



Thomas Martens (Autor)

**Taxonomie und Biostratigraphie der Conchostraken
(Phyllopoda, Crustacea) aus dem terrestrischen
Oberen Pennsylvanian und Cisuralian (unteres Perm)
von Nord-Zentral Texas (USA)**

Taxonomy and biostratigraphy of conchostracans
(Phyllopoda, Crustacea) from the terrestrial Upper
Pennsylvanian and Cisuralian (lower Permian) of North-
Central Texas (USA)



<https://cuvillier.de/de/shop/publications/8172>

Copyright:
Cuvillier Verlag, Inhaberin Annette Jentsch-Cuvillier, Nonnenstieg 8, 37075 Göttingen,
Germany
Telefon: +49 (0)551 54724-0, E-Mail: info@cuvillier.de, Website: <https://cuvillier.de>

Im Rahmen eines 6-monatigen Forschungsaufenthaltes am Carnegie Museum of Natural History Pittsburgh, USA, von Januar bis Juni 1992 hatte der Autor u.a. auch die Möglichkeit, an einer 14tägigen paläobotanischen Sammelexpedition des Smithsonian Institution Washington D.C. (Department of Paleobiology) im Unterperm von Nord-Zentral Texas teilzunehmen. Der Autor nutzte die Gelegenheit zur erstmaligen, systematischen Aufsammlung der Conchostraken an insgesamt 11 neuen Fundstellen. Die stratigraphische Einstufung nach TUCKER & HENTZ (1987) umfaßt den Zeitraum vom oberen Pennsylvanian (Markley Formation) bis zur unterpermische Clear Fork Group (Arroyo Formation). Zusätzlich erhielt der Autor noch weiteres Probenmaterial von mehreren Fundstellen für eine systematische Bearbeitung. Die Bearbeitung zog sich über einen längeren Zeitraum hin. Dafür gab es verschiedene Gründe. Die Arbeitsstelle des Autors, das Museum der Natur Gotha und später die Stiftung Schloss Friedenstein Gotha boten wegen der Aufgabenvielfalt in den Folgejahren nur gelegentlich die Voraussetzungen für intensive Conchostraken-Studien. Es gelang aber, die umfangreichen Proben zu untersuchen. Es war möglich, die Conchostraken auf mechanischem Weg freizulegen, die für eine wissenschaftliche Analyse geeignet waren und fototechnisch zu dokumentieren. Inzwischen befinden sich die wissenschaftlich relevanten Faunen von Texas wieder in der Sammlung des Smithsonian Institution in Washington D. C. Der Leihvorgang wurde erfolgreich beendet. Die Zusammenfassung der Ergebnisse konnte beginnen. Nun war es möglich, die ersten fundierten Aussagen zum biostratigraphischen Vergleich der texanischen Conchostraken-Fauna mit der Conchostrakenfauna mitteleuropäischer Vorkommen darzustellen. Es ergeben sich erste Korrelationsmöglichkeiten, die unbedingt den interessierten Fachkollegen zugänglich gemacht werden sollen.

