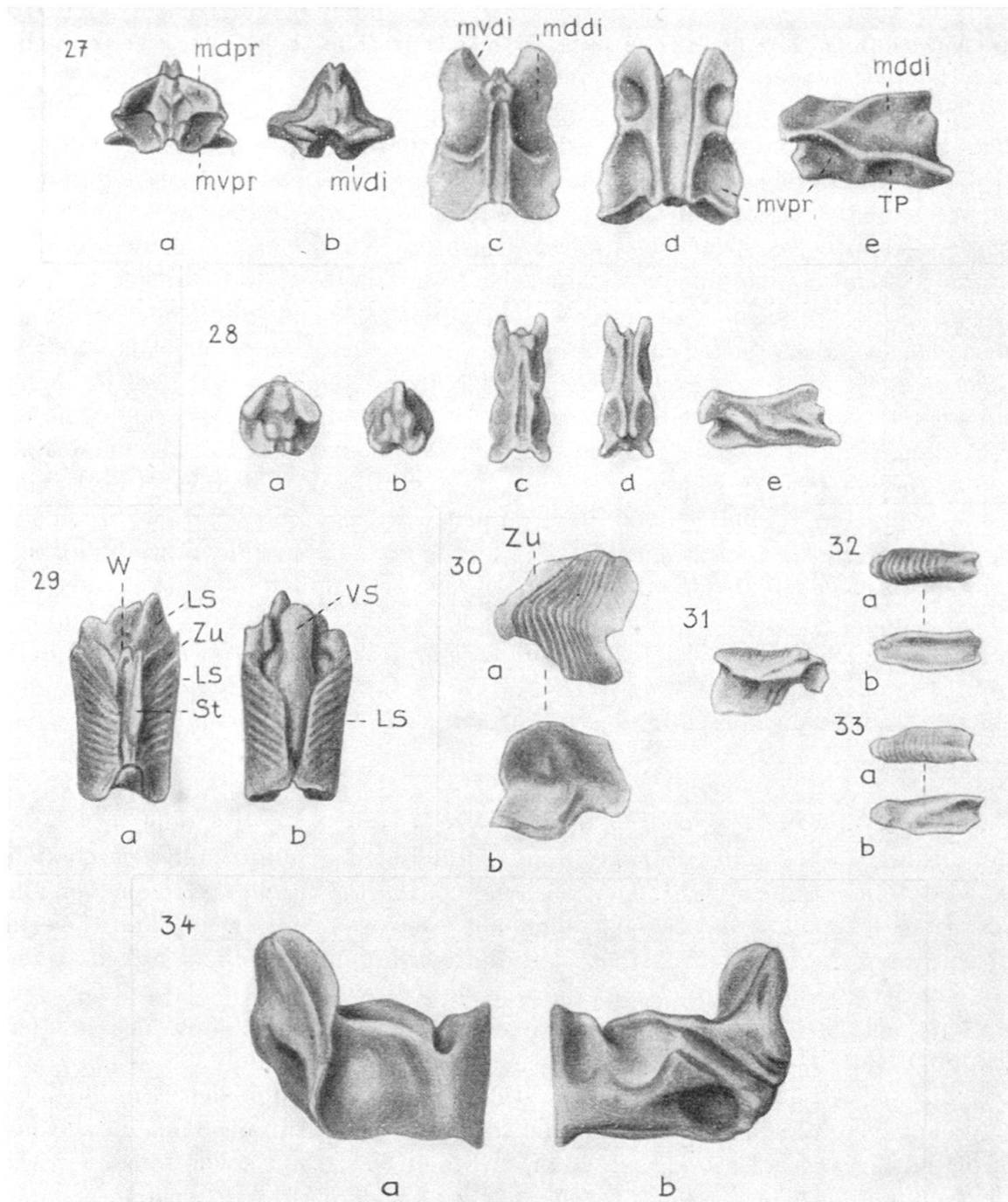


Fig. 27-34. *Ophiopinna ? wolburgi* n. sp., Skelettelemente aus dem Renggeri-Ton von Les Rouges Terres. $\times 17$. Museum Basel M 623-630.

Fig. 27 und 28: Wirbel aus mittlerem und distalem Armbereich.

Bezeichnungen wie in Fig. 16-18.

Fig. 29: Armsegment, Holotypus (Museum Basel, M 625). a = Dorsalansicht, b = Ventralansicht, W = Dorsalkante des Wirbels, LS = Lateralschild, St = Stachelrest, Zu = Zunge des Lateralschildes, VS = Ventralschild.

Fig. 30-33: Lateralschilder aus fortschreitend distalen Armabschnitten. a = Aussenansicht (distale Kante ist links), b = Innenansicht, Fig. 31 = Dorsalansicht (distale Kante ist rechts).

Fig. 34: Munddeckstück. a = interradiale (= abradiale) Ansicht, b = radiale Ansicht.

eigen, und nur eine gewisse Anzahl offenbar proximaler Schilder ist etwas breiter. Die Aussenansicht eines bedeutend dickeren Schildes zeigt Fig. 37, es gehört möglicherweise ebenfalls zu *O. ? wolburgi* n. sp.

Dorsalschilder wurden nur zwei gefunden, eines der zarten, dreieckigen Schilder ist in Fig. 35 abgebildet, es dürfte zu *O. ? wolburgi* n. sp. gehören. Die Seltenheit der Dorsalschilder beruht vielleicht auf dem Umstand, dass *O. ? wolburgi* n. sp. nur im proximalen Armteil Dorsalschilder besessen hat, wofür auch die Dreieckform sprechen würde. Natürlich fallen die zarten Schilder auch leichter der Zerstörung anheim und sind beim Auslesen der Schlämmproben schwieriger zu finden.

Das besterhaltene der 21 vorgefundenen und alle eine ähnliche Gestalt aufweisenden Mundeckstücke ist in Fig. 34 dargestellt. Die Zugehörigkeit zu *O. ? wolburgi* n. sp. lässt sich nicht beweisen, ist aber schon aus der Zahl der vorgefundenen Stücke wahrscheinlich. Zudem besitzen die vorliegenden Mundeckstücke eine recht ähnliche Form wie eines der isolierten Mundeckstücke von *Ophiopinna elegans* (siehe HESS, 1960, S. 352); da auch die Wirbel und Lateralschilder der beiden Arten ähnlich gebaut sind, können wir diese Parallelität wohl auch auf die Mundeckstücke übertragen. Fig. 34a zeigt die interradiale (abradiale) Seite, auffallend ist der hohe distale (ambulakrale) Teil mit den Muskelfeldern der dorsalen und ventralen Längsmuskeln zum Mundwirbel (was die Bezeichnungen betrifft, verweise ich auf die Arbeit von Wolburg, 1939, Abb. 2). Auf der radialen Seite (Fig. 34b) ist die kreisrunde Grube des zweiten Mundfüsschens rechts unten sichtbar, schräg darüber öffnet sich links die Grube des ersten Mundfüsschens.

Systematische Stellung und Verwandtschaft

Die Art wird auf Grund der ähnlichen Wirbel und Lateralschilder in die Nähe der von mir für *Geocoma elegans* aus dem Callovien von La Voulte geschaffenen Gattung *Ophiopinna* gestellt. Die vorhandenen Unterschiede betreffen vor allem die Mundwirbel und die Bestachelung der Lateralschilder. Die Mundwirbel der vorliegenden Art sind sehr kurz, und die Muskelansatzflächen stehen deshalb senkrecht, während bei *O. elegans* die dorsale Ansicht schon der Mundwirbel von den distalen Muskelgruben beherrscht wird. Die Lateralschilder des mittleren Armteiles von *O. elegans* tragen die eigenartigen, federförmigen Stacheln, wobei diese auf speziell ausgebildeten Ansatzstellen der inneren dorsalen Kanten stehen. Da keines der aus dem Schlämmrückstand des Oxfordtones von Les Rouges Terres ausgelesenen Lateralschilder diese Stachelwärzchen zeigt, müssen wir die Anwesenheit der federförmigen Stacheln bei *O. ? wolburgi* n. sp. verneinen. Schliesslich sind die distalen Zungen der Lateralschilder bei der Art aus dem Renggeri-Ton stärker entwickelt.

Da die Gattung *Ophiopinna* von mir hauptsächlich auf Grund der federförmigen Stacheln ins Leben gerufen wurde, trägt die Zuteilung der beschriebenen Elemente zu dieser Gattung nur provisorischen Charakter. Auf die Schaffung einer eigenen Gattung verzichte ich bis zum Bekanntwerden weiterer Einzelheiten.

Eine eventuelle Verwandtschaft mit *Geocoma carinata* aus den Lithographenschiefen von Zandt ist sehr schwierig abzuklären, da die Wirbel dieser Art nicht bekannt sind. Die Lateralschilder scheinen nicht übereinzustimmen; ein Entscheid fällt schwer, da die Erhaltung der fränkischen Funde ungenügend ist.

Eine recht grosse Übereinstimmung in manchen Einzelheiten lässt sich mit *Ophiura longivertebralis* WOLBURG (1939) feststellen. Das von diesem Autor auf Taf. 2, Fig. 6 abgebildete Ventralschild zeigt eine grosse Ähnlichkeit mit unserem von Fig. 36. Desgleichen sind beiden Formen Lateralschilder mit konzentrischer Streifung eigen, und auch die Mundeckstücke sind nicht sehr verschieden. Die meisten Unterschiede zeigen die Wirbel, die bei *O. longivertebralis* keine ausgeprägten Dorsalkanten, anders ausgebildete Muskelfelder und damit auch andere Seitenansichten aufweisen. Die Armsegmente von *O. longivertebralis* scheinen zudem durchschnittlich langgestreckter gewesen zu sein. Die genannten Merkmale schliessen eine Zugehörigkeit unserer Art zur rezenten Gattung *Ophiura* aus, zu der WOLBURG seine Funde (wohl vor allem auf Grund des Wirbelbaues) stellte. Eine gewisse Übereinstimmung der Wirbel, besonders was die Dorsalkante und die dorsalen-distalen Muskelfelder betrifft, ist mit denjenigen der rezenten Formen *Ophioconis forbesi* LTK. und *Ophiocten abyssolicus* MARENZ. festzustellen. *O. abyssolicus* besitzt ebenfalls gestreifte Lateralschilder.

Verbreitung: *Ophiopinna? wolburgi* n. sp. wurde bis jetzt im Renggeri-Ton von Les Rouges Terres und von der Plattenweid bei Nenzlingen, südlich Basel, gefunden (ein distaler Wirbel in der Sammlung des Museums Basel, M 647), ferner in den Effingerschichten von Brochetten im Guldenthal (Kt. Solothurn) – siehe 5. Abschnitt. Die Art ist somit, wie *Ophiomusium* cf. *gagnebini*, an die tonige Fazies des unteren Malms gebunden, wo sie offenbar eine grosse Häufigkeit und Verbreitung erreicht. Es ist interessant, dass die beiden ähnlichen Arten, *Ophiopinna elegans* und *Ophiura longivertebralis*, ebenfalls aus tonigen Sedimenten stammen.

C. Diverse, unbestimmbare Skelettelemente

Zu diesen gehören vor allem zwei Typen von Lateralschildern, einer davon recht zahlreich vertreten, sowie ein kräftiges Ventralschild und ein gutes Dutzend Lateralstacheln.

Aus einer grossen Gruppe von 115 Lateralschildern wurden vier in Fig. 41–43 dargestellt. Es handelt sich um kräftige Schilder mit deutlichen Wülsten auf der Innenseite (Fig. 41 b) und konvexem Proximalrand. In der Nähe des Distalrandes sind an den grösseren Schildern gewöhnlich 4 Stachelnarben zu erkennen. Die Aussenflächen (Fig. 41 a, 42–44) sind granuliert, der Proximalrand der länglichen, distalen Schilder (Fig. 43) weist zwei längliche Vorsprünge auf, diese wurden beim intakten Arm von den proximal benachbarten Schildern bedeckt. An den proximalen Schildern sind die Aussparungen für die Tentakelporen erkennbar (Fig. 41, 42). Die Zugehörigkeit dieser Schilder bleibt ungewiss, möglicherweise gehören sie der gleichen Form an wie die in Fig. 17 und 18 abgebildeten Wirbel. Merkwürdig ist allerdings, dass der relativ grossen Zahl von Lateralschildern nur einige wenige Wirbel (deren Zugehörigkeit nicht einmal sicher ist) gegenüberstehen. Die als *Ophiopinna? wolburgi* n. sp. beschriebenen Wirbel kommen jedenfalls nicht in Frage.

Eine Gruppe von 12 kräftig gebauten Lateralschildern – zwei sind in Fig. 39 und 40 dargestellt – zeichnet sich durch starke Stachelwarzen aus. Diese stehen auf einem Wulst nahe des Distalrandes, proximalwärts des Wulstes sind die

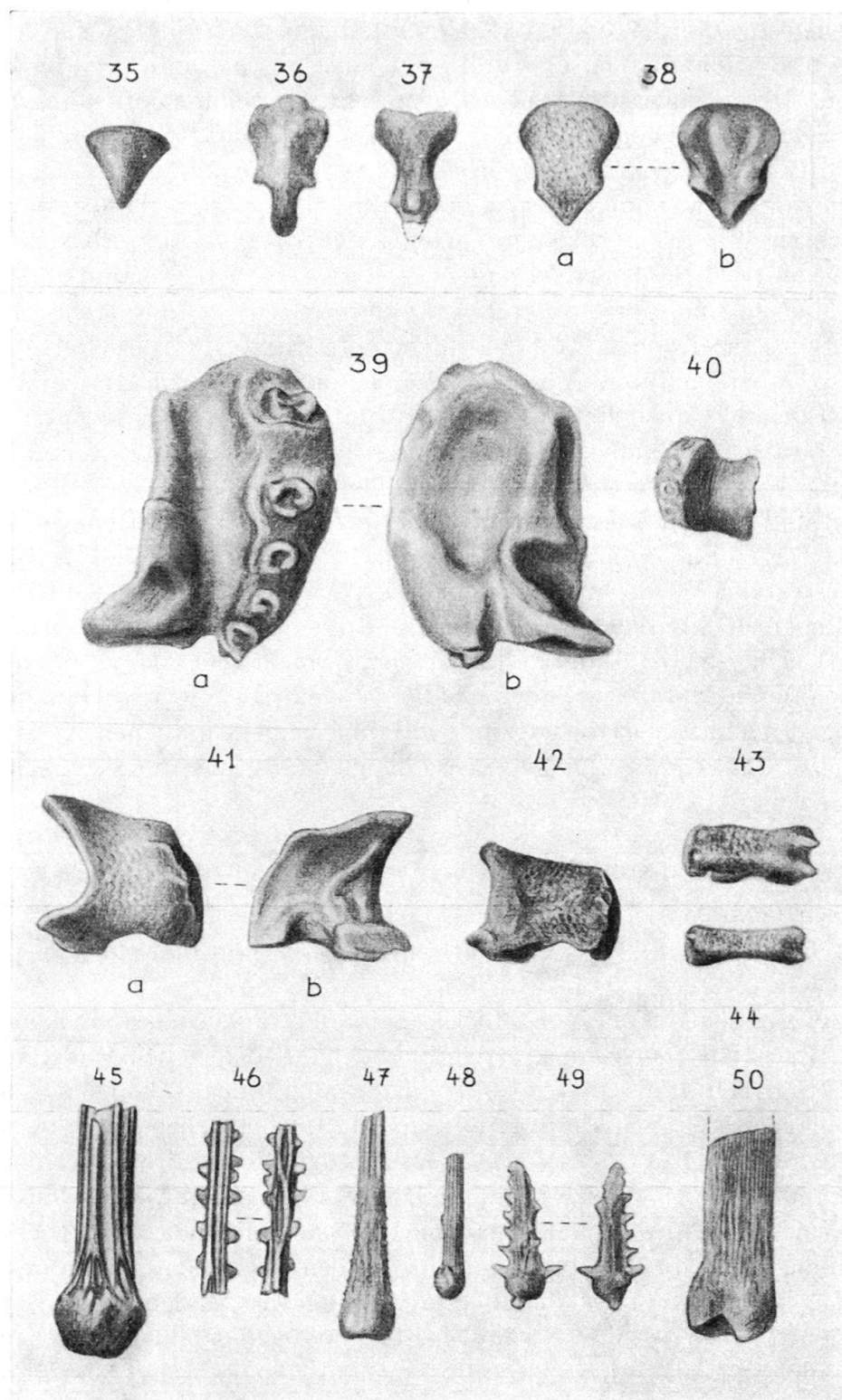


Fig. 35–50. Ophiuren-Skelettelemente aus dem Renggeri-Ton von Les Rouges Terres. $\times 17$.
Museum Basel M 631–646.

Fig. 35: Dorsalschild unbekannter Zugehörigkeit, evtl. zu *Ophiopinna* ? *wolburgi* n. sp. gehörend.

Fig. 36–37: Ventralschilder (Aussenansicht), wahrscheinlich von *O.* ? *wolburgi* n. sp.

Fig. 38: Ventralschild, Zugehörigkeit unbekannt. a = Aussenansicht, b = Innenansicht.

Schilder stark eingeschnürt. Das in Fig. 39 abgebildete Schild ist bedeutend grösser (1,5 mm lang und 2,2 mm hoch) als die übrigen (das kleinste ist 0,5 mm, das in Fig. 40 abgebildete 0,7 mm lang). Bei den rezenten Formen treffen wir in der Gattung *Ophiacantha* (z. B. *O. setosa* M. & Tr.) sehr ähnliche Lateralschilder, weiterhin aber auch in den Gattungen *Ophiothrix* und *Ophiocoma*.

Ein kräftiges Ventralschild unbekannter Zugehörigkeit ist in Fig. 38 abgebildet. Es ist besonders am zugespitzten, distalen Teil und um die Aussparungen für die Tentakelporen verdickt.

Schliesslich fanden sich auch ein gutes Dutzend Lateralstacheln, die vier Typen angehören. Der erste und häufigste ist in Fig. 45 (unterer Teil) und 46 (oberer Teil) abgebildet. Vom verdickten Fusspunkt geht eine Anzahl sich verzweigender und wieder zusammenlaufender Leisten aus, weiter oben (Fig. 46) treten zusätzlich Dornen auf.

Die Stacheln von Fig. 47 und 48 gehören nicht mit Sicherheit zur gleichen Art wie die eben besprochenen. Sie verjüngen sich gleichmässig, der grössere Stachel ist unten rauh, oben – wie der kleinere Stachel – fein gestreift.

Der kurze, stark bedornete Stachel (Fig. 49) dürfte zur gleichen Art wie die in Fig. 45 und 46 abgebildeten gehören. Fig. 50 zeigt die untere Hälfte eines grösseren, abgeplatteten Stachels (der ursprünglich ganze Stachel zerbrach leider bei der Untersuchung) mit feiner Längsrünzelung.

Die systematische Zugehörigkeit und die Verbindung mit den ebenfalls vorgefundenen Lateralschildern kann nur provisorisch festgestellt werden. Ähnliche Stacheln wie die in Fig. 45, 46 und 49 abgebildeten finden sich bei Arten der rezenten Gattungen *Ophiothrix* und *Ophiacantha*. Zu diesen Stacheln passen die in Fig. 39 und 40 dargestellten Lateralschilder gut, dies würde allerdings auch für den Stachel von Fig. 50 gelten, der an die Stacheln der rezenten *Ophiocoma nigra* M. & Tr. erinnert. WOLBURG (1939) bildete auf Taf. 3, Fig. 8–11 Stacheln ab, die unseren von Fig. 45 und 46 gleichen, er stellte sie in die Nähe der Ophiotrichidae.

5. Isolierte Skelettelemente aus Schlämmrückständen der Effingerschichten des Guldentales, Kt. Solothurn (vorläufige Mitteilung).

Von der schon im 1. Abschnitt bei der Beschreibung von *Ophiomusium* cf. *gagnebini* (THURM.) erwähnten Fundstelle Brochetten im Guldenthal wurde eine grössere Probe (ca. 15 kg) der tonigen Effingerschichten (Argovien) geschlämmt. Der Schlämmrückstand konnte noch nicht vollständig durchsucht werden, doch steht schon heute fest, dass prinzipiell die gleichen Ophiuren vorhanden sind wie im Schlämmrückstand des Renggeri-Tons von Les Rouges Terres. So fanden sich neben dem natürlich auch in isolierten Skelettelementen vorhandenen *Ophio-*

Fig. 39–40: Zu *Ophiacantha* ? sp. oder *Ophiothrix* ? sp. gehörende Lateralschilder. a = Aussenansicht, b = Innenansicht, Fig. 40 = Aussenansicht.

Fig. 41–44: Lateralschilder unbekannter Zugehörigkeit, aus fortschreitend distalen Armbezirken. Fig. 41 a und 42–44 = Aussenansichten, Fig. 41 b = Innenansicht.

Fig. 45–50: Lateralstacheln. Fig. 45, 46 und 49 zu den Ophiotrichidae ? oder Ophiacanthidae ? gehörend. Übrige: Zugehörigkeit unbekannt.

musium cf. *gagnebini* Lateralschilder und Wirbel von *Ophiopinna? wolburgi* n. sp., sowie Vertreter der in Fig. 39–43 abgebildeten Lateralschilder und einige Stacheln. Nur *Ophiotrigonum oxfordiensis* n. g. n. sp. fehlt bis jetzt vollständig.

Eine weitere Probe wurde an der gleichen Fundstelle aus den mergelig-tonigen Schichten des unteren Sequans entnommen und geschlämmt. Die vorläufige Untersuchung des Schlämmrückstandes zeigte, dass Ophiuren in diesen, die Effingertone überlagernden Schichten viel seltener sind und dass *O. cf. gagnebini* und *O.? wolburgi* n. sp. vollständig fehlen.

Mit diesen Funden werde ich mich in einer späteren Publikation befassen.

ZUSAMMENFASSUNG

Nach einem einleitenden Abschnitt über die Erkennbarkeit der isolierten Skelettelemente von Ophiuren werden solche Reste, sowie Armfragmente aus dem Malm des Berner Juras, des Solothurner Juras und von Raedersdorf beschrieben. Gut charakterisierbare Fragmente und Elemente werden zu der schon im 18. Jahrhundert gefundenen *Ophiura gagnebini* THURMANN gestellt, die aber der Gattung *Ophiomusium* angehört. Diese Art ist in der tonigen Fazies des unteren Malms weit verbreitet. Das gleiche gilt für eine neue Art, die als *Ophiopinna? wolburgi* n. sp. beschrieben wird. Einen neuartigen Ophiurentypus verkörpern dreieckige Armfragmente aus dem unteren Oxford des Berner Juras, sie werden als *Ophiotrigonum oxfordiense* n. g. n. sp. bezeichnet.

LITERATURVERZEICHNIS

- ARNOLD, C. (1908): *Description of a new brittle star from the Upper Miocene of the Santa Cruz Mountains, California*. Proc. U. S. Nat. Mus. 34.
- BARTENSTEIN, H., & BRAND, E. (1937): *Mikropaläontologische Untersuchungen zur Stratigraphie des nordwest-deutschen Lias und Doggers*. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. 439.
- BERRY, CH. T. (1938): *Ophiurans from the Upper Senonian of South Limburg, Holland*. Jour. Pal. 12.
- (1941): *Tertiary Ophiurans from Venezuela*. Jour. Pal. 15.
- BOEHM, G. (1889): *Ein Beitrag zur Kenntnis fossiler Ophiuren*. Ber. naturf. Ges. Freiburg, 4.
- BÖHM, J. (1891/92): *Die Kreidebildungen des Fürbergs und Sulzbergs bei Siegsdorf in Oberbayern*. Palaeontogr. 38.
- BOURGUET (1742): *Traité des pétrifications*. Paris.
- CHERBONNIER, G. (1954): *Les Echinodermes*. Paris.
- CLARK, H. L. (1911): *North Pacific Ophiurans in the collection of the United States National Museum*. Bull. U. S. Nat. Mus. 75.
- CUÉNOT, L. (1948): *Anatomie, éthologie et systématique des Echinodermes*. In: P. GRASSÉ (éd.), *Traité de Zoologie*, 11.
- DELBOS, J., & KOECHLIN-SCHLUMBERGER, J. (1866): *Description géologique et minéralogique du Département du Haut-Rhin, 1. Mulhouse*.
- GAGNEBIN, A. (1772): *Description de l'Etoile de Mer*. Acta helvet., phys.-math., 7.
- GOLDFUSS, A. (1826/33): *Petrefacta Germaniae*. 1. Teil.
- GUILLAUME, L. (1926): *Ophiopeza Portei, Ophiure nouvelle du Bathonien supérieur de Ranville (Calvados)*. Bull. Soc. géol. France (4) 26.
- HESS, H. (1955): *Die fossilen Astropectiniden (Asteroidea)*. Abh. Schweiz. Pal. Ges. 71.
- (1960): *Neubeschreibung von Geocoma elegans (Ophiuroidea) aus dem unteren Callovien von La Voulte-sur-Rhône (Ardèche)*. Eclog. geol. Helv. 53/1.
- HYMAN, L. H. (1955): *The Invertebrates: Echinodermata (Vol. IV)*. New York (McGraw-Hill).
- ISSLER, A. (1908): *Beiträge zur Stratigraphie und Mikrofauna des Lias in Schwaben*. Palaeontogr. 55.

- JÖRG, E. (1941): *Die Tonmergellagen des Hauptmuschelkalkes im Breisgau und im Gebiet der Dinkelberge, ihre Fauna und stratigraphische Bedeutung*. Jahresber. Mitt. Oberrh. geol. Ver., N. F. 30 (Stuttgart).
- KOEHLER, R. (1904): *Ophiures de l'expédition du Siboga, 1. Ophiures de mer profonde*. Siboga Exped. Monogr. 45a.
- (1905): *Ophiures de l'expédition du Siboga, 2. Ophiures littorales*. Siboga Exped. Monogr. 45b.
- KÜPPER, K. (1954): *Ophiuroidea aus dem Torton des Wiener Beckens*. Paläont. Z. 28.
- KUTSCHER, F. (1940): *Ophiuren-Vorkommen im Muschelkalk Deutschlands*. Z. Deutsch. Geol. Ges. 92.
- LEUTHARDT, F. (1904): *Die Crinoidenbänke im Dogger der Umgebung von Liestal*. Tätigkeitsber. naturf. Ges. Baselland 2.
- (1925): *Über Ophiuren aus dem untern Malm des Schweizer Jura*. Eclog. geol. Helv. 19.
- DE LORIO, P. (1872): *Description géologique et paléontologique des étages jurassiques supérieurs de la Haute-Marne* [zusammen mit E. ROYER & H. TOMBECK]. Mém. Soc. Linn. Normandie 16.
- LYMAN, T. (1882): *Report on the Ophiuroidea*. Rept. Scient. Results Voyage Challenger, Zool. 5.
- MATSUMOTO, H. (1915): *A new classification of the Ophiuroidea*. Proc. Acad. Natur. Sci. Philadelphia 67.
- (1917): *A monograph of Japanese Ophiuroidea, arranged according to a new classification*. J. Coll. Sci. Tokyo 38, Art. 2.
- MOHLER, W. (1937): *Ophiurenreste aus der Juraformation der Umgebung von Basel*. Eclog. geol. Helv. 30.
- MORTENSEN, TH. (1932/33): *On an extraordinary Ophiurid, Ophiocanops fugiens Koehler. With remarks on Astrogymnotes, Ophiopteron, and on an Albino Ophiocoma*. Vidensk. Meddel. Dansk naturhist. Foren. 93.
- (1937): *Some echinoderm remains from the Jurassic of Württemberg*. Biol. Meddel. København 13.
- MÜLLER, A. H. (1950): *Die Ophiuroideenreste aus dem Mucronatensenon von Rügen*. Geologica 5 (Berlin).
- OERTLI, H. J. (1959): *Platylaphocythere, eine neue Ostrakoden-Gattung aus dem untern Malm des Schweizer Juras*. Eclog. geol. Helv. 52.
- RASMUSSEN, H. WIENBERG (1950): *Cretaceous Asteroidea and Ophiuroidea with special reference to the species found in Denmark*. Danmarks Geol. Undersøgelse, II, Nr. 77.
- (1951): *Cretaceous Ophiuroidea from Germany, Sweden, Spain and New Jersey*. Meddel. Dansk Geol. Foren. 12.
- SCHÖNDORF, F. (1913): *Über einige Ophiuren aus der Trias von Oberschlesien und Thüringen*. Jahrb. preuss. geol. Landesanst. 33, Teil II.
- SIEVERTS-DORECK, H. (1958): *Kleinreste von Echinodermen aus dem fränkischen Jura (Sammlung Schattenberg, Bamberg). Ein vorläufiger Bericht*. Ber. naturf. Ges. Bamberg 36.
- SPENCER, W. K. (1907): in SLADEN, W., & SPENCER, W. K.: *A monograph on the British fossil Echinodermata from the Cretaceous Formations*. Vol. II (1891–1908). Palaeontogr. Soc. London.
- (1925): *A monograph of the British Palaeozoic Asterozoa*. Pt. 6 (1922). Palaeontogr. Soc. London.
- TERQUEM, O., & BERTHELIN, G. (1875): *Etude microscopique des marnes du Lias moyen d'Essey-lès-Nancy, zone inférieure de l'assise à Ammonites margaritatus*. Mém. Soc. géol. France (2) 10, Mém. 3.
- THURMANN, J. (1850): *Lettres écrites du Jura à la Société d'Histoire naturelle de Berne*. Lettre V.
- (1851): *Abraham Gagnebin de la Ferrière. Fragment pour servir à l'histoire scientifique du Jura bernois et neuchâtelais pendant le siècle dernier*. Arch. Soc. jurass. Emulation (Porrentruy).
- VALETTE, DOM A. (1915): *Les Ophiures de la craie des environs de Sens*. Bull. Soc. Sci. histor. natur. Yonne 68 (1914), II (Auxerre).
- WOLBURG, J. (1939): *Skelettreste von Ophiuren aus dem deutschen Lias, ihre systematische Zugehörigkeit und Bedeutung als Mikrofossilien*. Paläont. Z. 21.
- WRIGHT, T. (1863–1880): *A monograph on the British fossil Echinodermata from the Oolitic formations, 2: The Asteroidea and Ophiuroidea*. Palaeontogr. Soc. London.

13. – FRIEDRICH BACHMAYER (Wien): **Eine fossile Cumaceenart (Crustacea, Malacostraca) aus dem Callovien von La Voulte-sur-Rhône (Ardèche)¹⁾**. Mit 2 Tafeln (I und II) und 2 Textfiguren

In den Jahren 1956 und 1957 wurden von Herrn H. HESS (Basel) bei La Voulte-sur-Rhône (Ardèche) in den Schichten des unteren Callovien planmässige Aufsammlungen durchgeführt. Bei diesen Aufsammlungen gelang es, besonders schön erhaltenes Material von Schlangensteinen zu finden. Dieses wird von Herrn HESS in einer parallelen Arbeit (S. 335) ausführlich beschrieben. Die Ophiuren fanden sich zum Teil massenhaft auf den Schichtflächen, besonders schöne Exemplare lieferte die Oberseite einer Tonschieferplatte (Nr. 9c des Profils bei HESS). Auf ihr liegen die Schlangensterne aller Altersstadien mit meist sternförmig ausgebreiteten Armen. Aus den Untersuchungen von HESS geht hervor, dass es sich um ein autochthones Vorkommen (Lebensort gleich Begräbnisort) handeln muss.

Bei der Aufarbeitung der im Jahre 1956 gesammelten Platten gelang es dem genannten Autor, zwei zarte Fossilien freizulegen, die sich bei genauerer Betrachtung als Crustaceen erwiesen. Das erste Krebschen liegt auf der Oberseite einer Platte der Schicht 9c, zusammen mit Ophiuren aller Altersstadien, einigen Posidonienschälchen und allerlei Lebensspuren (Taf. 1). Das zweite fand sich auf der Unterseite eines kleinen Plättchens der gleichen Schicht, zusammen mit einer sehr jungen *Ophiopinna elegans* (HELLER) (= *Geocoma elegans*), die dem Betrachter die Unterseite zeigt. Die beiden zarten Reste stammen erstaunlicherweise von einer Cumaceen-Art. Cumaceen sind bisher wegen ihrer zarthäutigen Konsistenz noch niemals fossil gefunden worden. Herr HESS hat mir diesen bemerkenswerten Fund zur Bearbeitung überlassen und ich möchte dem Genannten dafür meinen besten Dank aussprechen.

Aus den Callovienschichten von La Voulte sind schon viele Crustaceen beschrieben worden, und zwar fast alle aus festen Phosphoritknollen. Bei der Neuaufsammlung gelang es aber auch, aus Tonschiefern und Mergeltonen eine Anzahl von Krebsresten zustande zu bringen, die allerdings zum grössten Teil nicht gut erhalten sind. Die Bearbeitung dieses reichen Crustaceenmaterials ist für später vorgesehen.

Beschreibung der fossilen Cumaceen-Reste

Klasse: Crustacea.

Unterklasse: Malacostraca.

Gruppe: Eumalacostraca.

Reihe: Peracarida.

Ordnung: Cumacea.

Palaeocuma hessi nov. gen., nov. spec.

Holotypus: Das auf Tafel 2, Figur 1 und Textfigur 1 abgebildete Exemplar (Sammlung HESS).

Locus typicus: La Voulte-sur-Rhône, Dep. Ardèche, Frankreich.

Stratum typicum: Unteres Callovien.

¹⁾ Vorgetragen an der Sitzung der Schweiz. Paläontologischen Gesellschaft in Lausanne, am 12. September 1959.

