

Geol. Paläont. Westf.	32	5-39	6 Abb. 5 Taf.	Münster Mai 1994
--------------------------	----	------	------------------	---------------------

Lepadomorpe Cirripedier (Crustacea, Thoracica) aus dem höchsten Cenoman des nördlichen Westfalen (Nordwestdeutschland), mit Bemerkungen zur Verbreitung, Palökologie und Taphonomie der Stramentiden

Lepadomorph cirripeds (Crustacea, Thoracica) from the uppermost Cenomanian of northern Westphalia (NW Germany), with remarks on the distribution, palaeoecology and taphonomy of stramentids

Norbert Hauschke*

Kurzfassung: Es werden erstmals lepadomorpe Cirripedier aus dem Cenoman des nördlichen Westfalen beschrieben. Sie lassen sich der Art *Stramentum pulchellum* (SOWERBY 1843) zuordnen. Insgesamt liegen 14 Exemplare vor, darunter auch drei juvenile Entwicklungsstadien, die alle auf derselben Schichtfläche eingeregelt gefunden wurden. Die Cirripedier sind in einen schwarzgrauen Mergelstein eingebettet, der aus dem höchsten Cenoman (Bunte Wechselfolge, Zone des *Actinocamax plenus* und *Metoicoceras geslinianum*), südlich Borgholzhausen im Teutoburger Wald, stammt.

Die Gattung *Stramentum* ist mit neun Arten in Nordamerika, Europa, Vorderasien und Afrika belegt und reicht stratigraphisch vom Alb bis ins Santon. Die einzelnen Arten lassen sich zwei Untergattungen zuordnen, wobei der unterschiedliche Verlauf der Zuwachslinien auf dem Tergum zum diagnostischen Merkmal erhoben wird. Die Untergattung *Angulatergum* nov. subgen. vereint die stratigraphisch älteren und die Untergattung *Stramentum* nov. subgen. entsprechend die stratigraphisch jüngeren Arten.

Häufig fanden sich artikulierte Skelette von Stramentiden aufgewachsen auf anderen Fossilresten und zwar ungewöhnlich oft auf Ammoniten. Demgegenüber liegen die hier vorgestellten Neufunde isoliert im Sediment. Angesichts der Seltenheit artikulierter Kalkskelette ist zu fragen, unter welchen Rahmenbedingungen kretazische Stramentiden überhaupt fossil überliefert werden. Zwei Faktoren werden im Hinblick auf das Fossilisationspotential erörtert: 1) das einbettende Sediment und 2) hartschalige Organismen, denen lepadomorpe Cirripedier aufsitzen. Artikulierte Skelette entgehen dem postmortalen Zerfall offensichtlich bevorzugt dann, wenn sie in Sedimente vom Typ „Schwarzschiefer“ eingebettet wurden oder wenn sich die Cirripedier als Larvalstadien an schwimmende Ammoniten anheften konnten, von denen sie später überwachsen wurden.

Abstract: Lepadomorph cirripeds are described from Cenomanian strata in northern Westphalia. All of the 14 specimens, from which three are juvenil stages, can be appointed to the species *Stramentum pulchellum* (SOWERBY, 1843). Found in dark-gray to black marly to chalky

* Anschrift des Verfassers:

Dr. Norbert Hauschke, Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität, Corrensstraße 24,
D-48149 Münster

shales in the uppermost Cenomanian (Coloured sequence; Zone of *Actinocamax plenus* and *Metoicoceras geslinianum*), south of the village of Borgholzhausen, the specimens show a preferred orientation.

The genus *Stramentum* with nine species is known from North America, Europe, the Near East, and Africa. Stratigraphically it ranges from the Albian up to the Santonian. It is proposed here, to split the genus *Stramentum* into two subgenera. The shape of the tergal growth lines serves as a useful criterion to separate subgenera from each other. It becomes evident that the stratigraphically earlier species may be integrated into *Angulatergum* nov. subgen., with a tergum having V-shaped growth lines. On the other side, *Stramentum* nov. subgen., with straight tergal growth lines, joins the stratigraphically younger species.

Articulated skeletons of stramentids occasionally were found attached to the hard parts of other fossils, which are most frequently ammonites. But the new cirriped remains from northern Westphalia were found isolated within the sediment. Considering the scarcity of articulated stramentid skeletons, the question arises under what specific conditions Cretaceous lepadomorph cirripeds were fossilized at all. Two main factors are discussed: 1) the sediment in which articulated skeletons are embedded, and 2) organisms with hard shells on which lepadomorph cirripeds are attached. Sediments like black shales preserve skeletons from postmortal disintegration as do hosts like ammonites, which overgrow epizoic living cirripeds during their growth.

Inhalt

1. Einführung	6
2. Geologischer Rahmen	7
3. Systematische Beschreibung	10
4. Zur Verbreitung und Palökologie der Stramentiden	19
5. Dank	26
6. Literatur	27

1. Einführung

Im September 1990 wurde dem Westfälischen Museum für Naturkunde in Münster, dem die Belange der paläontologischen Bodendenkmalpflege in Westfalen-Lippe obliegen (vgl. HENDRICKS 1992), der Fund von lepadomorphen Cirripediern aus dem höchsten Cenoman des nordöstlichen Münsterlandes gemeldet. Die Fossilien befinden sich in körperlicher Erhaltung bzw. als Abdruck auf zwei Spalthälften einer schwarzgrauen Mergelstein-Platte. Sie liegen isoliert im Sediment und weisen eine Einregelung auf. Bemerkenswert sind besonders drei auffallend kleine Individuen, bei denen es sich wahrscheinlich um juvenile Stadien handelt. Der außergewöhnliche Fund konnte vom Westfälischen Museum für Naturkunde angekauft werden und wurde dem Verfasser zur Bearbeitung zur Verfügung gestellt.

Bei der Klasse Cirripedia BURMEISTER (Rankenfüßler) handelt es sich um sessil lebende marine Crustaceen (Krebse)¹. Frei beweglich ist im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung jedoch die Nauplius-Larve, die gewöhnlich sechs Häutungsstadien durchläuft und sich in deren Verlauf immer weiter ausdifferenziert. Die planktonische Lebensweise der Nauplien begünstigt die artliche Ausbreitung. Ein tiefgreifender Gestaltwandel leitet das nachfolgende und letzte Larvalstadium, das Cypris-Stadium, ein. Die Cypris-Larve, die von einer zweiklappigen Schale eingefasst wird, schwimmt anfangs noch frei umher, um sich schließlich auf einer festen Unterlage, z. B. an einem treibenden Gegenstand, anzuheften. Aus der Cypris-Larve geht nach einer neuerlichen grundlegenden Umorganisation des Tieres die Jugendform eines Cirripediers hervor.

