

**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae  
**Herausgeber:** Schweizerische Geologische Gesellschaft  
**Band:** 55 (1962)  
**Heft:** 2

**Artikel:** Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren  
**Autor:** Hess, Hans  
**Kapitel:** I: Einleitung  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-162940>

### **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:** 27.04.2026

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

# Mikropaläontologische Untersuchungen an Ophiuren<sup>1)</sup>

Von Hans Hess (Basel)

---

## I. EINLEITUNG

### 1. Umfang und Ziel der Arbeit

Die isolierten Skelettelemente der Ophiuren gehören als mikroskopische Überreste grösserer Organismen zu den Mikrofossilien im weiteren Sinne. Unter den als Mikrofossilien auftretenden Einzelteilen von Echinodermen nehmen, mindestens im Mesozoikum Mitteleuropas, die Ophiurenreste eine Sonderstellung ein, welche einerseits durch ihre grosse Häufigkeit und andererseits durch die morphologische Reichhaltigkeit der Einzelteile gegeben ist. Trotzdem haben sich nur wenige Autoren ernsthaft mit isolierten Skelettelementen von Ophiuren befasst (BERRY, WOLBURG, RASMUSSEN, MÜLLER, KÜPPER) und sind dabei zu unterschiedlichen Ergebnissen gekommen (vgl. HESS, 1960b). Entsprechend beschränken sich die neueren mikropaläontologischen Übersichtswerke (POKORNÝ 1958, SIEVERTS-DORECK 1958) auf wenige allgemeine oder summarische Angaben, welche der Häufigkeit dieser Fossilien nicht gerecht werden.

Die Hauptursache dieses Zustandes muss in der schwierigen Bestimmbarkeit der Ophiurenelemente gesucht werden, resp. in der Unsicherheit, die verschiedenen Einzelteile wie Wirbel, Lateralschilder, Ventral- und Dorsalschilder, Mundeckstücke etc. sinnvoll zu Arten zu kombinieren. MORTENSEN schrieb in seiner Arbeit über Echinodermenreste aus dem Jura von Württemberg (1937): «...Ophiurid vertebrae, ventral, dorsal, and lateral plates are... very numerous in all the deposits, in many of them even so as to be a nuisance... It seems questionable, whether a study of fossil Ophiurid vertebrae will lead to very valuable results; at least it will be a very troublesome study. The shape of the vertebrae changes greatly from the base to the end of the Ophiurid arms, without, on the other hand, being very characteristically different within the divers genera or even families... In any case, a study of the fossil Ophiurid vertebrae will require a careful comparison with the vertebrae of a great number of representatives of the families of recent Ophiurids, before results of real value can be attained.»

Die nachfolgende Beschreibung der Ophiurenelemente aus dem Lias von Seewen ist die erste einer geplanten Serie, welche sich vorläufig vor allem auf die Untersuchung einer Reihe von jurassischen Sedimenten aus dem Schweizer und dem französischen Juragebirge erstrecken wird. Den eigentlichen Anstoss zu diesen Arbeiten gab die reichhaltige Ausbeute an Ophiurenresten, welche der

---

<sup>1)</sup> Subventioniert vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Schlämmrückstand des Oxfordtons von Les Rouges-Terres im Berner Jura geliefert hatte (HESS, 1960b) und welche mich dazu bewog, die mikropaläontologische Bearbeitung der Ophiuren trotz der zu erwartenden Schwierigkeiten in grösserem Maßstab aufzunehmen.

Bei der noch in den Anfängen steckenden Erforschung der mikroskopischen Echinodermenreste müssen Untersuchungen an umfangreichem Material aus einigen bekannten und stratigraphisch gut charakterisierten Fundstellen den Anfang und die morphologische und systematische Grundlage bilden, welche erst die Inangriffnahme stratigraphischer und palökologischer Fragen erlaubt.

Die grösste Häufigkeit erreichen die Ophiuren in tonigen bis mergeligen Sedimenten. Genaue Untersuchungen über die relative Häufigkeit von Ophiurenelementen in Schlämmrückständen sind mir mit Ausnahme der Arbeit von PIETRZENUK (1961) nicht bekannt. In dem von dieser Autorin untersuchten Liaston von Dobbertin betrug der prozentuale Anteil an Echinodermen an der Gesamtfauuna 0,7–26,5%, wobei der Hauptanteil auf die Ophiuren entfällt. Diese Zahlen werden in einigen selbst untersuchten Proben noch wesentlich überschritten. Infolge der verschiedenen Zielsetzung und der etwas unterschiedlichen Untersuchungsmethodik (s. unten) wird es mir aber nicht möglich sein, den Anteil der Ophiuren genau in Zahlen anzugeben.

## 2. Untersuchungstechnik, Darstellung und Terminologie

Der Umfang der entnommenen Proben betrug in der Regel 10 bis 15 kg. Das Ausschlämmen des meist tonigen Materials erfolgte nach vorausgegangener Trocknung mit vorwiegend 2 Sieben: Eine grobe Fraktion wurde durch ein Sieb mit einer Maschenweite von 0,47 mm zurückgehalten, die feine Fraktion war der Rückstand eines Siebes mit 0,22 mm Maschenweite. Eine Anreicherung wurde nicht versucht, da die Ophiurenelemente in den meisten Proben häufig bis massenhaft vorkamen. Durch gutes Auswaschen der Siebrückstände wurde meist eine genügende Befreiung vom Sediment erreicht, nötigenfalls wurde eine Präparation mit feinen Nadeln und Pinseln durchgeführt. Das Auslesen erfolgte mit einem Auflicht-Stereomikroskop bei 10 und 25facher Vergrößerung, die Untersuchung, sowie die zeichnerische Darstellung bei 25 und 50facher Vergrößerung. Da in der feinen Fraktion an Ophiurenteilen vorwiegend die schlecht bestimmbaren distalen Elemente (Wirbel und Lateralschilder), sowie die Lateralstacheln vorkommen, wurde diese Fraktion nicht vollständig ausgelesen. Aus diesem Grund können auch keine genauen relativen Mengenangaben der verschiedenen Faunenbestandteile gemacht werden, da die Foraminiferen und Ostracoden in der feinen Fraktion besser vertreten sind.