Derivatio nominis: Nach Herrn Dr. HANS HESS, Binningen bei Basel, dem Finder der Crustaceen-Reste.

Diagnose: Kleine Cumaceenform, charakterisiert durch ein rudimentäres Telson. Cephalothorax aufgetrieben, eiförmig, vorne etwas abgestumpft. Die ersten Abdominalsegmente zylindrisch und in der Mitte mit einem kräftigen Kiel. Abdomen nur wenig länger als der Carapaxabschnitt. Exopodit schwächer und etwas kürzer als der Endopodit.

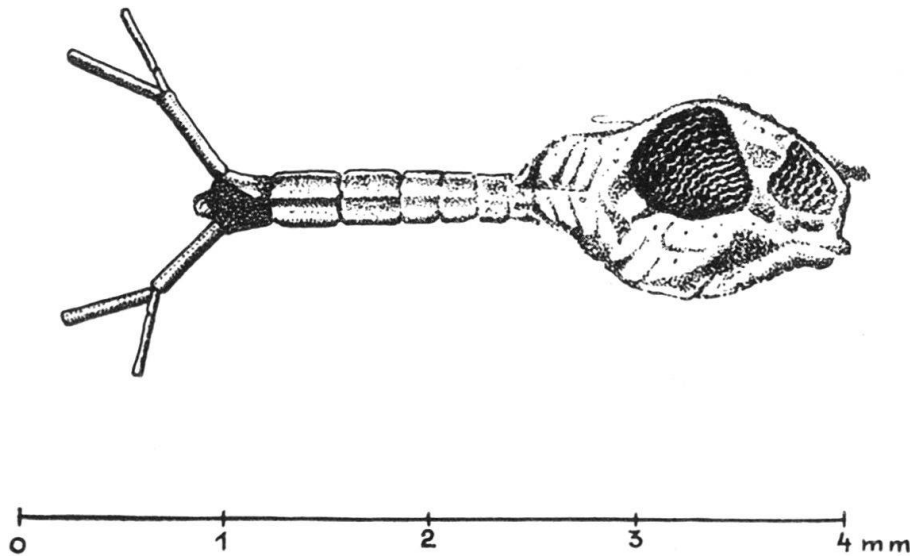


Fig. 1. *Palaeocuma hessi* nov. gen. nov. spec., unteres Callovien von La Voulte-sur-Rhône. Zeichnung des Holotyps, $\times 22,5$ (Sammlung HESS).

Beschreibung des Holotypus

Gesamtlänge (inklusive der terminalen Pedes spurii) = 4 mm, Cephalothoraxlänge = 1,5 mm, Abdomen-Länge = 1,6 mm, Uropoden-Länge = 0,5 mm, Länge des Endopodit = 0,5 mm, Länge des Exopodit = 0,4 mm.

Der Cephalothorax ist kurz-eiförmig und vorne etwas abgestumpft, stark aufgetrieben. Ein Teil des Cephalothorax ist pyritisiert und zeigt eine eng-wellenförmige, schuppige Oberflächenskulptur. Am Vorderrand des Carapax sind die Pseudorostralloben zu erkennen. Von Augen ist am vorliegenden Exemplar nichts festzustellen. Der Carapax ist etwas verdrückt, so dass weitere Angaben nicht gemacht werden können.

Der Cephalothorax lässt mehrere Thoracalsegmente (Mittelleibsegmente) unüberdeckt. Die Segmente nehmen nach hinten an Breite allmählich ab; ihre Anzahl ist nicht feststellbar. Die Mittelleibsegmente sind viel breiter als die folgenden Abdominalsegmente. Das Postabdomen ist gegenüber dem Thoracalteil stark verschmälert; dadurch hat der vorliegende Rest das typische Gepräge der Cumaceen. Die Abdominalsegmente sind gut zu erkennen; sie haben vielleicht untereinander in gelenkiger Verbindung gestanden. Die ersten fünf Segmente sind breit, zylindrisch und haben in der Mitte einen kräftigen Kiel. Das fünfte Abdominalsegment ist am längsten, während das sechste kurz ist und ein trapezförmiges Ende hat. Das Endsegment (Telson) ist an einer festen Naht mit dem sechsten Segment verbunden. Es ist an dem Exemplar nicht deutlich zu erkennen, scheint aber einen

kurzen, rundlichen Umriss zu haben; jedenfalls fehlt ein langer Dornfortsatz. Die Uropoden, die sich am sechsten Abdominalsegment angliedern, sind griffelförmig, schlank, eingliedrig und tragen am Ende den Endo- und den Exopodit. Der Endopodit ist kräftiger und etwas länger als der Exopodit. Der Innenast der Uropoden dürfte ungegliedert sein, während der Exopodit zweigliedrig ist. Bei der fossilen Form weist das Abdominalende mit seinem Telson und seinen Uropoden grosse Übereinstimmung mit den rezenten *Pseudocuma*-Arten auf.

Beschreibung des zweiten Exemplares

Gesamtlänge (inklusive der terminalen Pedes spurii) = 4,4 mm, Cephalothoraxlänge = 1,6 mm, Abdomenlänge = 1,8 mm, Uropodenlänge = 0,86 mm.

Das zweite Cumaceenexemplar, das ebenfalls aus der Schicht 9c (nach HESS) stammt, zeigt die Unterseite des Tieres. Man kann sehr gut den ovalen Umriss des Cephalothorax, der hier nicht verdrückt ist, erkennen. Der Unterrand des Carapax mit seinen Sternalstreifen ist deutlich ausgeprägt. Reste der Pereiopoden sind mindestens in Teilen vorhanden. Die Thoracalsegmente sind an diesem zweiten Exemplar nur sehr zart angedeutet, während die Abdominalsegmente gut zu sehen sind. Vom Endsegment (Telson) ist bei diesem Stück nichts vorhanden. Der linke Endopodit und die beiden Exopodite der Uropoden sind abgebrochen, nur der rechte Endopodit ist teilweise erhalten.

Bemerkungen: Der Holotypus von *Palaeocuma hessi* n. gen. n. sp. befindet sich auf einer Tonschieferplatte zusammen mit 14 mehr oder weniger vollständigen Exemplaren von *Ophiopinna elegans*, die in verschiedenen Altersstadien vertreten sind. Daneben treten noch einige Posidonienschälchen sowie allerlei Lebensspuren auf. Die Pyritisierung der Ophiuren deutet auf einen erheblichen Gehalt an Schwefelwasserstoff im Schlamm dieses vorzeitlichen Meeres hin. Die anaeroben Verhältnisse führten zur Erhaltung selbst der zartesten Skelettelemente. Diesem Umstand ist auch die Fossilisation der zarten Cumaceen zu verdanken. Aus dem Vorkommen der Ophiuren im Sediment, sowie dem zarten und im mittleren Armabschnitt hochspezialisierten Skelettbau schloss HESS auf eine vorwiegend eingegrabene Lebensweise dieser Tiere. Allem Anschein nach gerieten die Schlangensterne in situ in die lebensfeindliche Zone, vielleicht infolge stärkerer Sedimentation.

Die heute lebenden Cumaceen leben entweder oberflächlich eingegraben oder werden schwimmend in höheren Wasserschichten pelagisch angetroffen (SCHÄFER, 1956). Auf dem Sediment kriechen sie nicht umher, sondern wühlen sich sofort bis mehrere cm tief im weichen, lockeren Meeresboden ein, dabei bleiben nur Vorderkörper und Atemsiphon sichtbar. Das gleichzeitige Vorkommen von zwei Cumaceen im Callovien von La Voulte, zusammen mit offensichtlich vergrabenen Schlangensternen, macht es wahrscheinlich, dass wir die Tiere auf der Tonschieferplatte in Lebensstellung vor uns haben. Die grosse Beweglichkeit der Cumaceen und damit ihre Möglichkeit, das Sediment rasch wieder zu verlassen, könnte eine Erklärung dafür sein, dass trotz der im allgemeinen sehr engen Siedlungsdichte der rezenten Formen nur zwei Individuen in den Schichten von La Voulte zum Vorschein kamen. Diese beiden Exemplare wären also dem Umstand zum Opfer gefallen, zu weit in die lebensfeindliche Zone gelangt zu sein.

Die rezenten Cumaceen sind Detritusfresser. Sie finden sich meist im lockeren Meeresgrund vergraben und kommen auch im Brackwasser vor; ja sogar aus dem Süßwasser sind sie bekannt (z. B. aus dem Süßwasser des Kamtschatkas). Allerdings zeigt es sich, dass eine Verringerung des Salzgehaltes eine Verminderung der Artenzahl nach sich zieht. Die Cumaceen finden sich fast in allen Meeresgebieten und zwar sowohl nahe dem Strand wie auch in den grösseren Tiefen. Ein und dieselbe Art vermag sogar in verschiedenen Meerestiefen zu leben. So sind

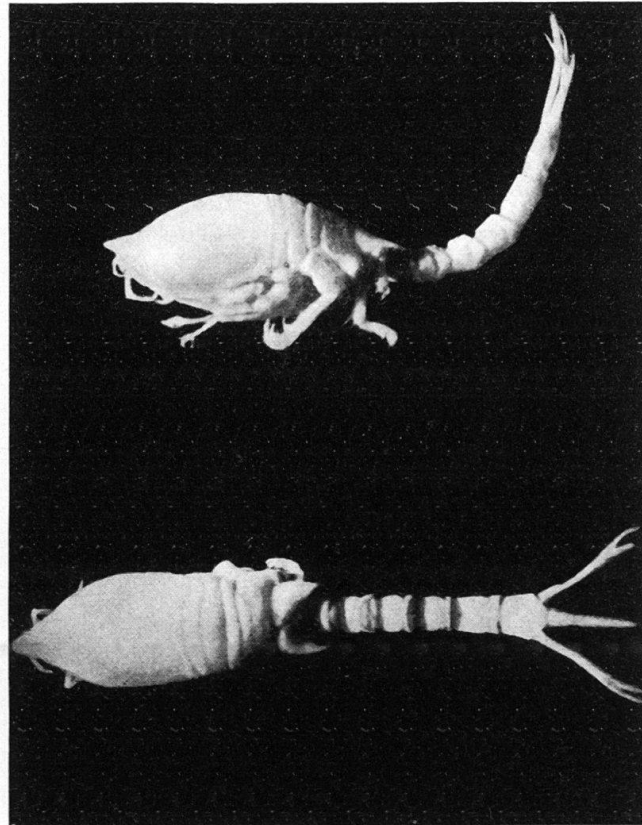


Fig. 2. *Diastylis rathkei* KRÖYER. Zum Vergleich eine grosse rezente Cumaceenform aus dem sibirischen Eismeer. $\times 2,5$.

Oben: Seitenansicht, unten: Dorsalansicht.

z. B. bei der Art *Diastylis laevis* NORMAN Meerestiefen von 9–3000 Meter angegeben. Verschiedene Beobachtungen haben gezeigt, dass im Polarmeer, ebenso wie in dem kalten Wasser der Tiefsee, die Formen allgemein grösser sind. Hingegen ist in den Meeren der gemässigten Zonen die Artenzahl eine wesentlich grössere. Es sind bislang etwa 500 Arten bekannt. Im Asowschen- und Kaspischen Meer und in deren Zuflüssen kommen nur Pseudocumiden vor. Unsere Kenntnis über die rezenten Cumaceen ist noch sehr lückenhaft.

Die Kleinheit der Cumaceenformen erschwert oftmals ihre Auffindung. Die kleinsten Arten haben eine Gesamtlänge (inklusive der terminalen Pedes spurii) von nur 1 mm, während nur wenige Arten eine Länge von kaum 35 mm erreichen. Weiters ist die Schale chitinös, sehr dünn, kaum verkalkt und brüchig, weshalb eine fossile Erhaltung fast nie möglich ist. Es ist deshalb ein ausgesprochener Glücksfall, dass Herrn H. HESS diese Cumaceenreste in die Hände gefallen sind

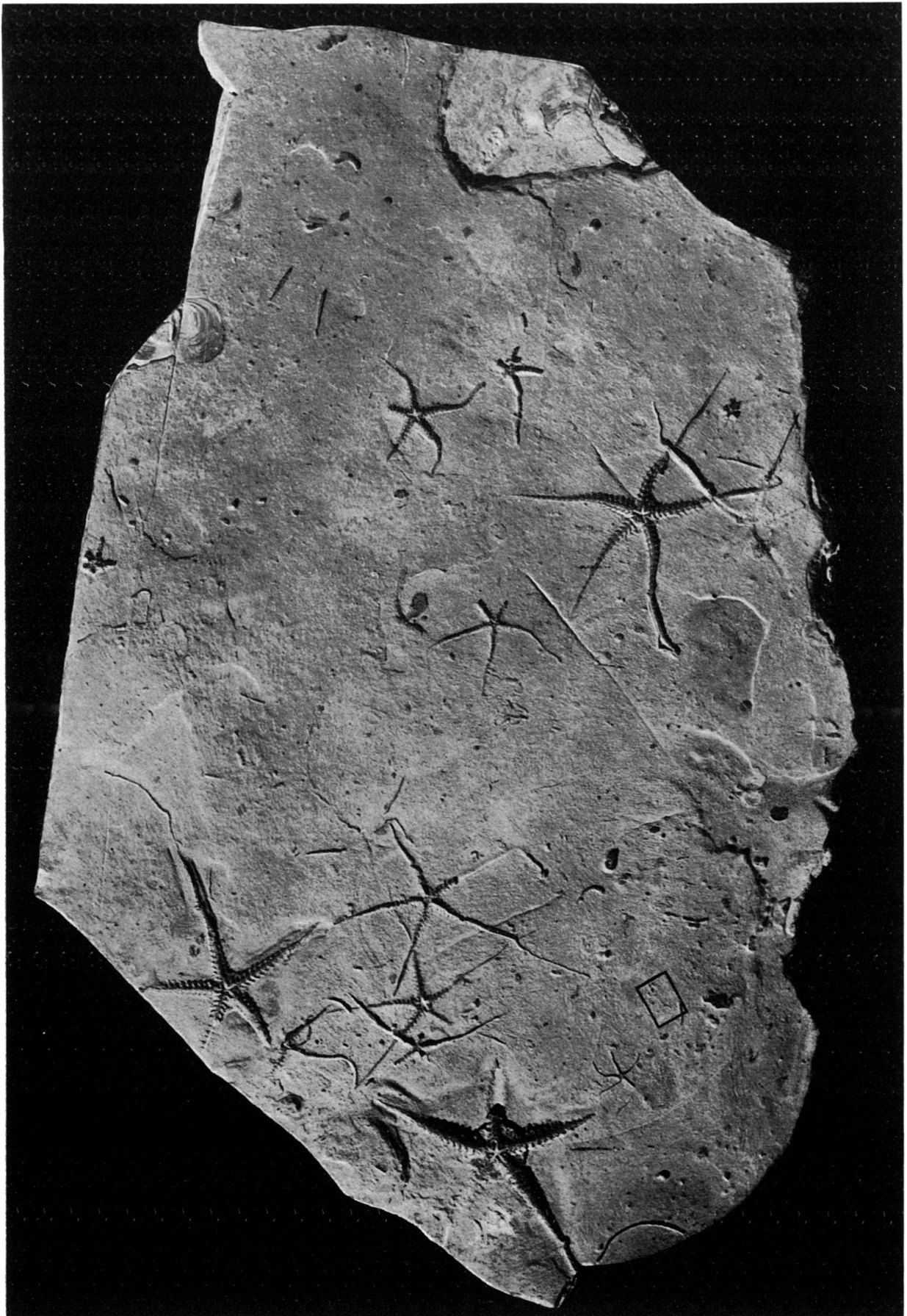
und auf diese Weise einer kritischen Untersuchung und einwandfreien Klassifizierung zugeführt werden konnten. Es ist dies das erste Mal, dass sich die Gruppe der Cumaceen in Ablagerungen der Vorzeit nachweisen liess. Durch diesen Fund wird belegt, dass die Cumaceen bereits in der Jurazeit gelebt haben und dass sie keine auffälligen Abweichungen gegenüber den heute lebenden Formen zeigen.

LITERATUR

- HESS, H. (1960): *Neubeschreibung von Geocoma elegans (Ophiuroidea) aus dem unteren Callovien von La Voulte-sur-Rhône (Ardèche)*. Eclogae geol. Helv. 53, 1.
- KRÖYER, H. (1846): *Om Cumaernes Familie*. Naturh. Tidsskr. (2), 2. (Kjøbenhavn.)
- SAYN, G., & ROMAN, F. (1928): *Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de la Voulte-sur-Rhône*. Trav. Lab. géol. Fac. Sci. Lyon, Fasc. XIII. Mém. 11.
- SCHÄFER, W. (1956): *Wirkungen der Benthos-Organismen auf den jungen Schichtverband*. Senckenbergiana lethaea 37.
- VAN STRAELEN, V. (1922): *Les Crustacés décapodes du Callovien de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche)*. Comptes Rend. Acad. Sci. Paris 175.
- (1925): *Contribution à l'étude des Crustacés décapodes de la période jurassique*. Mém. Acad. roy. Belgique (2) 7, fasc. 1.
- ZIMMER, C. (1941): *Cumacea* – in: Bronns *Klassen und Ordnungen des Tierreiches*. 5. Bd., 1. Abt., 4. Buch. [Hier ist die wesentlichste Literatur angegeben!]

Tafel I

Tonschieferplatte mit *Ophiopinna elegans* (HELLER) und, eingerahmt, dem Holotypus von *Palaeocuma hessi* nov. gen. nov. spec., unteres Callovien von La Voulte-sur-Rhône, $\times 1,2$ (Sammlung HESS). Photo H. P. WIDMER.

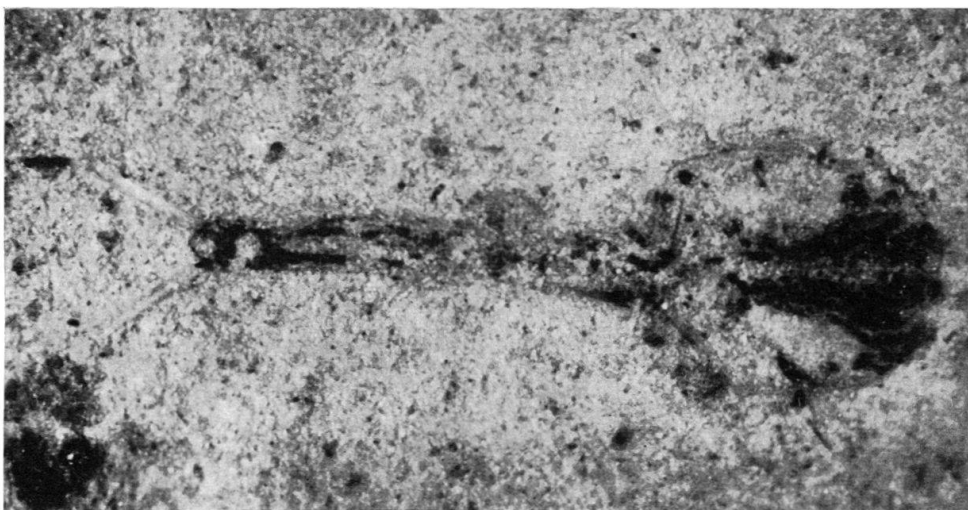
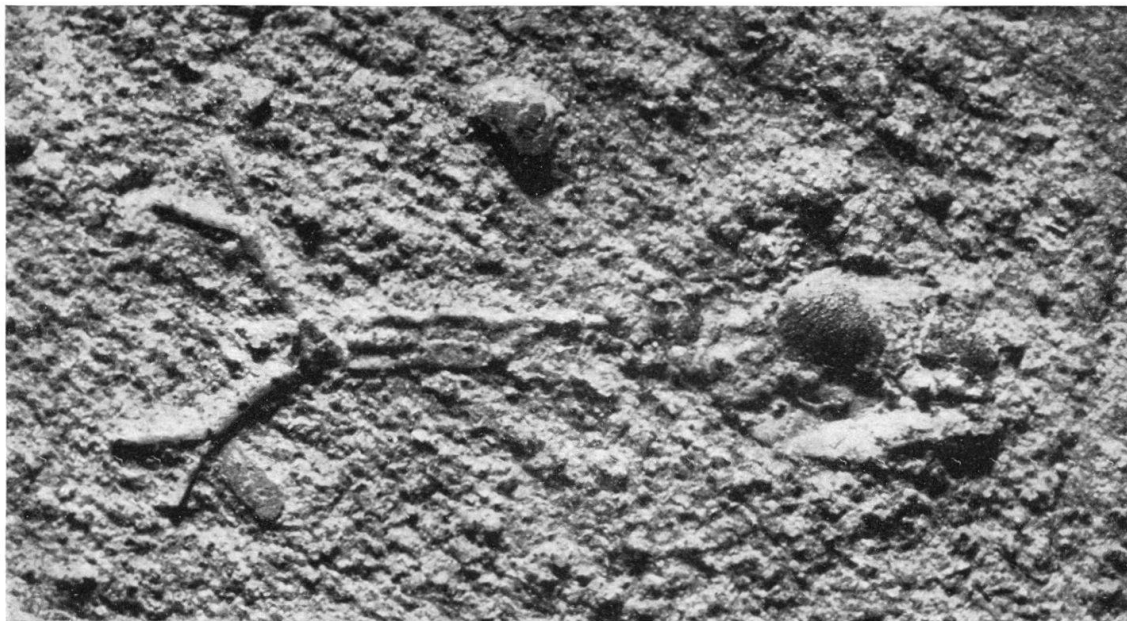


Tafel II

Die beiden Cumaceenreste, stark vergrößert.

1. Holotypus, $\times 25$.
2. Zweites Exemplar (Sammlung HESS) in diffusem Licht aufgenommen. Die Unterseite des Tieres ist dem Beschauer zugekehrt.
3. Infrarot-Aufnahme des zweiten Exemplars (die pyritisierten Stellen treten stärker hervor).
2 und 3: $\times 22,5$.

Photos: H. P. WIDMER.



14 – ALICE SCHNORF (Lausanne): **Quelques Hydrozoaires du Sénonien de Martigues (Bouches-du-Rhône ¹)** Avec 15 figures dans le texte et une planche (I).

Les calcaires du Sénonien inférieur des environs de Martigues (Coniacien-Santonien) sont formés de grands bancs de rudistes, alternant avec des calcaires tantôt plus compacts, tantôt plus marneux, qui contiennent une grande quantité d'organismes groupés en colonies massives. Dans les couches plus marneuses, ces organismes calcaires forment des rognons durs; dans les calcaires compacts, ils font corps avec la roche et sont impossibles à détacher. Ils ne sont pas répartis au hasard, mais généralement groupés par bancs.

Leur allure générale est très uniforme, mais l'observation plus attentive permet de déceler des organismes assez différents les uns des autres.

Certaines colonies sont couvertes de belles astrorhizes et appartiennent à la famille des Milleporellidae. Ils ont déjà été décrits en partie par DEHORNE (1917 et 1920) et par nous même (1958), et une *Emscheria* nouvelle, *E. intermedia* est présentée ci-après.

Mais à côté de ces Milleporellidae se trouvent des colonies très semblables extérieurement et formées également de tubes parallèles, mais l'absence complète d'astrorhizes ou de toute organisation qui s'en rapprocherait ne nous permet pas de les ranger dans cette famille. Divers caractères, tels que la microstructure de la fibre squelettique et l'arrangement des innombrables tubes parallèles tabulés les rapprochent par contre beaucoup des Milleporidiidae.

Les types des formes nouvelles décrites ci-après sont tous déposés au Musée géologique cantonal de Lausanne.

FAMILLE: MILLEPORELLIDAE YABE et SUG.

Genre: *Emscheria* SCHNORF
Emscheria intermedia sp. nov.

Fig. 1-3

Holotype: No 39455

Paratypes: Nos 39456 à 39466

Age: Sénonien (Emschérien).

Gisement: Martigues (B.-du-Rh.) (Bord de l'Etang de Berre, entre Martigues et La Mède).

Diagnose: *Emscheria* aux éléments radiaux rectilignes, mais irrégulièrement soudés de façon à former, en coupes tangentielles, des mailles de diamètre variable, souvent ouvertes. Les tabulae sont très nombreuses et se trouvent à des niveaux variables dans les tubes voisins. Microstructure granulo-fasciculée (le faisceau des fibrocristaux est envahi de granulations foncées dans toute son épaisseur), dont les fibrocristaux sont plus développés que la granulation.

Les astrorhizes sont dépourvues de canal axial; les branches latérales sont peu nombreuses, longues et peu divisées. Les éléments squelettiques ne sont pas épaissis au passage des branches astrorhizales.

¹) Présenté à l'Assemblée annuelle de la Société paléontologique suisse à Lausanne, le 12 septembre 1959.

Publié avec l'aide du Fonds national suisse de la recherche scientifique.

Dimensions: Eléments radiaux: 70–130 μ . On en compte 7 à 9 sur 2 mm. Distance des centres astrorhizaux: 5–12 mm. Diamètre des mailles du squelette: 160 à 280 μ .

Description: En surfaces et coupes tangentielles, le réseau est irrégulier; les mailles sont souvent ouvertes. Les branches astrorhizales coupent, ici et là, l'agen-



Fig. 1. *Emscheria intermedia* sp. nov. Coupe radiale dans l'holotype. 8,5 fois.

cement du squelette sans que les éléments en soient épaissis sur leur passage, comme chez *E. nerthensis* Schnorf. A part cette particularité, les astrorhizes sont assez semblables à celles de *E. nerthensis*, avec leurs longues branches peu nombreuses et peu divisées, leurs centres peu individualisés. Ces derniers sont surtout visibles sur les surfaces naturelles usées par l'érosion.

La microstructure présente des faisceaux très nets de fibrocristaux. La granulation est moins marquée que chez *E. nerthensis*.

Un autre caractère distinctif de cette espèce est le grand nombre de tabulae qui interrompent les tubes radiaux et ne se maintiennent au même niveau que sur de très courtes distances, quelques tubes adjacents seulement, très rarement sur de grandes longueurs.

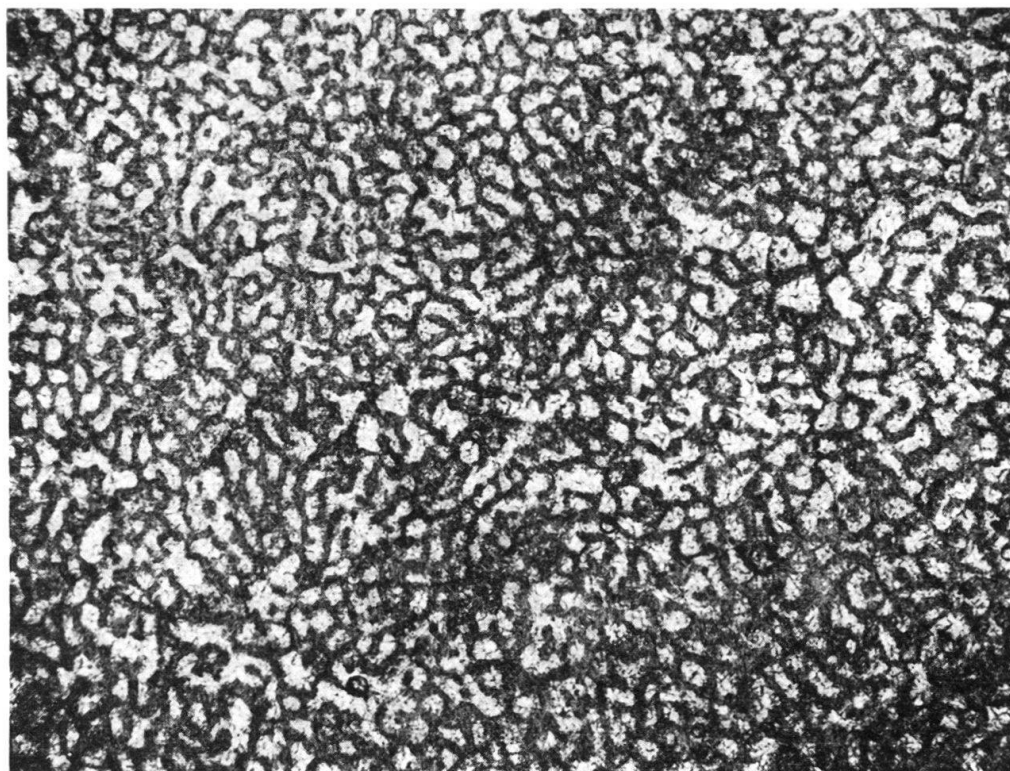


Fig. 2. *Emscheria intermedia* sp. nov. Coupe tangentielle dans l'holotype, 8,5 fois.

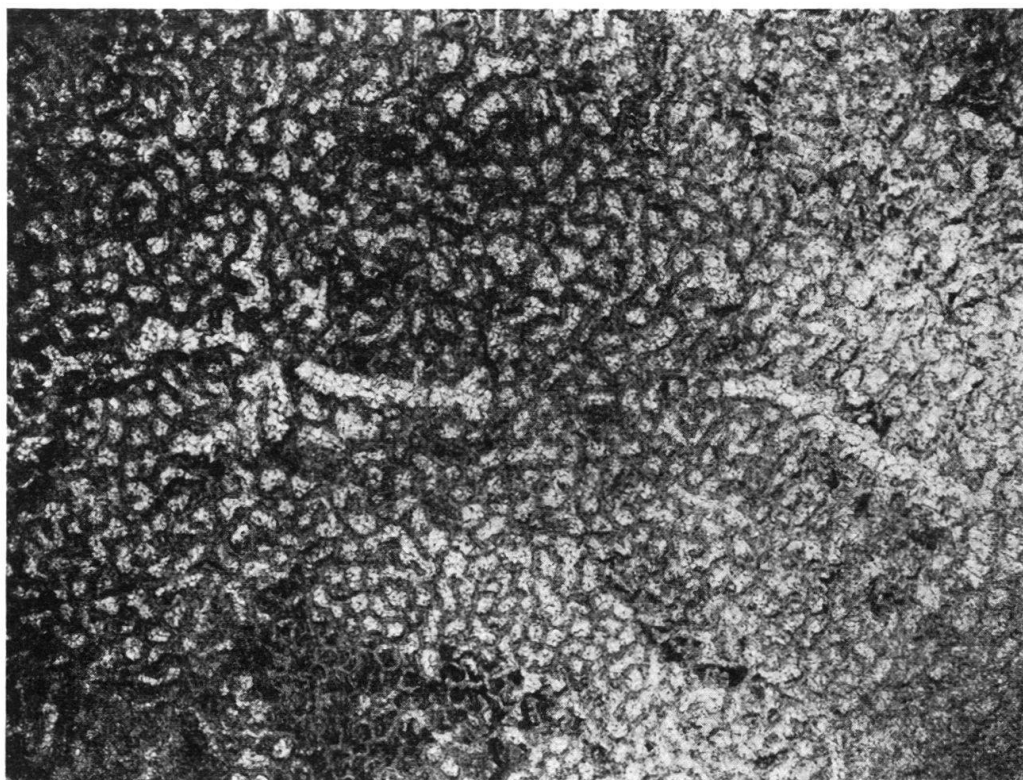


Fig. 3. *Emscheria intermedia* sp. nov. Coupe tangentielle dans le paratype No 39458, montrant une astrorhize, 8,5 fois.

Affinités: Cette espèce est, parmi les *Emscheria*, celle qui se rapproche le plus de *Milleporella* par l'allure de son squelette et le manque d'épaississement des éléments squelettiques sur le passage des branches astrorhizales, d'où son nom.



Fig. 4. *Emscheria intermedia* var. *tenuis* sp. nov. var. nov. Coupe radiale dans l'holotype. 8,5 fois.

Emscheria intermedia var. *tenuis* var. nov.

Fig. 4-6

Holotype: No 39467

Paratypes: Nos 39468 à 39470

Age: Sénonien (Emschérien).

Gisement: Martigues (B.-du-Rh.), Bord de l'Etang de Berre, entre Martigues et La Mède.

Diagnose: La diagnose est identique à celle de *E. intermedia* sp. nov. excepté pour les dimensions. Le squelette de la variété *tenuis* est beaucoup plus fin, les astrorhizes plus rapprochées.

Dimensions: Eléments radiaux: 60–100 μ . On en compte 8 à 11 sur 2 mm. Diamètre des mailles: 120 à 200 μ . Distance des centres astrorhizaux: 5 à 7 mm.

FAMILLE: MILLEPORIDIIDAE YABE et SUG.

Genre: *Tubuloparietes* gen. nov.

Génotype: *T. constans* sp. nov.