Charakteristisch für einige Cirripedier-Taxa ist die Bildung von Kalkplatten, die vom Mantel ausgeschieden werden und einen wirksamen Schutz gegen Freßfeinde darstellen. In der Ordnung Thoracica DARWIN werden Formen zusammengefaßt, die über Kalkplatten verfügen. Dabei bilden Anzahl, Ausbildung und Anordnung der Platten die Grundlage der Systematik. Eine

wichtige Unterordnung sind die Lepadomorpha PILSBRY, die über ein Capitulum sowie einen Pedunculus verfügen. Zu diesem Taxon werden die hier vorgestellten Vertreter der Gattung *Stramentum* LOGAN gestellt, wie auch die wissenschaftlich recht gut untersuchte rezente Gattung *Lepas* LINNÉ, die sog. Entenmuschel. Bei *Lepas* erfolgt noch im Cypris-Stadium die Bildung von fünf unverkalkten primären Platten, sog. Primordialplatten (Carina, paarige Terga und paarige Scuta), unter der Cypris-Schale. Jede dieser chitininigen Platten bildet das Wachstumszentrum, den Umbo, für jeweils eine der fünf primären Kalkplatten des Capitulum. Bei anderen Gattungen, wie z. B. beim rezenten *Scalpellum* LEACH, bilden sich, unabhängig von diesen primären Wachstumszentren, zusätzliche sekundäre Platten aus (Rostrum und Lateralia). Während der ausgewachsene *Lepas* nur über ein Capitulumskelett, bestehend aus fünf primären Kalkplatten, verfügt, das einem nackten, weichhäutigen Stiel aufsitzt, sind bei *Scalpellum* – ähnlich wie beim fossilen *Stramentum* – sowohl das Capitulum, als auch der Pedunculus durch Kalkplatten geschützt. Das Wachstum der Kalkplatten erfolgt periodisch durch Neubildung dünner Kalkschichten (Zuwachslinien), deren charakteristischer Verlauf – das gilt besonders für Scuta und Terga – bei einigen Formen von taxonomischer Bedeutung ist.

2. Geologischer Rahmen

Der Fundort der hier vorgestellten lepadomorphen Cirripedier ist ein im nördlichen Westfalen, südlich der Ortschaft Borgholzhausen, gelegener Kalksteinbruch der Fa. F.u.H.Frauens oHG. Hier werden helle gebankte Kalke des Cenoman, die „Armen *rhodomagense*-Schichten“ der älteren Literatur (z. B. MESTWERDT 1926), abgebaut.

Schichten des Cenoman bilden im Raum Borgholzhausen-Halle/Westfalen (Abb. 1b) einen markanten Höhenzug im mittleren Abschnitt des Teutoburger Waldes. Der Teutoburger Wald ist ein herzynisch streichender Mittelgebirgszug, der das Münsterländer Kreidebecken nach Norden hin begrenzt (Abb. 1a). Er stellt den Südabschnitt einer als Osning bezeichneten tektonischen Großstruktur dar, die als südliche Randstruktur des Niedersächsischen Tektogens aufgefaßt wird (BOIGK 1968; vgl. auch ROSENFELD 1983). In der höheren Oberkreide erfolgte eine Inversion des Niedersächsischen Beckens, in deren Verlauf die Nord- auf die Südscholle überschoben wurde. Die Aufrichtung und teilweise Überkipfung der Kreideschichtfolgen, wie sie im hier betrachteten Bereich zu beobachten ist, wird auf subherzyn-laramische Bewegungen zurückgeführt (STADLER & TEICHMÜLLER 1971, ROSENFELD 1978).

Im südlichen Teil des Kalksteinbruchs der Fa. F.u.H.Frauens oHG ist ein deutlicher vertikaler Fazieswechsel zu beobachten. Hier werden die recht eintönigen liegenden Cenoman-Kalke abrupt von einer bunten Wechselfolge überlagert. Vorherrschend sind darin grüngraue sowie rotbraune und rotgraue Mergel- und Kalksteine (sog. „Rotpläner“) mit Einschaltungen grauer und z.T. schwarzgrauer Mergelsteine (sog. „Schwarzschiefer“; z. B. NIEDERMEIER 1969, ERNST et al. 1983, KAPLAN & SCHMID 1983), aus der die Gesteinsplatte mit den lepadomorphen Cirripediern stammt. Die aufgeschlossene Schichtfolge ist tektonisch intern gestört und überkippt. Sie fällt mit über 40° nach NNE ein. Diese tektonische Situation führte dazu, daß mit fortschreitendem Abbau der Kalke von W nach E im südlichen Steinbruchbereich eine Steilwand stehenblieb, die großflächig Schichtflächen der bunten Wechselfolge aufschließt. Durch Verwitterungsvorgänge und erosive Prozesse ausgelöstes Abgleiten einzelner Gesteinsplatten oder zusammenhängender Schichtpakete und deren Akkumulation entlang der Steilwandsohle führten zur Ausbildung eines Schuttfußes, aus dem, etwa 50 m von der derzeitigen Abbaukante entfernt, die fossilführende Gesteinsplatte nach Angabe des Finders Oliver Best/Gütersloh stammt.

Die Grenze Cenoman/Turon wird nach biostratigraphischen Vergleichen mit vollständigeren Profilen (ERNST et al. 1983) im aufgeschlossenen Schichtprofil des Steinbruchs der Fa. F.u.H.Frauens oHG, wo nur mehr die basalen sechs Meter der bunten Wechselfolge anstehen, nicht angetroffen. Sie liegt einige Meter höher in der Schichtfolge. Eine ähnliche Aufschlußsituation liegt in dem wenige Kilometer weiter östlich gelegenen Steinbruch der Fa. W.Dieckmann, im Hesselstal bei Halle, vor. Dieses Profil wurde von KAPLAN & SCHMID (1983) feinstratigraphisch aufgenommen und dient im Rahmen der vorliegenden Arbeit als Referenzprofil (Abb. 2). Aufgrund bio- und lithostratigraphischer Vergleiche mit dem Kreideprofil in Misburg bei Hannover kommen KAPLAN & SCHMID (1983) zu dem Ergebnis, daß im Hesselstal-Profil nur die Faunenzone des *Actinocamax plenus* und *Metoicoceras greslinianum* aufgeschlossen ist.