1 Einleitung

Conchostraken existieren mit Sicherheit seit dem Devon und haben sich weltweit bis in die Gegenwart behauptet. Ihr Kenntnisstand zur Artenvielfalt, Lebensweise und biostratigraphischen Bedeutung in den verschiedenen erdgeschichtlichen Epochen hat sich in den zurückliegenden 50 Jahren deutlich verbessert. Es sind keine Conchostraken aus eindeutig marinen Sedimenten bekannt. Sie bevölkern ausschließlich limnische Biotope mit temporärem Charakter. Sie benötigen einen oft jahreszeitlich begründeten Wechsel von stehendem Gewässer und Austrocknungsphasen an ein und demselben Ort. Letztere können Wochen, Monate oder einige Jahre betreffen. Es kann sich um Uferzonen von Seen mit schwankendem Wasserstand, um Tümpel mit periodischer Austrocknung oder um kleine Wasserlachen bis unter einem Quadratmeter mit Austrocknung handeln. Entscheidend ist, dass eine zeitweilige Bepannung mit Süßwasser mehrere Wochen umfasst. Die Zeitspanne sollte die Bildung trockenresistenter Eier ermöglichen, um ein Weiterleben am gleichen Ort innerhalb einer Folgegeneration zu ermöglichen. Es ist aber auch denkbar und vom Autor beobachtet worden, dass nach der Austrocknung von Wasserlachen die abgestorbenen Conchostrakenschalen vom Wind ausgeblasen und über größere Entfernungen transportiert wurden. Auch ein Transport durch fließendes Wasser ist denkbar. Diese Möglichkeiten garantieren die trockenresistenten Eier, die innerhalb der ausgetrockneten Sedimente überleben können oder an den Schalen haften bleiben. Die geringe Größe der fossilen Conchostraken (Carapaxgröße vor allem zwischen 1 bis 4 mm) stellt sie zu den Mikrofossilien bzw. in deren Nähe. Nur wenige Arten erreichen Körpergrößen deutlich über 4 mm. Im Gegensatz zu den rezenten Arten ist von den fossilen Concho-



straken nur der Carapax in verschiedenen Erhaltungsstufen überliefert. Selten findet man fossile Eier, Reste des Rumpfes, des Kopfes und der Antennen. Die Taxonomie der fossilen Conchostraken kann sich daher nur auf die Merkmale des Carapax beziehen. Hier beginnt das Problem subjektiver Entscheidungen der verschiedenen Bearbeiter. Oft wurden „Merkmale“, die durch diagenetisch bedingte Verformungen oder tektonische Einflüsse vorgetäuscht waren, zu taxonomischen Merkmalen aufgewertet. Es entstanden zahlreiche Arten (bzw. Gattungen), die einer späteren Überprüfung taxonomisch relevanter Merkmale nicht standhielten. Oft war es auch nicht mehr möglich, die „definierten“ Arten weiter zu verwenden, weil weder die Originale, noch die Fundorte (Locus typicus) nicht mehr zugänglich waren oder es sich um andere Fossilien handelte (z.B. Ostrakoden und Muscheln).

Die Bestimmung der Gattung bzw. Art setzt eine exakte Analyse aller verfügbaren Merkmale der Schale (Carapax) voraus. Dabei ist zu beachten, dass vor allem in feinklastischen Sedimentgesteinen diagenetisch bedingt eine intensive Deformation der primär stark gewölbten Conchostraken-Schalen (kugelförmige bis diskusscheibenartige Körper) auftreten kann. Die teilweise übereinander liegenden Schalen werden stark geplättet und lassen dann kaum noch Merkmale erkennen. Die Orientierung des doppelklappigen Carapax zur Schichtebene (Dorsalrand oben, unten oder schräg) muss ebenfalls bei der taxonomischen Bewertung berücksichtigt werden. Dies betrifft auch eine Deformation der Schalenmerkmale selbst. Hier wurden in der Vergangenheit die größten Fehler bei der Beschreibung fossiler Conchostraken gemacht. Es kam zu einer Beschreibung von „Deformationsarten“, die in das Reich der Phantasie gehören.