Aus Gründen der Variabilität (siehe 3) und der morphologischen Vielfalt der Einzelteile wurde grosser Wert auf die Darstellung zahlreicher Skelettelemente in den wichtigsten Ansichten gelegt. Beim Vergleich der vorgefundenen Elemente mit den in der Literatur abgebildeten zeigen sich grosse Schwierigkeiten, wenn nur jeweils eine oder zwei Ansichten zur Verfügung stehen. Dies gilt besonders für die Wirbel. In der Regel sind deshalb von den Elementen folgende Ansichten dargestellt (in Klammern die in den Abbildungen verwendeten Bezeichnungen):

Wirbel: proximal (pr), distal (di), dorsal (d), ventral (v), Seitenansicht (lateral, l).  
 Lateralschilder: Aussenansicht (a), Innenansicht (i), teilweise auch Distalansicht (di) und Dorsalansicht (d).

Ventral- und Dorsalschilder: Aussenansicht (a), Innenansicht (i) nur teilweise.

Radialschilder: Aussenansicht oder Dorsalansicht (a), Innenansicht oder Ventralansicht (i).

Munddeckstücke: radial (r), interrarial (ir), ventral (v), dorsal (d).

Bursalspangen: ventral (v), dorsal (d).

Für jedes Skelettelement wird eine besondere Figurennummer verwendet.

Die anatomischen Einzelheiten werden in den Figuren durch noch kleinere Buchstaben charakterisiert und zwar:

Wirbel: g = Gelenkhöcker, m = Muskelansatzfläche, w = Kanal für den Durchtritt des radiären Wassergefässes, fgr = Füsschengrube; und für ihre Lage wiederum: pr = proximal, di = distal, d = dorsal, v = ventral.

Lateralschilder: tp = Aussparung für die Tentakelpore.

Munddeckstücke:  $f_1$  = Grube für das erste Füsschen,  $f_2$  = Grube für das zweite Füsschen, gir = schmale Gelenkfläche für die Verbindung mit dem benachbarten Munddeckstück des angrenzenden Radius (also interrarial gerichtet), gr = Gelenkfläche für die Verbindung mit dem anderen, zum gleichen Radius gehörenden Munddeckstück (also radial gerichtet), mie = Ansatzfläche des musculus interrarialis externus (= Muskel welcher die Munddeckstücke der benachbarten Radien verbindet),  $mw_1$  = Muskelansatzstellen für die Verbindung mit dem Mundwirbel, rn = Rinne für Nervenring, rw = Rinne für Wassergefäss, w = Eintrittsstelle des vom Wassergefässring entspringenden Zweiges, welcher sich im Inneren des ambulakralen Teiles des Munddeckstückes in die beiden das erste und zweite Füsschen versorgenden Äste spaltet.

Zur Orientierung der Elemente in den verschiedenen Ansichten ist folgendes zu bemerken: Bei allen Elementen, welche in Dorsal- und Ventralansicht dargestellt sind (Wirbel, Dorsalschilder, Ventralchilder, teilweise Lateralschilder) zeigt die distale Seite nach oben, die proximale nach unten. Bei den Seitenansichten (Lateralansichten) und den proximalen und distalen Wirbelansichten wird das Primat auf die Orientierung oben-unten gelegt. Entsprechend bieten sich die paarigen Lateralschilder unter verschiedenen Aspekten, der Distalrand der Aussenfläche mit den Stachelansatzstellen schaut bald nach links und bald nach rechts. Die unpaarigen Wirbel wurden so orientiert, dass die distale Seite immer nach rechts schaut, nur in wenigen Ausnahmefällen (schlechte Erhaltung dieser Seite) wurde von dieser Regel unter speziellem Vermerk abgewichen. Die Orientierung der Scheibenelemente erfolgte so, dass oben der Richtung nach dem Scheibenzentrum entspricht. Dies gilt für die Radialschilder, Bursalspangen und die dorsalen und ventralen Ansichten der Munddeckstücke. Um die Orientierung zu erleichtern wurden, besonders an den Wirbeln, des öfteren anatomische Einzelheiten (wie mvpr = ventrale, proximale Muskelansatzfläche) eingezeichnet.

Es liegt in der Zielsetzung dieser Arbeit, dass alle Typen von Skelettelementen dargestellt werden, also auch die vorläufig unbestimmbaren. Alle Zeichnungen

wurden von Herrn O. GARRAUX-SCHMID, dem ich auch hier für seine unermüdliche und gewissenhafte Arbeit danken möchte, in 50facher Vergrößerung angefertigt. Für die Reproduktion wurden sie auf 20fache Vergrößerung reduziert. Mit dem durchgehend gleichen Abbildungsmaßstab hoffe ich, die Vergleichbarkeit dieser Fossilien zu erleichtern.

### 3. Die einzelnen Typen von Skelettelementen: Vorkommen, Erkennbarkeit und Variabilität

Folgende Typen lassen sich in Schlämmrückständen sicher identifizieren:

- Wirbel
- Lateralschilder
- Dorsalschilder
- Ventralschilder
- Armstacheln (Lateralstacheln)
- Radialschilder
- Munddeckstücke
- Bursalspangen (radiale und interradiale)

Beschränkt erkennbar sind die Oral- und Adoralschilder, sowie der Torus. Die restlichen Plättchen des Scheibenskelettes, wie dorsale und ventrale Scheibenplatten, Peristomalplatten, dann Skelettanhänge wie Mundpapillen, Zähne und Tentakelschuppen werden sich praktisch nie identifizieren lassen, ganz abgesehen davon, dass sie in isoliertem Zustand keinerlei taxonomische Bedeutung besitzen.