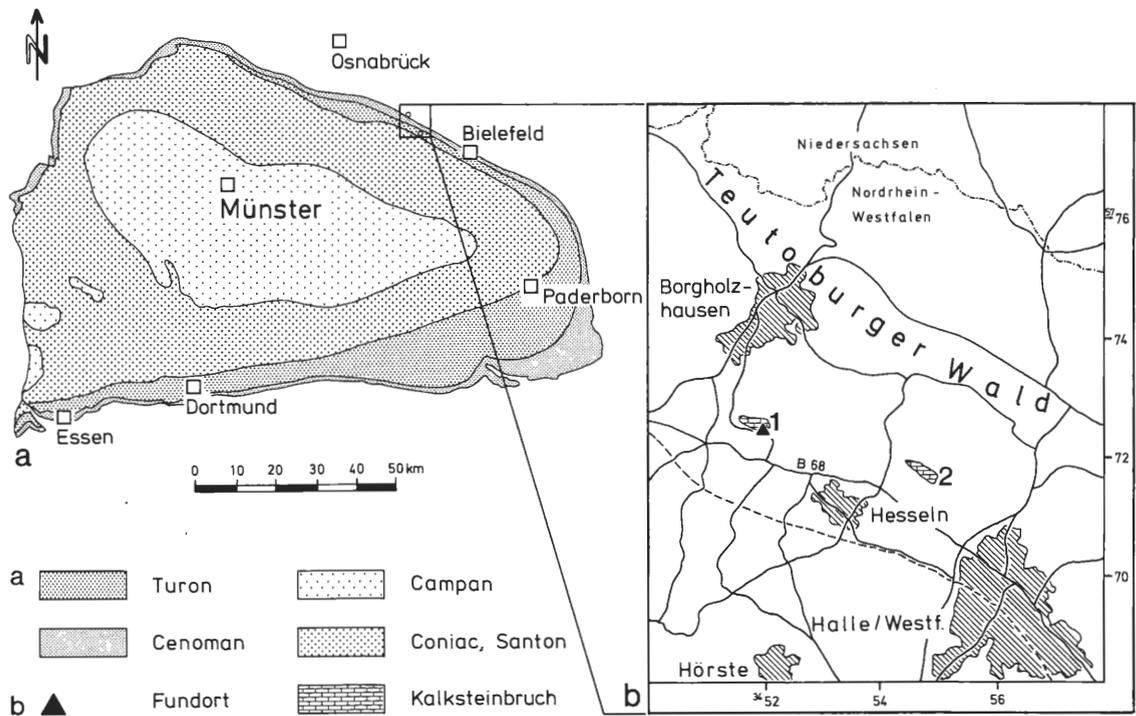


Abb. 1: Münsterländer Kreidebecken mit ausstreichender Oberkreide (a; umgezeichnet nach KAEVER, OEKENTORP & SIEGFRIED 1974) und Lageskizze des Bereichs Borgholzhausen – Halle/Westfalen im südlichen Teutoburger Wald (b) mit den Kalksteinbrüchen der Betreiber F.u.H.Frauens oHG (1) – woher die Cirripedier-Funde stammen – und W.Dieckmann im Hesseltal (2).

Im Steinbruch der Fa. F.u.H.Frauens oHG wurde der Profilabschnitt, aus dem die Gesteinsplatte mit den Cirripediern mit großer Wahrscheinlichkeit stammt, feinstratigraphisch aufgenommen und beprobt. An 13 Proben wurden Karbonatgehaltsbestimmungen durchgeführt (Abb. 2b). Im Rahmen weiterführender Untersuchungen wurden diese und weitere Proben – insbesondere „Schwarzschiefer“-Proben – aus der bunten Wechselfolge der Kalksteinbrüche der Fa. F.u.H.Frauens oHG (Pkt. 1 in Abb. 1) und der Fa. W.Dieckmann (Pkt. 2 in Abb. 1) geochemisch analysiert (ICP; Spurenanalytik). Die gewonnenen Daten sollen einer multivariaten statistischen Analyse unterzogen werden. Es werden davon zusätzliche Hinweise erwartet zur Taphonomie der vorliegenden Cirripedier (HAUSCHKE & SCHÖLLMANN, in Vorb.).



Abb. 2: Profil des hohen Ober-Cenoman im Kalksteinbruch der Fa. W.Dieckmann, Hesseltal bei Halle/Westfalen (a; umgezeichnet und z.T. vereinfacht nach KAPLAN & SCHMID 1983), im Vergleich mit dem Profilabschnitt im Kalksteinbruch der Fa. F.u.H.Frauens oHG bei Borgholzhausen (b), aus dem die Cirripedierfunde mit großer Wahrscheinlichkeit stammen.

Erläuterungen: Zu a) A. Fauna (Abkürzungen s. Legende), B. Lithologisches Profil, C. Profilgliederung nach KAPLAN & SCHMID (1983), D. Farbprofil; zu b) E. Fauna, F. Lithologisches Profil, G. Farbprofil und H. Probenentnahmepunkte (u.a. für die Karbonatanalyse, wonach das Härteprofil gezeichnet wurde).

3. Systematische Beschreibung

Die Familie Stramentidae umfaßt nach WITHERS (1935; vgl. auch NEWMAN et al. 1969) die drei Gattungen *Stramentum* LOGAN 1897, *Loriculina* DAMES 1885 und *Squama* LOGAN 1897, wobei die Gültigkeit der letzteren fraglich ist (HATTIN 1977).

HATTIN (1977) unterzog die gattungsdiagnostischen Merkmale² einer kritischen Prüfung. Er konnte nachweisen, daß die Carina bei der Gattung *Stramentum* nicht längs gespalten ist, wie es für den Holotypus von *Loricula macadami* (THOMSON 1858) (= *Stramentum pulchellum* aus dem Turon N-Irlands) angenommen wurde, durch weitere Funde aber nicht bestätigt werden konnte. HATTIN zeigte vielmehr auf, daß der äußere Teil der angeblich gespaltenen Carina bei dem in Frage stehenden Exemplar den Rand des carinalen Latus der Gegenseite repräsentiert. Dieser Befund konnte an weiterem Material überprüft und bestätigt werden. *Stramentum* und *Loriculina* lassen sich aufgrund dieses Merkmals folglich nicht voneinander unterscheiden.