Diagnose: Colonies massives, en rognons. Le squelette est formé d'éléments radiaux soudés en loges tabulées fermées, de section grossièrement arrondie, paral-

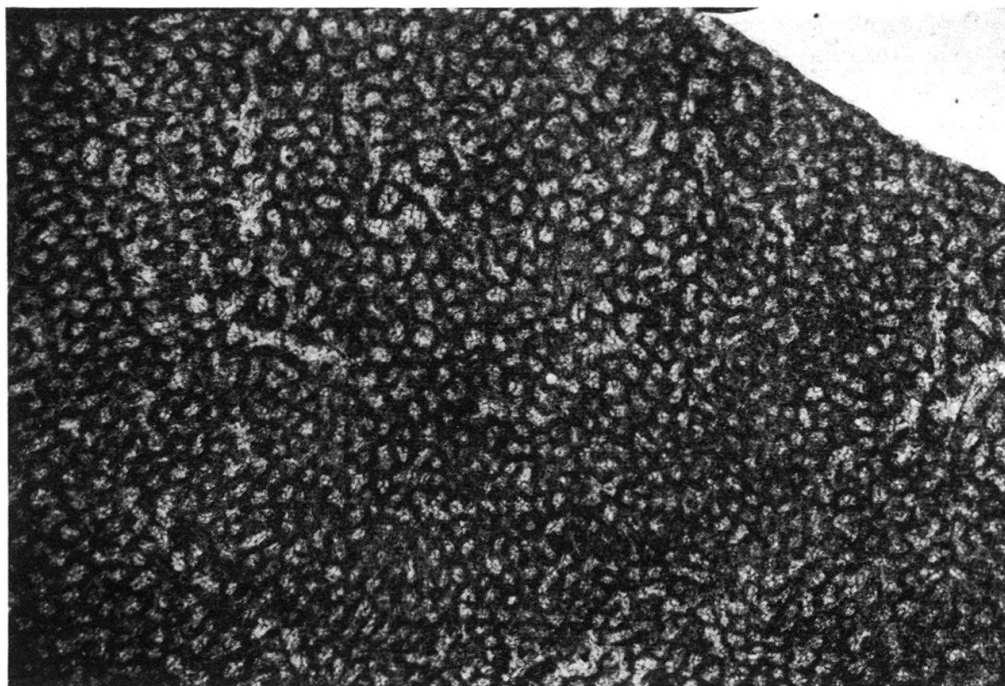


Fig. 5. *Emscheria intermedia* var. *tenuis* sp. nov. var. nov. Coupe tangentielle dans l'holotype 8,5 fois.

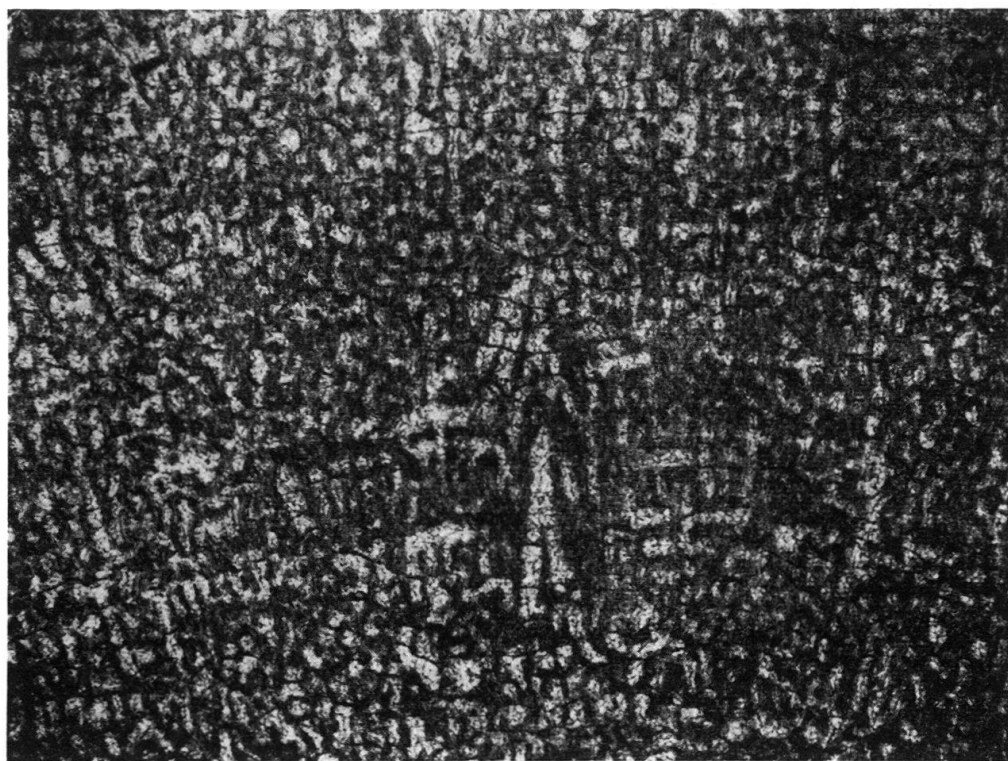


Fig. 6. *Emscheria intermedia* var. *tenuis* sp. nov. var. nov. Coupe radiale traversant une astro-rhize dans le paratype No 39569, 8,5 fois.

lèles entre elles et souvent très longues. Elles rayonnent en tous sens autour du centre de la colonie. Les interstices entre les loges sont comblés par un lacs de fibres squelettiques qui forment entre elles de petits tubes secondaires, orientés en tous sens. Ces canaux débouchent, soit dans les tubes principaux, soit à la surface de la colonie. Il n'y a pas trace d'astrorhizes.

La microstructure est granulo-fasciculée avec granulation dominante.

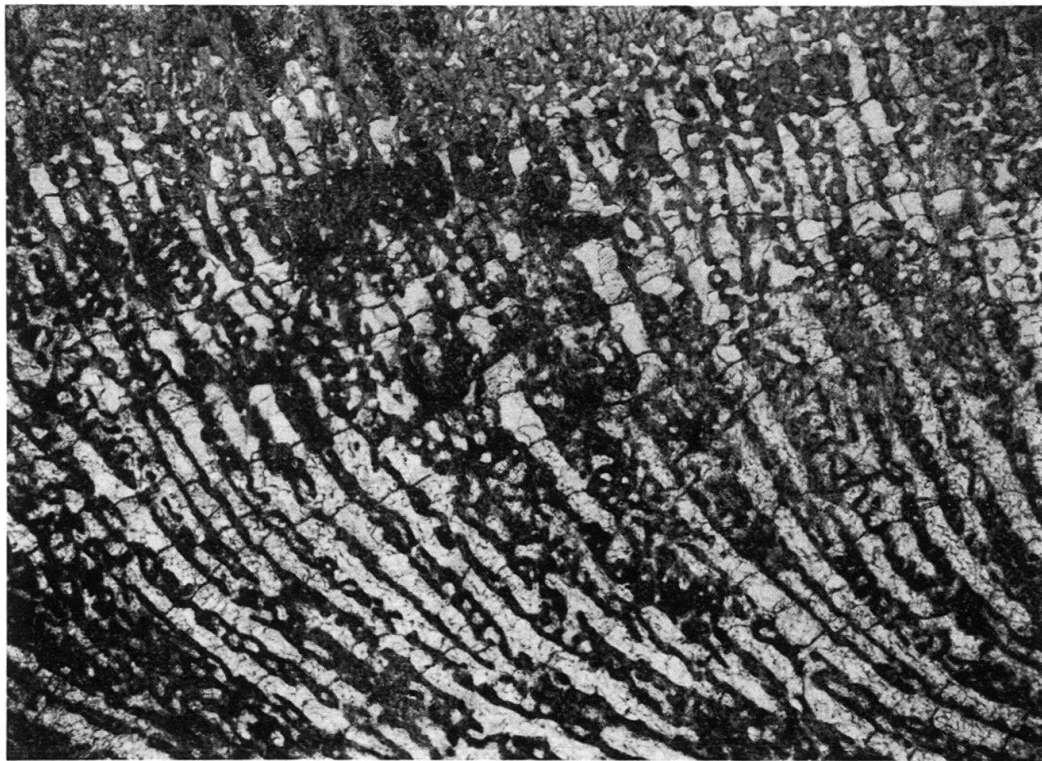


Fig. 7. *Tubuloparietes constans* gen. nov. sp. nov. Coupe radiale dans l'holotype. 8,5 fois.

Tubuloparietes constans sp. nov.

Fig. 7 – 9 Pl. 1 – fig. 1 et 2

Holotype: No 39471

Paratypes: Nos 39472 à 39482

Age: Sénonien (Emschérien).

Gisement: Martigues (B.-du-Rh.). Carrière à droite de la route du Sausset, à la sortie de la ville.

Matériel étudié: 19 colonies, dont deux proviennent de la falaise qui borde l'Etang de Berre entre Martigues et La Mède.

Diagnose: Voir celle du genre *Tubuloparietes*.

Dimensions: Eléments radiaux: 40–120 μ (90 très couramment). On en compte 4–9 sur 2 mm. suivant que la coupe passe par les parois mitoyennes ou par les interstices canaliculés. Diamètre des loges tubulaires: 140–360 μ . Diamètre des canaux secondaires: 40–120 μ .

Description: Les colonies ont la forme de gros rognons à l'intérieur desquels la croissance s'effectue dans toutes les directions en éventail, d'une façon régulière, sans aucune trace de périodicité. En coupes ou surfaces tangentielles (fig. 8 et 9),

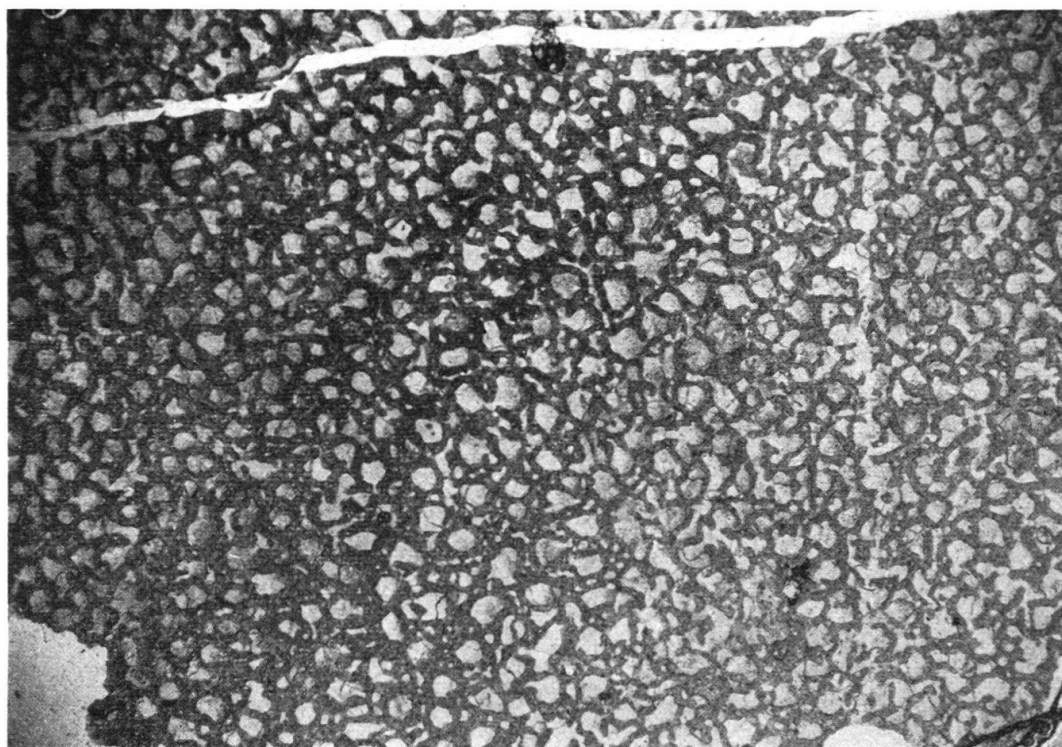


Fig. 8. *Tubuloparietes constans* gen. nov. sp. nov. Coupe tangentielle dans l'holotype. 8,5 fois.

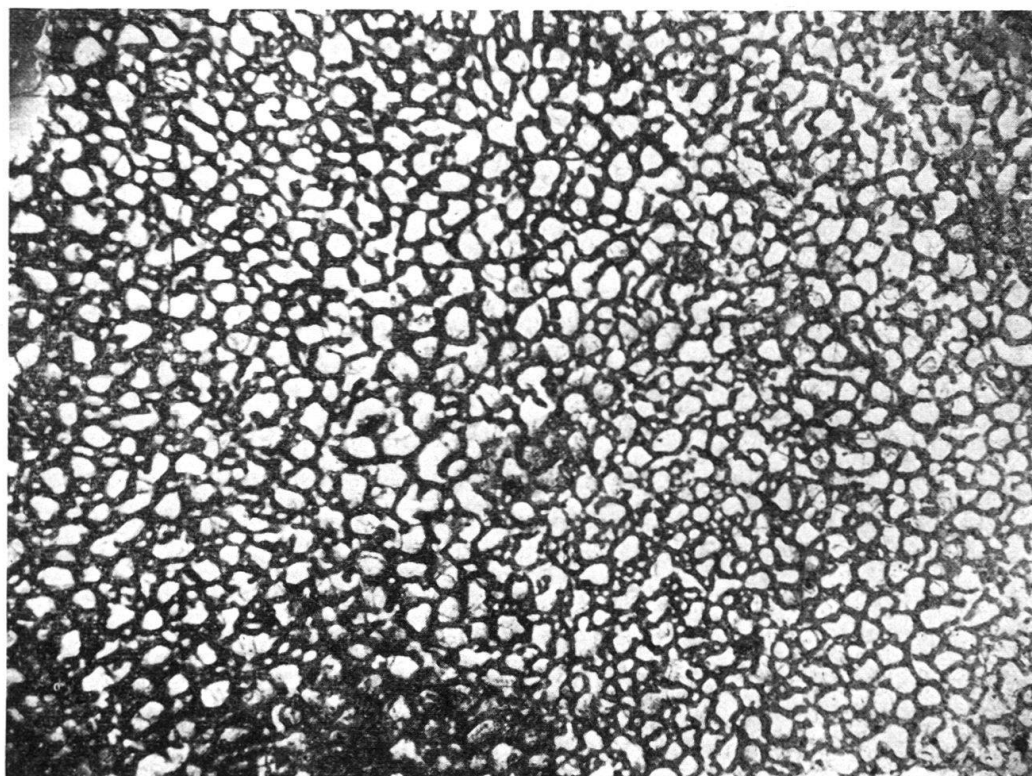


Fig. 9. *Tubuloparietes constans* gen. nov. sp. nov. Coupe tangentielle dans le paratype No 39478. 8,5 fois.

le squelette est un réseau assez régulier de mailles arrondies, parfois ouvertes. L'interstice laissé dans l'angle des mailles est rempli de tissu squelettique perforé de menus pores arrondis. Ce sont les orifices des petits canaux secondaires.

En coupes et surfaces polies radiales (fig. 7 et Plan I, fig. 1), de très longs tubes parallèles, ou légèrement divergents à cause de la croissance sphérique de la colonie, sont séparés, soit par une paroi simple, soit par une mince bande de tissu vermiculé. Lorsque la coupe passe par la paroi mitoyenne entre deux tubes, on a la coupe d'un élément radial simple; lorsqu'au contraire, la coupe passe par l'interstice qui se trouve entre les cellules tubulaires, elle coupe le tissu vermiculé qui le remplit. Ce tissu est formé de trabécules qui ménagent entre elles des canalicules. Ceux-ci viennent déboucher, soit verticalement entre les mailles du squelette, sous la forme de petits pores dans les coupes tangentielles, soit latéralement dans les tubes verticaux eux-mêmes (fig. 9 et Pl. I, fig. 1 et 2).

Par la croissance de la colonie, les tubes se multiplient par simple division à des niveaux tout à fait variables. L'apparition d'une nouvelle loge semble totalement indépendante des canaux secondaires. Ces derniers ne sont donc pas de jeunes loges en formation par bourgeonnement, mais représentent un autre système de canalisation, en relation avec les tubes, mais indépendant d'eux.

Chez ces organismes, il n'y a pas trace d'astrorhizes ou de tout autre organisation des tubes les uns par rapport aux autres. Le réseau est partout uniforme.

Les seules variations que l'on puisse observer dans l'organisation du squelette sont dans la proportion réciproque des tubes parallèles et du tissu interstitiel. Certaines parties de la colonie, particulièrement dans les zones de croissance vigoureuse et constante, présentent des tubes très réguliers, accolés les uns aux autres qui laissent peu de place au tissu interstitiel. D'autres parties au contraire, qui correspondent au début de la vie de la colonie ou à des périodes troublées par un apport étranger au sein de la masse, présentent un squelette moins régulier. Les tubes, plus étroits et moins bien développés, sont noyés dans la masse du tissu interstitiel. Ces formations semblent donc une forme d'adaptation momentanée à des conditions de vie inhabituelles et précaires. Toutefois, le tissu interstitiel est toujours présent.

Les canalicules qui lardent ce tissu, ne cheminent pas parallèlement aux tubes principaux, mais sillonnent en tous sens la paroi épaissie. On ne voit jamais, même dans les coupes radiales très bien orientées, des piliers séparés sur une certaine distance, par un canalicule coupé longitudinalement. Mais on voit au contraire fréquemment des sections transversales de ces canalicules dans les coupes radiales (fig. 8 et 9). Peut-on considérer cette formation comme une ébauche de tissu coenosarc?

Microstructure: Par fort grossissement, la fibre squelettique apparaît uniformément grise, formée de fines granulations régulièrement disséminées au sein de la fibre. En même temps, on peut discerner de fines aiguilles de calcite cristallisée, qui se dirigent vers le haut, tout en s'écartant de l'axe de la fibre vers l'extérieur. Cette fasciculation est nette quoique peu marquée dans la granulation qui domine. Les fibres squelettiques sont finement bordées d'un liseré foncé de fines granulations, et même si cette granulation manque, la fibre est toujours très bien délimitée et ne se confond pas avec la calcite de remplissage. Il n'y a jamais trace d'un axe foncé au centre de la fibre.

La dimension des éléments squelettiques varie très peu, soit d'une colonie à l'autre, soit au sein d'un même spécimen. Une seule colonie, le paratype 39476, présente, près du centre, une zone plus fine, surtout par le diamètre des mailles. Le squelette y est aussi moins régulier, les tubes incomplètement soudés. Ce phénomène est probablement dû aux difficultés d'établissement de la jeune colonie.

Position systématique: L'absence totale d'organisation stellaire telle que calices ou astrorhizes; l'absence également de latilaminae ou autre manifestation de périodicité dans la croissance; la présence, au contraire, de longs tubes tabulés parallèles et la microstructure de la fibre squelettique rapproche ces organismes des Milleporidiidae et de *Milleporidium* en particulier. Toutefois, la microstructure diffère légèrement de celle de ce genre, chez lequel la fasciculation est plus nette, au détriment de la granulation. L'organisation du squelette est aussi différente chez *Tubuloparietes*, avec son tissu interstitiel lardé de canalicules, qui ne se retrouve nullement chez *Milleporidium*. La découverte et l'étude d'autres formes voisines permettront peut-être de mieux situer la position systématique de ce genre nouveau, placé provisoirement dans la famille des Milleporidiidae.

Tubuloparietes simplex sp. nov.

Fig. 10 à 15

Holotype: No 39504

Paratypes: Nos 39505 à 39507

Age: Emschérien

Gisement type: Martigues (B.-du-Rh.). Carrière à droite de la route du Sausset, à la sortie de la ville.

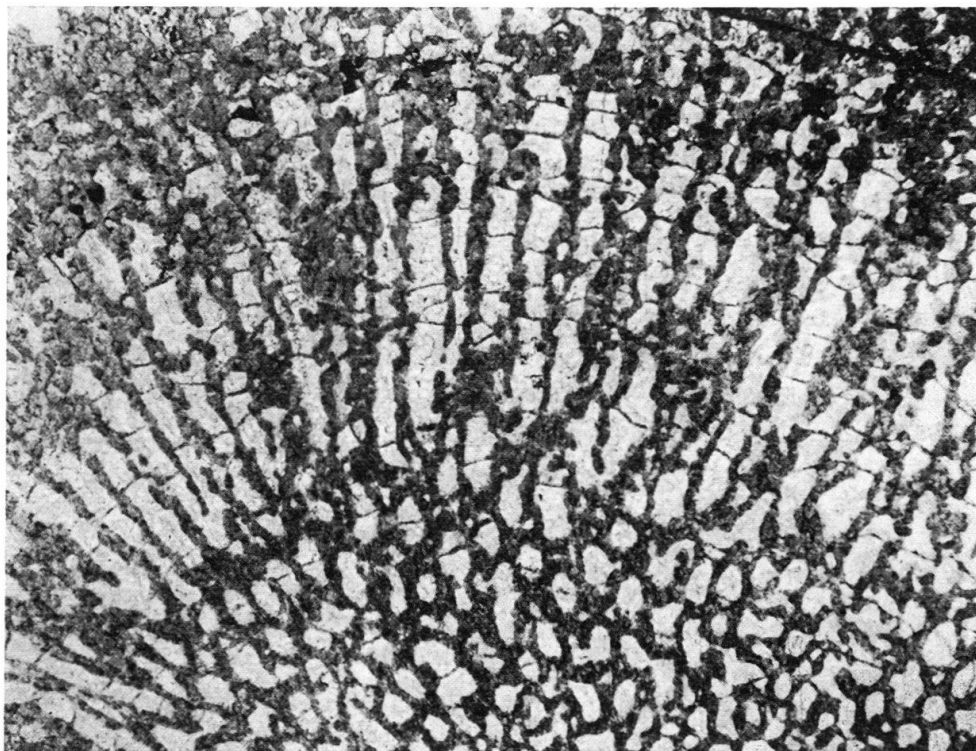


Fig. 10. *Tubuloparietes simplex* gen. nov. sp. nov. Coupe radiale dans l'holotype. 8,5 fois.

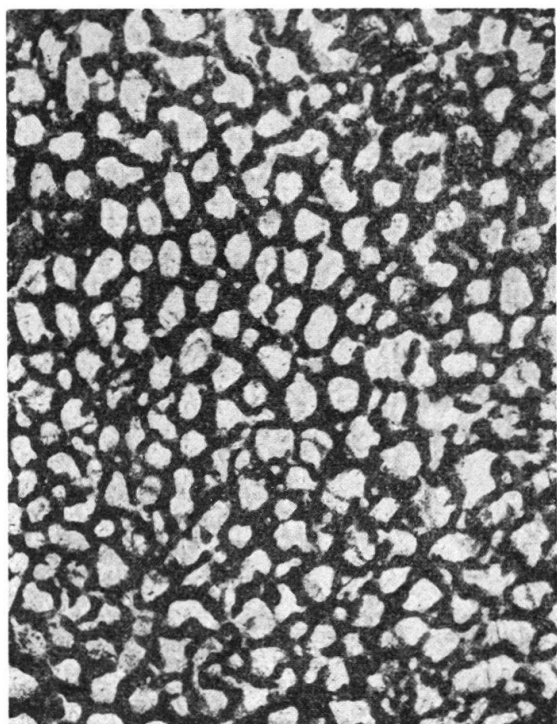


Fig. 11. *Tubuloparietes simplex* gen. nov. sp. nov. Coupe tangentielle dans l'holotype. 8,5 fois.

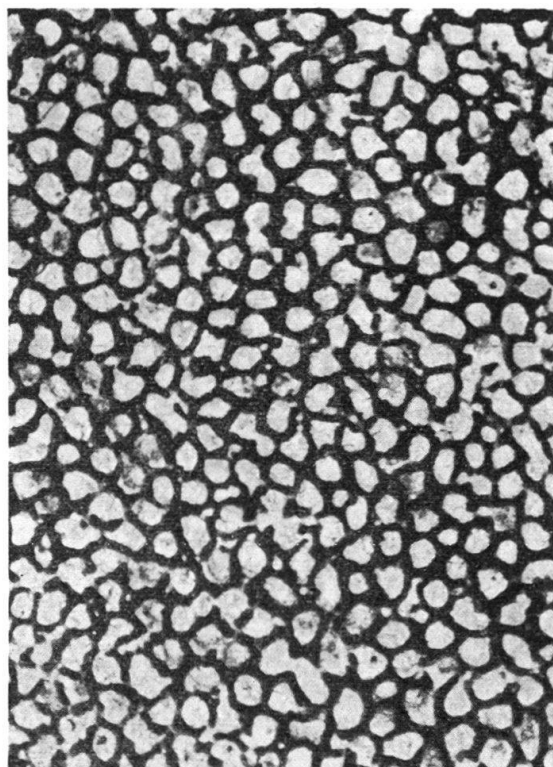


Fig. 12. *Tubuloparietes simplex* gen. nov. sp. nov. Coupe tangentielle dans le paratype No 39507. 8,5 fois.

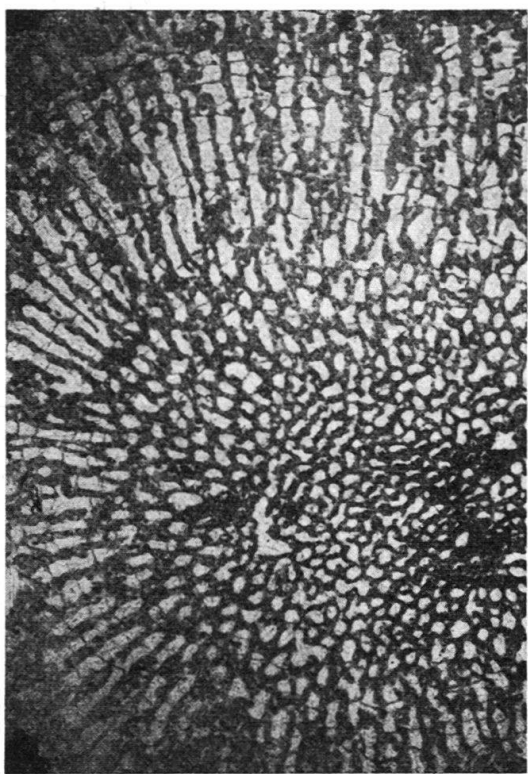


Fig. 13. *Tubuloparietes simplex* gen. nov. sp. nov. Coupe passant par le centre du rognon. Holotype. 5 fois.

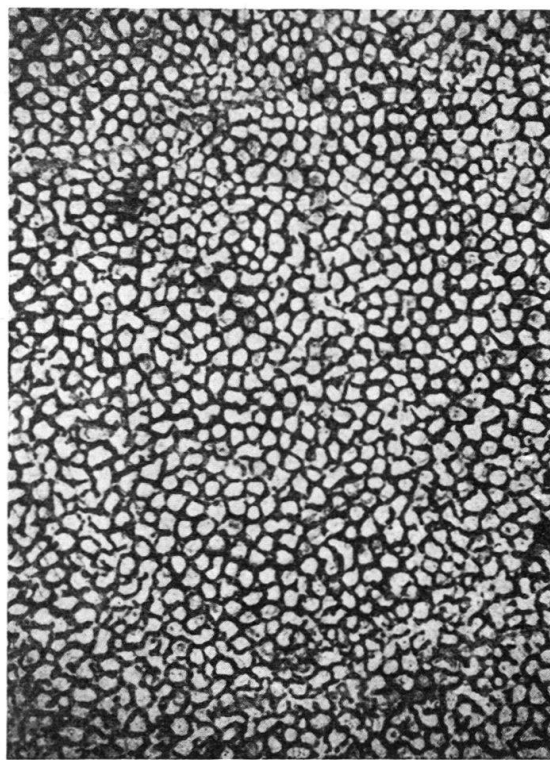


Fig. 14. *Tubuloparietes simplex* gen. nov. sp. nov. Coupe tangentielle dans le paratype No 39507. 5 fois.

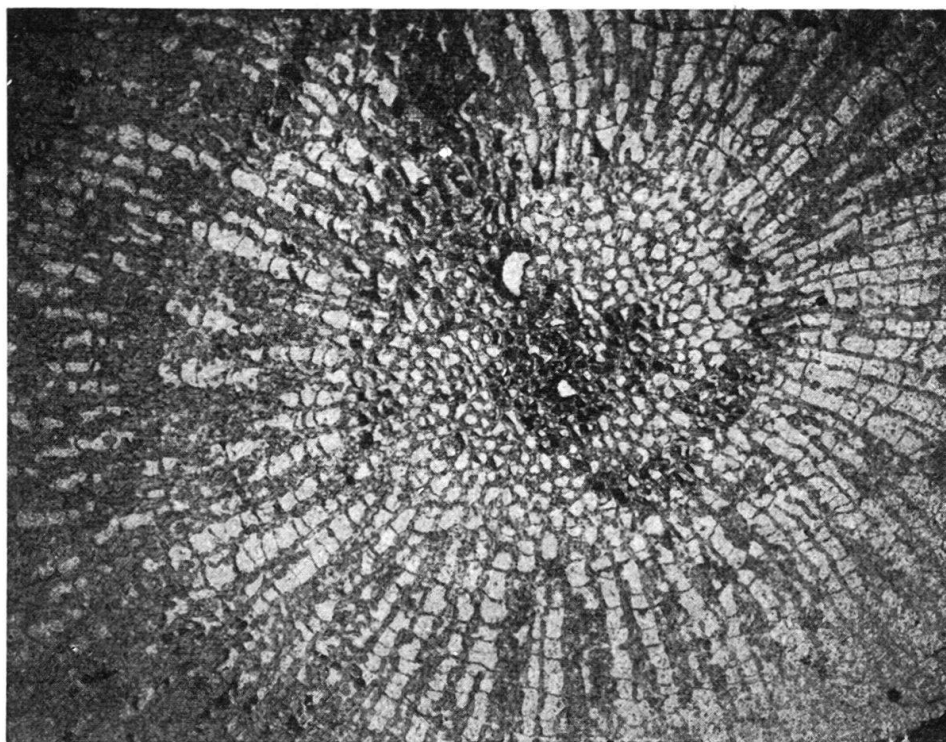


Fig. 15. *Tubuloparietes simplex* gen. nov. sp. nov. Coupe passant par le centre du rognon. Colonie No 39509, provenant des bords de l'Etang de Berre. 5 fois.

Matériel étudié: 16 colonies dont 9 proviennent du gisement type, 6 des bords de l'Etang de Berre, entre La Mède et Martigues et 1 des bords de l'Etang de Caronte.

Diagnose: *Tubuloparietes* au squelette très grossier. Eléments radiaux robustes et rectilignes. Tissus interstitiel (trabécules et canalicules secondaires) peu abondant.

Dimensions: Eléments radiaux: 100–200 μ , on en compte 4 à 6 sur 2 mm. Diamètre des mailles: 200–400 μ .

Description: La partie centrale des rognons est constituée par un lacis informe de trabécules qui s'organisent vers l'extérieur pour former les éléments radiaux. Ceux-ci, très robustes, rayonnent de tous côtés vers l'extérieur et se soudent pour former des loges tabulées et fermées. Le tissu interstitiel, composé de trabécules et de canalicules secondaires, est moins abondant que chez le génotype.

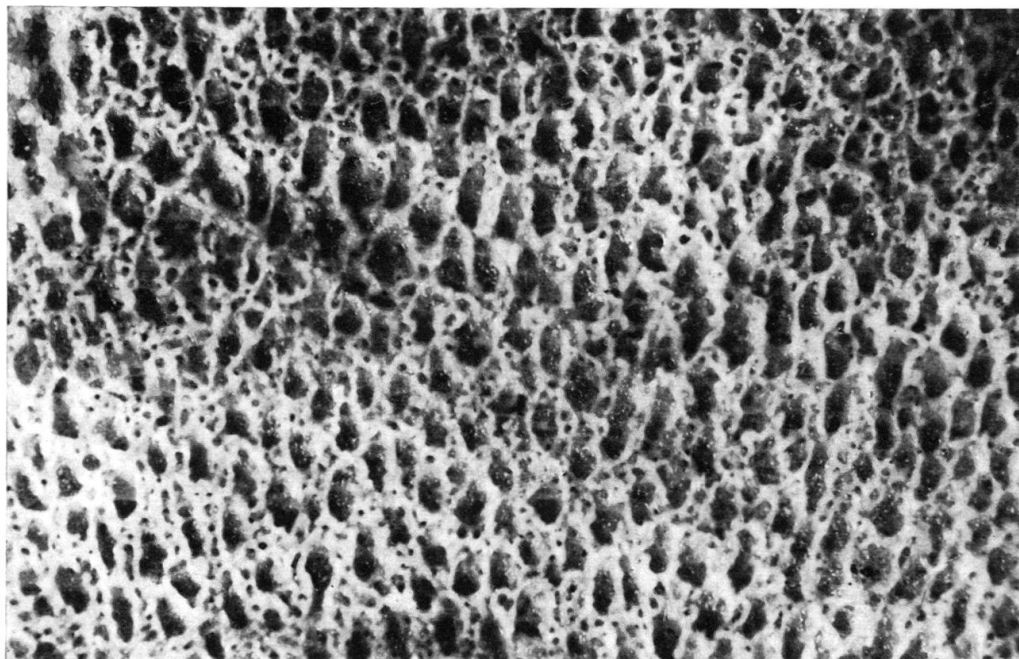
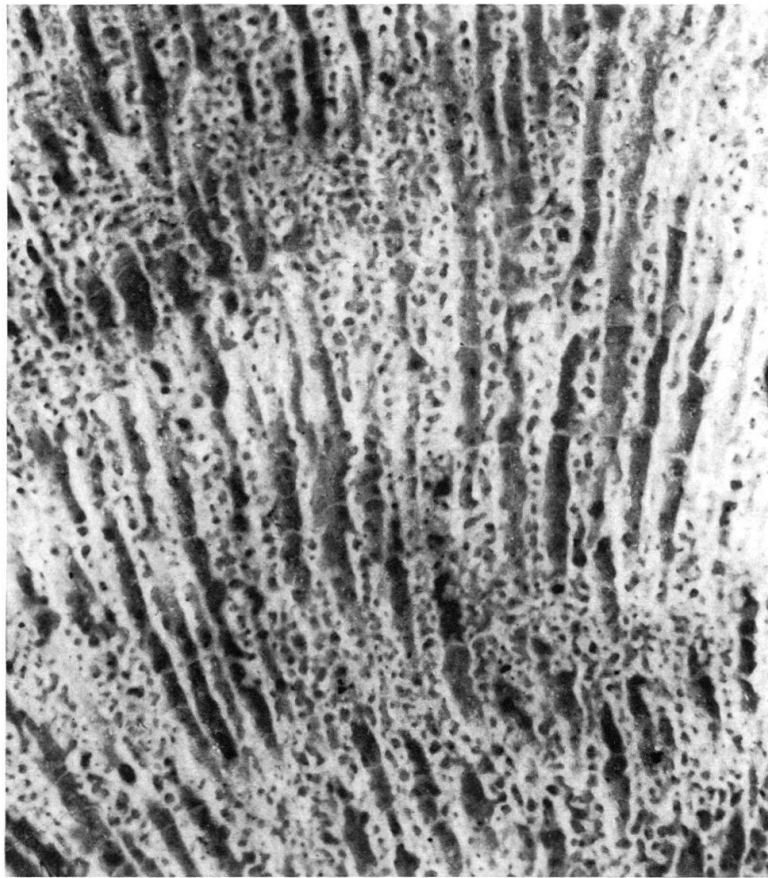
BIBLIOGRAPHIE

- DEHORNE, Y. (1917): *Sur la présence du genre Stromatoporella Nicholson dans le Sénonien des environs de Martigues (Bouches du Rhône)*. C. R. Acad. Sc. Paris. Vol. 165, p. 67.
 – (1920): *Les Stromatoporoïdés des terrains secondaires*. Mém. Carte géol. France. Paris 1920.
 SCHNORF, A. (1958): *A propos de Stromatoporella haugi Dehorne et de quelques formes voisines du Sénonien de Martigues (B. du Rh.)*. Eclogae geol. Helv. 51, n° 2, 1958.