Da die genannten Elemente sehr verschiedene Formen aufweisen, müssen die isolierten Einzelteile vorerst soweit als möglich zu Arten kombiniert werden. Hilfsmittel dazu sind in erster Linie zusammenhängende Reste (Armfragmente finden sich auch vereinzelt in Schlämmrückständen), dann die Gelenkflächen und die Oberflächenskulpturen der Elemente. Stark erschwert wird die Kombination durch die Variabilität der Einzelteile. Bei den Schildern des Scheibenskelettes, also den Radialschildern, Munddeckstücken, Bursalspangen und Mundwirbeln treffen wir auf die individuellen Unterschiede sowie auf die altersbedingten Variabilitäten. Beim Armskelett kommt noch eine zweite Art von ontogenetisch bedingter Variabilität hinzu, da sich die jüngsten, an der Armspitze gebildeten Segmente stark von den älteren, proximalen Segmenten unterscheiden. Zwar entsprechen sich die beiden ontogenetisch bedingten Variabilitäten im Prinzip, in Wirklichkeit können die distalen Segmente eines älteren Individuums aber nicht ohne weiteres den proximalen Segmenten eines jungen Individuums gleichgestellt werden, da ihnen andere Funktionen zukommen.

Die individuellen Unterschiede können gewöhnlich gut abgegrenzt werden, da meist nur ein Merkmal oder jedenfalls die Minderheit der Merkmale eine grössere Variationsbreite besitzen (recht häufig ist dies beispielsweise bei den Stachelansatzstellen auf den Lateralschildern der Fall). Grössere Schwierigkeiten bereiten die ontogenetisch bedingten Variabilitäten. So sind bei den rezenten Formen jugendliche Individuen vielfach nicht mit Sicherheit bestimmbar. Ferner gleichen sich die distalen Armelemente (Lateralschilder und besonders Wirbel) vieler Ophiuren so stark, dass eine exakte Zuordnung solcher Teile im isolierten Zustand

sehr unsicher wird, und dies auch wenn die proximalen Elemente dieser Arten gut unterschieden werden können. Leider sind die morphologischen Veränderungen während des Skelettwachstums noch sehr ungenügend bekannt (eine Ausnahme machen die fossil nicht erhaltungsfähigen Larvenstadien), an fossilem Material m. W. nur bei *Ophiopinna elegans* (vgl. HESS, 1960a). Ebenfalls ungenügend beschrieben sind bei den rezenten Ophiuren die distalen Armpartien. Es muss nochmals betont werden, dass eine wichtige Voraussetzung zur Überwindung dieser Schwierigkeiten reichhaltige Aufsammlungen bilden, besonders wenn es sich um die Ersterforschung einer Fundschicht handelt.

#### 4. Die taxionomische Bedeutung der Skelettelemente

Wie schon erwähnt, besteht bei der Bestimmung isolierter Elemente eine erste Aufgabe darin, die einzelnen Typen zu Arten zu kombinieren, wobei beim Armskelett die proximalen Schilder am brauchbarsten sind. In Abwesenheit von zusammenhängendem Vergleichsmaterial gelingt dies leider in vielen Fällen nicht oder nicht mit Sicherheit, so dass sich die Frage nach den taxionomisch wertvollsten Elementen erhebt. MÜLLER (1950) begründete eine Anzahl von neuen Arten und sogar Gattungen auf Wirbeln und suchte die übrigen Elemente auf Grund morphologischer Vergleiche mit rezentem Material sowie mengenstatistischer Befunde auf die Arten zu verteilen, ein Vorgehen, das von RASMUSSEN (1951) mit Recht kritisiert wurde.

##### 4.1 Die Wirbel

Es ist bekannt, dass man ähnliche Wirbel bei verschiedenen Gattungen und selbst Familien trifft (vgl. RASMUSSEN, 1951). Die Arten einer Gattung werden sich im allgemeinen nach dem Bau der Wirbel nicht auseinanderhalten lassen. Die vielgestaltige und je nach Lage im Arm unterschiedliche Ausbildung von Muskelansätzen, Gelenkköpfen, Gelenkgruben und Rinnen macht die Auswahl von taxionomisch bedeutsamen Merkmalen an den Wirbeln oft sehr mühsam. Erschwerend kommt hinzu, dass gerade bei den Wirbeln die proximalen Elemente sich sehr stark von den distalen unterscheiden. Dies ist auf ihre Bewegungsfunktion zurückzuführen. Bei Arten mit gleicher Lebensweise wird man häufig einen ähnlichen Wirbelbau feststellen können, selbst wenn sich solche Arten systematisch nicht nahe stehen. Als Elemente des Innenskelettes fehlen den Wirbeln die für die primäre Gruppierung einer grösseren Zahl von Elementen sehr nützlichen Skulpturen.

Aus den genannten Gründen kommen meiner Ansicht nach isolierte Wirbel nur in Ausnahmefällen als Basis von Arten in Frage. Eine Anzahl von Wirbeln sind recht charakteristisch, andere lassen sich selbst vom Spezialisten nur mit Mühe auseinanderhalten, manchmal nur dank einer der fünf möglichen Ansichten. Im allgemeinen sind bei den Wirbeln die Ventral- und vor allem die Dorsal- und Seitenansichten brauchbarer als die Proximal- und Distalansichten. Dies gilt vor allem für die Formen mit zygospondyler Artikulation (Bewegung in der Horizontalen). Die Wirbel mit streptospondyler Artikulation, welche hauptsächlich bei den euryalen Ophiuren auftreten, weisen Gelenkflächen mit sanduhrartigen Ge-

lenkhöckern auf. Diese Gelenkflächen sind aber kaum für gattungsmässige Unterschiede, geschweige denn für artmässige Differenzierungen brauchbar.

Eine grössere Zahl von Wirbelgelenkflächen wurde von LYMAN in seiner Monographie des Challenger-Materials abgebildet.