Als ein weiteres Merkmal zur Trennung beider Gattungen führten NEWMAN et al. (1969) für das Capitulum eine unterschiedliche Plattenanzahl an. Die Differenz von einer Platte ergibt sich danach aus dem Vorhandensein bzw. angeblichen Fehlen eines Rostrums. Auch in diesem Punkt führten die Untersuchungen von HATTIN (1977) zu einem abweichenden Ergebnis, daß nämlich nicht nur *Loriculina*, sondern ebenfalls *Stramentum* über ein Rostrum und somit über zehn Platten im Bereich des Capitulum verfügt. HATTIN konnte ein Rostrum bei den Holotypen von *Stramentum haworthi*, *Stramentum canadensis* und *Loricula macadami* (= *Stramentum pulchellum*) zweifelsfrei nachweisen. Auch die beiden von ihm neu beschriebenen Arten *Stramentum elegans* und *Stramentum moorei* verfügen über ein Rostrum. Da sich jedoch bei einigen Exemplaren der gleichen Art diese Platte nicht nachweisen läßt, während sie bei anderen zweifelsfrei vorhanden ist, geht HATTIN davon aus, daß das Rostrum primär stets vorhanden ist, sich aber beim abgestorbenen Organismus leicht aus dem Plattenverband löst. Trifft diese Annahme zu, dann verfügt sowohl die Gattung *Loriculina*, als auch die Gattung *Stramentum* über ein Rostrum.

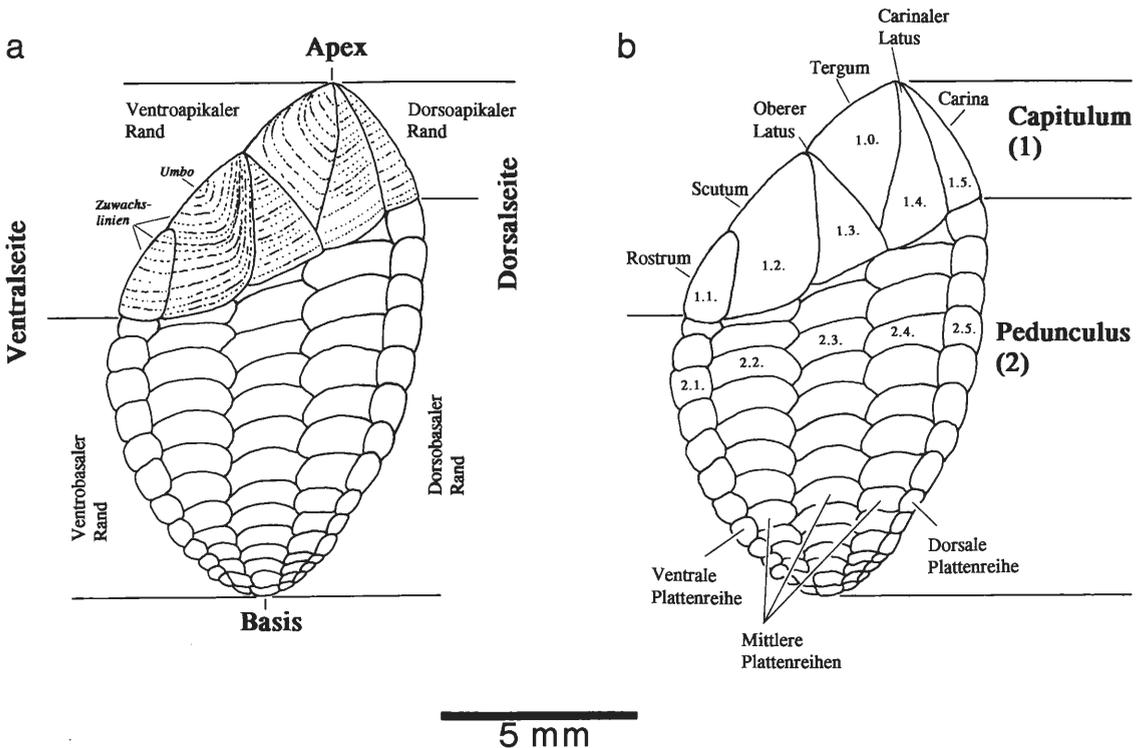


Abb. 3: Rekonstruktion von *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY 1843) und Skelett-Nomenklatur. Als Vorlage für die Skelett-Zeichnungen diente vorrangig Exemplar 2 (vgl. Taf. 2, Fig. 3).

Damit muß bei beiden Gattungen übereinstimmend von zehn Platten ausgegangen werden, womit dieses Merkmal als Gattungsmerkmal ebenfalls bedeutungslos wird. Auch in Bezug auf die Anzahl der Plattenreihen des Pedunculus gelangte HATTIN (1977) zu anderen Ergebnissen als WITHERS (1935) und NEWMAN et al. (1969), die von zehn Plattenreihen ausgehen. HATTIN konnte anhand von Schliffen belegen, daß insgesamt nur acht Plattenreihen vorhanden sind.