Planche 1

Fig. 1. *Tubuloparietes constans* gen. nov. sp. nov. Surface polie radiale dans le paratype 39480, 8 fois env.

Fig. 2. *Tubuloparietes constans* gen. nov. sp. nov. Surface polie oblique dans l'holotype. 8 fois env.



15 – ALICE SCHNORF (Lausanne): **Disparistromaria**, un **Actinostromariidae** nouveau du Valanginien d'Arzier (Jura vaudois ¹) Avec 5 figures dans le texte.

Les «Marnes d'Arzier», mentionnées pour la première fois et ainsi nommées par JACCARD en 1869, forment la base du Valanginien supérieur. Elles sont intercalées entre les «marbres bâtards» du Valanginien inférieur et les calcaires spathiques qui leur succèdent généralement dans le Jura vaudois. Ce complexe marno-calcaire très fossilifère est peu étendu géographiquement et présente un maximum de développement dans la carrière de la Violette, entre Arzier et St-Cergue (Jura vaudois), où il atteint 3 à 4 m d'épaisseur.

L'intérêt de ces masses réside dans la richesse de leur faune, récoltée déjà par de nombreux paléontologues, et spécialement dans le nombre extraordinaire de Stromatoporoïdes qu'on y rencontre. De LORIOU avait déjà été frappé par ces colonies digitées dont il a fait des spongiaires, les *Actinofungia arzierensis* de Loriol, qui sont en réalité des *Steinerella loxola* Steiner.

De nombreuses espèces voisinent dans ces marnes qui feront l'objet d'une étude ultérieure, mais un genre est particulièrement intéressant par son anatomie intermédiaire entre *Actinostromaria* Munier-Ch. et *Steinerella* Lecompte, deux genres également bien représentés à Arzier, c'est *Disparistromaria* gen. nov.

Disparistromaria gen. nov.

Génotype: *D. tenuissima* sp. nov.

Diagnose: Squelette formé d'un lacis trabéculaire désordonné. Les éléments radiaux et tangentiels ne se distinguent pas; ils sont de même taille et dirigés en tous sens. En coupe tangentielle, le réseau des mailles irrégulières, ouvertes ou fermées, est partout uniforme, tandis qu'en coupe radiale, les éléments squelettiques sont sporadiquement alignés le long des canaux astrorhizaux. Les astrorhizes ne sont pas individualisées; elles ne sont représentées que par de minces canaux verticaux ou parfois obliques qui sillonnent le squelette. La microstructure est radiale: axe foncé granulé entouré d'un manchon de fibro-cristaux perpendiculaires à l'axe.

Observations: C'est avec beaucoup de réticence que nous rangeons provisoirement ce genre dans la famille des Actinostromariidae. La microstructure en est identique; le squelette est également formé de trabécules bien individualisées, à l'exclusion de parois ou de planchers. Mais chez *Disparistromaria*, on ne retrouve nullement l'organisation orthogonale des *Actinostromaria*, et les astrorhizes si magnifiquement individualisées dans ce dernier genre sont réduites, ici, à de minces branches isolées, d'où le nom donné à ce genre.

Nous n'avons toutefois pas voulu charger la systématique d'une famille de plus pour ce seul genre. Lorsque d'autres formes pourront être rapprochées de *Disparistromaria*, peut-être sera-t-il alors indiqué de les grouper en une famille nouvelle.

¹) Présenté à l'Assemblée annuelle de la Société paléontologique suisse à Lausanne, le 12 septembre 1959.

Disparistromaria tenuissima gen. nov. sp. nov.

Fig. 1 à 5

Holotype: N° 39510.

Paratypes: Nos 39511 à 39530 du Musée géologique cantonal de Lausanne et deux colonies de la collection Roessinger du Muséum d'Histoire naturelle à Genève.

Age: Valanginien.

Gisement: Carrière de la Violette, Arzier (Jura vaudois).

Diagnose: Voir la diagnose du genre. Dimensions: Eléments radiaux et tangentiels sont indiscernables et mesurent $60\ \mu$ (extrêmes mesurés: $40\ \mu$ et $100\ \mu$). Les canaux astrorhizaux, très constants, ont $80\ \mu$ de diamètre (extrêmes: $60\ \mu$ et $100\ \mu$).



Fig. 1. *Disparistromaria tenuissima* gen. nov. sp. nov. Coupe radiale dans l'holotype.

Les astrorhizes, non différenciées, sont constituées par des canaux verticaux ou obliques étroits. Les branches tangentiels sont très rares. Microstructure radiale.

Description: La plupart des colonies sont étalées en lames gauchies ou très désordonnées. Quelques-unes, plus massives, ont pris la forme d'un champignon, dont la partie inférieure du chapeau est feuilletée. Les couches successives, soudées en une masse dans le centre, s'individualisent à la périphérie, se décollent des précédentes pour former des volants ondulés, toujours plus larges. La surface, très gauchie, se boursoufle parfois en protubérances variables de forme et de dimension, qui peuvent s'accroître en digitations de 3 à 4 cm. La caractéristique de ces colonies est la croissance horizontale et la formation de larges lames ondulées et indépendantes, séparées les unes des autres par des apports de sédiments. La dimension des colonies varie entre quelques centimètres et 25 cm.

Les surfaces naturelles sont finement vermiculées, sans traces visibles d'astrorhizes, sinon, ici et là, des branches éparses. Sur une soixantaine de colonies étudiées

deux seules nous ont donné une très vague ébauche de centre astrorhizal; de même, une coupe unique contient une astrorhize mal formée, organisée autour d'un centre. Il semblerait donc que le système astrorhizal soit tout de même centré, mais d'une façon très peu apparente.

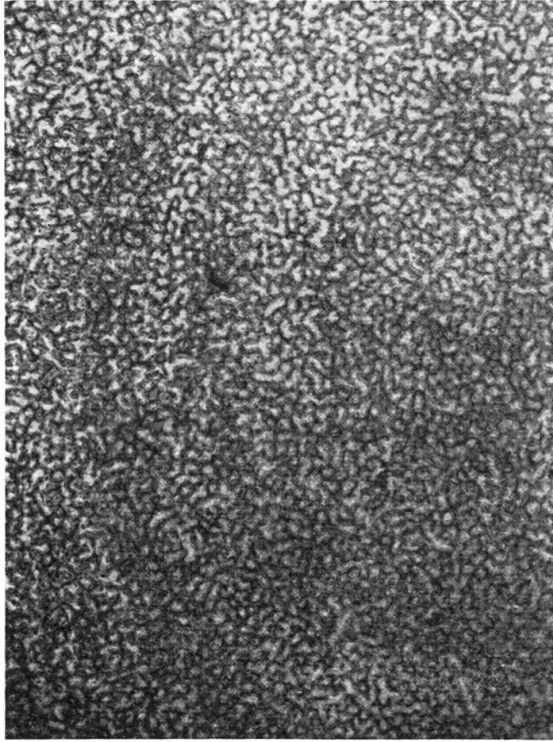


Fig. 2. *Disparistromaria tenuissima*. Coupe tangentielle dans l'holotype.

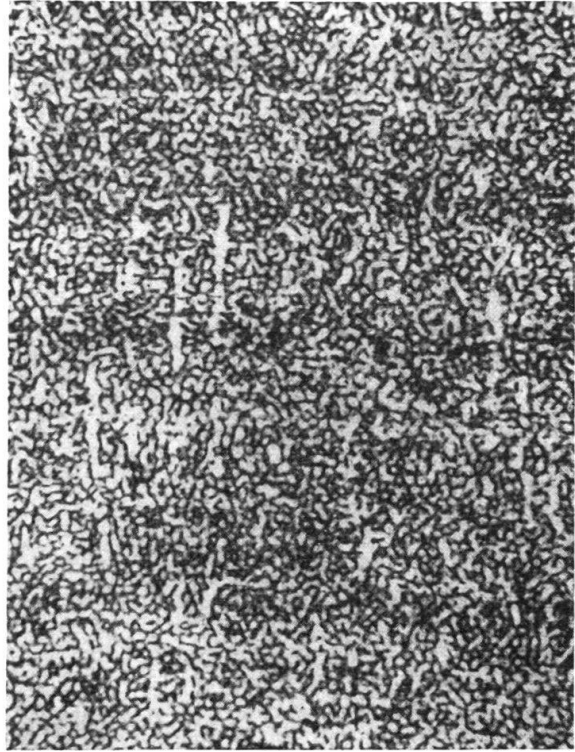


Fig. 3. *Disparistromaria tenuissima*. Coupe radiale dans un paratype du Musée de Genève.



Fig. 4. *Disparistromaria tenuissima*. Coupe radiale dans le paratype 39514.

En section sagittale, le squelette présente des zones de croissance successivement claires et foncées, constituées par un léger épaissement périodique des éléments squelettiques. L'axe de la fibre reste constant, mais les fibro-cristaux qui s'en écartent sont légèrement plus longs dans les zones claires, réduisant ainsi les espaces vides. L'allure générale du squelette ne change pas pour autant. Ces zones de

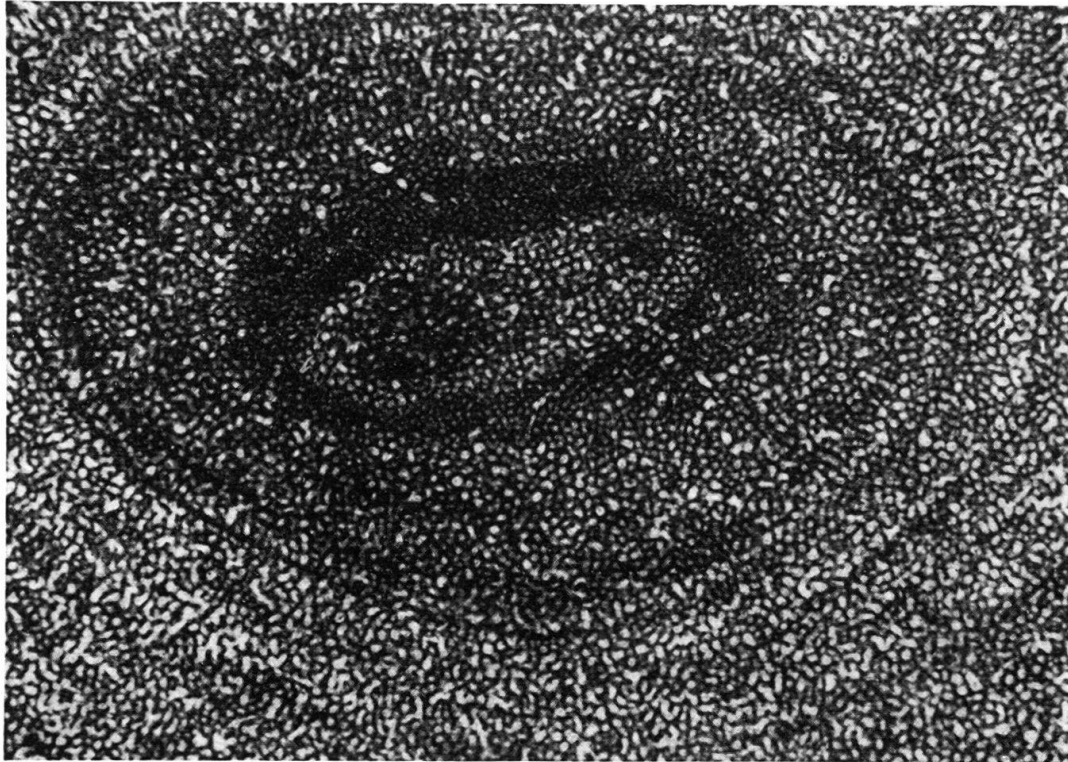


Fig. 5. *Disparistromaria tenuissima*. Coupe tangentielle dans le paratype 39513.
Les grossissements sont tous de 8,5 fois.

croissance sont d'épaisseur variable; d'un bon millimètre dans certains spécimens, plus réduites chez d'autres, elles sont très indistinctes ailleurs. (fig. 3, 4 et surtout 5).

Le tissu squelettique est très fin. Eléments radiaux et tangentiels sont semblables et confondus en un lacis désordonné aussi bien en coupes radiales que tangentielles. Dans ces dernières, le squelette forme des mailles irrégulières, tantôt fermées, tantôt ouvertes en forme de hiéroglyphes. Ce caractère désordonné est à l'origine du nom donné au genre et le distingue nettement des *Actinostromaria* orthogonaux.

L'alignement sporadique des éléments radiaux provient du passage des branches astrorhizales verticales.

Le diamètre des éléments squelettiques varie entre 40 et 100 μ qui sont les extrêmes mesurés, mais ils sont en général très constants autour de 60 μ .

Microstructure: Elle est semblable à celle des *Actinostromaria*. La faible dimension des éléments squelettiques n'est pas due à la réduction du seul manchon de fibro-cristaux, mais porte sur l'ensemble de la fibre, axe foncé et manchon cristallin.

Répartition stratigraphique: *Disparistromaria tenuissima* n'est pas cantonnée dans les marnes d'Arzier, mais se trouve déjà dans le marbre bâtard du Valanginien inférieur. Nous l'avons également retrouvée dans le Valanginien inférieur de la petite carrière exploitée au-dessus du village de Mouret (Ain).

18. – HANS SCHAUB (Basel): **Über einige Nummuliten und Assilinen der Monographie und der Sammlung d'Archiac.**¹⁾ Mit 4 Tafeln (I–IV) und einer Textfigur.

Die Untersuchung und Darstellung der Nummuliten hat im letzten Jahrhundert einen ersten Höhepunkt erreicht in der Arbeit des Vicomte D'ARCHIAC. Seine Hauptarbeit auf dem Gebiete der Nummulitenforschung ist die «*Monographie des Nummulites*», die am Anfang der «*Description des Animaux fossiles du groupe nummulitique de l'Inde*» von D'ARCHIAC und JULES HAIME (1853) steht. D'ARCHIAC versuchte in dieser *Monographie* Ordnung zu bringen in das Durcheinander der damals vorgefundenen Nummulitennamen, wobei er sich auf ein sehr umfangreiches Material stützen konnte. Die von ihm in der Literatur zusammengetragenen etwa 350 Namen konnte er auf 22 Nummuliten-Arten reduzieren (19 Nummuliten- und 3 Assilinen-Arten). Diesen fügte er 32 neue Arten bei (29 Nummuliten und 3 Assilinen), so dass seine *Monographie*²⁾ im speziellen Teil die Beschreibungen und Abbildungen von 53 Nummuliten- und Assilinen-Arten enthält³⁾.

Die Typen der von D'ARCHIAC abgebildeten Nummuliten sind glücklicherweise im Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris noch vorhanden. Ich hatte Gelegenheit, im Rahmen meiner vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung unterstützten Arbeiten an einer neuen Nummuliten-Monographie die Sammlung D'ARCHIAC zu untersuchen und einige Typen zu photographieren⁴⁾. Dabei zeigte sich, dass einige Arten anders oder zum mindesten präziser aufzufassen sind, als das in der bisherigen Literatur zum Ausdruck kommt.

Bekanntlich versuchten zahlreiche Autoren, die Arten D'ARCHIACs zu leichter bestimmbaren zusammenzufassen. So hat z. B. DE LA HARPE 6 Arten D'ARCHIACs und zwei neue zu 8 Rassen⁵⁾ des *Nummulites perforatus* zusammengefasst, ferner 4 Arten und 1 neue zu 5 Rassen des *N. gizehensis*.

Ausserdem stellte DE LA HARPE die mikrosphärischen und die zugehörigen megalosphärischen Nummuliten zu «Paaren» zusammen.

Wesentlich weiter geht BOUSSAC 1911: Er anerkennt nur noch die Gross-Arten DE LA HARPE's, also z. B. *N. perforatus*, *N. gizehensis* usw. Darin können wir ihm nicht folgen, denn er verletzt die von ihm selber im Vorwort ausgezeichnet formulierten Prinzipien der Art-Unterscheidung. Hingegen folgen wir BOUSSAC in der konsequenten Befolgung der internationalen Nomenklaturregeln bei der Bezeichnung der beiden Generationen einer Art mit einem einzigen Artnamen (mit A- und B-Formen). Heute versuchen wir, die Arten der Nummuliten und Assilinen zu Entwicklungsreihen zusammenzustellen.

Im Gegensatz zu BOUSSAC und anderen Autoren, welche eine zu starke Verminderung der Artenzahl durch eine Verwischung der Art-Definitionen anstreben – wodurch die Nummuliten ihren feinstratigraphischen Leitwert verlieren – behalten

¹⁾ Publiziert mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Vorgetragen an der Sitzung der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft, am 12. September 1959.

²⁾ Unter Berücksichtigung des «Appendice», p. 344.

³⁾ Dazu kommt 1866: *N. couisensis* D'ARCHIAC.

⁴⁾ Wir möchten auch an dieser Stelle der Leitung des Laboratoire de Paléontologie des Muséum National d'Histoire naturelle herzlich danken dafür, dass uns dieses wertvolle Material zur Untersuchung überlassen wurde.

⁵⁾ Heute würde man die «Rassen» DE LA HARPE's als Subspecies bezeichnen.

wir fast alle Arten D'ARCHIAC's bei, mit Ausnahme der Fälle, da für eine der beiden Generationen überflüssigerweise ein besonderer Artname ein- oder weitergeführt wurde⁶). Bei den von D'ARCHIAC benannten Arten muss der Holotyp oder ein Lectotyp festgestellt und neu abgebildet werden. Dies bedingt vor allem dort eine Neuuntersuchung, wo die zum grossen Teil klaren Zeichnungen in der *Monographie* D'ARCHIAC's nicht ein einzelnes Exemplar darstellen, sondern die Merkmale von zwei typischen Exemplaren in einer einzigen Zeichnung vereinigen. Diese Arbeit möchten wir in unserem Versuch einer neuen «Monographie der Nummuliten und Assilinen» ausführen.

Im folgenden gehen wir zunächst ein auf eine nicht genügend deutlich beschriebene Nummulitenart der Sammlung D'ARCHIAC und vor allem auf die Assilinen – die «*Nummulites explanatae*» D'ARCHIAC's –, die auch im Zusammenhang mit der Definition der neuen Stufe des Ilerdien von Bedeutung sind.

NUMMULITES COUISENSIS D'ARCHIAC, 1866.

Tafel I, Fig. 1–11; Tafel II, Fig. 1–8

1866 *Nummulites couisensis* D'ARCHIAC, *Faune tertiaire inférieure*. In P. DE TCHIHATCHEFF: *Asie mineure*, Paris 1866. Paléontologie, p. 222. Ohne Figur.

– *Nummulites couisensis* D'ARCHIAC in Coll. d'Archiac.

– *Nummulites leymeriei* D'ARCHIAC (part.) in Coll. d'Archiac.

Lectotyp: Tafel I, Fig. 1a und 1b.

Der Lectotyp, wie die anderen auf Tafel I abgebildeten Exemplare, befindet sich in der Sammlung d'Archiac des Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris. Die auf Tafel II abgebildeten Exemplare wurden vom Verfasser gesammelt und befinden sich in seiner Sammlung im Basler Naturhistorischen Museum.

Typlokalität: «Marnes bleues de Couiza, Aude» (fide D'ARCHIAC).

Diese Mergel stehen an verschiedenen Stellen um Couiza an. Als Typlokalität haben wir den guten Aufschluss an der Strasse von Couiza nach Rennes-le-Château anzusehen. Von dort besitzen wir eine Sammlung von typischen B- und A-Formen dieser Art. Ebenso findet sie sich in nächster Nähe von Couiza in den Gemeinden Antugnac und Montazel. Wir bilden eine Anzahl präparierter Exemplare aus diesen Fundstellen ab, da wir die Typen der Sammlung d'Archiac unverändert lassen wollten.

Typniveau: Turritellenmergel, mittleres Ilerdien⁷).

Beschreibung: Diese Nummuliten-Art D'ARCHIAC's ist bisher wenig beachtet worden, vor allem, weil sie ausserhalb seiner *Monographie* publiziert worden ist. Sie ist in seiner Sammlung so gut vertreten, dass über ihre Definition kein Zweifel besteht. Die Beschreibung durch D'ARCHIAC ist allerdings eher dürftig: «Fort petite; elle a un peu l'aspect et les dimensions de la N. Leymeriei, mais elle appartient au groupe des striatae.»

⁶) Infolgedessen verschwinden die Artnamen: *Nummulites lucasanus* (= *perforatus* A), *rouaulti* (= *aturicus* A), *curvispira* (= *gizehensis* A), *lamarcki* (= *laevigatus* A), *contortus* (= *striatus* B), *heberti* (= *variolaris* B), *Ass. mamillata* (= *exponens* A), usw., wie schon BOUSSAC (1911) vorge schlagen hat.

⁷) Ilerdien = oberes mediterranes Paleocaen (vgl. HOTTINGER & SCHAUB 1960, p. 453 dieses Bandes).

Mit dieser Beschreibung war recht wenig anzufangen, da ja auch die *Assilina leymeriei* bisher sehr ungenügend bekannt war. Doch nennt sie die drei Merkmale, die sie von den verwandten Formen aus dem mittleren Ilerdien der Corbières deutlich unterscheiden: 1. Die Dimension, 2. die assilinenartige äussere Form und 3. die äusserlich sichtbaren Septalstreifen, die zeigen, dass es keine *Assilina* ist. Zum 3. Punkt müssen wir allerdings sofort erwähnen, dass D'ARCHIAC selber auf einem Carton seiner Sammlung typische Exemplare von *N. couisensis* als *N. leymeriei* bezeichnet hat (vgl. Tafel I, Fig. 3, 7 und 8), aber das ist vielleicht geschehen, bevor er die neue Art erkannt hatte.

Wie bei zahlreichen anderen Arten, hat D'ARCHIAC auch hier A- und B-Formen mit dem gleichen Namen bezeichnet.

B-Form.

Dimensionen: Das grösste dargestellte Exemplar besitzt einen Durchmesser von 5,7 mm auf eine Dicke von 1,5 mm, das kleinste 3,5 mm/1,3 mm; Durchschnitt: 5 mm/1,4 mm. Der Lectotyp misst 5,0 mm auf 1,3 mm.

Äusseres: Die typischsten Exemplare (Tafel I, Fig. 1a, b (Lectotyp); 11; Taf. II, Fig. 3a–b) sind in der Mitte vertieft, weshalb sie Assilinen-ähnlich sind. Diese Vertiefung entsteht dadurch, dass die Septenflügel der äusseren Windungen das Zentrum nicht mehr erreichen. Diese Art gehört also zu den nicht ganz involuten Nummuliten, wie *N. exilis* DOUV. und *N. bearnensis* (SCHAUB & SCHWEIGHAUSER) (= *N. planulatus bearnensis* SCHAUB & SCHWEIGHAUSER, 1952).

Betrachtet man die Oberfläche unter Wasser (Tafel I, Fig. 1b, 2, 5; Tafel II, Fig. 1b, 3a, 4b), so sieht man an den Septalstreifen deutlich die «trabécules transverses» und das Umbiegen gegen den vorher gebildeten Septalstreifen, das bei den äusseren Umgängen schon ziemlich weit entfernt vom Zentrum erfolgt. Die ersten Umgänge bilden in dem auf diese Weise in der Polregion frei bleibenden Raum einen kräftigen Zentralpfeiler aus. Im Zwischengerüst zeigt sich, dass sich den Septalstreifen entlang ein ziemlich breiter Balken von imperforierter Schalen-substanz ablagert, weshalb die freiliegenden Teile der Septalstreifen der ersten, nur teilweise bedeckten Windungen stark verdickt erscheinen (besonders deutlich auf Tafel I, Fig. 1b und 5 und auf Tafel II, Fig. 1b, 3a und 4b). Der Zentralpfeiler ist nicht bei allen Exemplaren gleich lange weiter gewachsen. Setzte sein Wachstum früh aus, so entstand die typische flache Form mit der Vertiefung in der Polregion, die die Assilinen-artige Form bedingt; wuchs der Zentralpfeiler länger weiter, so entstand eine Form mit spindelförmigem Querschnitt und oft sogar einer Verdickung im Pol.

Der Äquatorialschnitt zeigt eine Spirale, die bis zum 5. Umgang regelmässig anwächst (5 Umgänge auf einem Radius von 1 mm); vom 6. Umgang an setzt ein verstärktes und zugleich unregelmässigeres Anwachsen ein, was wohl mit der stärker evolut werdenden Schale zusammenhängt: 6 Umgänge auf einen Radius von 1,6 bis 1,7 mm, 7 auf 2,2 bis 2,4 mm, 8 auf 3 mm.

Der Dorsalstrang ist eher dünn, $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{3}$ der Kammerhöhe. Die Septen sind unten gerade, setzen fast senkrecht auf der vorhergehenden Windung auf und biegen sich dann langsam zurück. Die Form und Anordnung der Septen ist in den ersten fünf Umgängen sehr regelmässig und wird häufig vom sechsten Umgang an

etwas unregelmässiger. Der sechste Umgang zählt 24 bis 30 Kammern. Die Kammern sind etwa doppelt so hoch wie lang.

A-Form.

Von den kleineren Exemplaren, die wir aus der Sammlung D'ARCHIAC abbilden, haben wir die auf Tafel I, Fig. 9 bis 11 dargestellten als sichere A-Formen zu betrachten, während Fig. 3, 7 und 8 wahrscheinlich A-Formen sind, doch könnte es sich auch um jüngere B-Formen handeln. In der Sammlung D'ARCHIAC befinden sich keine Äquatorialschnitte von A-Formen. Daher bilden wir drei sichere und typische A-Formen aus der eigenen Sammlung ab.

Dimensionen: Durchmesser/Dicke = 2,2 mm/1,0 mm bis 3,6 mm/2,0 mm.

Das Äussere zeigt in verkleinerter Form die gleichen Erscheinungen wie die mikrosphärische Generation. Der assilinenartige Querschnitt ist hier meist noch ausgeprägter.

Äquatorialschnitt: Die zwei ersten Kammern bilden die bekannte 8-Figur, wobei die erste nur wenig grösser ist als die zweite. Durchmesser der Megalosphäre: 0,13 bis 0,17 mm. Die Spirale wächst bis zum äussersten Umgang deutlich an, in den ersten 2 bis 3 Umgängen meist regelmässiger als im 4. und 5. Ein relativ weitspiraliges Exemplar hat 4 Umgänge auf einen Radius von 1,6 mm, ein enger aufgerolltes zeigt 4 Umgänge auf 1,2 mm Radius und 5 auf 1,7 mm. Kammern und Septenform entsprechen der B-Form.

Beziehungen zu anderen Arten.

Diese Form ist verwandt mit *Nummulites exilis* DOUVILLÉ, 1919, *Nummulites exilis robustus* SCHAUB, 1951 und *Nummulites bearnensis* (SCHAUB & SCHWEIGHAUSER, 1951) (= *N. planulatus bearnensis* SCHAUB & SCHWEIGHAUSER, 1951). *Nummulites exilis* und *N. exilis robustus* unterscheiden sich von *N. couisensis* durch die grössere, flachere Form, die weitere Spirale und bei der A-Form durch die grössere Megalosphäre. *Nummulites bearnensis* ist wegen der evoluten äusseren Umgänge und der Assilinen-ähnlichen Form viel näher verwandt mit *N. couisensis* als mit *N. planulatus*, weshalb wir diese Form aus den ältesten Nummuliten-führenden Schichten von Gan nicht mehr als Subspecies von *N. planulatus* betrachten können. Doch unterscheidet sie sich vor allem durch die grösseren Dimensionen und durch die weniger stark anwachsende Spirale deutlich vom älteren *N. couisensis*. Wir dürfen *N. bearnensis* als Form des obersten Ilerdien auffassen, während *N. couisensis* wie *N. exilis* das mittlere Ilerdien charakterisiert.

DIE ASSILINEN

D'ARCHIAC kannte die Gattung «*Assilina* D'ORBIGNY, 1826» besser als die meisten seiner Nachfolger.

Er stellte die Assilinen zu den Nummuliten als «*Nummulites explanatae*», aber nicht ohne festzustellen, dass *Nummulites spira* als Typspecies der Gattung *Assilina* zu betrachten wäre. Von den Assilinen D'ORBIGNY's schliesst er aus: «*Assilina discoidalis*» (als nicht näher bekannte, rezente Foraminifere) und «*Assilina undata*» (als Operculine).

Insbesondere enthält die Darstellung der Assilinen durch BOUSSAC (1911) grosse und für die Stratigraphie folgenreiche Irrtümer, die vielfach zu falschen Altersbestimmungen führten und ausserdem zum Schluss, dass man mit den Assilinen keine genauere Altersgliederung ausführen könne. In Wirklichkeit sind die Assilinen ausgezeichnete Leitfossilien für die Unterteilung des Alttertiärs. Dazu hätten schon die Assilinen der *Monographie* D'ARCHIAC's dienen können, wenn man sich immer wieder – wie das übrigens BOUSSAC selber forderte, aber im Falle der Assilinen nicht durchführte – auf die Typen und auf Material von der Typ-lokalität gestützt hätte. Wir haben versucht, diese Forderung zu erfüllen und haben bei der Revision der Typen D'ARCHIAC's zu unserer eigenen Überraschung erfahren, dass von den früheren Bearbeitern der Assilinen keiner mehr D'ARCHIAC's Kenntnisse erreicht hat.

D'ARCHIAC nennt in der *Monographie* 6 Assilinenarten: *spira*, *exponens*, *mamil-lata*, *granulosa*, *placentula*⁸⁾ und *leymeriei*. Davon ist heute *mamillata* als Synonym (A-Form) der *Ass. exponens* wegzulassen. Die übrigen fünf, mit Einschluss der *Ass. leymeriei* – auf die wir noch genauer eingehen werden – stellen gute Arten dar, die allerdings teilweise durch Übergangsformen verbunden werden können. Sie charakterisieren folgende Stufen:

<i>Ass. exponens</i> Sow., 1840	Lutétien
<i>Ass. spira</i> (DE ROISSY), 1805	Lutétien
<i>Ass. «granulosa»</i> (D'ARCH. & HAIME), 1853 ⁹⁾	Cuisien
<i>Ass. placentula</i> (DESH.), 1838	Cuisien
<i>Ass. leymeriei</i> (D'ARCH. & HAIME), 1853	Ilerdien

Dabei ist der Name *granulosa* zu ersetzen durch *Ass. laxispira* (D.L.H.), 1926 (cf. H. SCHAUB 1956).

ASSILINA LEYMERIEI (D'ARCHIAC & HAIME), 1853

Tafel III, Fig. 1–8; Tafel IV, Fig. 1–16; Textfig. 1a

- forma B et A 1853 *Nummulites Leymeriei* nov. spec. D'ARCHIAC & HAIME, 1853, p. 153, pl. XI, fig. 9, a, b, c.
- forma B 1905 *Assilina granulosa* D'ARCHIAC var. *minor*, DONCIEUX, 1905, p. 117.
- forma A 1905 *Assilina Leymeriei* D'ARCHIAC, DONCIEUX 1905, p. 118.
- forma B 1926 *Ass. granulosa* D'ARCHIAC, DONCIEUX 1926, p. 48, pl. V, fig. 27–29.
- forma A *Ass. Leymeriei* D'ARCHIAC, DONCIEUX 1926, p. 51, Textfig. 19 und pl. V, fig. 30–35.
- forma A 1951 *Ass. aff. nili* DE LA HARPE, SCHAUB 1951, Textfig. 309a–c.
- non: *Ass. leymeriei* alium auctorum.

⁸⁾ Wir haben 1951 den alten Namen von DESHAYES wieder aufgenommen, haben aber bei der Revision der Typen D'ARCHIAC's feststellen müssen, dass auch schon D'ARCHIAC in seiner Sammlung auf diesen Namen zurückgekommen ist, und haben erst nachträglich den «Appendice» der «*Monographie*» beachtet, worin D'ARCHIAC seine Bezeichnung *Nummulites granulosa* var. *a* ausdrücklich wieder durch *N. placentula* ersetzt: «En étudiant de nouveau la *N. granulosa*, var. *a*, des marnes de Crimée, nous avons pu nous convaincre que sa spire offre des caractères constants, distincts de ceux du type, ce qui nous engage à lui restituer le nom sous lequel M. DESHAYES l'avait d'abord fait connaître.»