Conchostraken lassen sich in unterschiedlichen feinklastischen Sedimentgesteinen unabhängig von der Gesteinsfarbe nachweisen. Die Palette reicht von kohlenstoffreichen, dunkelgrauen Schwarzschiefern (black shales) permanenter Seen über graue, graugrüne bis graublaue Feinklastika und Karbonate bis zu graubraun und rotbraun gefärbten feinklastischen Sedimentgesteinen (Rotsedimente) temporärer Seen und Tümpel. Fossile Conchostraken-Populationen beinhalten auf einer Schichtfläche überwiegend mehrere Hundert bis mehrere Tausend Individuen pro m² MARTENS (1983a, b, c). Conchostraken sind innerhalb eines Vorkommens nicht auf eine Schichtfläche begrenzt, sondern treten in der Regel auch vertikal im Profil auf zahlreichen Schichtflächen auf. Zur mechanischen Trennung der fossilführenden Schichtflächen wurden spezielle Methoden entwickelt. Somit kann man mittels Binokular die Freilegung der Schalen und wichtiger taxonomischer Merkmale vornehmen. In der Regel benutzte der Autor feine Stichel oder Nadeln. Für das Verständnis der Anatomie der Conchostraken ist ein vorhergehendes Studium rezenter Conchostraken sinnvoll und förderlich.



2 Terminologie fossiler Conchostraken

Abkürzungen in alphabetischer Reihenfolge, z.T. mit englischer Übersetzung nach MARTENS (1983a, b)

Carapax-Maße

Ab	Breite des Anwachsstreifens (GBw = width of GB)
Abmax	maximale Breite eines Anwachsstreifens (GBwmax = maximally width of GB)
Az	Zahl der Anwachsstreifen
B	Breite der doppelklappigen Carapax
d	Länge des Dorsalrandabschnittes der larvalen Schale
dh	Länge des Dorsalrandabschnittes zwischen Abschnitt d und dem Übergang DR/HiR, $dh = D - (d + dv)$ (length of DM between PM of LS and PM of C)
dv	Länge des Dorsalrandabschnittes zwischen d-Abschnitt und Übergang DR/VoR, $dv = D - (d + dh)$ (length of DM between AM of LS and AM of C)
D	Länge des Dorsalrandes (D = length of DM)
α	Winkel zwischen DR und VoR
β	Winkel zwischen DR und HiR
H	Höhe der Carapax (Ch = height of C)
L	Länge der Carapax (Cl)
d	Länge des Dorsalrandes der larvalen Schale (dll)
l	Länge der larvalen Schale (ll = length of LS)
h	Höhe der larvalen Schale (lh = height of LS)
Mz	Anzahl der Messungen

Carapax-Merkmale

AL	Anwachslinie, konzentrische Kerbe (GL = growth line)
AST	Anwachsstreifen (GB = growth band)
AST1–AST5	Anwachsstreifen 1 – 5 nach der LS
CA	Carapax, Schale (C, Sh = shell, carapace)
DK	Dorsalrandkerbe
DKko	konzentrisch verlaufende Anwachslinien in der Dorsalrandkerbe
DKpa	parallel verlaufende Anwachslinien in der Dorsalrandkerbe
DR	Dorsalrand (DM = dorsal margin)
HiR	Hinterrand der Schale (PM = posterior margin)
LS	larvale Schale (LS = larval shell)
LV	Larval valve
O	Ornament (O = ornament)
S	Skulptur (S = sculpture)
VR	Ventralrand der Schale (VM = ventral margin)
VoR	Vorderrand der Schale (AM = anterior margin)
W	Wirbel, bestehend aus LS und ersten AST (U = umbo)
Ma	Mantel (Ma = mantle)
Me	Membran (Me = membrane)



Bezüglich der Terminologie der fossilen Conchostraken werden die Arbeiten von MARTENS (1983a, 1983b, 1987) als Grundlage benutzt. Verschiedene intensive Bemühungen folgten wie z. B. STOYAN et al. (1994), Goretzki (2003), Scholze & Schneider (2015) u.a.. Die Terminologie des Carapax orientiert sich dabei an der Terminologie rezenter Conchostraken. Allerdings werden bei der Beschreibung rezenter Conchostraken verschiedene Ausbildungen des Carapax oft nur am Rande erwähnt und spielen bei der Taxonomie der rezenter Conchostraken eine untergeordnete Rolle.