Es wird im II. Teil am Material von Seewen gezeigt werden, dass einzelne Typen von Wirbeln, wie diejenigen der Gattung *Palaeocoma* oder die breiten, niederen Wirbel mit halbwegs streptospondylen Gelenkflächen sehr gut erkennbar sein können. Solche Wirbel sind wertvolle Mittel, das vorgefundene Material zu unterteilen. Die Wirbel werden aber da versagen, wo es sich um Arten gleicher oder ähnlicher Gattungen handelt. Selbst so verschiedene rezente Gattungen wie *Ophiotrix*, *Ophiocetes*, *Ophioconis* und *Amphiura* und die fossile Gattung *Ophiopinna* besitzen ähnlich gebaute Wirbel. Auf der anderen Seite muss man sich hüten, die im Schlämmrückstand vorgefundenen Wirbel so zu unterteilen, dass die Wirbel gleicher Arten infolge morphologischer Unterschiede als Basis verschiedener Arten genommen werden. So hat z. B. MÜLLER (1950) die drei Arten: *Schizospondylus jasmundiana*, *Transspondylus bubnoffi* und *Ophiarina intercarinata* (und damit drei Gattungen!) auf Wirbeln begründet, welche meiner Ansicht nach zur ein und derselben Art gehören<sup>2)</sup>. Das Beispiel der im II. Teil beschriebenen *Palaeocoma gavayi* zeigt, wie gross die morphologischen Unterschiede der Wirbel innerhalb einer einzigen Art sein können.

#### 4.2 Die Lateralschilder

Ein Teil des bei den Wirbeln Gesagten gilt natürlich auch für die Lateralschilder, nämlich die bedeutenden Unterschiede zwischen proximalen und distalen Schildern und die Tatsache, dass man ähnliche Lateralschilder bei verschiedenen Gattungen trifft. Nun werden die Unterschiede zwischen proximalen und distalen Schildern weitgehend durch die Vergleichsmöglichkeit dank der Skulpturen der Aussenflächen überbrückt. Der einfachere Bau und die genügende Darstellung durch meist nur zwei Ansichten (innen und aussen) sind weitere Gründe für meine Überzeugung, dass die Lateralschilder die taxionomisch wertvollsten Elemente des in seine Bestandteile zerfallenen Ophiurenskelettes darstellen. Man könnte entgegen, dass die Lateralschilder morphologisch zu eintönig seien. Die folgende Aufstellung von bedeutsamen Merkmalen dürfte aber diesen Einwand entkräften.

- a) Dicke der Schilder: Sie gibt u. a. Aufschluss über den für die Wirbel verfügbaren Raum, also über die Breite der Wirbel. Dadurch wird die Zuordnung der entsprechenden Wirbel erleichtert.
- b) Krümmung: Schwach gekrümmte Schilder deuten entweder auf hohe Arme hin, oder auf solche, bei denen Dorsal- und Ventralschilder stark entwickelt sind (also bei welchen die Lateralschilder durch die Dorsal- und Ventralschilder getrennt werden). Wiederum kann so in gewissen Fällen auf die zugehörigen Wirbel rückgeschlossen werden. Manchmal sind die Lateralschilder seitlich geknickt oder gekielt, dies ist ein sehr brauchbares Merkmal von genügender Konstanz.

<sup>2)</sup> Sehr ähnliche Wirbelansichten besitzt *Ophiobyrsa rudis* (= *Ophiophrixus spinosus*) (LYMAN, 1882, Taf. XLIII, Fig. 17–18) oder auch *Ophiocamax hystrix* (LYMAN, Taf. XLI, Fig. 10–11).

- c) Ausbildung der Aussenfläche: Die Aussenfläche kann gerade oder eingeschnürt sein. Der durch die Einschnürung entstehende Wulst trägt meist eine Reihe von grossen Stachelwarzen.
- d) Skulptur der Aussenfläche: Diese kann glatt, gerunzelt oder mehr oder weniger stark gekörnt, resp. rauh sein.
- e) Ausbildung, Lage und Zahl der Stachelwarzen: Hier handelt es sich um eines der wichtigsten Merkmale (es sei nur an die Gruppierung der rezenten Ophiuren von LYMAN im Challenger Report erinnert). Die Warzen können am distalen Ende des Schildes oder mehr proximalwärts, und dann meist auf einem Wulst gelegen sein. Sie können gross sein wie bei *Ophiacantha*, *Ophiocoma* und *Ophiothrix* oder rudimentär wie bei *Ophiomusium*. Sie können in kontinuierlicher Reihe stehen wie bei *Ophiacantha*, *Ophiothrix* und den Ophiodermatiden, oder gruppenweise (wie bei manchen Arten von *Ophiura* und von *Ophiomusium* und bei der fossilen Gattung *Palaeocoma*). Charakteristisch ist die Reihe der Stachelansatzstellen bei Gattungen wie *Ophioderma*, *Ophiopeza* und *Pectinura*, wo die entsprechende Kante über dem glatten Distalrand ein sägeartiges Aussehen bekommt. Die grösste Stachelwarze (und damit der längste Stachel) einer Reihe kann die dorsalste oder eine der mittleren sein.
- f) Umrisse in Dorsal- und Ventralansicht: Diese vermögen Aufschluss über die Entwicklung der Dorsal- und Ventralschilder zu geben. Häufig wird man also Kenntnis darüber erhalten, ob sich die Lateralschilder oben und unten getroffen haben oder durch die Dorsal- und Ventralschilder getrennt wurden. Eine Ausbuchtung auf der Ventralseite (meist auch in der Seitenansicht sichtbar) weist auf die Entwicklung einer Tentakelpore hin (in den Figuren als tp bezeichnet).
- g) Ausbildung der Innenfläche: Hier sind meist verschiedene Wülste, resp. Höcker oder Vertiefungen vorhanden, welche die Verbindung der Lateralschilder unter sich oder die Verbindung mit der Seitenfläche des Wirbels bewerkstelligen.