⁹⁾ non D'ARCHIAC, 1850.

Diese *Assilina* der Sammlung stellte die grösste Überraschung dar. Als *Ass. leymeriei* wurde von den Autoren, welche die mikrosphärischen und die megalosphärischen Generationen mit verschiedenen Namen bezeichneten, die A-Form der *Ass. «granulosa»* oder der *Ass. placentula* bezeichnet. Beides ist nicht richtig. In der *Monographie* bezeichnen auf planche XI, die Figuren 10 und 11 die var. a und nur Fig. 9 den Typus. In der Sammlung finden wir den Carton Nr. 204 folgendermassen bezeichnet:

«N. Leymeriei d'Arch. et J. H. pl. XI. fig. 9 St. Laurent (Corbières).»

Auf diesem Carton sind zwei Reihen von Assilinen aufgeklebt. In der oberen Reihe sind 10 grössere Exemplare, mit Durchmessern von 3,5 bis 5,5 mm. Davon ist ein Exemplar äquatorial gespalten. Es ist eine B-Form mit 4 mm Durchmesser. Das letzte (11.) Exemplar der oberen Reihe ist eine äquatorial gespaltene A-Form, mit einem Durchmesser von 2,5 mm. Die untere Reihe besteht aus 11 kleinen ganzen Exemplaren mit Durchmessern von 2 bis 3 mm.

Als Holotyp haben wir das in fig. 9 der pl. XI dargestellte Exemplar zu betrachten. Es ist der grössere der beiden Äquatorialschnitte des Cartons Nr. 204 und erweist sich als B-Form und nicht als A-Form, wie die im Zentrum etwas unklare Zeichnung der fig. 9 vermuten lässt. In den Dimensionen und anderen Merkmalen der Spirale stimmt es mit der fig. 9 D'ARCHIAC's vollkommen überein. Es ist das einzige, von D'ARCHIAC als «type» und nicht als «var.» bezeichnete, abgebildete Exemplar.

B-Formen.

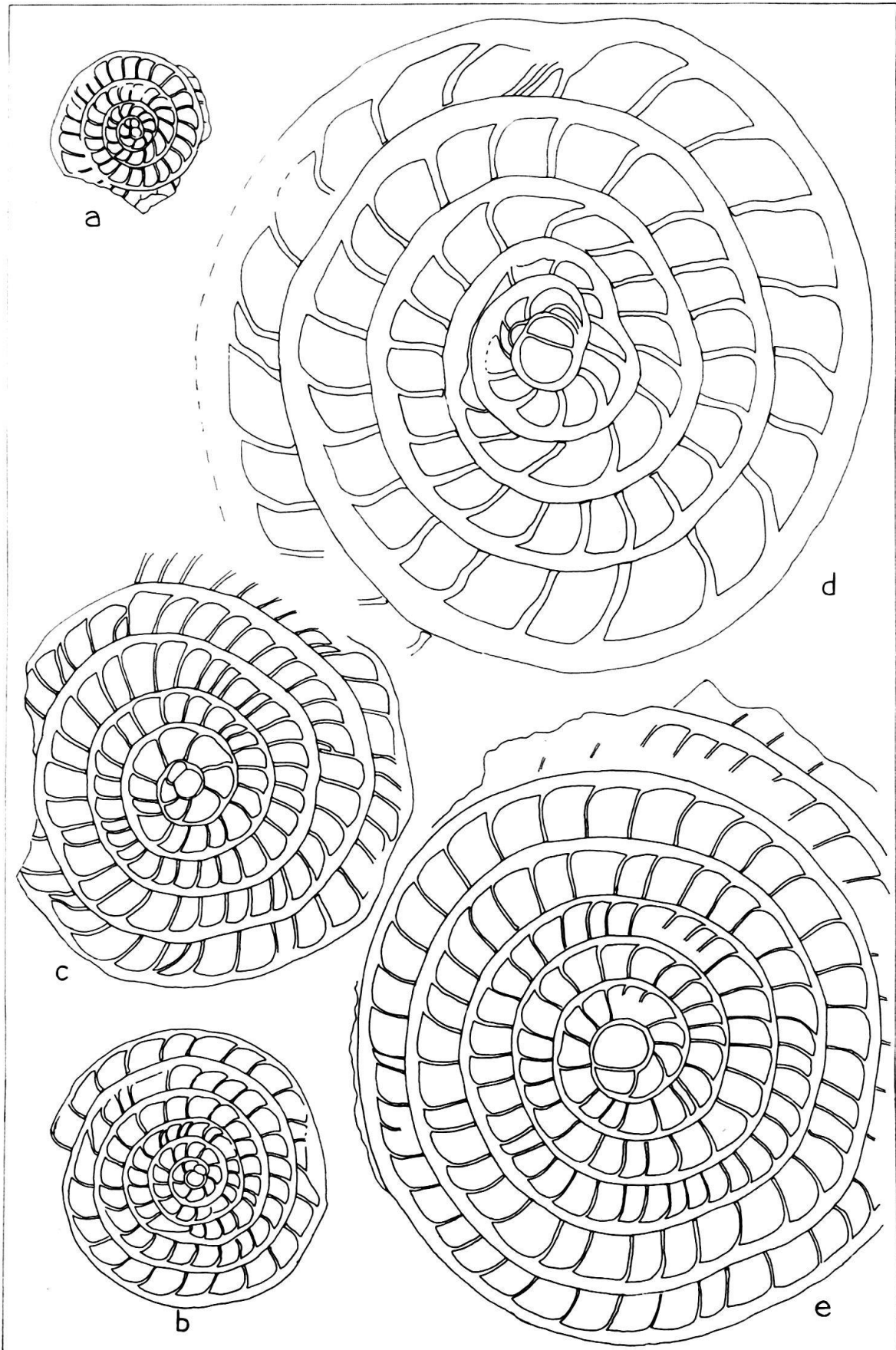
Wegen der stratigraphischen Bedeutung dieser Form geben wir auf Tafel III, Fig. 4 eine Photographie des Holotyps; zusammen mit anderen Spiralen von B-Formen aus der Sammlung des Autors¹⁰⁾ von der Typlokalität St. Laurent-de-la-Cabrerisse in den Corbières, Dép. Aude (beim Hof Le Rabet an der Strasse nach Coustouge) (Fig. 1, 2, 5, 6, 8) und von Puigmasana bei Tremp (Prov. Lerida, Spanien) (Fig. 3 und 7).

¹⁰⁾ In der geologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums Basel.

Fig. 1 Äquatorialschnitte von A-Formen einiger Leitformen von *Assilina*.

- a *Assilina leymeriei* D'ARCHIAC & HAIME, A-Form.
St. Laurent-de-la-Cabrerisse (Aude), mittleres Eozän. Sammlung d'Archiac, Paris. Carton Nr. 204.
- b *Assilina placentula* DESHAYES, A-Form.
Tuilerie de Gan (Basses Pyrénées), Cuisien. Sammlung H. Schaub, Naturhistorisches Museum, Basel, Nr. C 3021.
- c *Assilina laxispira* (DE LA HARPE), A-Form.
Bos d'Arros (Basses Pyrénées), Cuisien. Sammlung H. Schaub, Naturhistorisches Museum, Basel, Nr. C 3022.
- d *Assilina spira planospira* BOUBÉE, A-Form.
Moulin d'Arrimblar, Bastennes (Landes), Mittleres Eozän. Sammlung H. Schaub, Naturhistorisches Museum, Basel, Nr. C 3023.
- e *Assilina exponens* SOWERBY, A-Form.
La Mortola, Assilinen-Schicht, Oberes Eozän. Sammlung de la Harpe, Lausanne, Nr. 4530.

Alle 10 × vergrössert.



Auf Tafel IV bilden wir das Äussere weiterer B-Formen von der oberen Reihe des Cartons 204 der Coll. d'Archiac ab. Nicht nur aus den Typen der Sammlung, sondern auch aus der Beschreibung des Typus in der «*Monographie*» geht hervor, dass D'ARCHIAC als *N. leymeriei* sowohl A- als auch B-Formen verstehen wollte («Une loge centrale quelquefois très-petite et même inappréciable»). Leider ist der Holotyp nicht mehr vollständig erhalten; die äussersten Umgänge sind teilweise abgebrochen¹¹⁾. Deshalb bilden wir hier auch vollständiger erhaltene Spiralen von der Typlokalität St. Laurent ab, die mit dem Holotyp übereinstimmen (Tafel III, Fig. 1, 2, 5 und 6), neben einem grösseren Exemplar von der gleichen Lokalität und einem typischen und einem grösseren Exemplar von der Typlokalität des Ilerdien, aus dem mittleren Teil des Profils von Trep (Prov. Lerida).

Der Erhaltungszustand der in Fig. 1, 2, 5, 6 und 8 abgebildeten Exemplare von der Typlokalität ist nur scheinbar von dem des Holotyps verschieden: Diese Exemplare sind unter Wasser photographiert, während der Holotyp (Fig. 4) trocken photographiert wurde.

A-Formen.

Fig. 15 der Tafel IV stellt das Äussere einer A-Form der Sammlung d'Archiac (untere Reihe auf Carton 204) dar. Fig. 9–12 und 16 sind weitere A-Formen von der Typlokalität aus der Sammlung des Verfassers. Der einzige Äquatorialschnitt einer A-Form auf dem Carton 204 lässt sich nicht gut photographieren. Wir geben in Textfig. 1a eine Zeichnung davon. Er weicht in den Dimensionen und im Spiralenverlauf vom Bild des Holotyps ab. Auf Tafel IV, Fig. 1–8 geben wir Photographien von Äquatorialschnitten von der Typlokalität St. Laurent aus der Sammlung des Verfassers. Vielleicht stellen die Fig. 1, 2 und 5 die A-Formen der grösseren Varietät dar, deren B-Formen auf Tafel III, Fig. 7 und 8 dargestellt sind, während die Fig. 3, 4, 6–8 als typisch anzusehen sind. Fig. 3 stimmt im Erhaltungszustand (Kammern teilweise mit Pyrit erfüllt) und in den Dimensionen am besten mit dem Äquatorialschnitt der A-Form der Sammlung d'Archiac überein.

Beziehungen zu anderen Arten

Um die Unterschiede zwischen *Assilina leymeriei* und den Assilinen des Cuisien und des Lutétien, mit denen sie bisher verwechselt worden ist, darzustellen, geben wir in Textfigur 1 Zeichnungen der Äquatorialschnitte der stratigraphisch wichtigsten Assilinenarten. Die Unterschiede liegen vor allem in den Dimensionen. Die typischsten B-Formen von *Ass. leymeriei* besitzen Durchmesser von 4–5 mm, doch kommen auch Durchmesser von 3 mm und von 7 mm vor. Demgegenüber hat die B-Form der *Ass. placentula*, der kleineren der beiden Cuisien-Assilinen, die am häufigsten mit *Assilina leymeriei* verwechselt worden ist, Durchmesser von 7 bis 13 mm, wobei aber fast alle Exemplare zwischen 9 und 11 mm liegen.

Bei der A-Form bestehen ähnliche Unterschiede: *Ass. leymeriei* zwischen 1,5 und 3,5 mm, fast alle zwischen 2 und 2,8 mm, während sich der Durchmesser der *Ass. placentula* A zwischen 3,5 und 5,5 mm, meist zwischen 4 und 5 mm bewegt.

¹¹⁾ Dies hängt wohl mit dem Ereignis zusammen, das in einer Notiz in der Sammlung folgendermassen festgehalten wird: «Les tiroirs de la collection d'Archiac ont été renversés en février 1898.»

Der Durchmesser der Megalosphäre von *Ass. placentula* misst 0,2–0,3 mm, während er bei *Ass. leymeriei* zwischen 0,15 und 0,2 mm liegt.

Auf die Unterschiede zu den anderen Assilinen des Ilerdien (*Ass. pustulosa*, *nili*, *arenensis* und weiteren, darunter auch den indischen Arten) werden wir später, bei der Beschreibung dieser Arten, eingehen.

VERZEICHNIS DER ZITIERTEN LITERATUR

- D'ARCHIAC, A. (1866): *Faune tertiaire inférieure*. In: DE TCHIHATCHEFF, P.: *Asie mineure*.
- D'ARCHIAC, A., & HAIME, J. (1853): *Monographie des Nummulites*. Paris.
- BOUSSAC, J. (1911): *Etudes paléontologiques sur le Nummulitique alpin*. Mém. Carte géol. France, Paris.
- DONCIEUX, L. (1905): *Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault*. 1^e partie: *Montagne Noire et Minervois*. Ann. Univ. Lyon. N. S. I, 17.
- (1926): *Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault*. 2^e partie: *Corbières septentrionales*. Ann. Univ. Lyon. N.S. I, 45.
- DOUVILLÉ, H. (1919): *L'Eocène inférieur en Aquitaine et dans les Pyrénées*. Mém. Carte géol. France, Paris.
- DE LA HARPE, P. (1881–1883): *Etude des Nummulites de la Suisse et revision des espèces éocènes des genres Nummulites et Assilina*. Mém. suisses de Pal. 8–10.
- (1883): *Monographie der in Ägypten und der libyschen Wüste vorkommenden Nummuliten*. Paläontogr., Cassel, 30, pal. Teil. Abt. 1.
- (1926): *Matériaux pour servir à une monographie des Nummulines et Assilines*. Rédigé par PAUL ROZLOZNIK. A m. kir. Földtani int. Evkönyve, 27.
- HOTTINGER, L., & SCHAUB, H. (1960): *Zur Stufeneinteilung des Paleocaens und des Eocaens. Einführung der Stufen Ilerdien und Biarritzien*. Eclogae geol. Helv. (p. 453 dieses Bandes).
- SCHAUB, H. (1951a): *Stratigraphie und Paläontologie des Schlierenflysches mit besonderer Berücksichtigung der paleocaenen und untereocaenen Nummuliten und Assilinen*. Schweiz. pal. Abh. 68.
- (1951b): *Über die Zugehörigkeit der paleocaenen und untereocaenen Nummuliten zu Entwicklungsreihen*. Eclogae geol. Helv. 43.
- (1955): *Zur Nomenklatur und Stratigraphie der europäischen Assilinen*. Vorläufige Mitteilung. Eclogae geol. Helv. 48.
- SCHAUB, H., & SCHWEIGHAUSER, J. (1951): *Nummuliten und Discocyclinen aus dem tiefsten Unter-eocaen von Gan*. Eclogae geol. Helv. 43.

Tafel I

Nummulites couisensis D'ARCHIAC, 1866, alle aus der Sammlung d'Archiac, Muséum National d'Histoire naturelle, Paris. Mittleres Ilerdien (Ober-Paleocaen) von Couiza, Corbières, Dép. Aude.
Alle 10 × vergrößert.

Fig. 1 a B-Form. Lectotyp, Oberfläche trocken.

Fig. 1 b das gleiche Exemplar, Oberfläche in Wasser.

Fig. 2, 4, 5 und 6 sind Paratypen vom gleichen Carton «*Nummulites couisensis*, D'ARCH., Couiza (Aude)».

Fig. 2 B-Form, Oberfläche in Wasser.

Fig. 4 B-Form, Äquatorialschnitt in Wasser.

Fig. 5 B-Form, Oberfläche in Wasser.

Fig. 6 B-Form, Äquatorialschnitt in Wasser.

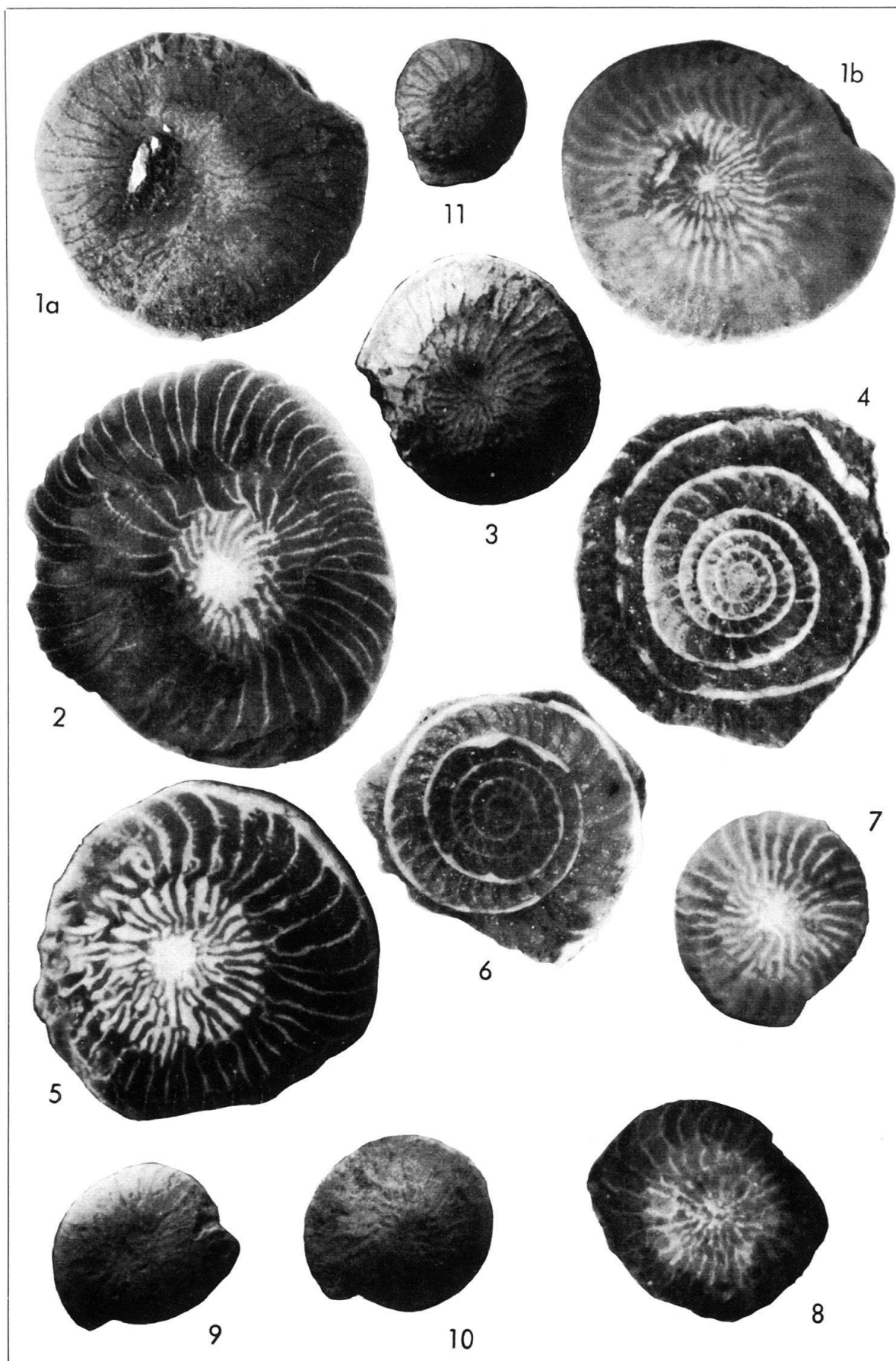
Fig. 3, 7 und 8 B- oder A-Formen? Typische Oberflächen.

Auf einem Carton, bezeichnet als «*Nummulites Leymeriei* D'ARCH. & J. HAIME, Couiza (Aude)».

Fig. 3 trocken, Fig. 7 und 8 in Wasser.

Fig. 9, 10 und 11 A-Formen, trockene Oberflächen.

Aus einem Röhrchen, das auf einem Karton aufgeklebt ist, bezeichnet als «*Nummulites Couizensis* D'ARCHIAC, Couiza (Aude)».



Tafel II

Nummulites couisensis D'ARCHIAC, 1866, aus dem Turritellenmergel (mittleres Ilerdien) von Couiza (Aude). Sammlung H. Schaub, Naturhistorisches Museum, Basel.
Alle 10 × vergrössert.

Fig. 1 a–b B-Form von Couiza, an der Strasse nach Rennes-le-Château (Typlokalität). Sammlungsnummer C 3026.
a Äquatorialschnitt.
b Oberfläche, beide in Wasser.

Fig. 2 a–b B-Form von Couiza, Strasse nach Rennes-le-Château. Nr. C 3029.
Ganzes Exemplar, beide Oberflächen, trocken.

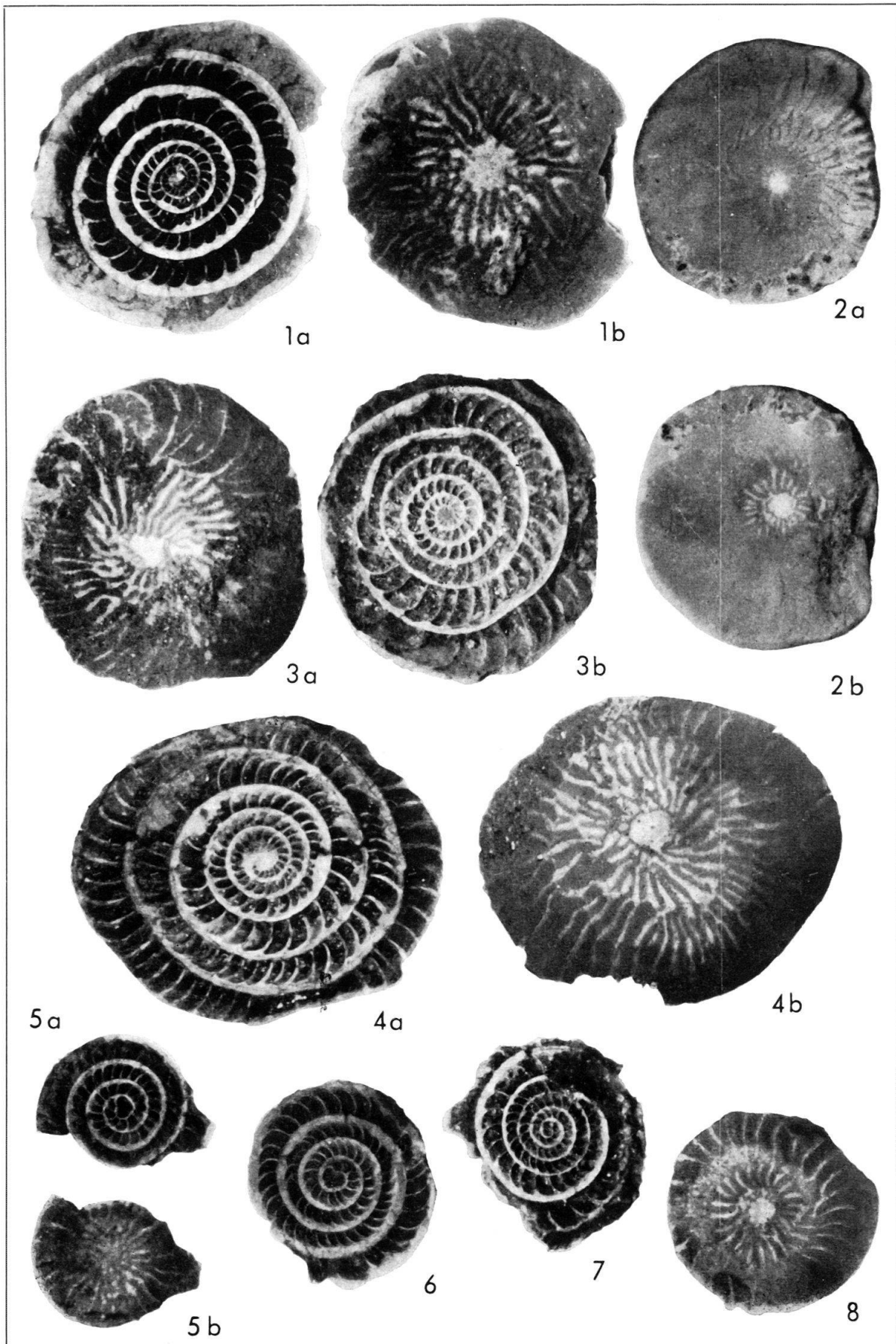
Fig. 3 a–b B-Form von Antugnac bei Couiza. Nr. C 3048.
a Oberfläche unter Wasser.
b Spirale unter Wasser.

Fig. 4 a–b B-Form von Antugnac bei Couiza. Nr. C 3046.
a Oberfläche unter Wasser.
b Spirale unter Wasser.

Fig. 5 a–b A-Form von Antugnac bei Couiza. Nr. C 3057.
a Äquatorialschnitt. Ein Teil der letzten Windung ist beim Präparieren abgebrochen.
b Oberfläche.

Fig. 6 und 7 Äquatorialschnitte von A-Formen von Couiza, Typlokalität. Unter Wasser.
Fig. 6 Nr. C 3034.
Fig. 7 Nr. C 3031.

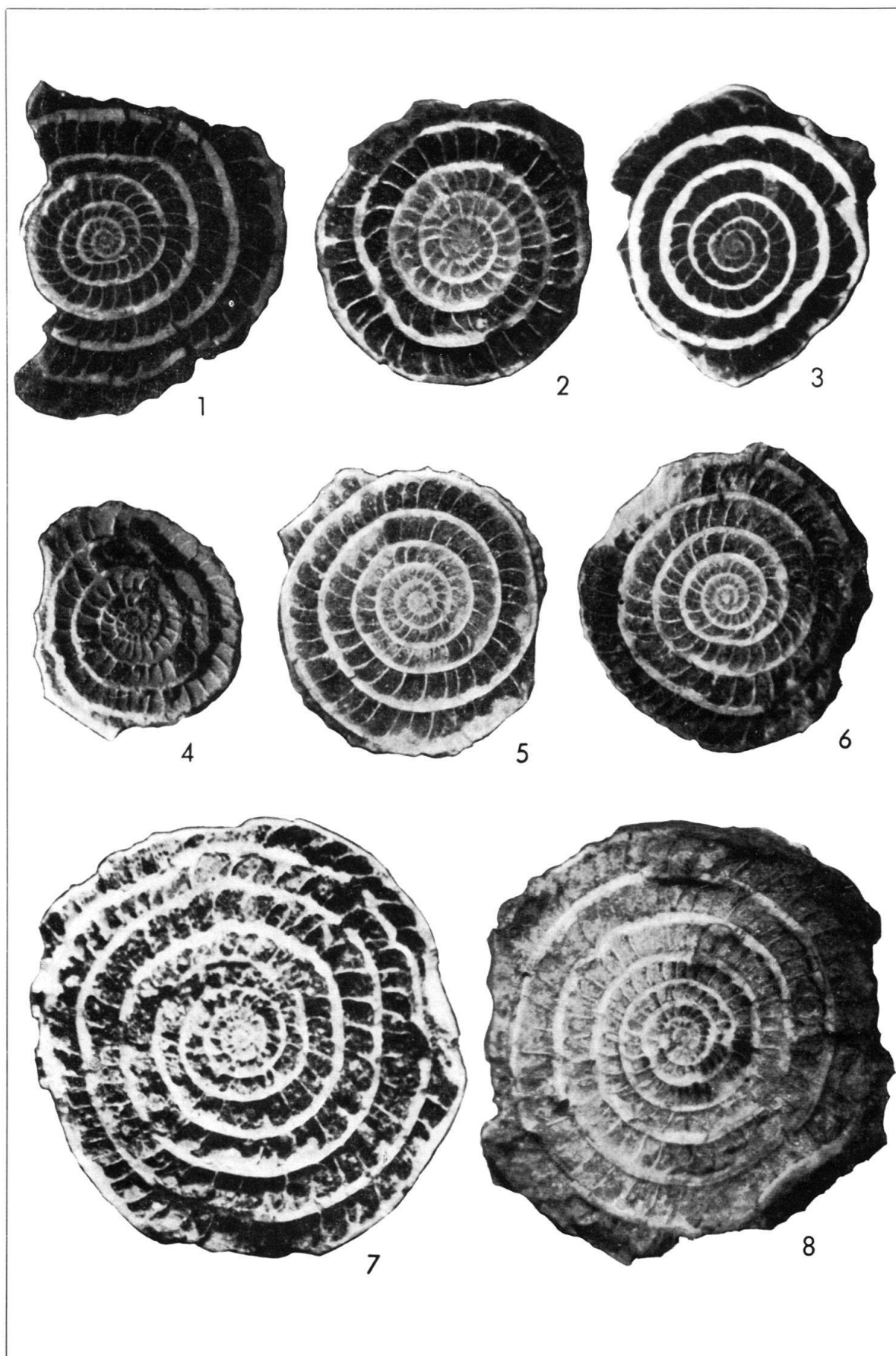
Fig. 8 Oberfläche einer A-Form von Antugnac bei Couiza, unter Wasser. Nr. C 3053.



Tafel III

Assilina leymeriei D'ARCHIAC & HAIME, 1853, Äquatorialschnitte von B-Formen. Mittleres Ilerdien (Ober-Paleocaen).
Alle 10 × vergrössert.

- Fig. 1 St. Laurent-de-la-Cabrerisse: Le Rabet, Corbières (Dép. Aude). Sammlung H. Schaub, Naturhistorisches Museum, Basel, Nr. C 3014.
- Fig. 2 Ibid., Sammlung H. Schaub, Nr. C 3015.
- Fig. 3 Puigmasana bei Tresp (Prov. Lerida), Sammlung H. Schaub, Naturhistorisches Museum, Basel, Nr. C 3019.
- Fig. 4 Holotyp, St. Laurent-de-la-Cabrerisse, Corbières (Dép. Aude). Sammlung d'Archiac, Muséum National d'Histoire naturelle, Paris, Carton Nr. 204.
- Fig. 5 St. Laurent-de-la-Cabrerisse: Métairie «Le Rabet», Corbières (Dép. Aude). Sammlung H. Schaub, Naturhistorisches Museum, Basel, Nr. C 3016.
- Fig. 6 Ibid. Sammlung H. Schaub, Naturhistorisches Museum, Basel, Nr. C 3017.
- Fig. 7 Grössere Varietät, Puigmasana bei Tresp (Prov. Lerida). Sammlung H. Schaub, Naturhistorisches Museum, Basel, Nr. C 3020.
- Fig. 8 Grössere Varietät, St. Laurent-de-la-Cabrerisse: Métairie «Le Rabet», Corbières (Dép. Aude). Sammlung H. Schaub, Naturhistorisches Museum, Basel, Nr. C 3018.



Tafel IV

Assilina leymeriei D'ARCHIAC & HAIME, 1853, von der Typlokalität St. Laurent-de-la-Cabrerisse, Mét. Le Rabet, Corbières, Dép. Aude. Mittleres Ilerdien (Ober-Paleocaen).

Alle 10 × vergrössert.

Fig. 1–8 Äquatorialschnitte von A-Formen (megalosphärisch). Sammlung H. Schaub, Naturhistorisches Museum, Basel.

Fig. 1 Grössere Varietät. Nr. C 3001.

Fig. 2 Grössere Varietät. Nr. C 3002.

Fig. 3 Typus. Nr. C 3003.

Fig. 4 Typus. Nr. C 3004.

Fig. 5 Grössere Varietät. Nr. C 3005.

Fig. 6 Typus. Nr. C 3006.

Fig. 7 Typus. Nr. C 3007.

Fig. 8 Typus. Nr. C 3008.

Fig. 9–12, 16 Oberflächen von A-Formen (megalosphärisch). Sammlung H. Schaub, Naturhistorisches Museum, Basel.

Fig. 9 Nr. C 3009.

Fig. 10 Nr. C 3010.

Fig. 11 Nr. C 3011.

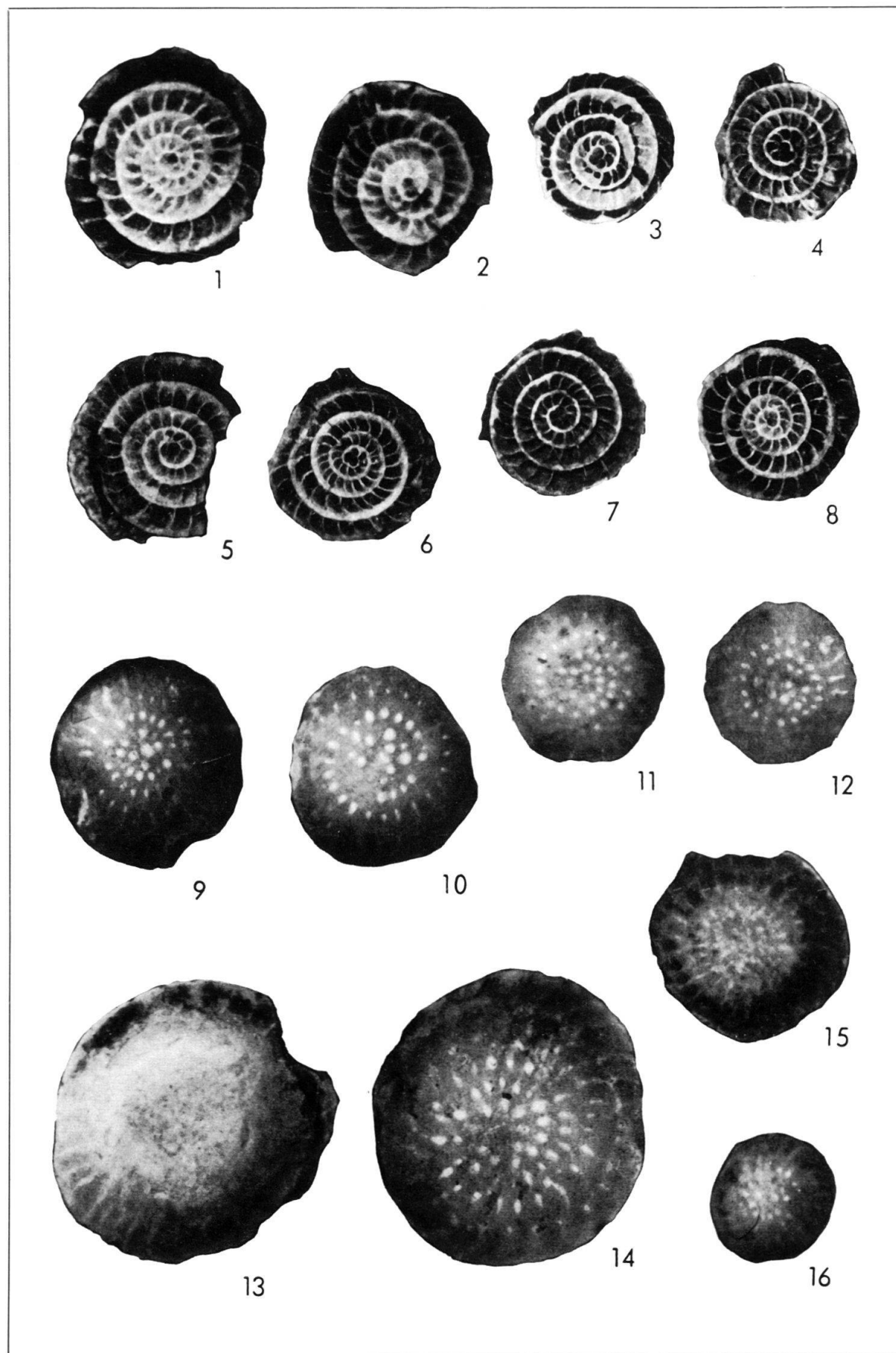
Fig. 12 Nr. C 3012.