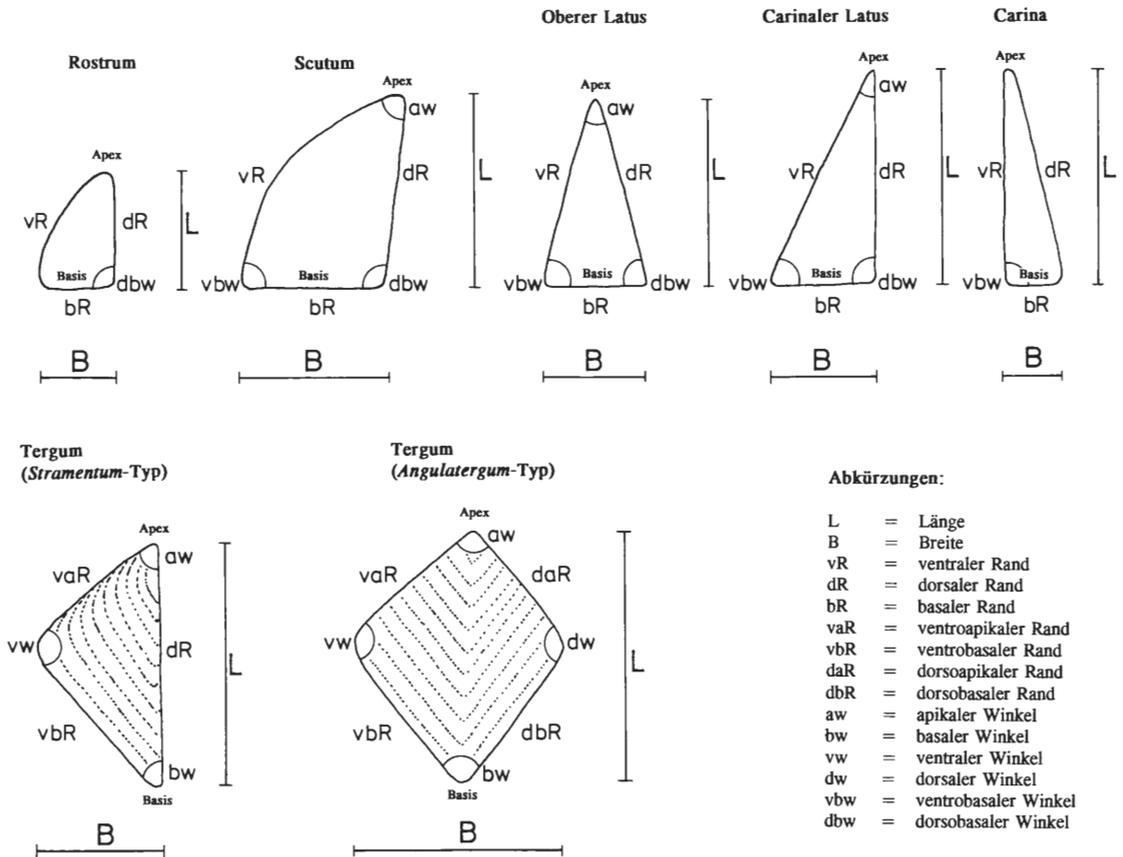


Abb. 4: Nomenklatorische Kennzeichnung von Capitulum-Platten bei den *Stramentum*-Arten. Bei den Terga wurde die für die jeweilige Untergattung (*Angulatergum* nov. subgen. bzw. *Stramentum* nov. subgen.) charakteristische Zuwachsstreifung schematisch angedeutet.

Bemerkungen zur Skelett-Nomenklatur: Die Benennung der Skelettelemente erfolgt weitgehend in Übereinstimmung mit derjenigen früherer Bearbeiter (u.a. DARWIN 1851, WITHERS 1928, 1935, NEWMAN et al. 1969 und HATTIN 1977). Das Skelett gliedert sich danach vertikal in das Capitulum und den Pedunculus (Abb. 3b). Horizontal setzt sich das Capitulum aus folgenden Einzelplatten zusammen (von ventral nach dorsal): Rostrum, Scutum, oberer Latus, Tergum, carinaler Latus und Carina. Die Capitulum-Platten besitzen, mit Ausnahme des Tergum, Entsprechungen auf dem Pedunculus. Die Pedunculus-Platten formieren sich unterhalb der jeweiligen Platten des Capitulum zu Plattenreihen. Wie HATTIN (1977) zeigen konnte, sind die äußeren Platten des Capitulum (Rostrum und Carina) und Pedunculus unpaarig entwickelt, während alle anderen Platten paarig ausgebildet sind. Die beiden äußeren Plattenreihen des Pedunculus werden hier ventrale und dorsale Plattenreihe, die inneren drei mittlere Plattenreihen genannt. Zur einfacheren Bezeichnung der einzelnen Plattenelemente wurden diesen Ziffern zugeordnet (vgl. Abb. 3b; bei der Beschreibung wird jeweils nur auf eine Körperhälfte – im

vorliegenden Fall die rechte – Bezug genommen). Die Bezifferung könnte konsequent ausgedehnt werden auf die den einzelnen Plattenreihen des Pedunculus jeweils zugehörigen Einzelplättchen (z. B. 2.1.1., 2.1.2., etc.), wäre aber im Falle fragmentarisch erhaltener Skelette – wie beim vorliegenden Material – wenig sinnvoll.

Bei der Bezeichnung der Ränder des Skeletts werden hier als Bezugselemente die Ventral- und Dorsalseite sowie der Apex und die Basis gewählt, die in Kombination eindeutige Orientierungen erlauben (Abb. 3a). Danach gliedert sich der äußere Rand des Capitulum in einen ventroapikalen (= occludent margin der englischsprachigen Literatur) und dorsoapikalen Rand (= carinal lateral margin sensu HATTIN 1977) und entsprechend in einen ventrobasalen und dorsobasalen Rand des Pedunculus. Der an den Pedunculus angrenzende und damit zur Basis hin orientierte Rand des Capitulum wird als basaler Rand bezeichnet und der an das Capitulum angrenzende Rand des Pedunculus entsprechend als apikaler Rand. In ähnlich einfacher Weise lassen sich auch die Ränder der Einzelplatten festlegen. Einige Bearbeiter (z. B. WITHERS 1935, HATTIN 1977) bevorzugten eine Benennung der Ränder einzelner Capitulum-Platten nach den jeweils benachbarten Platten (z. B. tergal margin sensu HATTIN 1977 für den Rand des carinalen Latus, der an das Tergum angrenzt). Sie wird jedoch von den einzelnen Autoren teilweise unterschiedlich gehandhabt. In der vorliegenden Arbeit werden die Ränder der mehr oder weniger dreieckförmigen Platten mit breiter Basis (Rostrum, Scutum, oberer Latus, carinaler Latus und Carina) entsprechend ihrer Orientierung zur Ventralseite, Dorsalseite bzw. zur Basis durch die Adjektive ventral, dorsal bzw. basal gekennzeichnet (Abb. 4). Eine Ausnahme stellt das Tergum dar, das zur Basis hin spitz zuläuft. Beim Tergum lassen sich zwei Typen voneinander unterscheiden, die charakteristisch sind für jeweils eine der beiden Untergattungen der Gattung *Stramentum* (s.u.). Das Tergum vom *Stramentum*-Typ ist dreieckförmig. Die längste Seite liegt dorsal, und die beiden kürzeren Seiten treffen ventral winkelig aufeinander. Das Tergum verfügt damit über einen ventroapikalen, ventrobasalen und dorsalen Rand. Der ventroapikale Rand des Tergum ist Teil des ventroapikalen Randes des Capitulum. Das Tergum vom *Angulatergum*-Typ weist eine rautenförmige Gestalt auf. Die Ränder der vier Seiten werden ventroapikal, dorsoapikal, ventrobasal und dorsobasal genannt. Bei der Untergattung *Angulatergum* wird damit der dorsoapikale Rand des Capitulum vom dorsoapikalen Rand des Tergum sowie vom dorsalen Rand der Carina gebildet. Demgegenüber fällt bei den der Untergattung *Stramentum* zugehörigen Arten der dorsale Rand der Carina mit dem dorsoapikalen Rand des Capitulum zusammen (Abb. 3a und 4).