Eine ganze Zahl der angeführten Merkmale dient bei rezenten Formen zusammen mit Merkmalen der Scheibe zur Unterscheidung von Arten oder Gattungen. Bei der taxionomischen Auswertung der Lateralschilder bedient man sich vorzugsweise der proximalen Schilder, also derjenigen, welche verhältnismässig höher als lang sind.

An zusammenhängend erhaltenen fossilen Ophiuren sind die Lateralschilder praktisch immer, die Wirbel aber nur in vereinzelt Fällen sichtbar. Dies ist mit ein Grund, dass die Lateralschilder als Basis von Arten vorzuziehen sind. Eine Folgerung ist die, dass Bearbeiter fossiler Ophiuren der möglichst detaillierten Beschreibung der Lateralschilder besondere Aufmerksamkeit schenken sollten. Die Schaffung einer neuen fossilen Ophiurengattung lässt sich sowieso nur verantworten, wenn das Material die Einzelheiten der wichtigeren Skelettelemente zeigt.

#### 4.3 Die Radialschilder und Bursalspangen

Ihre taxionomische Verwendbarkeit wird dadurch stark erschwert, dass es selten gelingen wird, diese Elemente sicher mit den Lateralschildern und Wirbeln zu kombinieren. Trotzdem sind die Radialschilder und die radialen Bursalspangen in einer Beziehung brauchbar. Radialschilder mit einer deutlichen Gelenkpfanne und – entsprechend – radiale Bursalspangen mit einem

grossen Gelenkkopf deuten auf Formen aus MATSUMOTOS Ordnung Gnatophiurida. Zu dieser gehören die Familien Amphiuroidae, Amphilepididae und Ophiotricidae. Radialschilder und radiale Bursalspangen mit je zwei Gelenkhöckern und einer Grube gehören Vertretern der Chilophiurida an. Diese Ordnung umfasst u. a. die Ophiolepididae (mit Gattungen wie *Ophiomusium* und *Ophiura*) und die Ophiodermatidae. Das einzig mir bekannte fossile Radialschild mit grosser Gelenkgrube wurde 1950 von RASMUSSEN abgebildet (Taf. 15, Fig. 3) und stammt aus dem oberen Senon von Dänemark. Möglicherweise gehört auch das von MÜLLER (1950) auf Taf. 3, Fig. K<sub>2</sub> abgebildete Radialschild aus dem Mucronatensenon von Rügen zum gleichen Typus. Solche Radialschilder sind bis jetzt aus jurassischen Ablagerungen nicht bekannt. Das gleiche gilt für die länglichen Radialschilder, welche bei den Ophiomyxidae und den euryalen Ophiuren vorkommen (MATSUMOTOS Ordnung Phrynophiurida). Diese Radialschilder gelenken mit einfachen Flächen oder Querleisten mit den radialen Bursalspangen.

Die interradiären Bursalspangen spielen in taxionomischer Hinsicht in den Schlämmrückständen eine untergeordnete Rolle.

#### 4.4 Die Mundeckstücke

Bei diesen Elementen ist die Situation ähnlich wie bei den Radialschildern und radialen Bursalspangen. Nach MATSUMOTO ist die Ausbildung des ambulakralen Teils der Mundeckstücke von erheblicher systematischer Bedeutung (vgl. ENAY & HESS, 1963). Mundeckstücke, deren ambulakrale Teile in Flügel zum Ansatz kräftiger Muskeln umgewandelt sind, finden sich bei den Gnatophiurida. Die einzige fossile Form, bei welcher mit ziemlicher Sicherheit solche Flügel ausgebildet sind, ist *Ophiopinna elegans* (siehe HESS, 1960a, Fig. 7). Die systematische Stellung dieser offenbar hochspezialisierten Form ist noch unklar.

#### 4.5 Armstacheln

Gewisse Ophiuren besitzen hakenförmige oder zu bedornten Keulen umgewandelte Stacheln (so die euryalen Formen). Auch die Gattung *Ophiothrix* besitzt recht charakteristische Stacheln. Eine grössere Zahl von Ophiuren-Armstacheln ist von KOEHLER (1922) abgebildet worden.

### 5. Die Namengebung der Skelettelemente

Die Ausführungen im vorangegangenen Abschnitt haben gezeigt, dass bei sinnvoller Ausnützung der Gesamtheit der Skelettelemente in vielen Fällen eine zoologisch sinnvolle Kombination durchaus im Rahmen des Möglichen liegt. Dabei ist, wie wir gesehen haben, den Lateralschildern das Primat einzuräumen.

#### 5.1 Die Berechtigung von auf isolierten Elementen beruhenden Arten

Vor allem aus stratigraphischen Gründen bin ich trotz anfänglicher Bedenken zur Auffassung gelangt, dass die Aufstellung von nur auf isolierten Elementen begründeten Arten verantwortet werden kann. Voraussetzungen hierzu sind ein genügendes Material und die Verwendung von Lateralschildern als Basis (von besonderen und wohl seltenen Fällen abgesehen, wo auch die Wirbel herangezogen werden können). Nur solche Lateralschilder eignen sich, welche charakteristische

Merkmale von genügender Konstanz aufweisen. Es gibt natürlich morphologisch wenig differenzierte Elemente, bei welchen artmässige Abgrenzungen nur schwierig zu erreichen sind. Diese Fälle dürften aber nicht so häufig sein, dass sich eine wesentliche Einschränkung bei dem Arbeiten mit isolierten Elementen ergeben würde.