Fig. 16 Nr. C 3013.

Fig. 13–15 Oberflächen. Sammlung d'Archiac, Muséum National d'Histoire naturelle, Paris. Carton Nr. 204.

Fig. 13 und 14 B-Formen (mikrosphärisch).

Fig. 15 wahrscheinlich A-Form (megalosphärisch).



19. – LUKAS HOTTINGER & HANS SCHAUB, (Basel): **Zur Stufeneinteilung des Paleocaens und des Eocaens.** Einführung der Stufen Ilerdien und Biarritzien.¹⁾
Avec résumé français.

1. Allgemeines

Unsere Bearbeitung der Nummuliten, Assilinen und der alttertiären Alveolinen erfolgte in möglichst zusammenhängenden Profilen²⁾ und in möglichst vielen Gebieten der alttertiären Tethys und ihrer Randgebiete. Dabei zeigten sich sowohl unter den Nummuliten und Assilinen als auch unter den Alveolinen ausgezeichnete Leitfossilien. Bei allen lassen sich Entwicklungsreihen feststellen, deren Glieder eine rasche Entwicklung in bestimmter Richtung bis zur stärksten Entfaltung und zum plötzlichen Erlöschen erkennen lassen.

Ihre Brauchbarkeit zur genauen Altersbestimmung beruht ausserdem auf ihrem massenhaften Vorkommen und der damit zusammenhängenden raschen weltweiten Verbreitung.

Dabei lassen sich innerhalb der untersuchten Serien Schichten altersmässig parallelisieren: vom nördlichen und südlichen Pyrenäenvorland bis zu den nördlichen und südlichen Kalkalpen (Schweiz, Süddeutschland und Österreich im Norden, Norditalien im Süden), bis zu den Gebieten um das Schwarze Meer und bis nach Ägypten und Persien.

Da sich gleich alte Horizonte tatsächlich über das ganze Mediterrangebiet hinweg verfolgen lassen, sollte versucht werden, die Bezeichnung der Serien und ihrer Glieder nach lithologischen Merkmalen und durch lokale Formationsnamen³⁾ zu verlassen.

Um die zu gliedernden Serien für Vergleiche über grosse Distanzen brauchen zu können, müssen wir sie mit Leitfossilien nach rein zeitlichen Gesichtspunkten einteilen. Die Bezeichnung der zeitlichen Abschnitte muss sich auf den klassischen Begriff der «Stufe» gründen. Bei der Schaffung des Stufenbegriffes überhaupt haben bekanntlich die alttertiären Formationen im Pariser Becken als Modell gedient, und so beziehen auch wir unsere Zeiteinteilung nach Möglichkeit auf die klassischen Stufen des Pariser Alttertiärs. Doch zeigten sich beim Versuch, die sehr lückenhaften, ausgesprochen epikontinentalen Serien des Pariser Beckens mit den zum Teil eher geosynklinalen oder doch im einzelnen vollständigeren und zusammenhängenderen Serien der Tethys zu parallelisieren, gewisse Probleme, auf die wir zunächst eingehen wollen.

Betrachten wir die alttertiären Stufen des Pariser Beckens (s. l. inkl. belgische Vorkommen) des Montien, Landénien, Cuisien, Lutétien und Lédien, so lassen alle eine ähnliche Entwicklung erkennen:

¹⁾ Publiziert mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Vorgetragen an der Sitzung der Schweiz. Paläontologischen Gesellschaft in Lausanne, am 12. September 1959.

²⁾ Die Typ-Lokalitäten der Arten sind leider häufig isolierte Aufschlüsse, doch wurde auch in diesen Fällen versucht, den stratigraphischen Zusammenhang mit ältern und jüngern Aufschlüssen festzulegen. Vgl. HOTTINGER, SCHAUB und VONDERSCHMITT 1956.

³⁾ wie das z. B. in Ägypten (ZITTEL 1882 bis LE ROY 1953), in Dalmatien (STACHE 1872, 1889) und Indien (NUTTALL 1925, DAVIES 1927, 1940) üblich war oder noch ist.

5. Marine Transgression der nächsten Stufe
4. Festlandsphase, eventuell mit limnischen Sedimenten, eventuell Schichtlücke
3. Regression des Meeres
2. Marine Sedimentationsphase
1. Marine Transgression.

Für die Parallelisierung mit den foraminiferenführenden Stufen der Tethys kommen nur die marinen Sedimente in Betracht, die ja auch jeweils als Typen der Stufe gedient haben. In ihrer typischen, fossilreichen Ausbildung, bei dem meist ausgezeichneten Erhaltungszustand der reichen Faunen, eignen sie sich gut für die Festlegung eines bestimmten Alters. Innerhalb einer Stufe bleibt die Fauna die gleiche, vorausgesetzt, dass sich die Facies nicht ändert⁴⁾.

So treffen wir im ganzen nummulitenführenden Cuisien den gleichen, typischen *Nummulites planulatus* und die gleiche typische *Alveolina oblonga*, während das ganze marine Lutétien des Pariser Beckens durch den *Nummulites laevigatus* und durch die gleiche *Alveolina boscii* und durch gleiche *Fabularia*-Arten charakterisiert ist.

Die beiden Leitnummuliten *Nummulites planulatus* und *N. laevigatus* des Pariser Beckens erscheinen als zwei sehr deutlich und scharf voneinander getrennte Arten ohne die vielen Übergangsformen, die man im Tethysgebiet mit ihnen zusammen findet⁵⁾.

Wir können aus den Darstellungen DOUVILLÉS und anderer übernehmen, dass die Grossforaminiferen mit den Transgressionen des Cuisien und des Lutétien in das Pariser Becken eingewandert sind. Die beiden im Pariser Becken vorkommenden Leitnummuliten des Cuisien und des Lutétien gehören zur gleichen Entwicklungsreihe *Nummulites planulatus* – *N. brongniarti*, die im mediterranen Verbreitungsgebiet eine besonders starke Tendenz, sich in bestimmter Richtung weiter zu entwickeln, zeigt. Warum sind sie aber jeweils in der ganzen marinen Phase im Pariser Becken konstant geblieben? Dafür gibt es zwei Erklärungsmöglichkeiten:

1. Die Zeit der marinen Phase im Pariser Becken war jeweils zu kurz, als dass sie sich hätten weiter entwickeln können.
2. Sollte die Tendenz zur Weiterentwicklung im Pariser Becken verloren gegangen sein, zuerst beim einmal eingewanderten *Nummulites planulatus*, dann wiederum beim später eingewanderten *N. laevigatus*?

Die zweite Erklärung ist so unwahrscheinlich, dass wir die erste als die richtige ansehen müssen: Sowohl im Cuisien als auch im Lutétien des Pariser Beckens war die Zeit der marinen Phase so kurz, dass sie sich – zum mindesten auf die Grossforaminiferen – paläontologisch nicht auswirkte. Das bedeutet, dass zwischen den kurzen marinen Phasen unvergleichlich viel längere Zeitintervalle ohne marine Sedimentation liegen.

Halten wir aus den dargestellten Überlegungen fest:

1. Jede Stufe beginnt mit einer marinen Transgression: Die ganze marine Fauna ist als eingewandert zu betrachten und hat sich nicht am Ablagerungsort entwickelt.

⁴⁾ Die früher vorgenommenen Unterteilungen der marinen Phase der Stufen des Pariser Beckens beruhen auf Faciesunterschieden.

⁵⁾ So wird der typische *Nummulites planulatus* im Cuisien der Alpen (cf. SCHAUB 1951) wie auch in der Aquitaine (z. B. Gan) und in Nordspanien (z. B. San Vicente de la Barquera) von einer ganzen Reihe von Übergangsformen begleitet, die zu den gepfeilten Formen *N. aquitanicus* und *N. jacquoti* DE LA HARPE überleiten.

2. Die Fauna der ganzen marinen Phase jeder Stufe ist geologisch gesehen als gleichaltrig zu betrachten.

3. Zwischen den marinen Phasen der aufeinanderfolgenden Stufen liegen grosse zeitliche Lücken.

Daraus erklären sich nun die Probleme bei der Parallelisierung mit kontinuierlichen Serien: In einer kontinuierlichen Serie ausserhalb des Pariser Beckens lassen sich jeweils nur relativ schmale Zonen mit dem marinen Anteil der «Stufen» des Pariser Beckens parallelisieren. Wohin gehören die dazwischen liegenden Zonen? Wo sind die Stufengrenzen zu ziehen? Lässt sich überhaupt die Stufeneinteilung des Pariser Beckens für die kontinuierlichen Serien verwenden? Für die Definition der Untergrenzen der Stufen in kontinuierlichen Serien wendet man am besten das gleiche System an, wie es im Pariser Becken definiert worden ist: Die unterste Schicht in der wir die im Pariser Becken geltenden Leitfossilien antreffen, betrachten wir auch im Tethysgebiet als Untergrenze der betreffenden Stufe. So kommen wir dazu, auch im Tethysgebiet verhältnismässig klare Untergrenzen für das Cuisien und für das Lutétien festzulegen⁶⁾. Bei der Feststellung von Leitformen werden wir uns nicht auf die wenigen Arten des Pariser Beckens beschränken. Auch die Arten, die im Tethysgebiet als konstante Begleiter der Leitfossilien des Pariser Beckens auftreten, betrachten wir als charakteristisch für den Beginn der Stufe. Von den im Pariser Becken nicht vorkommenden Nummulitiden haben sich bisher – nach einer schärferen Fassung der Arten – die Assilinen und die Nummuliten der *Burdigalensis-perforatus*-Reihe wie auch der *Partschi-gizehensis*-Reihe als besonders geeignet erwiesen. So werden wir als typisch für den Beginn des Cuisien ansehen, ausser dem *Nummulites planulatus*: *Assilina placentula* DESH., *Nummulites burdigalensis* D. L. H. und *N. partschi* D. L. H. und als typisch für unteres Lutétien ausser dem *N. laevigatus* auch Faunen mit *Assilina spira* DE ROISSY, dünnrandige Formen der *Ass. exponens* SOW., *N. cf. inkermanensis* SCHAUB, *N. benehamensis* D. L. H., *N. aff. lorioli* D. L. H. Ähnlich verfahren wir mit den Alveolinen. Neben den im Cuisien des Pariser Beckens einzig vorkommenden *Alveolina oblonga* D'ORB. und *Alv. schwageri* CH.-R. betrachten wir im Mediterran-gebiet auch *Alveolina di-stefanoi* CH.-R., *Alv. rütimeyeri* H.⁷⁾, *Alv. indicatrix* H. und *Alv. sricula* DE STEFANI als typisch für den Beginn des Cuisien.

Neben den im Lutétien des Pariser Beckens vorkommenden *Alveolina boscii* DEFR. und *Alv. cf. stipes* H.⁸⁾, finden wir in den südlicheren Gebieten auch *Alv. frumentiformis* SCHWAGER, *Alv. stercus-muris* MAYER-EYMAR und *Alv. tenuis* H. als charakteristische Leitfossilien des unteren Lutétien.

Als dem Cuisien vorausgehende Stufe ist eine Stufe anzunehmen, die einen besonders wesentlichen Teil der Alveolinen-, Nummuliten- und Assilinen-

⁶⁾ Wir können uns also der soeben von MANGIN (1959) vertretenen Auffassung, das untere Lutétien und das untere Cuisien könnten im Pariser Becken nicht definiert werden, *nicht* anschliessen.

⁷⁾ Die Beschreibung der neuen Arten ist in der gleichzeitig erscheinenden Arbeit: HOTTINGER 1960, «*Recherches sur les Alvéolines paléocènes et éocènes*» (Mem. suisses de Pal. vol. 75/76) niedergelegt. Bei den häufigen neuen Arten kürzen wir den Autorennamen HOTTINGER = H. ab.

⁸⁾ Während *Alv. boscii* bis jetzt ausserhalb des Pariser Beckens nur im Lutétien des Adourgebietes nachgewiesen werden kann, bezeichnet *Alv. stipes* als leicht kenntliches Leitfossil den Beginn des Lutétien in Venetien.

entwicklung enthält, nämlich den Beginn und die erste Entfaltung der Nummuliten und Assilinen und der alttertiären Alveolinen. Diese Stufe entspricht, wie die kontinuierlicheren Ablagerungen der Tethys zeigen, einen ziemlich grossen zeitlichen Intervall. Sie lässt sich auch auf Grund der Grossforaminiferenfaunen eindeutig gliedern. Für diese Stufe fehlt uns die Vergleichsmöglichkeit mit einer Stufe des Pariser Beckens. Wir wissen nur, dass sie unter dem Cuisien anschliesst. Vermutlich liegt sie zwischen dem Cuisien und der marinen Phase des Montien. Wir haben einstweilen nicht die Möglichkeit festzustellen, ob ein Teil – und gegebenenfalls welcher Teil – davon zeitlich mit der marinen Phase des Landénien übereinstimmt⁹⁾. Wir befinden uns also in einer ähnlichen Situation wie beim Vergleich der epikontinentalen (germanischen) Trias mit der alpinen Trias und müssen auch eine ähnliche Lösung finden. Diese liegt darin, dass wir für den allgemeinen Fall der marinen Ausbildung der Tethys eine besondere Stufe definieren. Wir wählen als Typus dafür die gut aufgeschlossene Serie der Concà de Tremp in der Provinz Lerida (Nordspanien) und bezeichnen die Stufe nach der lateinischen Form von Lerida – Ilerda – als Ilerdien. Das Ilerdien bezeichnet das mediterrane obere Paleocaen.

Ähnlichen Problemen stehen wir, wie auch schon frühere Autoren, gegenüber, wenn wir uns mit der Obergrenze des Lutétien befassen. Hier umfasst die zeitliche Lücke zwischen dem Calcaire grossier mit *Nummulites laevigatus* und dem Lédien mit *N. variolarius* eine Zeitspanne, in der die Reihe des *N. laevigatus* sich zu den höchst differenzierten und gut unterscheidbaren Formen des *N. brongniarti* und des *N. puschi* weiter entwickelte. *Nummulites brongniarti* und *N. puschi* charakterisieren in grossen Teilen der alpinen Gebirge und ihrer Randgebiete einen selbständigen Abschnitt des Eocaens, der auch schon früher als Stufe bezeichnet worden ist. In den Helvetischen Decken ist es das sogenannte «Auversien» der «Pectinitenschiefer», der «Hohgantschichten» oder «Schimbergsschichten». In Norditalien ist es das «Auversiano» von FABIANI (1915), das von FABIANI vor allem im Anschluss an die Typlokalität des *Nummulites brongniarti* in Roncà gut definiert worden ist. Dieses «Auversiano» entspricht nicht dem Auversien des Pariser Beckens, also den Sables d'Auvers, die von ABRARD mit Recht mit dem Lédien parallelisiert worden sind. Das «Auversiano» FABIANIS fällt in die Lücke zwischen der marinen Phase des Lutétien und der marinen Phase des Lédien. Ihm entspricht in NW-Frankreich eine marine Transgression, die *Nummulites brongniarti*, *Alveolina fusiformis* Sow. und *Alv. elongata* D'ORB. mitbrachte. Sie erreichte das Pariser Becken nicht, sondern blieb weiter westlich stehen. Sie ist bekannt aus Cambron, Bois-Gouët etc. in der Nähe der Loiremündung, und auch aus dem Cotentin. Die gleiche Transgression können wir auch an weiteren Stellen Europas feststellen. So auch in Biarritz, wo die Schichten mit *Nummulites brongniarti* und *N. perforatus* (Typus!) über verschiedenalttrige Schichten transgredieren und bei Peyreblanque die Basis des klassischen Profils der Falaises darstellen. Wir schlagen daher vor, diesen oberen Teil des Mitteleocaens – dem im Pariser Becken s. str. keine Transgression entspricht, wohl aber in den westlich anstossenden Gebieten – als eigene Stufe zu unterscheiden und als Biarritzien zu bezeichnen.

⁹⁾ Mit GIGNOUX, MANGIN und anderen franz. Autoren lehnen wir die Verwendung der Faziesbegriffe Thanétien (marine Fazies) und Sparnacien (limnische Fazies) als Stufenbezeichnungen ab.

2. Das Ilerdien

Bei der Untersuchung der ältesten Nummuliten des Schlierenflysches (SCHAUB 1951), Ägyptens und Anatoliens (Druck in Vorbereitung) hat es sich gezeigt, dass dort vor den Nummuliten und Assilinen des Cuisien Formen auftreten, die in den klassischen Stufen des Pariser Beckens fehlen. Sie fehlen aber auch in den viel individuenreicheren Faunen derjenigen Fundstellen der Tethys, die wir mit dem Cuisien des Pariser Beckens parallelisieren, so z. B. Gan und Bos d'Arros (Basses Pyrénées), San Vicente (Asturien), Haimana (Anatolien), Oberer Schlierensandstein (Schweizer Alpen), Monte Baldo, Monte Postale (Norditalien).

In den kontinuierlichen Serien des Schlierenflysches konnten wir feststellen, dass einige dieser Nummuliten als Vorstufen der Nummuliten des Cuisien anzusehen sind. Einer von uns bezeichnete 1951 diese Schichten als «Paleocaen mit Nummuliten» und als «Unteres Yprésien», während das eigentliche Cuisien als «Oberes Yprésien» bezeichnet wurde (SCHAUB 1951). Die Basis für die Festlegung der Untergrenze des «Yprésien» war eine A-Form, in der wir den typischen *Nummulites planulatus* zu erkennen glaubten, die wir heute aber noch zu den Vorläufern des *N. planulatus* s. str. des Cuisien zählen müssen (*N. exilis involutus* SCH.). Die typische Faunenassoziation des Cuisien tritt erst etwas höher oben auf (cf. Tabelle 1 in SCHAUB 1951: Schicht N 7 des Sörenbergprofils, Schicht S 605 des Profils der Grossen Schliere). Sie ist ausgezeichnet durch das Auftreten des ersten gepfeilerten Nummuliten und durch *Assilina placentula*, sowie *Alveolina oblonga*, wie auch durch das Auslöschen der älteren, paleocaenen Formen, der Deserti-Gruppe (mit *N. soerenbergensis*), *N. solitarius*, der Praecursor- und Atacicus-Formen, der «Nitidus»-¹⁰⁾ und Exilis-Formen und der kleinen Assilinen mit sehr kleinen Megalosphären (*Assilina* cf. *nili*, *Ass* cf. *pustulosa* und *Ass. leymeriei*). Dieses «Paleocaen mit Nummuliten» zusammen mit der unteren Hälfte des «unteren Yprésien» bezeichnen wir nun als Ilerdien. Ausser durch die genannten Formen ist das Ilerdien im Schlierenflysch auch durch *Nummulites globulus* und durch die kleinen Vorläufer der «Irregularis»-Formen ausgezeichnet (*N. «spileccensis»* und *N. «aff. bolcensis»*). Der Schlierenflysch gestattet die eindeutige Feststellung der Aufeinanderfolge der Nummuliten und Assilinen des Ilerdien und des Cuisien, doch hat er zwei grosse Nachteile, welche der Grund sind dafür, dass wir den Typus für die neu definierte Stufe nicht im Schlierenflysch gewählt haben: Er ist erstens verhältnismässig schwer zugänglich, die Fauna ist individuenarm, und die Grossforaminiferen können nur mit einer besonderen Technik aus dem harten Sandstein isoliert werden. Er enthält zweitens nur im Cuisien-Anteil bestimmbare Alveolinen, und auch hier nur die – allerdings für Cuisien typische – *Alveolina oblonga*.

Demgegenüber ist das Ilerdien des nördlichen und des südlichen Pyrenäen-vorlandes ausserordentlich individuenreich, die Aufschlüsse sind besser zugänglich, die Fossilien leichter gewinnbar, und die wichtigsten Aufschlüsse sind schon von vielen Geologen und Paläontologen untersucht worden, weshalb wir die Region geradezu als klassisch bezeichnen können. In vielen Sammlungen

¹⁰⁾ *N. «nitidus»* des Paleocaens in SCHAUB 1951, ist neu zu bezeichnen, wie wir auf Grund von gutem Material von der Typolokalität des *N. nitidus* feststellen können.

ist reichliches Material von diesen Fundstellen vorhanden. Neben Nummuliten- und Assilinen- enthält das Ilerdien der Pyrenäen zahlreiche Alveolinenniveaus, die in ihrer Gesamtheit eine eindeutige Unterteilung des Ilerdien gestatten. Die Unterteilung des Ilerdien auf Grund der Alveolinen stellt der eine der Autoren in einer gleichzeitig erscheinenden Arbeit dar (vgl. HOTTINGER 1960b).

Die Untersuchung der ältesten Nummuliten und Assilinen ist noch nicht so weit, dass sich auch auf ihrer Grundlage eine so detaillierte Unterteilung des ganzen Ilerdien durchführen liesse. Wir kennen einstweilen vor allem die gut bekannten Faunen des mittleren Ilerdien aus der östlichen Aquitaine. Sicher werden sich im Laufe der Zeit noch eine ganze Anzahl von charakteristischen neuen Formen finden. Wir denken dabei auch an die Mediterrangebiete zwischen Dalmatien und den Ländern, die östlich an das heutige Mittelmeer anschliessen (Kaukasus bis Ägypten). Von den bisher definierten Nummuliten gehören den älteren Teilen des Ilerdien an:

Nummulites deserti D. L. H. und der nahe verwandte *N. soerenbergensis* (= *N. subplanulatus soerenbergensis* SCHAUB, 1951)

Nummulites solitarius D. L. H.

Nummulites pernotus SCHAUB

Nummulites praecursor (D. L. H.) Typus und ssp. *alpinus* SCHAUB

Nummulites silvanus SCHAUB

Nummulites sp. (*N. «nitidus»* in SCHAUB 1951)

Nummulites fraasi D. L. H.

Nummulites «spileccensis» und *N. «aff. bolcensis»* in SCHAUB, 1951

Nummulites exilis DOUV.

Im jüngeren Ilerdien finden wir (vorwiegend im mittleren Ilerdien):

Nummulites globulus LEYM. s. str.

Nummulites pernotus SCHAUB

Nummulites subramondi D. L. H.

Nummulites praecursor (D. L. H.)

Nummulites atacicus LEYM. s. str.

Nummulites aff. *praelucasi* DOUV.

Nummulites exilis DOUV.

Vorläufer des *N. planulatus* (Zwischenformen *exilis-planulatus*)

Vorläufer des *N. pratti* und *distant*

Nummulites couisensis D'ARCHIAC (cf. H. SCHAUB 1960, p. 444 dieses Bandes)

Assilina nili D. L. H.

Assilina leymeriei D'ARCHIAC & HAIME s. str. (cf. H. SCHAUB 1960, p. 447)

Assilina pustulosa DONCIEUX

Assilina arenensis ALMELA

und weitere kleine Assilinenarten.

Das Ilerdien des Beckens von Tresp (Prov. Lerida).

Das Becken von Tresp ist auf der Schiene oder Strasse relativ leicht erreichbar. Die Serie des marinen Alttertiärs ist seitlich auf eine Länge von über 10 km kontinuierlich aufgeschlossen. Die mergeligen Schichten sind weder von Vegetation noch von grossen Schuttmassen verdeckt und eignen sich auch für detaillierte Untersuchungen. Mit dem geologischen Kartenblatt 1:50000 (Nr. 290, Isona) von BATALLER und MASACHS hat man eine durchaus brauchbare Grundlage für stratigraphische und faunistische Studien zur Hand.

Schon P. MISCH (1934) beschreibt das Nebeneinander zweier Faciestypen in der marinen Serie des Nummulitikums von Tresp. Im südlichen Teil herrschen kalkige Sedimente mit Alveolinen- und Orbitoliten-reichen Faunen vor, im nördlichen Teil sind die Sedimente mergeliger und mächtiger. Sie enthalten vorwiegend reiche Nummuliten-, Assilinen- und Operculinenfaunen. Die im südlichen Teil ausserordentlich reichen Seeigelfaunen werden im Norden von Turritellenmergeln abgelöst, die eine artenreiche Gastropodenfauna beherbergen.

Wir verzichten an dieser Stelle auf eine eingehende Beschreibung der Schichtreihen, die von einem von uns gleichzeitig mit der Beschreibung der neuen Alveolinenarten gegeben wird (HOTTINGER 1960a). Wir fassen die wichtigsten Daten aber kurz zusammen. Auf Grund der Alveolinenfaunen gliedern wir die marine Serie in drei Teile:

1. Oberes Ilerdien.

Die obersten, alveolinenführenden Bänke der marinen Serie von Tresp unterscheiden sich in ihrer Alveolinenfauna deutlich von den unten anschliessenden, doch sind die Arten nahe verwandt und durch Übergangsformen mit den Arten des mittleren Ilerdien verbunden. Die Faunen enthalten folgende Arten der Trespina-Zone:

Alveolina trespina H.
Alveolina parva H.
Alveolina aff. *rotundata* H.

2. Mittleres Ilerdien.

Der Hauptanteil der fossilführenden Schichten fällt ins mittlere Ilerdien. Die Alveolinenfaunen sind recht einheitlich und enthalten eine grosse Zahl von Arten. Typisch für das mittlere Ilerdien von Tresp (Corbarica-Zone) sind:

Alveolina recondita H.
Alveolina bronneri H.
Alveolina ilerdensis H.
Alveolina leupoldi H.
Alveolina corbarica H.
Alveolina rotundata H.
Alveolina decipiens SCHWAGER, selten
Alveolina aragonensis H., selten.

Vor allem im nördlichen Teil des Beckens von Tresp, in der mergelig-sandigen Facies, treffen wir die reichen Nummuliten-, Assilinen- und Operculinenfaunen, die wir auch aus den Corbières kennen:

Nummulites atacicus LEYMERIE s. str.
Nummulites globulus LEYMERIE s. str.
Nummulites cf. *exilis* DOUV.
Assilina leymeriei D'ARCH. s. str.
Assilina cf. *arenensis* ALMELA.

3. Unteres Ilerdien.

Die ältesten Partien der marinen Serie zeichnen sich durch kleinwüchsige Alveolinenfaunen aus, die von den Faunen des mittleren Ilerdien völlig verschieden sind. Neben mehreren Orbitolitenarten und der weit verbreiteten

Glomalveolina A. lepidula charakterisieren im Becken von Tresp die folgenden Arten den Beginn des Ilerdien (Cucumiformis-Zone):

Alveolina cucumiformis H.

Alveolina avellana H.

Alveolina dolioliformis (SCHWAGER)

Alveolina piper H.

Diese Fauna zeigt, dass im Becken von Tresp zwischen dem unteren Ilerdien (Cucumiformis-Zone) und dem mittleren Ilerdien (Corbarica-Zone) eine Schichtlücke besteht. An den Sedimenten der Region von Tresp erkennt man diese Lücke nicht, sie ist aber weiter östlich in den Profilen von Greixa-Brocà und Figueras auch sedimentologisch in der Form von wenig mächtigen, roten, Detritusreichen Schichten ausgeprägt. Die Schichtlücke in der marinen Serie von Tresp umfasst genau die kalkigen, Alveolinen-reichen Ablagerungen am Nordrand der östlichen Aquitaine (Profile Minerve und Barroubio der Montagne Noire), deren Alveolinenfaunen der Ellipsoidalis-Zone und der Moussoulensis-Zone die fehlenden Zwischenglieder darstellen.

Die vollständige Faunenfolge der Alveolinen des Ilerdien, wie sie sich durch den Vergleich aller wichtigen Profile in den Pyrenäen ergibt, ist auf p. 273 dieses Bandes dargestellt (in HOTTINGER, 1960b).

In der westlichen Fortsetzung der Pyrenäen, in der Cantabrischen Region, beschrieb MENGAUD (1920) das Nummulitikum von San Vicente de la Barquera und Colombres mit einer Aufeinanderfolge von 1. Alveolinenkalk mit Nummuliten, 2. Mergel und Kalken mit reichen Assilinen-, Nummuliten- und Alveolinen-Faunen, 3. Colombreskalk. Wir werden auf diese Faunen an anderer Stelle eingehen, können aber jetzt schon feststellen, dass die basalen Alveolinenkalke (1.) dem Ilerdien angehören, die reichen Assilinen-, Nummuliten- und Alveolinen-Faunen (2.) Cuisien-Alter besitzen, während der Colombreskalk (3.) die Fortsetzung der Serie bis in das obere Lutétien enthält.

Das Ilerdien der Nordseite der Pyrenäen (vgl. Fig. 3, l. c.).

In der östlichen Aquitaine gehören alle uns bekannten Nummulitenschichten zum Ilerdien.

a) Hautes Pyrénées.

Im Departement Hautes-Pyrénées werden die typischen Nummuliten-, Assilinen- und Alveolinenfaunen des Cuisien von Gan, Bos d'Arros usw. von den ausschliesslich paleocaenen Nummulitenfaunen des östlichen Aquitaine abgelöst. Die ehemalige «marnière» von Ossun enthält noch eine Cuisienfauna mit *Assilina placentula* und *Nummulites pustulosus*. In den Kalken und Mergeln von Bénac und Orignac haben wir gefunden: *Alveolina cucumiformis*, *Alv. avellana* H., *Discocyclina* cf. *seunesi* und vor allem Nummuliten: *Nummulites* aff. *praecursor* (D. L. H.), *N.* cf. *rotularius praevis* SCHAUB, *N.* aff. *globulus*, *N.* aff. *pernotus* und *N.* aff. *exilis*. Assilinen fehlen. Neben Alveolinen der Cucumiformis-Zone treffen wir hier also Nummuliten, die im Schlierenflysch in den ältesten nummulitenführenden Schich-

ten auftreten, und die als Vorläufer der Nummuliten des mittleren Ilerdien anzusehen sind. Es sind die ältesten zur Zeit bekannten Nummuliten des nördlichen Pyrenäen-Vorlandes. Wir haben die Schichten von Bénac und Orignac als unterstes Ilerdien zu betrachten.

b) Petites Pyrénées.

Hier finden wir die durch mehrere Alveolinniveaux belegten Übergänge vom mittleren Paleocaen (mit den Alveolinen der Primaeva-Gruppe) bis ins untere Ilerdien. Das Profil von Fabas enthält im obersten Teil das Typniveau des *Nummulites exilis robustus* SCHAUB, mit *N. cf. globulus*, *N. cf. soerenbergensis* SCHAUB, 1951 und *Assilina* aff. *leymeriei*.

Im Profil von Aurignac transgredieren über den Alveolinenkalken der Grotte sandige Mergel mit Nummuliten, die den ältesten paleocaenen Nummuliten Ägyptens gleichen (*Nummulites* cf. *globulus*, *N. cf. soerenbergensis*) und mit kleinen Assilinen (*Assilina* cf. *pyrenaica* D. L. H., *Ass. cf. pustulosa* DONC.).

Im Profil von Las Linques westlich von Montbéraud sind die gelben, feinsandigen Mergel stellenweise fast ganz aus A- und B-Formen der *Assilina pustulosa* DONCIEUX zusammengesetzt (Typlokalität), neben ähnlichen Nummuliten wie in Aurignac. Die Nummuliten- und Assilinenfaunen von Fabas, Aurignac und Montbéraud gehören ins untere bis mittlere Ilerdien. Sie sind älter als die Turritellenmergel der Corbières.

c) Corbières (vgl. HOTTINGER 1960b, Fig. 3).

Unsere wichtigsten Fundstellen in den nummulitenreichen Schichten der Corbières liegen um Coustouge und um Couiza herum und zeigen ähnliche Verhältnisse wie das Profil von Tresp: Alveolinschichten des unteren Ilerdien mit *Alveolina cucumiformis*, ohne Nummuliten, dann eine Lücke, die den Zonen der *Alv. ellipsoidal* und *Alv. moussoulensis* entspricht, und dann die berühmten fossilreichen Nummulitenschichten («Turritellenmergel») der Zone der *Alveolina corbarica* (mittleres Ilerdien). Dies ist das Typniveau der bisher am besten bekannten Nummuliten des Ilerdien, des *Nummulites atacicus* LEYMERIE s. str. (in DONCIEUX, 1926), *N. globulus* LEYMERIE s. str., *N. exilis* DOUVILLÉ, *N. spirectypus* DONCIEUX, ferner des *N. couisensis* D'ARCHIAC und der *Assilina leymeriei* D'ARCHIAC & HAIME, 1853 s. str. (vgl. SCHAUB 1960, p. 443 dieses Bandes).

d) Montagne Noire.