Werden bei den einzelnen Capitulum-Platten auch Winkel gemessen, so bietet sich zur Benennung erneut das Bezugssystem ventral, dorsal, apikal und basal an. Im Falle des Tergum vom *Angulatergum*-Typ führte auch HATTIN (1977: Abb. 2e) einen apikalen und einen basalen Winkel (= apical angle, basal angle) ein. Bei der Benennung der meisten anderen Winkel behält HATTIN aber konsequent den Bezug zu benachbarten Platten bei, wodurch mitunter komplizierte Wortverbindungen entstehen.

Stamm **Arthropoda** SIEBOLD & STANNIUS 1845
Unterstamm **Crustacea** PENNANT 1777
Klasse **Cirripedia** BURMEISTER 1834
Ordnung **Thoracica** DARWIN 1854
Unterordnung **Lepadomorpha** PILSBRY 1916
Familie **Stramentidae** WITHERS 1920 (emend. HATTIN 1977)

Die Familie Stramentidae umfaßt die beiden Gattungen *Loriculina* DAMES 1885 und *Stramentum* LOGAN 1897. Die Überprüfung und Neufestlegung der gattungsspezifischen Merkmale von *Stramentum* und *Loriculina* bildete für HATTIN (1977) auch die Grundlage für eine emendierte Familiendiagnose, auf die im Rahmen der vorliegenden Arbeit zurückgegriffen wird.

Diagnose: Gestielte Cirripedier mit einem Außenskelett, das sich aus kalkigen Platten zusammensetzt. Das Capitulum besteht aus zehn Platten, nämlich aus Rostrum, paarigen Scuta, paarigen oberen Lateralia, paarigen Terga, paarigen carinalen Lateralia und Carina. Der obere Latus wird auf seiner ganzen Länge jeweils durch das benachbarte Tergum und Scutum eingefasst, der carinale Latus entsprechend durch Carina und Tergum. Der Pedunculus besteht aus acht Plattenreihen, wobei sich die einzelnen Platten in unterschiedlichem Umfang überlappen. Es liegt eine Plattenreihe unter dem Rostrum, eine unter jedem Scutum, eine unter jedem oberen Latus, eine unter jedem carinalen Latus und eine unter der Carina.

Bei der generischen Trennung von *Stramentum* und *Loriculina* erweisen sich nach den von HATTIN (1977) vorgelegten neuen Befunden allein zwei Merkmale als brauchbar. Als zuverlässigstes Merkmal führte HATTIN die Lage des scutalen Umbo an. Danach weisen die bekannten *Loriculina*-Arten übereinstimmend einen apikal gelegenen Umbo auf. Im Vergleich dazu liegt der Umbo bei den zu *Stramentum* gestellten Arten subzentral bzw. subapikal (vgl. Abb. 3a). Ein zweites Merkmal, das sich offensichtlich ebenfalls zur Unterscheidung der beiden Gattungen eignet, sieht HATTIN im Überlappungsgrad der Plattenreihen des Pedunculus. Besonderes Gewicht kommt dabei der Plattenreihe unter dem oberen Latus (2.3.; vgl. Abb. 3b) zu, die bei den *Stramentum*-Arten durch die benachbarten Plattenreihen unter dem Scutum und dem carinalen Latus (2.2. und 2.4.; vgl. Abb. 3b) seitlich mehr oder weniger deutlich dachziegelartig überlagert wird.

Gattung *Loriculina* DAMES 1885

Diagnose: Stramentidae, deren Scuta durch einen apikal gelegenen Umbo ausgezeichnet sind. Die Plattenreihe des Pedunculus unter dem oberen Latus wird von Platten der benachbarten Plattenreihen seitlich kaum überlappt.

Gattung *Stramentum* LOGAN 1897.

Diagnose: Stramentidae, deren Scuta durch einen subapikal bzw. subzentral gelegenen Umbo ausgezeichnet sind. Die Plattenreihe des Pedunculus unter dem oberen Latus wird von Platten der benachbarten Plattenreihen deutlich überlagert.

WITHERS (1945) wertete V-förmige Zuwachslinien auf dem Tergum als ein die Gattung *Loriculina* auszeichnendes Merkmal. HATTIN (1977) bemerkte dazu, daß auch *Stramentum*-Arten, wie *Stramentum syriacum*, *Stramentum texanum* und *Stramentum moorei*, dieses Merkmal aufweisen. Wenn allerdings die Lage des scutalen Umbo zum generisch wichtigsten Unterscheidungsmerkmal erhoben wird, verlieren die V-förmigen Zuwachslinien auf dem Tergum als gattungsunterscheidendem Merkmal zwangsläufig ihre Gültigkeit.

Nach Ansicht des Verfassers handelt es sich im Falle der unterschiedlich orientierten tergalen Zuwachslinien jedoch um ein diagnostisches Merkmal, das rangmäßig höher als ein Artmerkmal zu bewerten ist. Es wird hier deshalb vorgeschlagen, die Gattung *Stramentum* aufgrund dieses Merkmals in zwei Untergattungen aufzuspalten.

Untergattung *Stramentum* nov. subgen.

Die Untergattung umfaßt die folgenden Arten: *Stramentum pulchellum* (SOWERBY 1843), *Stramentum canadensis* (WHITEAVES 1889), *Stramentum haworthi* (WILLISTON 1896), *Stramentum elegans* HATTIN 1977 und *Stramentum inconstans* COLLINS 1986.

Diagnose: Tergum dreieckförmig, mit annähernd geraden Zuwachslinien, die etwa parallel zum ventrobasalen Rand verlaufen.