## 5.2 Die gattungsmässige Klassifikation

Die Gattungszugehörigkeit fossiler Ophiurenelemente ist meist nur dann mit Sicherheit zu ermitteln, wenn entweder vollständige fossile Funde zum Vergleich herangezogen werden können, oder wenn die einzelnen Elemente eine für die betreffende (rezente) Gattung sehr charakteristische Form aufweisen. Beispiele solcher Fälle sind: Die Lateralschilder des mittleren Armabschnittes von *Ophiopinna elegans* mit den sonst bei keiner Gattung bekannten Ansatzstellen für die federförmigen Stacheln; die Wirbel und Lateralschilder der Gattungen *Palaeocoma* und *Ophiotrigonum*; die Lateralschilder und bis zu einem gewissen Grad die Wirbel von *Ophiomusium*. Andere Elemente wiederum können zwar nicht bestimmten Gattungen zugewiesen werden, wohl aber höheren systematischen Einheiten. Als Beispiele können die Wirbel der Trichasteridae und der Gorgonocephalidae gelten.

Die Vergleichsmöglichkeiten isolierter Elemente mit zusammenhängenden Funden wird dadurch erschwert, dass die isolierten Elemente in tonigen bis mergeligen Sedimenten ihre grösste Häufigkeit erreichen, also in Ablagerungen, welche in der Regel höchstens Armfragmente liefern. Mehr oder weniger vollständige Funde kommen auf der anderen Seite meist auf der Oberfläche von Kalkbänken (und eventuell Tonschiefern) vor, also in faziell anderen Ablagerungen. Trotzdem wird die weitere Aufsammlung und vor allem die exakte Bearbeitung schon gemachter Funde noch manches zutage fördern, was für die Bearbeitung von isolierten Elementen brauchbar sein wird.

Eine Gattungsdiagnose erfordert bei Ophiuren immer eine Vielzahl von Merkmalen, solche der Arme und der Scheibe. Daher muss die Schaffung neuer Gattungen auf Grund isolierter Elemente abgelehnt werden. Ich habe zwar eine Gattung auf einigen Armfragmenten begründet (*Ophiotrigonum*), aber hier handelt es sich um eine morphologisch äusserst eigenartige Form.

Bei der Mehrzahl der vorgefundenen isolierten Elemente wird es nun nicht möglich sein, auf eine auch in den Einzelheiten gut definierte, fossile Vergleichsgattung zurückzugreifen. Deshalb müssen zum Vergleich rezente Formen herangezogen werden. Zur Benennung der auf isolierten Elementen begründeten Arten ist die Verwendung der offenen Namengebung am geeignetsten, unter Bezugnahme auf eine rezente oder fossile Gattung. Hinter dem Gattungsnamen muss also gemäss den Regeln der Zoologischen Nomenklatur ein Fragezeichen stehen. Die Verwendung eines künstlichen Systems, wie es für andere fossile Echinodermengruppen vorgeschlagen wurde, kommt nicht in Frage. Das gleiche gilt für die Verwendung eines Sammelgattungsnamens, da mit der offenen Nomenklatur eine wesentlich grössere Aussagekraft erreicht wird. Die gleiche Auffassung vertritt auch H. W. RASMUSSEN (1951).

Da wir unsere Arten auf den Lateralschildern begründen und zur Benennung vielfach rezente Gattungen heranziehen müssen, wäre eine Kenntnis der Lateralschilder von möglichst vielen rezenten Gattungen sehr erwünscht. Nun sind leider in keiner der Arbeiten über rezente Ophiuren die Lateralschilder mit genügender Präzision beschrieben oder abgebildet. Zwar steht mir ein gewisses rezentes Vergleichsmaterial zur Verfügung<sup>3)</sup>, doch sind in diesem nur die gebräuchlichen Gattungen vertreten. Von wenigen Ausnahmen abgesehen, stehen mir auch nicht vollständige Individuen zur Verfügung, sowie von einer Art jeweils nur ein Exemplar. Durch diesen Umstand sind die individuellen Variabilitäten der Lateralschilder nicht im gewünschten Ausmass bekannt. Meine Gattungszuweisungen erheben denn auch keinen Anspruch auf Richtigkeit und können in einigen Fällen mit Recht kritisiert werden. Dies dürfte nicht allzu schwerwiegend sein, weil ja der endgültige Beweis einer bestimmten Zugehörigkeit doch erst beim Vorliegen zusammenhängender Funde zu erbringen wäre. Es ist a priori nicht zu erwarten, dass die jurassischen Ophiuren in rezente Gattungen eingeteilt werden können. Selbst diejenigen jurassischen Arten, welche zur Gattung *Ophiomusium* gestellt wurden, zeigen gewisse Abweichungen von den rezenten Vertretern (vgl. HESS, 1960b).

Im allgemeinen ziehe ich es vor, die bekannten rezenten Gattungen mit grosser Verbreitung zur provisorischen generischen Klassifikation heranzuziehen, also Gattungen wie *Ophiomusium*, *Ophiacantha*, *Ophiura*, *Ophioderma* etc. Dabei wird denjenigen Gattungen der Vorrang gegeben, welche den Typus der betreffenden Familie darstellen. Als Rechtfertigung meiner Zuweisungen wird in jedem Fall die Wahl der betreffenden Gattung näher begründet.

In gewissen Fällen verzichte ich auf eine artmässige Benennung der Lateralschilder und ziehe eine Typenbezeichnung vor (z. B. «Seewen Typ I A», vgl. II. Teil). Diese Fälle umfassen Reihen von Lateralschildern welche zwar in einzelne Gruppen unterteilbar sind, deren diagnostische Merkmale aber nicht mit genügender Konstanz auftreten, oder welche sich morphologisch nicht stark unterscheiden. Eine Auftrennung in Typen erscheint mir angebracht, weil solche Gruppen von Lateralschildern doch vielfach eigene Arten darstellen dürften.