In der Darstellung der Geologie des Mt. Cayla durch einen von uns (HOTTINGER 1958) musste die Frage der Grenze Paleocaen-Cuisien noch offen bleiben. Die gesamten Alveolinen- und Nummulitenschichten des Mt. Cayla sind älter als Cuisien und gehören dem unteren und mittleren Ilerdien an:

Die «calcaires à Huîtres» mit *Alveolina dolioliformis* repräsentieren die Cucumiformis-Zone, die «marnes à Assilines» die Zone der *Alveolina ellipsoidal* mit einer noch zu beschreibenden *Assilina* sp., während das Konglomerat («Conglomérat transgressif») der Zone der *Alveolina corbarica*, also dem oberen Teil des mittleren Ilerdien, angehört. Aus dieser Zone kennen wir, wie in den Corbières, den typischen *Nummulites atacicus* und die weitspiralige «*Assilina praespira*» (in DONCIEUX 1926), die wir wohl als *Operculina* betrachten müssen. Seltener finden sich auch *Nummulites exilis* und eine weitspiralige kleine *Assilina* cf. *arenensis* ALMELA.

In westlicheren Teilen der Montagne Noire, im unmittelbar an die Cayla-Region anschliessenden Minervois und in der Gegend von Aragon, Mousoulens und Montolieu, westlich Carcassonne, folgt über der Zone mit *Alveolina ellipsoidalis* auch die Zone der *Alv. mousoulensis* H., mit *Nummulites* aff. *atacicus* (kleiner als der Typus) und kleinen Nummuliten und Assilinen.

Schweizer Alpen.

W. LEUPOLD hat (1935, 1937 und 1938) gezeigt, dass in den Einsiedler Nummulitenschichten nicht nur Mitteleocaen, sondern vor allem auch Untereocaen und Paleocaen vertreten sind. Doch ist auch in den vollständigsten Profilen nicht das ganze Paleocaen vorhanden. Über dem mittleren Paleocaen mit *Discocyclina* cf. *seunesi* folgt transgressives Cuisien mit *Nummulites* «*murchisoni*» und *Assilina placentula* («Granulosa-Kalk»). Das Ilerdien fehlt dort also.

Hingegen ist das Ilerdien in der in der Einleitung erwähnten série comprehensive des Schlierenflysches vollständig vertreten, allerdings ohne bestimmbare Alveolinen. Es ist der Abschnitt, den einer von uns als «Mittleren Schlierensandstein» oder «Schonisandstein» bezeichnet hat (H. SCHAUB 1951). Als Alter wurde 1951 zunächst «Paleocaen mit Nummuliten» und «Unteres Yprésien» angegeben,

Einsiedler Nummulitikum nach W. LEUPOLD 1932–1939		Schlierenflysch nach H. SCHAUB 1951		Neue Unterteilung
paläontologisch- lithologisch	stratigraphische Bezeichnungen	lithologisch	stratigraphisch	HOTTINGER & SCHAUB 1960
Gallensis- Schichten	Basales Lutétien	(fehlt)		Unteres Lutétien
Hauptmasse (kaufmanni – distsans)	Cuisien = mittl. – ob. Yprésien	Oberer Schlieren- sandstein	Oberes Yprésien	Cuisien
Granulosa-Kalk Murchisoni-Kalk	Unteres Yprésien			
(fehlt)		Mittlerer Schlieren- sandstein = Schonisandstein	Unteres Yprésien	Ilerdien
			Paleocaen mit Nummuliten	
Lithothamnien- kalk und Grün- sand mit Disc. seunesi	Paleocaen	Unterer Schlieren- sandstein = Gubersandstein	Paleocaen ohne Nummuliten	Mittleres Paleocaen
			(fehlt)	Basaler Schlierenflysch
Danien	Maestrichtien			
			Maestrichtien	

während der «Obere Schlierensandstein», der das Cuisien s. str. darstellt, als «Oberes Yprésien» bezeichnet wurde.

Die neue Unterteilung der nummulitenführenden Schichten des Schlierenflysches in Ilerdien (= Oberes Paleocaen) und Cuisien entspricht nicht nur der auf die Lithologie begründeten Unterteilung in Mittleren und Oberen Schlierensandstein, sondern auch den Unterschieden in der Fauna. Das Ilerdien ist durch das Erscheinen der Nummuliten und Assilinen und ihre erste Entwicklung gekennzeichnet. Dabei entstehen die Arten, die wir auch aus dem Ilerdien des Pyrenäenvorlandes kennen. Das Cuisien hingegen wird sehr gut charakterisiert durch das Einsetzen granulierter Nummuliten in den wichtigsten Entwicklungsreihen: *Nummulites partschi*, *burdigalensis*, *pustulosus*, *aquitanicus*, *vonderschmitti*, *jacquoti* und *buxtorfi*, sowie durch mittelgrosse Assilinen: *Assilina placentula* und *laxispira*. Im Profil von Soerenberg liegt die sehr artenreiche Fundstelle N7 (SCHAUB 1951, p. 61–64) in der Übergangszone vom Ilerdien zum Cuisien.

In der nebenstehenden Tabelle stellen wir die soeben skizzierte, neue stratigraphische Unterteilung der beiden wichtigsten schweizerischen Vorkommen von paleocaenem und untereocaenem Nummulitikum dar.

Eine weitere Ilerdien-Nummulitenfauna ist von ARNI (1938) aus der série compréhensive des Prätigau-Flysches beschrieben worden: Das oberste Glied dieser Serie, der Ruchberg-Sandstein, enthält Nummulitenarten, die wir auch aus dem Schonisandstein kennen.

Norditalien (Vicentin und Venetien).

FABIANI hat bekanntlich die Schichten zwischen der Oberkreide und dem «Luteziano» als Spilecciano bezeichnet. Dies war damals schon darum richtig, weil FABIANI das Cuisien und das Paleocaen noch nicht hätte trennen können, da die Vergleichsmöglichkeiten noch nicht zur Verfügung standen. Heute können wir festhalten, dass Faunen von Cuisien-Alter von FABIANI (1915) zum Teil als «Luteziano inf.» bezeichnet wurden (Brusaferri, Monte Postale, Bolca) und zum Teil als Spilecciano (Ferrara di Monte Baldo). Die roten Echinodermenmergel von Spilecco – dem stratum typicum des «Spilecciano» – mit *Discocyclina seunesi* und *Nummulites spileccensis* dürften Ilerdien-Alter besitzen.

Dalmatien.

Aus den unteren Teilen des «Hauptalveolinenkalkes» der Gegend von Triest kennen wir Proben, die auf Grund der Nummuliten und der Alveolinen als Ilerdien zu datieren sind. Vom genaueren Studium jener Serien sind noch weitere interessante Ergebnisse zur Stratigraphie des ältesten Nummulitikums zu erwarten.

Anatolien.

Eines der schönsten Alttertiärprofile kennen wir dank der Vermittlung durch L. VONDERSCHMITT und P. LEHNER von Haimana in Zentralanatolien. Die gut aufgeschlossene Serie enthält zahlreiche Fossilhorizonte mit Nummuliten, Assilinen und Alveolinen und zeigt den Übergang vom Ilerdien ins Cuisien und in das untere Lutétien. In der im Druck befindlichen Arbeit über die Alveolinen (HOTTINGER 1960a) und in der zusammenfassenden Arbeit über die Nummuliten und Assilinen,

die der andere Autor vorbereitet, werden auch die Faunen aus diesem Profil dargestellt.

Ägypten.

Aus Ägypten und der Libyschen Wüste (Oase Farafrah) hat DE LA HARPE (1883) paleocaene Nummuliten beschrieben («Libysche Stufe I» mit *Nummulites fraasi*, *deserti*, *solitarius*, *praecursor* und *subramondi* und *Assilina nili*). Die Schichten mit *N. praecursor* und *Assilina nili* entsprechen altersmässig dem oberen Paleocaen, dem Ilerdien. Die Alveolinen zuoberst im Profil von Farafrah zeigen mittleres Ilerdien an (vgl. HOTTINGER 1960 b, p. 282 dieses Bandes). Ob die ältesten Nummulitenschichten von Farafrah (mit *N. fraasi*, *deserti* und *solitarius*) älter sind als Ilerdien und noch in das mittlere Paleocaen hineinreichen («Montien» CUVILLIER 1930), können wir einstweilen auf Grund der Nummuliten weder beweisen noch ausschliessen. In der Arabischen Wüste (Gebel Telemet) transgrediert über Oberkreidekalken eine Serie von Alveolinenkalken, die im unteren Teil Alveolinen des mittleren Paleocaens enthält, darüber folgen Alveolinen des unteren und mittleren Ilerdien, transgressiv überlagert von konglomeratischen Schichten mit Cuisien-Alveolinen.

Betischer Geosynklinalbereich.

Einige seltene, aber sicher datierte Funde von Alveolinenfaunen in Sizilien und entlang der marokkanischen Mittelmeerküste scheinen darauf hinzudeuten, dass das Ilerdien auch im betischen Geosynklinalbereich verbreitet ist. Welche Teile des Paleocaens (mit Nummuliten und Kleinforaminiferen) der Decken des Prérif (M. REY 1954) und der inneren Einheiten des Rif Marokkos (P. FALLOT, M. DURAND-DELGA, J. MAGNÉ 1956) zum Ilerdien gehören, werden weitere, im Gange befindliche Untersuchungen zeigen. Auch in Südspanien scheint das Ilerdien vertreten zu sein (M. DURAND-DELGA & J. MAGNÉ, 1958, z. B. Profil Fig. 4, Schichten 5 und 6, südlich Caravaca).

Vorderindien.

Die Nammal-Shales und weitere Teile der Laki-Series enthalten Nummuliten (*N. globulus. ataticus*), kleine Assilinen und Alveolinen, die für Ilerdienalter sprechen¹¹⁾. Es scheinen also nur die höheren Teile der Laki-Series zum Cuisien zu gehören. Vielleicht gehören auch die oberen Teile der Ranikot Series zum Ilerdien¹²⁾; die Untergrenze des Ilerdien wäre also innerhalb der oberen Ranikot Series zu ziehen. Doch müssen die Grossforaminiferen der Laki Series revidiert und genauer, als dies bis jetzt getan worden ist, mit den europäischen und mediterranen Arten verglichen werden.

Zusammenfassung.

In den verschiedenen Regionen der alttertiären Tethys lässt sich das obere Paleocaen als selbständige Stufe erkennen, die wir als Ilerdien bezeichnen. Sie enthält fünf

¹¹⁾ Dank der Freundlichkeit von Prof. W. D. GILL (Dublin) steht den Verfassern schönes Vergleichsmaterial aus diesen Serien von Pakistan zur Verfügung.

¹²⁾ Diese Auffassung, dass der grössere Teil der Laki Series, vielleicht zusammen mit dem obersten Upper Ranikot dem Ilerdien angehört, wird durch die schöne Zusammenstellung von Y. NAGAPPA (1959) bestärkt.

Alveolinen-Zonen sowie den Beginn und die erste Entfaltung der Nummuliten und Assilinen. Das Ilerdien wird nach unten begrenzt durch das mittlere Paleocaen mit den ersten Operculinen, Discocyclinen, *Miscellanea* und *Alveolina* (*Glomalveolina*) *primaeva*. Nach oben wird es begrenzt durch die Basis des Cuisien mit *Nummulites planulatus* und *Alveolina oblonga* und den begleitenden Nummuliten-, Assilinen- und Alveolinen-Faunen.

Es wird nun eine weitere Aufgabe sein, diese Stufe und ihre Zonen auch mit anderen Fossilien zu belegen. Darauf treten wir im vierten Teil dieser Arbeit kurz ein.

Weitere Untersuchungen werden zeigen müssen, ob für das mittlere Paleocaen einer der Ausdrücke «Landénien» oder «Montien» verwendet werden kann, oder ob auch dafür im Tethysgebiet eine neue Bezeichnung eingeführt werden muss, so dass dann beispielsweise die Globorotalien-Zonen¹³⁾ in wirklich definierte und parallelisierbare Stufen eingeordnet werden könnten.

3. Das Biarritzien.

Mit dem «Biarritzien» führen wir keine «neue» Stufe ein, sondern wir führen eine Stufe weiter, deren Berechtigung von den meisten im mediterranen Alttertiär arbeitenden Stratigraphen anerkannt wird – an ihrer Spitze die wohl umfassendsten Kenner des alpinen und des italienischen Nummulitikums, J. BOUSSAC und R. FABIANI: Unser «Biarritzien» entspricht dem, was BOUSSAC in den Alpen als «Auversien» bezeichnete, und dem «Auversiano» von FABIANI¹⁴⁾. Dabei müssen wir sofort die wichtige Einschränkung anschliessen: Was R. FABIANI in Norditalien mit «Auversiano» bezeichnete, war wohl die gleiche Stufe, die BOUSSAC in den Alpen Auversien nannte, aber nicht das, was der gleiche BOUSSAC in Biarritz als Auversien ansah, und es war auch nicht gleichaltrig mit den «sables d'Auvers».

Wie es BOUSSAC (1911) darstellt, beginnt das Nummulitikum von Biarritz an der Basis der Felsen «Peyreblanque» mit dem Transgressionskonglomerat, das nach oben in den hellen, harten Nummulitenkalk der Felsen übergeht. Dieser Kalk, und damit auch das Transgressionskonglomerat, wird von BOUSSAC (1911) in das obere Lutétien gestellt. Das gleiche Gestein war 1954 auch am gegenüberliegenden Strande sehr schön aufgeschlossen. Es war stellenweise so verwittert, dass daraus sehr schöne Faunen von isolierten Nummuliten gesammelt werden konnten. Es sind schön erhaltene Exemplare von *Nummulites perforatus* DE MONTF., B- und A-Form (Typus), *Nummulites brongniarti* D'ARCHIAC & HAIME, B- und A-Form und sehr kleine, striate Formen mit enger Spirale und dickem Dorsalstrang, die als *Nummulites* cf. *discorbinus* zu bezeichnen sind, also die Fauna von Roncà, Soave etc. Über diesen Schichten folgen nach BOUSSAC und DOUVILLÉ die Schichten der bei Ebbe trocken liegenden Felsen von Gourèpe, graue, mergelige Kalke mit

¹³⁾ Nach A. R. LOEBLICH und Mitarbeitern (1957), vgl. p. 474. Die europäische Stufenfolge Danian-Thanetian-Sparnacian-Yprésian, wie sie im Artikel von A. R. LOEBLICH und H. TAPPAN (p. 177) für eine Parallelisierung zugrunde gelegt wird, besteht – abgesehen vom Danian – aus Stufen, deren Grenzen ausserhalb des Pariser Beckens (s. l.) nicht definiert sind.

¹⁴⁾ Von zusammenfassenden, neueren Arbeiten seien die Arbeiten von J. SCHWEIGHAUSER über das Vicentinische Alttertiär (1953) und von Mme M. NEUMANN über die Orbitoididen der Aquitaine (1958) erwähnt.

Nummulites «biarritzensis», der von verschiedenen Autoren fälschlicherweise mit dem oberpaleocaenen *Nummulites atacicus* gleichgesetzt worden ist¹⁵⁾. Darüber folgen dann die grauen Mergel der «Villa Marbella», mit ihren prachtvollen, reichen Faunen von Discocyclinen, Asterocyclinen, Aktinocyclinen und kleinen Nummuliten, die sich vorwiegend in den kalkigeren Bänken finden.

Dass die in der älteren Literatur genannten Fossilien von Biarritz und ihr stratigraphischer Leitwert sehr vorsichtig zu bewerten sind, zeigen folgende Tatsachen:

1. In den alten Sammlungen liegen zweifellos gelegentlich Verwechslungen und ungenaue Ortsbezeichnungen vor. So enthält die Sammlung D'ARCHIAC einen schön erhaltenen *Nummulites millecaput*, mit Fundort «Biarritz». Das anhaftende Gestein gleicht nicht dem harten, weissen Kalk von Peyreblanque, auch nicht dem weicheren, gelblichen Kalk, aus dem wir die reichen Faunen von *Nummulites perforatus* B- und A-Form, *N. brongniarti* B- und A-Form und *N. cf. discorbinus* B- und A-Form sammeln konnten. Hingegen ist es absolut identisch mit dem zoogenen, kreidigen Kalk des mittleren Lutétien von Arimblar (Bastennes, Dép. Landes), Typlokalität von *Nummulites millecaput*, *N. lorioli*, *N. crassus* und der *Assilina spira planospira* BOUBÉE und grossen Alveolinen. Eine Verwechslung der Fundortsangabe ist also wahrscheinlich. Wir werden in einer späteren Publikation zeigen, dass auch bei den «Typen» des *Nummulites biarritzensis* der Sammlung D'ARCHIAC ungleich alte Exemplare von verschiedenen Fundorten auf dem gleichen Karton vereinigt wurden.
2. Besonders aufschlussreich ist die Falaise von Handia. Es ist merkwürdig, dass, abgesehen von unserer eigenen kurzen Notiz (HOTTINGER, SCHAUB und VONDER-SCHMITT 1956) noch keiner der Autoren, die sich eingehend mit dem Profil von Biarritz befassten, auf die Tatsache Wert gelegt hat, dass die Aufschlüsse der Falaise von Handia sehr deutliche Aufarbeitungserscheinungen zeigen. Die grauen, kalkigen Mergel mit der offenbar autochthonen Fauna der Villa Marbella (Discocyclinen, Aktinocyclinen, Asterocyclinen, *Nummulites «striatus»* auct.) enthalten reichlich aufgearbeitetes Material aus älteren tertiären und mesozoischen Schichten, so vor allem auch viele aufgearbeitete Nummuliten: *N. perforatus*, B- und A-Formen vom Niveau von Peyreblanque. Damit sind auch die A-Formen von *N. perforatus*, die DE LA HARPE, DOUVILLÉ und BOUSSAC in der Fauna von Villa Marbella gefunden haben, als eventuell aufgearbeitet zu betrachten. Auch die Exemplare von *Nummulites millecaput*, die DOUVILLÉ und BOUSSAC bei Handia aus Blöcken am Strande gegenüber von Peyreblanque gefunden haben, dürften wohl aufgearbeitet sein, da wir sonst in ungestörten Profilen nirgends den typischen *N. millecaput* mit *N. brongniarti* zusammen finden. Auch die Zitate von Assilinen bei älteren Autoren sind mit Vorsicht aufzunehmen. Immerhin wäre nicht ganz ausgeschlossen, dass an einzelnen Punkten unter den Kalken von Peyreblanque zusammen mit Kreide und paleocaenen Mergeln auch Fetzen von mittlerem Lutétien der Abtragung entgangen und von den transgredierenden Schichten von Peyreblanque bedeckt worden wären.

¹⁵⁾ Wir werden auf die Frage der Typen D'ARCHIACS von *N. biarritzensis* bei anderer Gelegenheit eingehen.

Aus diesen Überlegungen folgt:

1. Als sicheres Biarritzien mit *Nummulites brongniarti*, *N. perforatus* Typus und *N. cf. discorbinus* haben wir die Kalke von Peyreblanque anzusehen.
2. Auch die grauen Kalke von Gourèpe gehören zum Biarritzien, wobei allerdings noch zu untersuchen ist, ob der für diese Schichten typische *Nummulites* «biarritzensis» als *N. striatus* (wie in DE LA HARPE 1881) oder als *N. beaumonti* zu betrachten oder neu zu bezeichnen ist. Sicher ist die Bezeichnung *N. atacicus* (DOUVILLÉ 1905 und BOUSSAC 1911) nicht richtig, was übrigens schon DOUVILLÉ (1919, p. 41) vermutet.
3. Ob die Schichten von Villa Marbella mit *Nummulites striatus* B- und A-Form und *Nummulites* sp. («*N. striatus*» in BOUSSAC 1911, Pl. IV, Fig. 5) als oberes Biarritzien betrachtet oder zum Lédien gezählt werden, hängt davon ab, ob der darin befindliche *N. perforatus* als autochthon oder als aufgearbeitet angenommen wird. Sicher existiert zwischen den Kalken von Peyreblanque und den Mergeln der Villa Marbella mindestens ein Transgressionshorizont.

Die Nummuliten- und Alveolinenfaunen des Biarritzien.

Nach unten wird das Biarritzien begrenzt durch das obere Lutétien mit *Nummulites aturicus*, *N. meneghinii*, grossen *N. millecaput*, *N. carpenteri*, *Assilina exponens* Typus und grossen *Ass. spira*.

Das Biarritzien selber wird charakterisiert durch das Erlöschen der Assilinen, durch *Nummulites brongniarti*, *N. puschi*, *N. perforatus* (Typus), *N. beaumonti* und durch die Endform der Gizehensis-Reihe: *N. lyelli*. Im oberen Biarritzien setzen Vorläufer zu *N. fabianii* ein (vor allem in Katalonien und in den Colli Berici) und *N. striatus*. Im südlichen Mittelmeergebiet scheint auch *Nummulites cf. vicaryi* ins Biarritzien hineinzureichen. Von den Assilinen scheint in den Westalpen eine grosse Form von *Ass. exponens* gerade noch das unterste Biarritzien erreicht zu haben. Unter den Alveolinen sind es die Endglieder der Gigantea-Gruppe, *Alveolina elongata* D'ORB., der Munieri-Gruppe, *Alv. fragilis* H., und der Gruppe der spindelförmigen Alveolinen, *Alv. fusiformis* Sow., die als Leitfossilien des Biarritzien häufig auftreten.

Mit dem Abschluss des Biarritzien erlöscht die Gattung *Alveolina* s. str. und wird im Lédien durch kleine, undifferenzierte Neoalveolinen abgelöst; ebenso erlöschen die grossen Nummuliten, während *N. striatus* weiter geht. Neu treten *N. fabianii*, *N. garnieri* und kleine radiate, ungefeilte Nummuliten auf¹⁶⁾.

Adour-Gebiet.

In unserer Mitteilung über das Lutétien im Adourbecken (HOTTINGER, SCHAUB und VONDERSCHMITT 1956) haben wir das Biarritzien als «oberes Lutétien» bezeichnet. In der folgenden Tabelle geben wir an, in welcher Weise sich durch die Einführung des Biarritzien die Bezeichnungen für die 1956 dargestellten Stufen-

¹⁶⁾ Mit der Frage des *N. garnieri* befasst sich zur Zeit Frau E. MONTANARO GALLITELLI und mit den radiaten obereocaenen Formen R. ROVEDA, weshalb wir uns über diese Formen zunächst nicht weiter äussern, sondern die Publikationen unserer sehr geschätzten italienischen Kollegen abwarten wollen.

unterteilungen ändern (unter Einbeziehung der Tatsache, dass sich einige Faunen des «unteren Lutétien 1» als oberes Cuisien erwiesen haben):

HOTTINGER, SCHAUB und VONDERSCHMITT 1956	HOTTINGER und SCHAUB 1960
oberes Lutétien mit <i>N. brongniarti</i> , <i>N. perforatus</i>	Biarritzien
mittleres Lutétien 2 mit <i>N. aturicus</i> und <i>Ass. exponens</i> Typus	oberes Lutétien
mittleres Lutétien 1	mittleres Lutétien
unteres Lutétien 2	unteres Lutétien
unteres Lutétien 1	oberes Cuisien

Typische Biarritzienfaunen mit *Nummulites brongniarti* und teilweise auch mit Alveolinen liegen uns vor von Peyrehorade, Cauneille, St.Barthelémy Kirchenhügel, Sorde-l'Abbaye (Pas de Charlemagne oben) und aus der Chalosse (Calcaire de la Grotte de Brassempouy).

Katalonien.

Am Südrand des katalanischen Eocaens (z. B. Igualada) transgrediert marines Biarritzien über festländisch ausgebildetes Cuisien-Lutétien. Es enthält *Nummulites brongniarti*, *N. perforatus*, *N. cf. striatus*, Vorläufer des *N. fabianii*, *Alveolina fragilis* und *Alv. fusiformis* (vgl. Tafel XXI vor p. 285 dieses Bandes) und wird überlagert von konglomeratischem Lédien in terrestrischer und lagunärer Facies. Hier tritt das Biarritzien besonders deutlich als selbständige Phase in der geologischen Geschichte hervor.

Weitere Angaben zur Verbreitung des Biarritzien am Pyrenäensüdrand enthält die im Druck befindliche Arbeit über die Alveolinen (HOTTINGER 1960a).

Atlantikküste.

Wie schon erwähnt, hat die Biarritzien-Transgression an der französischen Westküste die Gegend der Loiremündung (Bois Gouët) und des Cotentin erreicht und Faunen mit *Nummulites brongniarti*, Orbitoliten und den Alveolinen des Biarritzien gebracht.

England.

In Südengland erscheinen die länglichen Biarritzien-Alveolinen *Alv. fusiformis* und *Alv. elongata* mit *Nummulites variolarius* zusammen in den «couches supérieures de Bracklesham». J. BOUSSAC hat diese Schichten schon 1907 mit dem Mitteleocaen des Contentin und der Basse-Loire gleichgesetzt, Schichten, die er allerdings von den typischen Sables d'Auvers (= Lédien) noch unterschied. Auch heute ist das Problem des englischen Mitteleocaens noch nicht ganz gelöst. Der englische, weitspiralige *Nummulites «laevigatus»* (= *Nummulites britannicus* HANTKEN) ist mit dem französischen Typus des *N. laevigatus* nicht identisch. Ebenso sind gewisse Varietäten (?) der Biarritzien-Alveolinen (HOTTINGER 1960a, pl. 14,

fig. 4 und 10) *Alv. elongata* und besonders *Alv. fusiformis* (= *Alv. boscii* in BOUSSAC 1907) ausserhalb Englands unbekannt; sie sind aber begleitet von typischen Formen. Wir wissen noch nicht, ob morphologische Besonderheiten bei diesen englischen Leitfossilien auch stratigraphische Bedeutung haben¹⁷⁾.

Venetien.

Auch in Norditalien finden wir deutlich und fossilreich ausgebildetes Biarritzien. Es seien hier nur vier klassische Stellen erwähnt.

Roncà ist die Typlokalität des *Nummulites brongniarti*¹⁸⁾.

Die Steinbrüche von Soave enthalten *Nummulites brongniarti*, *N. perforatus* Typus und *N. cf. striatus*. Darüber ist noch ein ziemlich mächtiges Profil aufgeschlossen, das bis oben *Nummulites brongniarti*, neben kleineren Nummuliten enthält. Das ganze Profil von Soave gehört dem Biarritzien an.

Im klassischen Profil von Verona ist das Biarritzien besonders gut aufgeschlossen. Dort finden sich neben *Nummulites brongniarti*, *N. perforatus*, *Alveolina fragilis* und *fusiformis* in einzelnen Lagen auch grosse *N. lyelli*. (Dies ist einstweilen das nordwestlichste Vorkommen dieses offenbar von Ägypten her ausgebreiteten Biarritzien-Nummuliten.)

In den *Colli Berici* finden wir (z. B. bei Grancona und Mossano) Profile, die uns die zusammenhängenden Übergänge vom Lutétien ins Biarritzien und vom Biarritzien in das Obereocaen mit *N. fabianii* und sehr reichen Discocyclinenfaunen zeigen. Das Biarritzien ist hier charakterisiert durch grosse *Nummulites lyelli*, *N. perforatus* Typus, *N. brongniarti* und durch *fabianii*-Vorläufer («Oberes Lutétien», SCHWEIGHAUSER 1953).

Alpen.

Nachdem ABRARD festgestellt hatte, dass die «Sables d'Auvers» zum Lédien gehören, wurde allmählich auch in den Alpen versucht, die zum Auversien gestellten Schichten aufzuteilen in oberes Lutétien und Priabonien. Dabei zeigte sich aber immer wieder, wie zweckmässig die Abtrennung einer Stufe zwischen dem Lutétien und dem Priabonien ist, weil vor allem in den helvetischen Decken und im autochthonen Sedimentmantel der Massive das Biarritzien einer selbständigen lithologischen Einheit entspricht, die sich paläontologisch dadurch auszeichnet, dass sie die letzten Glieder der Entwicklungsreihen der grossen Nummuliten enthält, zusammen mit Formen, die ins Priabonien weiterführen (*Nummulites striatus*, *N. variolarius*).

Die reiche Fundgrube für die Profile in den Alpen ist das grosse Werk von BOUSSAC über das alpine Nummulitikum (1912). Doch wird gerade hier die Inkonsequenz klar, die darin besteht, dass die gleichen Faunen (*Nummulites brong-*

¹⁷⁾ Die Biarritzien-Alveolinen Englands sind ausserdem sehr oft stark abgerollt und auf einen kleinen Kern der Schale reduziert, was BOUSSAC und spätere Autoren wohl dazu verleitete, sie mit *Alv. boscii* aus dem Pariser Becken zu verwechseln. Teilweise sind diese abgerollten Alveolinschalen auch völlig pyritisiert. Es bleibt also abzuklären, ob eine ungewöhnlich starke Umlagerung oder eine Aufarbeitung dieser Faunen stattgefunden hat.

¹⁸⁾ Die Meinung von Szörs (1959), der den *Numm. brongniarti* von Roncà in das Untereocaen versetzen will, ist grotesk. Übrigens dürfte die Fauna von Dudar (Ungarn) mit *N. laevigatus* ebensowenig dem Untereocaen angehören.

niarti, *N. perforatus*, *N. striatus*) das eine Mal als oberes Lutétien (Biarritz-Peyreblanque, La Mortola, Menton, Col de Braus, Cime de Bosc), dann wieder als Auversien bezeichnet werden (vgl. p. 95: «On peut donc être sûr que le Nummulitique débute ici par la zone de la Villa Marbella à Biarritz et de Roncà dans le Vicentin, c'est-à-dire par l'Auversien¹⁹⁾»). Die gerade für den «Golfe auversien» sehr klare Lösung besteht darin, dass wir alle Schichten mit *Nummulites brongniarti*, *N. perforatus* Typus und *N. striatus* – wozu nach neueren Funden vom Col de Braus und La Mortola noch *N. puschi* hinzutritt – als der gleichen Stufe, dem Biarritzien angehörend, betrachten. Dazu gehören alle Schichten, die BOUSSAC (1912) auf seinen Tabellen p. 104/5, p. 154/5 und p. 292/3 als Lutétien supérieur und als Auversien bezeichnet. Einige Punkte seien hier besonders erwähnt:

Der Aufschluss von Cap La Mortola, der einen Kilometer von der französisch-italienischen Grenze entfernt an der Rivieraküste vorspringt und durch die Brandung offengehalten wird, enthält genau die Grenze Lutétien-Biarritzien. Hier treffen wir neben einem grossen, dicken Nummuliten, der dem *N. perforatus* Typus sehr nahe steht, und *N. cf. brongniarti* und *N. cf. striatus*, auch sehr grosse *Assilina exponens*. Sie dürften die jüngsten bekannten Assilinen sein.

Die ebenfalls klassische Fundstelle von *Nummulites perforatus* und *N. puschi* am Col de Braus enthält auch *Orbitolites* sp. und ist als typisches Biarritzien zu betrachten.

Von Châtelard in Savoyen beschreibt BOUSSAC den einzigen ihm aus den Alpen bekannten Nummulitenkalk (Grès glauconneux), der ausser den grossen Nummuliten des Biarritzien auch grosse Alveolinen (*Alv. larva* = *Alv. elongata*) enthält.

Schweizer Alpen.

In den Helvetischen Decken der Schweizer Alpen zeichnet sich das Biarritzien aus durch einen Schichtabschnitt, der sich im allgemeinen deutlich vom Lutétien (in Facies der Nummulitenkalke und Nummuliten- und Assilinen-Grünsande) und vom Priabonien (in Form von Globigerinenmergeln, «Stadschiefer» mit eingelagerten Lithothamnienkalken) abhebt: Die feinsandigen Mergel, die als Pectinitenschiefer, Hohgantschiefer, Schimbergschiefer bezeichnet werden, und die meist ziemlich feinkörnigen, quarzreichen Sandsteine, die auch als Hohgantsandstein bezeichnet werden. Die genauere Abgrenzung der Unterteilung und Altersbestimmung (unter Ausschaltung des Begriffes «Auversien») ist von J. SCHUMACHER (1948) für das klassische Profil des Klimesenhorns am Pilatus, gestützt auf die Nummuliten, versucht worden; doch werden diese Fragen zurzeit von anderer Seite wieder neu bearbeitet. Daher wollen wir hier nur die bekannteste mit grossen Nummuliten belegte Fundstelle von «Auversien» in den Helvetischen Decken erwähnen:

Die Schimbergschiefer von Ober Lohegg am Schimberg (Alpenrandkette, Kanton Luzern), die mit ihren fossilreichen Einlagerungen von KAUFMANN, BOUSSAC und zuletzt ausführlich von H. MOLLET (1921) beschrieben worden sind.

¹⁹⁾ Hier parallelisiert BOUSSAC also Roncà mit Villa Marbella anstatt – wie es nach der Fauna richtiger wäre – mit Peyreblanque.

Am Schimberg folgen über dem «Complanatenkalk» (Lutétien mit *Nummulites millecaput*):

4. Globigerinenschiefer;
3. fossilreiche Schimbergschiefer, oben mit Konglomerathorizonten;
2. Hohgantsandstein;
1. Pectinitenschiefer «Hohgantschiefer»).