Bei der Untersuchung der Conchostraken aus dem Oberkarbon, dem Perm und der Trias hat sich aber gezeigt, dass sich im Laufe des Paläozoikums völlig unterschiedliche Anwachsbereiche im Carapaxbereich herausbildeten, die heute zum größten Teil nicht mehr nachweisbar sind. Diese Unterschiede erkennt man vor allem im Bereich der Wirbel- und Scharnierregion der doppelklappigen Schale. Hier ist allerdings je nach fossiler Überlieferung des Carapax die Erkennung der Anwachsverhältnisse besonders schwierig. Es kommt häufig zur Überlagerung (Überlappung) der beiden Schalenhälften. Die dorsale Kerbe ist dann kaum zu erkennen.

Eine taxonomische Analyse ohne Berücksichtigung des Anwachstyps im Scharnierbereich macht eine Zuordnung zu einer bestimmten Gattung bzw. Familie schwierig oder unmöglich! Dies zeigt sich auch in einer Reihe von Conchostraken-Arbeiten der zurückliegenden Jahrzehnte, in denen zwar eine Revision erfolgte aber diesem wichtigen Merkmalskomplex nicht die nötige Beachtung geschenkt wurde (KOZUR & SITTIG 1981, KOZUR & SEIDEL 1983, GORETZKI 2003, SCHOLZE et al. 2016 u.a.).

Andererseits sind die doppelklappigen Schalen der Conchostraken in unterschiedlichen Erhaltungszuständen in der Regel die einzigen fossilen Überreste des ursprünglich kompletten Conchostraken-Körpers mit Weichteilen (MARTENS 1985a). Sehr selten werden Überreste des Conchostraken-Weichkörpers (Antennen, Furka usw.) oder Eier überliefert. Für die taxonomische Auswertung und den Vergleich in unterschiedlichen Vorkommen sind Weichkörperreste kaum verwendbar. Es sollten daher nur Conchostraken mit einer guten Erhaltung des Carapax taxonomisch ausgewertet werden. Hier treten nach wie vor bei Bearbeitern die größten Probleme auf, wie das schon z. B. bei NOVOJILOV (1970) und TASCH (1958a und b) der Fall war. Wenn eine bestimmte Merkmalspalette nicht erhalten bzw. erkennbar ist, handelt es sich eben nur um den Nachweis fossiler Conchostraken.

Die Anfertigung einer Zeichnung des Carapax in mehreren Ansichten im Rahmen der Beschreibung ist wünschenswert (MARTENS 1982, 1983b). Sie zwingt den Bearbeiter zur Festlegung und Kennzeichnung bestimmter von ihm entdeckter Merkmale. In einer nur verbalen Beschreibung des Carapax kann dies je nach Begriffswahl nur unzureichend zum Ausdruck kommen.

Erstmals wurde von MARTENS (1983a, b) festgestellt, dass es grundsätzliche Unterschiede im Anwachsverhalten im Bereich der Scharniere zwischen den Gattungen *Lioestheria*, *Pseudestheria* und *Limnolimnadia* gibt (Abb. 5 bis 8). Diese Unterschiede bilden die Grundlage der taxonomischen Trennung der Conchostraken in die Familien Lioetheriidae, Pseudestheriidae und Limnadiidae.

Die Taxonomie der fossilen Conchostraken basiert im Art- und Gattungsbereich im Gegensatz zur Taxonomie der rezenter Conchostraken vor allem auf den Merkmalspektren des doppelklappigen Carapax. Bei der Beschreibung rezenter Conchostraken spielen Carapaxmerkmale eine sehr untergeordnete Rolle. Eine relativ große larvale Schale (LS) mit einer charakteristischen Skulptur ist zum Beispiel für die Formenvielfalt der Gattung *Lioestheria* verantwortlich. Die ursprünglich 3dimensionale Ausbildung des Carapax wird nach der Einbettung im Sediment durch eine diagenetisch bedingte Deformation (Plättung) stark verfälscht. Sie ist in Abhängigkeit vom



Sedimenttyp unterschiedlich stark ausgebildet. Die Carapax-Deformation erfolgte nicht nur senkrecht zur Schichtungsebene, sondern kann auch von tektonischer Beanspruchung des Sedimentes beeinflusst sein (starke Streckung der Carapax in einer bestimmten Richtung (MARTENS 1982). Diese Phänomene müssen vor Beginn einer taxonomischen Analyse bekannt sein.