## 6. Zur Phylogenie rezenter und mesozoischer Ophiuren

Bekanntlich zeichnen sich die rezenten und alle bisher bekannten mesozoischen Ophiuren durch eine geschlossene Ambulakralfurche und durch die vollständig zu Wirbeln verschmolzenen Ambulakralia aus. Diese Merkmale finden sich auch bei einigen wenigen palaeozoischen Formen (Aganasteridae und Onychasteridae). Die Kenntnis der mesozoischen Formen ist vorläufig noch zu dürftig, um eine wesentliche Hilfe bei der Erforschung der Phylogenie der rezenten Formen darzustellen. Immerhin ist die Tatsache interessant, dass für zwei gut charakterisierte Gattungen, *Palaeocoma* und *Ophiopetra* (siehe HESS, 1961 und ENAY & HESS, 1963), Eigenschaften nachgewiesen werden konnten, welche bei mehreren rezenten Gattungen zugleich vorkommen.

<sup>3)</sup> Eine grössere Reihe rezenten Vergleichsmaterials erhielt ich vom British Museum (N.H.). Fräulein AILSA M. CLARK möchte ich auch hier für die Vermittlung dieses Materials herzlich danken.

Bei den isolierten Elementen scheinen sich gewisse phylogenetische Tendenzen abzuzeichnen, welche hier mit allen Vorbehalten als vorläufige Resultate angeführt seien. So finden wir bei den meisten jurassischen Formen Wirbel und Lateralschilder, welche kompakter und weniger ausgeschnitten sind als die «eleganteren» Elemente rezenter Ophiuren. Eine Ausnahme machen hier die Wirbel (und Lateralschilder) aus dem Formenkreis um die Gattung *Ophiopinna*. *Ophiopinna elegans* aus dem Callovien von La Voulte war offensichtlich eine vergraben lebende Form, und das gleiche mag bis zu einem gewissen Grad für die anderen Formen mit ähnlichem Skelettbau gelten. Diese *Ophiopinna*-ähnlichen Formen (welchen allerdings die eigenartigen federförmigen Stacheln fehlen) erreichen ja gerade in tonigen Sedimenten eine grosse Häufigkeit.

Eine grosse Zahl der Wirbel und Lateralschilder, welchen man in jurassischen Sedimenten begegnet, gehören Typen an, wie man sie besonders bei den rezenten Ophiacanthiden und Ophiolepididen trifft. Gerade die Gattungen *Ophiacantha*, *Ophiomusium* und *Ophiura* umfassen eine grössere Zahl von Tiefseeformen. Es sei daran erinnert, dass auch bei anderen Echinodermen die mit den mesozoischen Formen vergleichbaren rezenten Arten in grösseren Tiefen vorkommen. Das wohl augenfälligste Beispiel sind die Crinoiden.

Parallel zu der an den Wirbeln und Lateralschildern ablesbaren Entwicklung in Richtung grösserer Beweglichkeit der Arme scheint eine Entwicklung des Kauapparates zu gehen. Nach MATSUMOTO (1917) führt bei den rezenten Formen diese Entwicklung zu einem kräftigen, kompakten Mundskelett mit grossen Zähnen und zu Mundeckstücken, deren ambulakrale Teile mit Fortsätzen oder Flügeln zum Ansatz starker Muskeln versehen sind. Nun sind in der Tat an allen bisher aus dem Jura bekannt gewordenen Mundeckstücken keine deutlichen Flügel entwickelt, mit Ausnahme wiederum von *Ophiopinna elegans*. Auch sind mir so kräftige Zähne, wie sie beispielsweise bei *Ophiothrix* vorkommen, von keiner mesozoischen Form bekannt.

Bei den rezenten Formen mit stark entwickeltem Kauapparat (MATSUMOTOS Ordnung Gnatophiurida) treffen wir Radialschilder mit einer grossen Gelenkpfanne und radiale Bursalspangen mit einem entsprechenden Gelenkkopf. Auch dieses Merkmal ist bisher bei jurassischen Formen noch nicht bekannt geworden. Interessanterweise sind bei den jurassischen Formen die Artikulationselemente (Höcker und Gruben) von Radialschildern und Bursalspangen meist wenig ausgeprägt. Was die weiteren Ausführungen von MATSUMOTO über die Phylognese der rezenten Ophiuren betrifft (z. B. die unvollkommene Verwachsung der Wirbelhälften als primitives und massive Wirbel als fortgeschrittenes Merkmal), so scheinen schon jetzt gewisse Vorbehalte angebracht zu sein.

Noch in tiefes Dunkel gehüllt sind die Zusammenhänge zwischen den Ophiuren mit nur horizontal beweglichen Armen (zygospondyle Artikulation) und den Formen mit einrollbaren Armen (streptospondyle Artikulation wie sie bei den Euryalae auftritt). MATSUMOTO fasste die Ophiacanthidae und besonders die Ophiomyxinae als die primitivsten der rezenten Formen auf. Von den Ophiomyxinae seien vorerst die euryalen Formen mit unverzweigten Armen abzuleiten und dann, als Kulminationspunkt dieser Entwicklungsreihe, die Euryalae mit reich verzweigten Armen (*Gorgonocephalus*). Die Hemieuryalidae werden von

MATSUMOTO nicht als primitive Formen gedeutet. Diesen Auffassungen dürften nun einige der im II. Teil beschriebenen Elemente widersprechen. Diese Elemente erinnern stark an die rezenten Hemieuryalidae. Auf der anderen Seite sind Elemente, welche zu den Ophiomyxidae gestellt werden könnten, aus mesozoischen Ablagerungen noch nicht bekannt geworden. Fast mit Sicherheit ist anzunehmen, dass die Ophiolepididae (und vor allem *Ophiomusium*-ähnliche Formen) nicht von anderen rezenten Formen hergeleitet werden können, sondern primitiv sind. Weitere Diskussionen sind aber erst möglich, wenn die mesozoischen Ophiuren viel besser bekannt sind.

### 7. Zur Verbreitung und Lebensweise rezenter Ophiuren

Im Hinblick auf die fossilen Vorkommen ist die geographische Verbreitung der rezenten Formen von Interesse. Die nachfolgenden summarischen Ausführungen sind weitgehend der ausführlichen Übersicht von HYMAN (1955) entnommen.