Derivatio nominis: wie die Gattung.

Stratigraphische Reichweite: Cenoman bis Santon.

Geographische Verbreitung: Nordamerika, Europa und Afrika.

Bemerkungen: s. Bemerkungen zur Untergattung *Angulatergum* nov. subgen.

Untergattung ***Angulatergum*** nov. subgen.

Die Untergattung umfaßt die folgenden Arten: *Stramentum syriacum* (DAMES 1878), *Stramentum texanum* (WITHERS 1945)³ und *Stramentum moorei* HATTIN 1977.

Diagnose: Tergum rautenförmig, mit V-förmigen Zuwachslinien, die etwa parallel zum ventrobasalen und dorsobasalen Rand verlaufen.

Derivatio nominis: Nach den Zuwachslinien auf dem Tergum, die winkelig, etwa in Form eines „V“, verlaufen (lat. angulus = Winkel).

Stratigraphische Reichweite: Alb bis Cenoman.

Geographische Verbreitung: Nordamerika, Vorderasien.

Bemerkungen: *Stramentum (Angulatergum)* umfaßt nach bisherigen Kenntnissen die älteren und *Stramentum (Stramentum)* die jüngeren Vertreter der Gattung. Im oberen Cenoman kommen mit *Stramentum (Angulatergum) moorei* sowie *Stramentum (Stramentum) pulchellum* Vertreter beider Untergattungen gemeinsam vor (vgl. Abb. 5). Im Falle von *Stramentum saadensis* DAVADIE & EMBERGER 1955 bleibt die Zuordnung zu einer der beiden Untergattungen fraglich, da die Capitulum-Platten bei keinem der vorliegenden zehn Exemplare Zuwachslinien erkennen lassen. Die Gattungszugehörigkeit der Art dürfte aufgrund der von DAVADIE & EMBERGER (1955) gegebenen Beschreibung und den Abbildungen des Pedunculus (Taf.1, Fig.1–3) jedoch als gesichert gelten. Unsicher ist die auf isolierte Scuta begründete Art *Stramentum expansum* (WITHERS 1911, emend. 1935). Hier muß sogar eine generische Zuordnung zu *Stramentum* offen bleiben, worauf WITHERS (1935), der eine mögliche Zuordnung zu *Zeugmatolepas* nicht ausschließen möchte, bereits selber hingewiesen hat. *Stramentum? expansum* wäre nach Angaben von WITHERS (1935) die *Stramentum*-Art, die stratigraphisch am höchsten reichen würde. So wird für Funde von Norwich, Norfolk eine Einstufung in das Campan (*Belemnites mucronata*-Zone) vorgenommen. Das fragliche Taxon bleibt hier aufgrund der bestehenden Unsicherheiten unberücksichtigt. Somit reichen Arten von *Stramentum (Angulatergum)* vom Alb bis ins Cenoman und Arten von *Stramentum (Stramentum)* vom höchsten Cenoman bis ins Santon.

Bei der artlichen Zuordnung des vorliegenden Materials zu einer der bekannten *Stramentum*-Arten scheiden wegen abweichender Terga die der Untergattung *Angulatergum* zugeordneten Arten von vornherein für einen Vergleich aus. Es handelt sich um die folgenden Arten (vgl. Abb.5): *Stramentum (Angulatergum) texanum* (WITHERS 1945) aus dem mittleren Alb von Texas/USA (Fredericksburg Group, Walnut Formation E'Nolanville, Bell Co.), *Stramentum (Angulatergum) syriacum* (DAMES 1878) aus dem oberen Alb (oder Cenoman?) des Libanon und *Stramentum (Angulatergum) moorei* HATTIN 1977 aus dem höheren Cenoman von Kansas/USA (Lincoln Member, Greenhorn Limestone, Colorado Group). Die Zugehörigkeit von *Stramentum saadensis* DAVADIE & EMBERGER 1955 aus dem oberen Alb Algeriens (Sahara-Atlas, Bou-Saâda) zu einer der beiden Untergattungen bleibt – wie bereits erwähnt – fraglich. Ein Vergleich mit den westfälischen Neufunden kommt aber wegen der unterschiedlichen Skelett-Charakteristika nicht in Frage.

Für einen Artvergleich lassen sich die im folgenden angeführten Vertreter der Untergattung *Stramentum* heranziehen: *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY 1843) aus dem Cenoman und Turon Nordwest- und Mitteleuropas, *Stramentum (Stramentum) inconstans* COLLINS 1986 aus dem unteren Turon von Nigeria (Lokpanta, Eze-Aku Formation), *Stramentum (Stramentum) elegans* HATTIN 1977 aus dem tiefen mittleren Turon von Kansas/USA (Fairport Member, Carlile Shale, Colorado Group), *Stramentum (Stramentum) canadensis* (WHITEAVES 1889) aus dem unteren Turon von Kansas/USA (Pfeifer Member, Greenhorn Limestone, Colorado Group) und dem Turon von Manitoba/Kanada (South Duck River, Favel Formation) sowie *Stramentum (Stramentum) haworthi* (WILLISTON 1896) aus dem mittleren Santon von Kansas/USA (Gove City, Yellow Chalk, Niobrara-Kreide).

Aufgrund der am vorliegenden Material durchgeführten Untersuchungen ergibt sich eine artliche Zuordnung zu *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY 1843).

***Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY 1843)**

Taf. 1–5

- *1843 *Loricula pulchella* G.B.SOWERBY, Jun.: 260–261, Abb. 1+2
1851 *Loricula pulchella* – DARWIN: 81, Taf. 5, Fig. 1–4
1920 *Stramentum pulchellum* – WITHERS: 70, Taf. 3, Fig. 1–3; 264, Taf. 13, Fig. 1.
1935 *Stramentum pulchellum* – WITHERS: 316–317, Taf. 41, Fig. 1–4 (hier frühere Synonymie)
1977 *Stramentum pulchellum* – HATTIN: Taf. 1, Fig. 2+3
v1989 *Stramentum pulchellum* – OEKENTORP: 134, Taf. 1+2; Taf. 3, Fig. 1a–c, Taf.4, Fig. 1+4.

Holotypus: Das von SOWERBY (1843) beschriebene und abgebildete Exemplar aus dem Upper Chalk (Turon) von Rochester, das im British Museum zu London unter der Slg.-Nr. 59150 aufbewahrt wird.