Auffällig sind auch radiale Skulpturelemente des Carapax (z. B. Gattung *Leaia*). Die Zahl der Anwachsstreifen (AST) ist zunächst abhängig vom Alter des Carapax bzw. der Anzahl der Häutungsphasen außerhalb der larvalen Schale. In der Regel werden die AST im adulten Stadium deutlich enger und trotz weiterer Häutungen bilden sich keine neuen AST (Abb. 3, 4).

Dennoch gibt es Arten mit durchgehend eng liegenden, zahlreichen AST (Abb. 13) und Arten mit wenigen, relativ breiten AST (Abb. 9). Um dies festzustellen, benötigt man zahlreiche Formen einer fossilen Population auf einer Schichtfläche. Die Breite der AST kann im Laufe des Wachstums des Carapax stärkeren Schwankungen ausgesetzt sein. Diese Schwankungen werden durch Umwelteinflüsse (Temperatur, Wasserchemie, mechanische Einflüsse) ausgelöst und sind nicht artspezifisch. Aus dem Anwachsverhalten eines Conchostraken-Carapax ergibt sich nach Ausmessung eine charakteristische Kurve (siehe Taf. 1, Abb. 1 und 2).

Die Reste des „Weichkörpers“ (Kopf, Antennen, segmentierter Rumpf und Furka) sind nur selten und unterschiedlich überliefert und können in der Regel nicht als taxonomisches Merkmal genutzt werden. Dies gilt auch für Eierpakete.

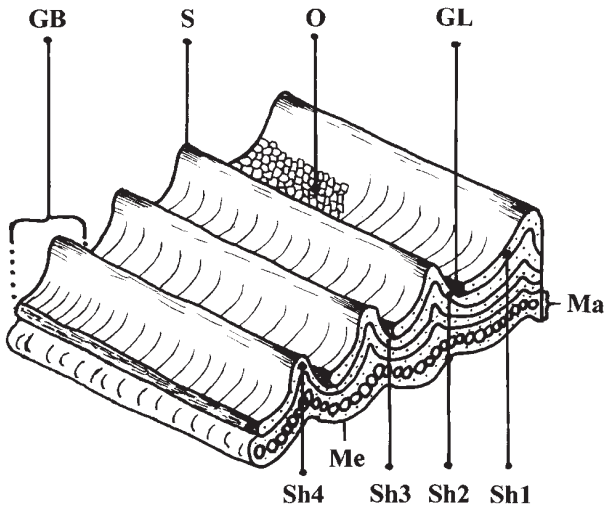


Abb. 1. Carapax (Schale) stark schematisch und vergrößerter Ausschnitt (Sh1 bis Sh4 = Schale 1 bis Schale 4 = 4 Häutungsstadien

Fig. 1. Carapace (shell) enlarged section (Sh1 to Sh4 = shell 1 to shell 4 = four molting stages