BOUSSAC (1912) betrachtet die Pectinitenschiefer noch als Lutétien, weil sie angeblich *Nummulites millecaput* führen. MOLLET weist aber nach, dass diese Deutung darauf beruht, dass BOUSSAC eine tektonische Störung übersehen hat: In den Pectinitenschiefern kommt *Nummulites millecaput* nicht mehr vor. Vielmehr gehören die Hohgantschiefer ins Biarritzien, wie auch der Hohgantsandstein. Interessant sind vor allem die Schimbergschiefer, denn im Gegensatz zu den Hohgantschiefern und zum Hohgantsandstein führen sie auch grosse Nummuliten, neben einigen Komponenten aus der Kreide. MOLLET zitiert daraus: *Nummulites brongniarti*, *N. perforatus* und *N. striatus*, neben Discocyclinen, Asterocyclinen und Aktinocyclinen und etwa 160 Arten von Makrofossilien (vor allem Mollusken und Korallen). MOLLET betrachtet diesen Horizont als oberes Auversien. Wenn die Nummuliten nicht aufgearbeitet sind – und es besteht kaum ein Grund, Aufarbeitung anzunehmen, da wir in der helvetischen Schichtserie kein Gestein kennen, aus dem diese Fossilien stammen könnten, – müssen wir die Schimbergschiefer mit den Schichten von Peyreblanque, Roncà etc. parallelisieren, also als typisches Biarritzien betrachten. Im darüber folgenden Konglomerathorizont hat MOLLET *Nummulites perforatus* und *N. millecaput* mit deutlichen Spuren der Aufarbeitung gefunden, neben Komponenten von anderen Gesteinen aus der helvetischen Serie von der Kreide bis zum Hohgantsandstein. MOLLET lässt mit dem oberen Konglomerat das Priabonien beginnen, weil sich unter den Makrofossilien viele finden, die für Priabonien charakteristisch sind, und weil zwischen den Konglomeratbänken auch die Globigerinenmergel-Fazies einsetzt.

So zeigen uns also diese Aufschlüsse, dass die Gesteinsserie Pectinitenschiefer – Hohgantsandstein – Schimbergschiefer dem Biarritzien angehört und dass hier das Priabonien mit einem konglomeratischen Aufarbeitungshorizont beginnt.

Karpaten und Transsylvanien.

Ohne uns hier ausführlicher mit der Eocaenstratigraphie der östlichen Fortsetzung der Alpen zu befassen (deren Nummuliten von F. BIEDA, Krakau, und GH. BOMBITA, Bukarest, studiert werden), möchten wir zwei klassische Fundstellen von Biarritzien erwähnen, und zwar darum, weil sie zu Typlokalitäten wichtiger Nummulitenarten geworden sind.

1. Zakopane.

Der Typus von *Nummulites puschi* D'ARCHIAC & HAIME, 1853, stammt aus einem dunklen Kalk, der sich beim Zerschlagen vorwiegend den Äquatorialebenen der Nummuliten entlang spaltet. BIEDA (1933) hat diese Schichten wieder gefunden und daraus auch die A-Form zu der von D'ARCHIAC beschriebenen B-Form dargestellt. In der Sammlung D'ARCHIAC ist das Typmaterial noch vorhanden, bestehend aus zwei Gesteinsstücken. Das eine ist als Typus des *N. puschi* bezeichnet

und zeigt mehrere Spiralen von B-Formen (eine davon wird als Lectotyp abgebildet werden) wie auch von A-Formen des *N. puschi*. Ausserdem befinden sich darauf aber auch deutlich erkennbare Spiralen und Zwischengerüste von *Nummulites perforatus*, B- und A-Form. Die zweite Probe des gleichen Gesteins ist auf einem Karton mit der Bezeichnung *Nummulites brongniarti* aufgeklebt. Hier finden wir neben deutlichen Spiralen von *N. brongniarti* ebenfalls *N. puschi* und *N. perforatus*.

Dieses Gestein zeigt uns also ebenfalls die typische Vergesellschaftung der grossen Biarritzien-Nummuliten.

2. Klausenburg (Cluj, Siebenbürgen, Rumänien).

Der eine Autor verdankt der Liebenswürdigkeit von Herrn F. BACHMAYER, Wien und von Herrn BOMBITA, Bukarest, Material von der Typlokalität des *Nummulites perforatus*. Es ist zum Teil ausgezeichnet erhalten und gestattet uns, den typischen *Nummulites perforatus* von den Vorläufern und Parallelförmigen, mit welchen ihn die meisten Autoren vereinigt haben, zu unterscheiden und ihn so als gutes Leitfossil für das Biarritzien zu verwenden. Nach den Angaben von BOMBITA (1957) kommt er auch bei Cluj mit *Nummulites brongniarti* und *N. striatus* zusammen vor. Bemerkenswert ist, dass diese Schichten transgressiv auf mesozoischen Schichten liegen. Auch in grossen Gebieten Ungarns kann eine solche Biarritzien-Transgression festgestellt werden, was wir als Parallele zur Biarritzien-Transgression von Biarritz und den Gebieten nördlich und westlich um das Pariser Becken ansehen können.

Kaukasus.

RENNGARTEN beschreibt 1931 eine Nummuliten-Fauna aus Georgien, die er in das «Obere Lutétien oder Auversien» stellt und die den Typus von *Nummulites praefabianii* MENNER & VARENTSOV, 1933 enthält. Diese Art, die als Vorläufer des Priabonien-Leitnummuliten *N. fabianii* aufzufassen ist, erweist sich auch an anderen Orten (Norditalien, Nordspanien und Nordafrika) als gutes Biarritzien-Leitfossil.

Ägypten.

Ein wesentlicher Teil der Mokkaatamschichten dürfte zum Biarritzien gehören. Das Biarritzien wird auch in Ägypten und in der Libyschen Wüste durch Nummuliten charakterisiert, zum Teil aber durch andere Arten als in Europa. Neben dem – auch in Italien vorkommenden – *Nummulites lyelli*, dem grossen Endglied der Gizehensisreihe und *N. cf. praefabianii*, sind es vor allem die aus Europa nur zum Teil bekannten Formen der Striatus-disorbinus-Gruppe: *Nummulites striatus*, *N. beaumonti*, *N. vicaryi*, *N. discorbinus*²⁰⁾.

Diese Arten stellen die Verbindung zum Biarritzien von Somaliland und Indien her. Doch muss die stratigraphische Verbreitung dieser Arten im Anschluss an die zusammenfassende Revision der westlichen Nummuliten neu untersucht und dargestellt werden.

²⁰⁾ Die Facies der Mokkaatamschichten mit ihrer Fauna setzt sich mit bemerkenswerter Eintönigkeit dem ganzen N-Rand Afrikas entlang bis an die Küste des Atlantischen Ozeans fort. Sie ist verknüpft mit den ebenfalls noch nicht gelösten Problemen der nordafrikanischen Phosphate und ihrer Genese.

Somaliland.

Auf Grund der Darstellung der Nummulitenfauna der Carcar-Serie von Somaliland durch AZZAROLI (1950) können wir annehmen, dass der obere Teil seines Carcar II und das Carcar III das Biarritzien repräsentieren (von AZZAROLI als Luteziano superiore bezeichnet). Er ist charakterisiert durch *Nummulites bullatus*, *N. somaliensis*, *N. discorbinus libycus*, *N. beaumonti* und *N. striatus*.

Vorderindien.

In der Arbeit von NAGAPPA (1959) können wir den Tabellen (Charts 2 und 3) auf p. 173 entnehmen, dass offenbar die Abgrenzung zwischen Mittel- und Obereocaen sehr vag ist. Wir können vermuten, dass die Grenze des Mitteleocaen wesentlich höher liegt, als NAGAPPA annimmt, und dass ein grösserer Teil des Upper Khirthar, das NAGAPPA ins Obereocaen einweist, Biarritzien-Alter hat, mit *Nummulites pengaronensis*, *N. beaumonti*, *N. stamineus*, *N. obtusus* var. und *N. yawensis*.

Dabei stellt sich hier eine Frage, die sich auch beim Cuisien und beim unteren Lutétien aufdrängt: Nämlich wie weit in den der Zusammenfassung zugrunde gelegten Profilen ganz wesentliche Lücken vorhanden sind. So fragt man sich, ob nicht ein bedeutender Teil des wirklichen Obereocaens überhaupt fehle.

Zusammenfassung.

Beim Vergleich der Stufen des Pariser Beckens mit den vollständigeren Serien des Nummulitikums im Mittelmeergebiet zeigt sich, dass die Lücke zwischen der marinen Phase des Lutétien und des Lédien unverhältnismässig gross ist, und dass sich in der Zeit, die dieser Lücke entspricht, ein ganz wesentlicher Teil der Grossforaminiferenentwicklung (Nummuliten und Alveolinen) abgespielt hat. In dieser Zeit hat im Mittelmeer und den Nachbargebieten eine ausgedehnte Transgression stattgefunden, die sich erkennen lässt vom Rande des Pariser Beckens (Bois-Gouët und Cotentin), Südengland, bis nach Biarritz und der Südabdachung der Pyrenäen, durch die Alpen, Norditalien, Ungarn und Transsylvanien, Nordafrika und Indien.

Diese Stufe wurde früher in den Alpen und in Norditalien als Auversien bezeichnet. Doch zeigt der Vergleich mit dem Profil von Biarritz, dass in Frankreich nicht das gleiche als Auversien bezeichnet wurde wie in den übrigen Teilen der genannten Gebiete. Die «sables d'Auvers» sind als Lédien zu betrachten, weshalb sich eine neue Stufenbezeichnung – «Biarritzien» – aufdrängt.

4. Die Gliederung des Alttertiärs ohne Nummuliten, Assilinen und Alveolinen.

Es wird eine weitere Aufgabe sein, die hier genannte Stufeneinteilung des Alttertiärs und insbesondere die neu eingeführten Stufen auch mit anderen Fossilien zu belegen. Vor allem hoffen wir, weitere Foraminiferengruppen zuziehen zu können. Zurzeit fehlen aber noch die nötigen paläontologischen Grundlagen, die es erlauben würden, die Arten so eng zu fassen, dass sie für eine detaillierte Stratigraphie brauchbar wären.

Grossforaminiferen.

Im mittleren Paleocaen der Pyrenäen begleitet ein typischer, noch zu beschreibender Meandropside (HOTTINGER 1960b, Taf. I, Fig. b, nach p. 284 dieses Bandes) und eine ebenfalls typische Gattung der Dictyoconiden (*Fallotella*) die leitende *Alveolina primaeva*. Ebenso scheinen bestimmte *Miscellanea*- und *Operculina*-Arten nur in dieser Stufe vorzukommen.

Das Ilerdien wird auch durch eine gewisse Anzahl von Operculinenarten charakterisiert. DONCIEUX (1926) gibt einige gute Abbildungen. Diese Arten müssen aber erst noch mit echten Cuisien- und Lutetien-Operculinen verglichen und genauer definiert werden.

Ilerdien, Lutétien und Biarritzien können mit neu zu beschreibenden Arten der Gattung *Fabularia* charakterisiert werden.

Über die stratigraphische Verbreitung der Operculinen- und der Heterosteginenarten des Mittel- und Obereocaens wissen wir noch sehr wenig, doch ist anzunehmen, dass sich auch in diesen Gattungen brauchbare Leitfossilien finden werden.

Die Gattung *Orbitolites* scheint ebenfalls leitende Arten hervorgebracht zu haben. Darüber wird nächstens R. LEHMANN berichten.

Die neueren Monographien über Orbitoididen von J. SCHWEIGHAUSER (1953) und M. NEUMANN (1958) leiden darunter, dass nur relativ eng begrenzte Gebiete in die Untersuchung einbezogen wurden. Die Serien des Vicentin und der westlichen Aquitaine sind, jede für sich, so lückenhaft, dass die Autoren für gewisse Teile des Alttertiärs nur eine relativ grobe Unterteilung vornehmen konnten. Auch hier müssen weitere Untersuchungen abklären, wie die (teilweise sich widersprechenden) Daten der beiden Autoren miteinander in Einklang gebracht werden können, und wie eine einheitliche Discocyclinenstratigraphie mit der hier dargestellten Einteilung parallelisiert werden kann.

Kleinforminiferen.

Das Vorkommen bestimmter Gruppen von benthonischen Kleinforminiferen ist so abhängig von faciiellen Faktoren, dass diese Mikrofossilien bis jetzt noch wenig Anreiz für eine systematische Untersuchung einzelner Gruppen geboten haben. Zweifellos ist es aber nötig und möglich, im Tertiär benthonische Foraminiferengruppen zu finden, die sich gleicherweise für eine detaillierte Stratigraphie eignen wie gewisse Gruppen aus der Kreide (*Bolivinoidea*, *Neoflabellina* etc.). So scheint eine Revision der Rotalia-artigen Genera, der Bolivinen, Uvigerinen und der Gruppe der *Almaena* dringend nötig.

Vor allem aber hoffen wir, die mediterranen Stufen des Eocaens und des Paleocaens mit planktonischen Foraminiferenfaunen charakterisieren zu können. Wertvolle paläontologische Grundlagen dazu enthält das vor kurzem erschienene Werk von A. R. LOEBLICH, H. TAPPAN, J. P. BECKMANN, H. M. BOLLI, E. MONTANARO GALLITELLI, J. C. TROELSEN (1957). Zu den darin enthaltenen Arbeiten drängen sich einige grundsätzliche Bemerkungen auf:

1. Die pelagischen Kleinforminiferen sind durch ihr massenhaftes Auftreten in vielfältigen Faciesbereichen wertvolle Leitfossilien. Im Vergleich zu den Grossforaminiferen haben sie aber eine relativ einfache Morphologie, deren Entfaltungs-

möglichkeiten (Grössenzunahme, Entwicklung komplizierter zusätzlicher Strukturelemente, Ornamente) im Laufe der Evolution infolge der pelagischen Lebensweise beschränkt sind. Häufige Konvergenzerscheinungen werden daher die phylogenetischen Untersuchungen sehr erschweren. So ist denn auch die umstrittene Aufspaltung der pelagischen Foraminiferen in zahlreiche Genera zweifellos künstlich und entspricht den phylogenetischen Reihen, die sich etwa schon erkennen lassen, durchaus nicht (vgl. J. HOFKER, 1959).

2. Die pelagischen Foraminiferen findet man viel häufiger aufgearbeitet als Grossforaminiferen. Das mag seinen Grund einerseits im beträchtlichen Grössen- und Gewichtsunterschied der Schalen haben, anderseits in der grösseren Verbreitung der pelagischen Faunen in leicht auflösbaren, tonigen und mergeligen Sedimenten. Dies gilt vor allem für Gebiete mit relativ ruhiger, küstennaher Sedimentation.

3. Trotz der genannten Schwierigkeiten ist es A. R. LOEBLICH und H. TAPPAN (1957, p. 173) gelungen, die paleocaenen und untereocaenen Sedimente der Atlantischen Küste Nordamerikas mit pelagischen Faunen zu gliedern und in voneinander unabhängigen Sedimentationsgebieten eine einheitliche Faunenfolge zu erkennen. Diese Faunenfolge wird mit europäischen Stufennamen belegt (Fig. 28, p. 177). Mit Ausnahme des Danien sind diese «Stufen» aber leider nicht mit ihren europäischen Typlokalitäten verglichen worden. Ihre Grenzen sind dort gezogen, wo – in Amerika – grössere faunistische Änderungen eintreten, ohne dass auf diese Schwierigkeit weiter eingegangen wird.

4. In dem gleichen Werk hat H. BOLLÉ die pelagischen Faunenfolgen Trinidads in eine wesentlich engere Zonenfolge gegliedert. Wir fragen uns, ob alle diese Zonen ihren Wert auch ausserhalb Mittelamerikas beibehalten.

Einen ersten Schritt zur Korelation der stratigraphischen Resultate nach der neueren Gross- und Kleinforaminiferenpaläontologie verdanken wir J.-P. BECKMANN (1958). Er gibt die stratigraphische Verbreitung einzelner Grossforaminiferengruppen im Vergleich zu den Biozonen der pelagischen Foraminiferenarten für Cuba an. Ein direkter Vergleich mit europäischen Alttertiärfaunen ist aber noch nicht möglich.

Mollusken.

J. BOUSSAC (1912) hat mit seiner Arbeit über die Evolution der Cerithien den Weg gewiesen zu einer gruppenweisen Neubearbeitung der reichen Molluskenfaunen des Alttertiärs. Leider ist ihm unseres Wissens niemand auf diesem Weg gefolgt. Heute, wo wir einen grossen Teil der in einzelnen Fundstellen zerstreuten Molluskenfaunen glauben mit Grossforaminiferen sicher datieren zu können, drängt sich eine Neubearbeitung der Mollusken auf. Insbesondere scheinen die Turritellen, oft massenhaft und gut erhalten, als nützliche Leitfossilien in Frage zu kommen. So besteht wenig Zweifel, dass z. B. die Turritellen *T. figolina* CAREZ und *T. trempina* CAREZ neben anderen Arten für das Ilerdien (der Pyrenäen zumindest) typisch sind.

Es sei in diesem Zusammenhang auch erwähnt, dass die Altersbestimmung der ausführlich bearbeiteten Molluskenfauna von Gan (südlich Pau, O'GORMAN & COSSMANN, 1923) durch die Grossforaminiferenstratigraphie bestätigt wird. Der

Vergleich dieser Molluskenfauna mit derjenigen des Cuisien im Pariser Becken ermöglicht eine wertvolle Kontrolle.

RÉSUMÉ

1. Généralités.

Dans les séries nummulitiques de la Méditerranée et des régions avoisinantes les espèces de Nummulites et d'Alvéolines se suivent partout dans la même succession. Ces espèces peuvent servir d'excellents fossiles caractéristiques pour une stratigraphie détaillée. En essayant de remplacer les termes de stratigraphie locale par les étages classiques du Nummulitique du Bassin de Paris et d'y ranger les zones de Nummulites et d'Alvéolines, nous constatons que les phases marines des étages classiques de la série extrêmement épicontinentale du Bassin de Paris étaient si courtes qu'il n'est pas possible d'y reconnaître une évolution des espèces de foraminifères. Comme ces phases marines du Bassin de Paris y représentent toujours le commencement de l'étage, le Cuisien du Bassin de Paris (avec *Nummulites planulatus* et *Alveolina oblonga*) correspond au Cuisien inférieur des séries et des faunes plus complètes de l'ancienne Tethys et le Lutétien du Bassin de Paris (avec *Nummulites laevigatus* et *Alv. bosci*) correspond au Lutétien inférieur des séries plus complètes.

2. L'Ilerdien.

Au-dessous du Cuisien inférieur ainsi défini on trouve dans les séries les plus complètes de la «Tethys» un étage comprenant cinq zones d'Alvéolines successives. C'est dans cet étage qu'apparaissent les Nummulites et les Assilines et que se suivent plusieurs faunes très caractéristiques de ces grands foraminifères. Il n'est pas possible d'en trouver l'équivalent parmi les étages du Bassin de Paris. Nous constatons ces faunes nummulitiques et d'Alvéolines précusiennes dans l'Aquitaine orientale (Corbières, Montagne Noire (HOTTINGER, 1958) et Petites Pyrénées) et sur le versant méridional des Pyrénées, mais aussi dans les séries compréhensives des Alpes suisses (Schlierenflysch, du Maestrichtien au Cuisien sup., SCHAUB, 1951) jusqu'aux séries assez complètes de l'Asie Mineure, de l'Egypte et des Indes. Nous définissons ce complexe important comme un étage des séries de la Méditerranée paléogène. Nous choisissons le type de cet étage dans la Conca de Tremp, Province de Lérida (lat. Ilerda) en Espagne et nous l'appelons Ilerdien. Le tableau Fig. 3, HOTTINGER 1960b, en indique les zones d'Alvéolines, et les listes aux pages 458–460 contiennent les espèces de Nummulites et Assilines caractéristiques. Il sera nécessaire et sans doute possible de trouver des faunes de foraminifères pélagiques (p. ex. de *Globigerina* et de *Globorotalia*) dans les séries ilerdiennes de la Méditerranée et de paralléliser ainsi nos zones de grands foraminifères aux zones des faunes planctoniques.

3. Le Biarritzien.

Au bord occidental et septentrional du Bassin de Paris (Bois Gouët et Cotentin) se manifeste une transgression marine entre la transgression lutétienne et le Lédien. La même transgression se retrouve aux bords des Pyrénées (surtout dans les régions de Biarritz et d'Igualada), aux Alpes et en Italie, en Transsylvanie et en

Hongrie. Les faunes nummulitiques qui caractérisent cet étage – l'ancien «Auversien» des stratigraphes alpins et italiens (mais non des «sables d'Auvers», lédiens) – sont: les grands espèces terminales, très évoluées, des phyla de Nummulites (*N. brongniarti*, *N. puschi*, *N. perforatus* type, *N. lyelli*), les précurseurs des Nummulites lédiens (*N. striatus*, *N. beaumonti* etc.) et les dernières Alvéolines (*Alv. elongata* (type), *Alv. fusiformis* et *Alv. fragilis*). Nous reprenons donc l'étage ancien de l'«Auversien» alpin et italien (qui était antérieur à l'«Auversien» du Bassin de Paris) et nous proposons de le désigner par «Biarritzien». Cet étage s'étend de la côte atlantique et de la région pyrénéenne à travers les Alpes, l'Italie, la Hongrie et la Transsylvanie jusqu'en Egypte, en Somalie et aux Indes.

Ainsi nous arrivons à fixer la succession suivante d'étages à peu près équivalents:

Eocène	{	sup.	{ Ludien Lédien
		moyen	{ Biarritzien Lutétien
		inf.	Cuisien
Paléocène	{	sup.	Ilerdien
		moyen	Landénien p.p., Montien p.p.
		inf.	Danien, «Montien» p.p.

LITERATURVERZEICHNIS

- ABRARD, R., & FABRE, A. (1944): *Observations sur la Faune de Foraminifères de l'Eocène moyen du Bas-Adour*. Bull. Soc. géol. France (5), 14.
- D'ARCHIAC, A., & HAIME, J. (1853): *Monographie des Nummulites*. Paris.
- D'ARCHIAC, A. (1866): *Faune tertiaire inférieure*. In: DE TCHIHATCHEFF, P.: *Asie mineure*.
- ARNI, P. (1939): *Über die Nummuliten und die Gliederung des Untereocaens*. Eclogae geol. Helv. 32.
- AZZAROLI, A. (1950): *I macroforaminiferi della serie del Carcâr in Somalia. (Eocene medio e superiore) e la loro distribuzione stratigrafica*. Palaeontogr. Ital. 47 (N. S. 27).
- BECKMANN, J.-P. (1954): *Die Foraminiferen der Oceanic Formation (Eocaen-Oligocaen) von Barbados, Kl. Antillen*. Eclogae geol. Helv. 46.
- (1958): *Correlation of pelagic and reefal faunas from the Eocene and Paleocene of Cuba*. Eclogae geol. Helv. 51.
- BIEDA, F. (1933): *Sur quelques Nummulines et Assilines d'Espagne*. Géol. Pays Cat. 3, pt. III.
- (1938): *L'espèce Nummulina puschi d'Archiac*. Serv. Géol. Pologne, 3.
- BOMBITA, GH. (1957): *Semnificatia stratigrafica a citorva specii de Numuliti din Transilvania*. Comun. Acad. 7.
- BOUSSAC, J. (1907): *Observation sur la Faune des couches supérieures de Bracklesham à Nummulites variolarius*. Ann. Soc. géol. du Nord, 36.
- (1911): *Etudes stratigraphiques et paléontologiques sur le Nummulitique de Biarritz*. Ann. Hébert. Ann. Strat. Pal. Lab. Géol. Paris, 5.
- (1912a): *Etudes stratigraphiques sur le Nummulitique alpin*. Mém. carte géol. France.
- (1912b): *Essai sur l'évolution des Cérithidés dans le Mésonummulitique du Bassin de Paris*. Ann. Hébert 6.
- BURGER, J.-J., CUVILLIER, J., & SCHOEFFLER, J. (1945): *Stratigraphie du Nummulitique de la Chalosse de Montfort*. Bull. Soc. géol. France (5), 15.
- BUXTORF, R. (1930): *Géologie du front septentrional des Pyrénées au nord de St. Giron (Ariège)*. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse 59.
- CADISCH, J. (1953): *Geologie der Schweizer Alpen*. Basel.

- CUVILLIER, J. (1930): *Révision du Nummulitique égyptien*. Mém. Inst. Egypte 16.
- DAGUIN, F. (1948): *L'Aquitaine Occidentale*. Paris.
- DAVIES, L. M. (1927): *The Ranikot Beds at Thal (North-West Frontier Provinces of India)*. Quart. J. geol. Soc. London 83.
- (1940): *The Upper Khirthar Beds of North-West India*. Quart. J. geol. Soc. London 96, pt. 2.
- DONCIEUX, L. (1903): *Monographie géologique et paléontologique des Corbières orientales*. Ann. Univ. Lyon (1), 11.
- (1905): *Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault*. 1^e partie: Montagne Noire et Minervois. Ann. Univ. Lyon [n. S.] 1, 17.
- (1926): *Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault*. 2^e partie: Corbières septentrionales. Ann. Univ. Lyon [n. S.] 1, 45.
- DOUVILLÉ, H. (1905): *Le terrain nummulitique du bassin de l'Adour*. Bull. Soc. géol. France (4), 5.
- (1919): *L'Eocène inférieur en Aquitaine et dans les Pyrénées*. Mém. carte géol. France.
- DURAND-DELGA, M., & MAGNÉ, J. (1958): *Données stratigraphiques et micropaléontologiques sur le Nummulitique de l'est des Cordillères bétiques (Espagne)*. Rev. Micropal. 1.
- FABIANI, R. (1915): *Il Paleogene veneto*. Mém. Ist. géol. Univ. Padova 3.
- FALLOT, P., DURAND-DELGA, M., & MAGNÉ, J. (1956): *Présence de l'Eocène inférieur dans le Rif septentrional (Maroc)*. C. R. Acad. Sci. Paris, 243.
- FLANDRIN, J. (1938): *Contribution à l'étude paléontologique du Nummulitique algérien*. Mat. carte géol. Algérie, 8.
- GIGNOUX, M. (1950): *Géologie stratigraphique*. Paris.
- GILL, W. D. (1953): *Facies and Fauna in the Bhadrar Beds of the Punjab Salt Range Pakistan*. Jour. Pal. 27, 6.
- (1953): *The Genus Assilina in the Laki Series (Lower Eocene) of the Kohat-Potwar Basin, Northwest Pakistan*. Contr. Cushman Found. Foramin. Res. 4, pt. 2.
- GÓMEZ LLUECA, F. (1929): *Los numulíticos de España*. Mem. Mus. Nac. Ci. nat. Madrid 36.
- O'GORMAN, M., & COSSMANN, M. (1923): *Le gisement cuisien de Gan*. Monogr. Pau.
- HAGN, H. (1955): *Fazies und Mikrofauna der Gesteine der Bayrischen Alpen*. Leiden.
- DE LA HARPE, PH. (1879): *Les Nummulites du Comté de Nice, leurs espèces et leur distribution stratigraphique, et échelle des Nummulites*. Bull. Soc. vaud. Sci. nat. 16.
- (1881): *Description des Nummulites appartenant à la zone inférieure des Falaises de Biarritz des environs de la Villa Bruce jusqu'à Handia*. Bull. Soc. Borda 6.
- (1883a): *Monographie der in Ägypten und der libyschen Wüste vorkommenden Nummuliten*. Paläontogr., Cassel 30.
- (1883b): *Etude des Nummulites de la Suisse et révision des espèces éocènes des genres Nummulites et Assilina*. Schweiz. pal. Abh. 10, 1881–1883.
- HEIM, A. (1908): *Die Nummuliten- und Flyschbildungen der Schweizeralpen*. Schweiz. pal. Abh. 35.
- HOTTINGER, L. (1958): *Géologie du Mt. Cayla (Aude, Aquitaine orientale)*. Eclogae geol. Helv. 51.
- (1960a): *Recherches sur les Alvéolines paléocènes et éocènes*. Mém. suisses de Pal. 75/76, im Druck.
- (1960b): *Über paleocaene und eocaene Alveolinen*. Eclogae geol. Helv. 53, (p. 265 dieses Bandes).
- HOTTINGER, L., SCHAUB, H., & VONDERSCHMITT, L. (1956): *Zur Stratigraphie des Lutétien im Adour-Becken*. Eclogae geol. Helv. 49.
- JEANNET, A., LEUPOLD, W., & BUCK, D. (1935): *Stratigraphische Profile des Nummulitikums von Einsiedeln-Iberg*. Ber. Schwyz. nat. Ges. 1932/1935.
- LANTERNO, E., & ROVEDA, V. (1957): *Sur les couples de Nummulites N. incrassatus (B) – N. ramondiformis (A) et N. vascus (B) – N. boucheri (A)*. Arch. Sci. 10.
- LEUPOLD, W. (1937): *Zur Stratigraphie der Flyschbildungen zwischen Linth und Rhein*. Eclogae geol. Helv. 30.
- (1938): *Die Flyschregion von Ragaz*. Bericht über die Exkursion der S. G. G. 1938. Eclogae geol. Helv. 31.
- LOEBLICH, A. R., TAPPAN, H., BECKMANN, J.-P., BOLLI, H. M., MONTANARO GALLITELLI, E., & TROELSEN, J. C. (1957): *Studies in Foraminifera*. Unit. Stat. Nat. Mus. Bull. 215.
- MANGIN, J.-P. (1958): *Le Nummulitique sud-pyrénéen à l'ouest de l'Aragon*. Thèse Fac. Sci. Dijon.
- (1959): *Données nouvelles sur le Nummulitique pyrénéen*. Bull. Soc. géol. France (7), 1.

- MENGAUD, L. (1920): *Recherches géologiques dans la région cantabrique*. Thèse, Fac. des Sciences, Univ. Paris, Toulouse.
- MISCH, P. (1934): *Bau der mittleren Südpynenäen*. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, 3. F. 8–13, 1933–34 Nr. 13.
- MOLLET, H. (1921): *Stratigraphie der Schafmatt-Schimbergkette und ihrer Umgebung (Kt. Luzern)*. Beitr. geol. Karte Schweiz [n. F.] 47.
- NAGAPPA, Y. (1959): *Foraminiferal biostratigraphy of the Cretaceous Eocene succession in the India-Pakistan-Burma region*. Micropal. 5.
- NEUMANN, M. (1958): *Révision des Orbitoides du Crétacé et de l'Eocène en Aquitaine occidentale*. Mém. Soc. géol. France [n. S.] 37.
- NUTTALL, W. L. F. (1926): *The zonal distribution and description of the larger foraminifera of the Middle and Lower Kirthar series (Middle Eocene) of parts of Western India*. Rec. India geol. Surv. Calcutta, 59.
- NUTTALL, W. L. F., & BRIGHTON, A. G. (1931): *Larger foraminifera from the Tertiary of Somaliland*. Geol. Mag. London 68.
- PAPP, A. (1959): *Tertiär 1. Teil. Grundzüge regionaler Stratigraphie*. Handb. strat. Geol. 3.
- RENNGARTEN, V. P. (1931): *Les Orbitoides et les Nummulites du versant sud du Caucase*. Trans. Geol. Prosp. Serv. Russia 24.
- REY, M. (1954): *Comparaison des Microfaunes du Nummulitique Nord-Marocain et du Nummulitique du golfe de Mexique et de la Mer des Caraïbes*. C. R. 19, Congr. géol. intern. Alger, U. P. J. 19.
- LE ROY, L. W. (1953): *Biostratigraphy of the Maqafi-Section, Egypt*. Geol. Soc. America, Mem. 54.
- SCHAUB, H. (1951a): *Über die Zugehörigkeit der paleocaenen und untereocaenen Nummuliten zu Entwicklungsreihen*. Eclogae geol. Helv. 43.
- (1951b): *Stratigraphie und Paläontologie des Schlierenfylsches mit besonderer Berücksichtigung der paleocaenen und untereocaenen Nummuliten und Assilinen*. Schweiz. pal. Abh. 68.
 - (1955): *Zur Nomenklatur und Stratigraphie der europäischen Assilinen*. Vorläufige Mitteilung. Eclogae geol. Helv. 48.
 - (1960): *Über einige Nummuliten und Assilinen der Monographie und der Sammlung d'Archiac*. Eclogae geol. Helv. 53, (p. 443 dieses Bandes).
- SCHUMACHER, J. (1948): *Zur Gliederung des marinen Lutétien und basalen Priabonien der Schweizeralpen*. Eclogae geol. Helv. 41.
- SCHWEIGHAUSER, J. (1953): *Mikropaläontologische und stratigraphische Untersuchungen im Paleocaen und Eocaen des Vicentin (Norditalien), mit besonderer Berücksichtigung der Discocyclinen und Asterocyclinen*. Schweiz. pal. Abh. 70.
- SZÖTS, E. (1959): *Note préliminaire sur la véritable position stratigraphique des couches de Roncà (Vicentin, Italie septentrionale)*. CR Som. Soc. géol. France 3.
- TELLINI, A. (1890): *Le Nummulitidi della Majella, delle Isole Tremiti e del Promontorio Garganico*. Boll. Soc. geol. Ital. 9.
- VARENTSOV, M. J., & MENNER, V. V. (1933): *On the age of some horizons of the Paleogene of the Gorysk region of Georgia* (russ.). Moskau.
- ZITTEL, K. A. (1883): *Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Libyschen Wüste*. Palaeontogr. 30.