Die Ophiuren sind ausschliesslich marin, sie kommen in allen Meeren, von der Gezeitenzone bis in abyssale Tiefen (6000 m) vor. Sie können als die erfolgreichste Echinodermengruppe angesehen werden, was die horizontale Verbreitung betrifft: Die einzige litorale Echinodermenart mit weltweiter Verbreitung ist ein Schlangensterne, *Amphipholis squamata*. Mit Ausnahme der für unsere Betrachtung bedeutungslosen arktischen und antarktischen Meere sind mehrere Arten aus grösseren Tiefen ebenfalls weltweit verbreitet. Dies ist natürlich auf die gleichförmigeren Bedingungen der Tiefengewässer zurückzuführen.

Über die Salztoleranz, resp. das Vorkommen von Ophiuren in brackischem Wasser finden sich in der Literatur nur wenig Angaben. *Ophiophragmus filograneus* (LYMAN) wurde an der Südküste Floridas in Wasser von nur 7,7‰ Salzgehalt gefunden (THOMAS, 1961). Es ist keine andere Echinodermenart bekannt, welche einen ähnlich niederen Salzgehalt überlebt wie diese.

Die grösste Entwicklung der Litoralf Formen finden wir im Indopazifik (dies gilt auch für andere Echinodermen), und zwar gehören die vorkommenden Arten vor allem den Familien Ophiotricidae, Ophiocomidae, Ophiodermatidae und Ophiolepididae an. Im tieferen Wasser besonders verbreitet sind *Ophiomusium lymani* (700–4000 m), *Ophiura irrorata* (600–4300 m), *Asteronyx loveni* (100–1800 m), aber auch *Ophiernus adpersus*, *Ophiocten hastatum*, *Amphiophiura sculptilis* und *Ophiura flagellata*. Die Ophiacanthidae und die euryalen Ophiuren sind ebenfalls weitgehend bathyal und abyssal.

Die Ophiuren gehören zum vagilen Benthos. Die Litoralf Formen leben meist versteckt in Spalten, zwischen Coelenteraten und Tangen, unter Korallenfragmenten und Steinen, oder aber sie sind im Sand oder Schlick vergraben. Letzteres gilt besonders für die Amphiuridae. In tieferem, lichtarmem Wasser kommen aber selbst Amphiuriden frei an der Sedimentoberfläche vor (FELL, 1961). Dank ihrer biegsamen Arme sind die Ophiuren gut für eine epizoische Lebensweise ausgerüstet, und die euryalen Formen mit unverzweigten Armen (wie *Asteroschema* und *Asteronyx*) findet man denn auch gewöhnlich um koloniebildende Coelenteraten geschlungen.

In gewissen Faunengemeinschaften treten Ophiuren massenhaft auf. So bilden die im Schlick der Ostsee vergrabenen Formen *Amphiura filiiformis* und *chiajei* mit ihren Armen ein dichtes Netzwerk im Boden (PETERSEN). Ein analoges fossiles Vorkommen fand sich im Callovien von La Voulte-sur-Rhône mit *Ophiopinna elegans* (HESS, 1960a).

### 8. Faziesabhängigkeit und Leitwert

Voraussetzung für ein Urteil über den Leitwert fossiler Ophiurenelemente ist natürlich einmal die reproduzierbare Auftrennung in definierte Arten oder wenigstens in genau definierte Formtypen und dann die Untersuchung einer grösseren Zahl von Horizonten und Fundstellen. Die bisherigen spärlichen Veröffentlichungen vermögen auf die Frage nach Faziesempfindlichkeit und Leitwert noch keine definitive Antwort zu erteilen.

In meiner Publikation über Ophiurenreste aus dem Malm (1960b) führte ich an, dass zwei Arten, nämlich *Ophiomusium* cf. *gagnebini* (THURM.) und *Ophiopinna? wolburgi* HESS der tonigen Fazies des unteren Malm folgen, also sowohl im Renggeriton (unteres Oxford) als auch in den Effingertonen (Argovien) vorkommen. Nach den weiteren, allerdings nur vorläufigen Untersuchungen, kommt *O. ? wolburgi* auch im Callovienton vor, und zwar massenhaft, während *O.* cf. *gagnebini* in diesem Horizont fehlt. Aus der nachfolgenden Beschreibung der Ophiurenelemente aus dem Lias von Seewen geht hervor, dass die Ophiurenfauna zum grössten Teil der Foraminiferen- und der Ostracodenfauna parallel geht.

Es kann also nicht ohne weiteres behauptet werden, dass alle Ophiuren als Zeitmarken unbrauchbar seien. Ein grosser Teil aller Fossilien (inkl. Mikrofossilien) ist ja bis zu einem gewissen Grad faziesabhängig. Die grosse Häufigkeit einer fossilen Art (z. B. *Ophiopinna? wolburgi*) deutet auf eine besonders gute Anpassung hin, und solche Formen sind bekanntlich meist ohne Leitwert.

### SUMMARY

This is an introduction to a series planned to study isolated Ophiurid ossicles as microfossils. For the time being, the examinations will be confined to sediments of the Mesozoic. Following some remarks on the technique of examination, the terminology, and the mode of illustration, the following points relating to the individual ossicles are discussed: Identification and occurrence in the sediments, variability, taxonomy, and nomenclature. It is pointed out that, in general, the lateral shields constitute the most characteristic elements. For this reason, these ossicles must serve as the basis of any species created. In the author's opinion, the establishment of species on the basis of lateral shields may be accounted for, provided that these ossicles show diagnostic features with sufficient constancy. Genera should not, however, be established on the basis of isolated ossicles. The vertebrae, while not taxonomically suitable by themselves, may nevertheless exert an auxiliary function in some cases. To an even lesser degree this is also true of the dorsal and ventral shields, the radials, the genital plates, and the half jaws. Finally, the distribution and habits of recent Ophiurids are briefly discussed, and a short preliminary review of questions regarding phylogeny and the value of Ophiurids as index fossils is presented.