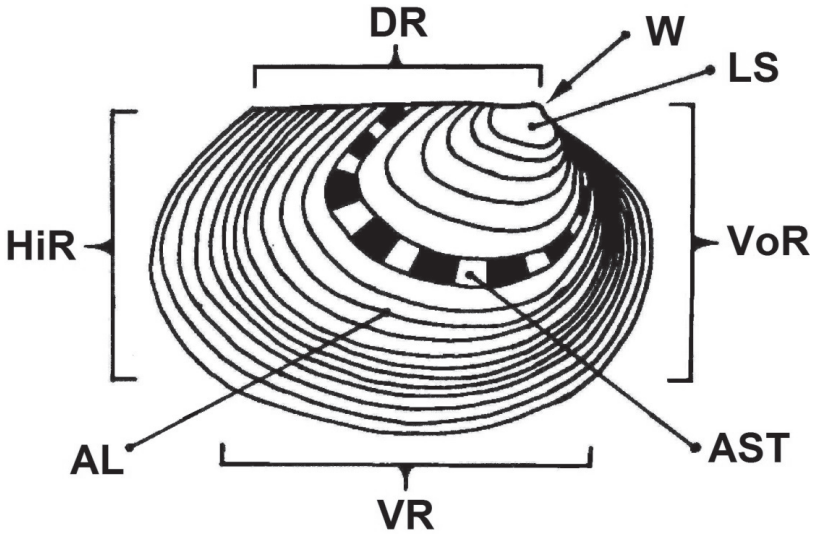


Abb 2. Merkmale des Carapax (rechte Schale)
Fig. 2. Features of the carapace (right shell)

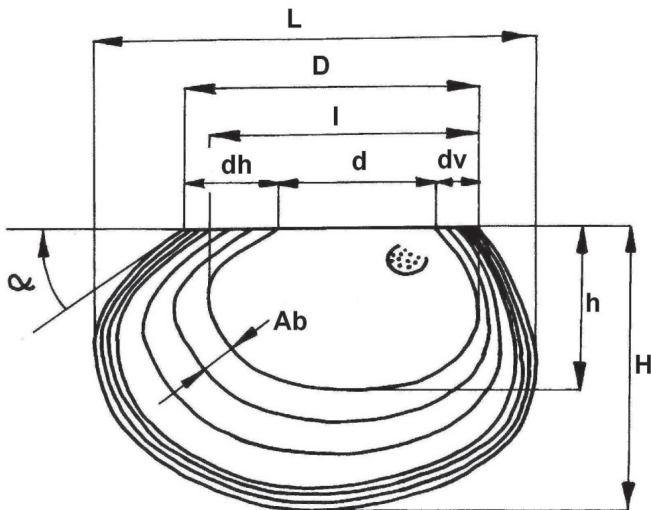


Abb 3. Maße des Carapax (rechte Schale), englische Abkürzungen
Fig. 3. Measurements of conchostracan carapace (right shell)

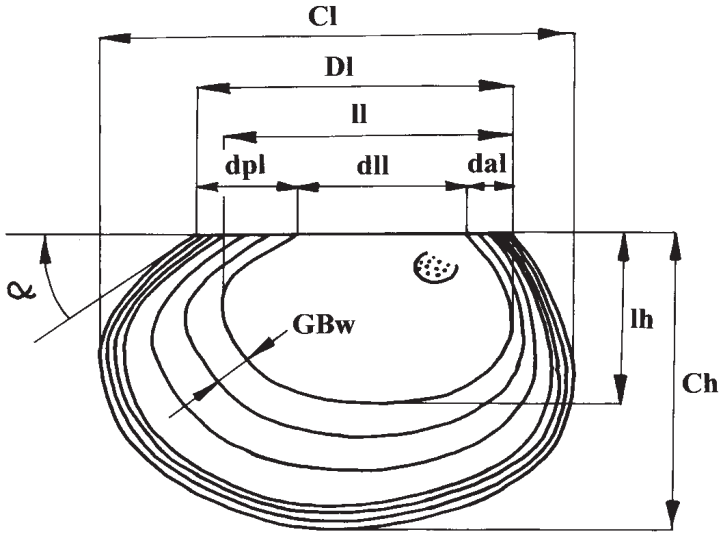


Abb. 4. Maße des Carapax (rechte Schale), englische Abkürzungen
 Fig. 4. Measurements of carapace (right shell)

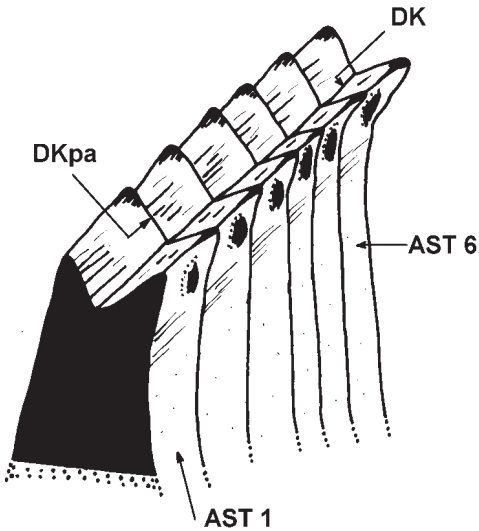


Abb. 5. Dorsalrandkerbe der Gattung *Lioestheria* (vergrößerten Ausschnitt)
 Fig. 5. Dorsal margin of genera *Lioestheria* (enlarged section)

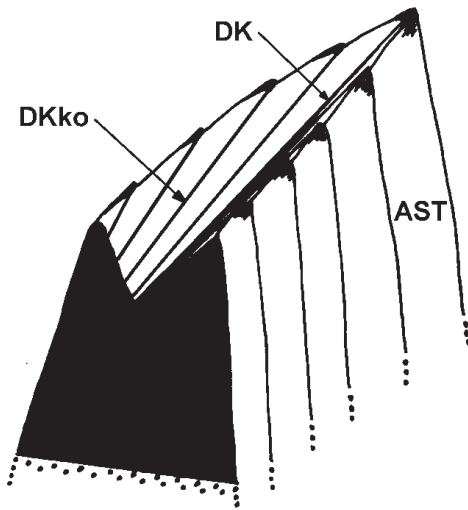


Abb. 6. Dorsalrandkerbe der Gattung *Pseudestheria* (vergrößerten Ausschnitt)
 Fig. 6. Dorsal margin of genera *Pseudestheria* (enlarged section)

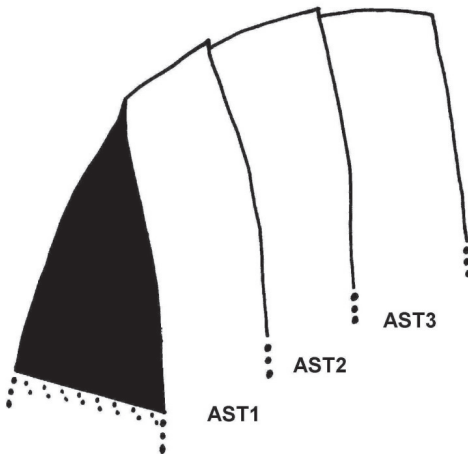


Abb. 7. Dorsalrand der Gattung *Limnolimnadia* (vergrößerten Ausschnitt)
 Fig. 7. Dorsal margin of genera *Limnolimnadia* (enlarged section)

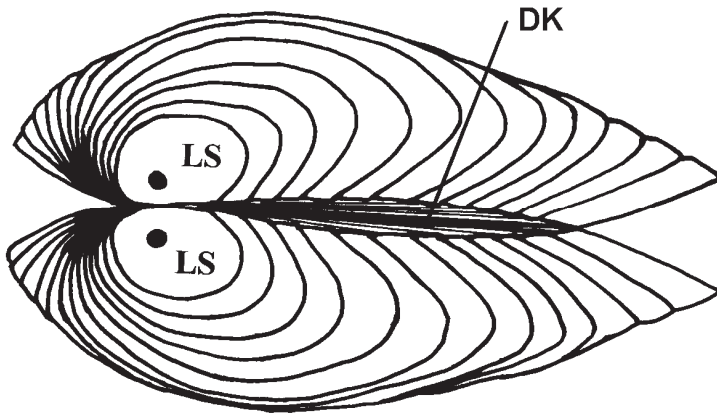


Abb. 8. Carapax mit rechter und linker Schale in dorsaler Ansicht, Dorsalrandkerbe (DK) der Gattung *Pseudestheria*

Fig. 8. Carapace with right and left shell in dorsal view, dorsal margin (DK) and shell of genera *Pseudestheria*

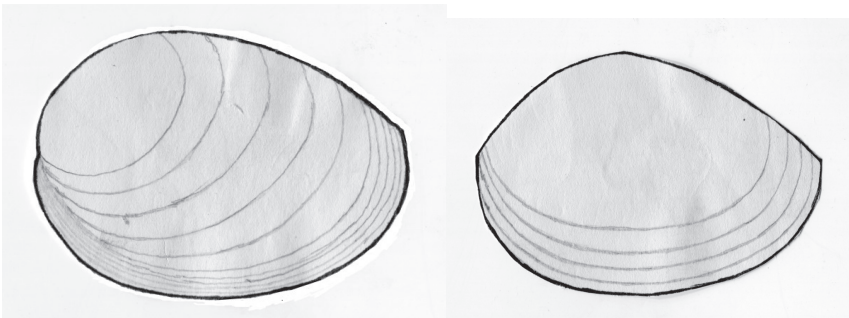


Abb. 9.

Abb. 10.

Abb.9. *Limnadia lenticularis* (Linnaeus, 1761), Massachusetts, USA

Abb.10. *Eulimnadia inflecta* Mattox, 1939, Illinois, USA

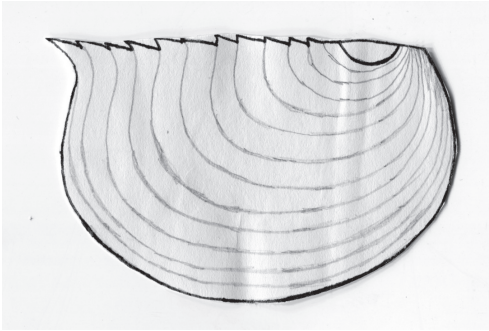


Abb. 11.

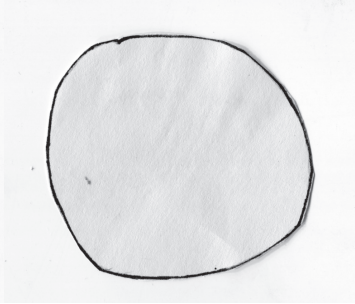


Abb. 12.

Abb.11. *Limnadiopsis tatei* Spencer et Hall, 1896, Länge der CA = 13 mm

Abb 12. *Lynceus brachyurus* O.F. Müller 1776, Illinois, USA, Länge des CA = 4,3 mm

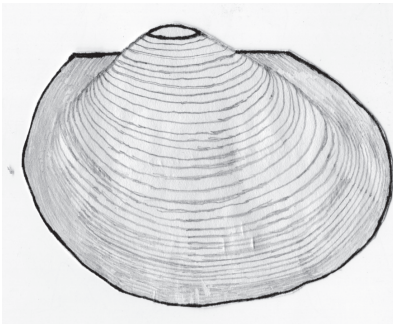


Abb. 13.

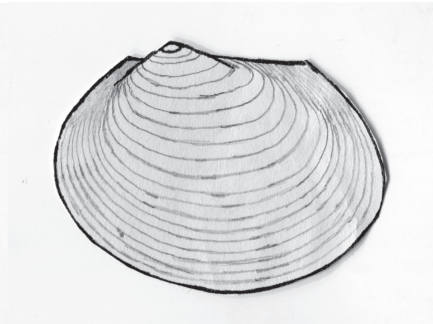


Abb. 14.

Abb. 13. *Cycicus morsei* (Packard, 1883), Länge des CA = 13,3 mm

Abb. 14. *Caenestheriella belfragei* Donald, 1989, Oklahoma, USA, Länge der CA= 6,5 mm