Stratigraphische und geographische Verbreitung: WITHERS (1935) legte eine Zusammenstellung aller älteren, der Art *Stramentum pulchellum* zuzurechnenden Fossilfunde vor, auf die hier verwiesen werden kann. Die stratigraphische und geographische Verbreitung erstreckt sich danach auf das Cenoman und Turon von England, das Turon Irlands und der Tschechischen Republik. Ebenfalls aus dem Turon (oberes Mittelturon von Bochum, *Colligniceras woollgari*-Zone) stammen die ersten vollständigen Belege dieser Art aus Deutschland (OEKENTORP 1989). Im Rahmen einer Zusammenstellung von Cirripedier-Funden aus Westfalen erwähnt OEKENTORP (1989) noch ein verschollenes Exemplar von *Stramentum pulchellum* aus dem Turon (untere Labiatus-Schichten) von Billmerich sowie das Scutum eines fraglichen *Stramentum* sp. aus dem Untercenoman von Künsebeck bei Halle. Aus dem Turon von Gehrden bei Salzgitter in Niedersachsen bestimmte OEKENTORP (1989: Taf.4, Fig.4) noch den Pedunculus eines Cirripediers als *Stramentum pulchellum*. Er erwähnte ferner ein *Stramentum pulchellum* aus Spanien, das sich in einer Privatsammlung befindet, offensichtlich aber noch nicht näher untersucht worden ist. Einschließlich der hier beschriebenen und abgebildeten Neufunde muß der von WITHERS (1935) geführte Nachweis von *Stramentum pulchellum* um die im Cenoman und Turon Nordwestdeutschlands gemachten sicheren Funde ergänzt werden.

Material: Insgesamt 14 artikulierte Exemplare auf zwei Spalthälften einer schwarzgrauen Mergelstein-Platte aus dem höheren Cenoman (Bunte Wechselfolge, Zone des *Actinocamax plenus* und *Metoicoceras geslinianum*) des Steinbruchs der Fa. F.u.H.Frauens oHG, südlich Borgholzhausen. Spalthälfte 1 (Taf.1, Fig.1) mit zehn Kalkskeletten in körperlicher Erhaltung, davon zwei juvenile Entwicklungsstadien (Exemplare 8 und 9; hinzu kommt als Exemplar 10 eine weitere, nur schemenhaft erkennbare Jugendform). Alle Exemplare zeigen die rechte Seite. Auf Spalthälfte 2 liegen die zehn Kalkskelette in Abdruckerhaltung vor, von Exemplar 2 jedoch nur ein kleiner Teil des Pedunculus innerhalb einer etwa 5 x 3 cm großen Pyrit-Anreicherung. Teilweise haftet den Abdrücken noch Kalksubstanz der Skelette an, besonders massiert bei den Exemplaren 4 und 7 im basalen Teil des Pedunculus. Auf dem rechten unteren Teil von Spalthälfte 2, der auf Spalthälfte 1 ohne Gegenstück ist, sind vier weitere Exemplare fossil überliefert, zwei davon in Abdruckerhaltung. Bei den anderen beiden Exemplaren liegt die Innenseite des Kalkskeletts der rechten Körperhälfte frei; besonders vollständig ist das auf Taf.4, Fig.1 abgebildete Exemplar erhalten. Alle 14 Exemplare weisen eine unipolare Einregelung auf.

Verbleib: Westfälisches Museum für Naturkunde Münster unter der Slg.-Nr. P 13.644 a+b.

Diagnose: Capitulum und Pedunculus mit den familien- und gattungsspezifischen Merkmalen. Ventroapikaler Rand des Capitulum gerade oder leicht konvex gebogen. Scutum dreieckförmig. Scutaler Umbo vom Apex aus gemessen etwa bei 1/4 bis 1/3 der Länge des ventralen Randes. Tergum mit für die Untergattung typischen, etwa parallel zum ventrobasalen Rand orientierten, geraden Zuwachslinien, die zum ventroapikalen Rand hin bogenförmig aufwärts biegen können, am dorsalen Rand gerade auslaufen oder nur unmerklich hochbiegen. Platten der mittleren Plattenreihen des Pedunculus annähernd gleich breit.

Beschreibung: Das vorliegende Material zeichnet sich besonders dadurch aus, daß vergleichsweise zahlreiche Exemplare der Art *Stramentum (Stramentum) pulchellum* vorliegen und im noch ursprünglichen Skelettverband auf derselben Schichtfläche fossil überliefert wurden. Erschwert wird eine Beschreibung allerdings aufgrund des durchweg fragmentarischen Erhaltungszustandes der Skelette. Das Vorliegen artikulierter Skelette macht es wegen der Überlappung der einzelnen Skelettelemente zudem schwierig oder in manchen Fällen sogar unmög-

lich, die Umrisse der Platten exakt zu beschreiben und Längen- bzw. Breitenmaße oder Winkel anzugeben. Meßwerte werden aber bei den Exemplaren, wo das möglich und sinnvoll ist, ermittelt. Für die einzelnen Capitulum-Platten werden Mittelwerte angegeben. Längen- und Breitenwerte werden durch die entsprechenden Längen-/Breitenverhältnisse (L/B) ausgedrückt. Die Anzahl der Exemplare, an denen Messungen durchgeführt werden konnten (n) werden stets angeführt. Es wird jedoch nachdrücklich darauf hingewiesen, daß die vorliegenden, an artikulierten Skeletten gewonnenen Meßwerte nicht mit den entsprechenden, an isolierten Platten gemessenen Werten übereinstimmen müssen.

Die 14 Exemplare lassen sich zwei Größenklassen zuordnen. In der ersten Klasse werden die „großen“, als adulte Entwicklungsstadien gedeuteten Exemplare zusammengefaßt, die 1,4–1,8 cm lang sind. Die zweite Klasse vereint die drei „kleinen“, wahrscheinlich juvenilen Exemplare 8, 9 und 10 (Taf.1, Fig.1), von denen jedoch nur die beiden ersteren für eine Beschreibung geeignet sind; deren Länge beträgt 3,2 mm. Den auffallenden Größenunterschied zwischen den beiden Größenklassen gibt Taf.1, Fig.2 wieder. Im folgenden wird zuerst auf die adulten Exemplare Bezug genommen. Anschließend erfolgt eine kurze Charakterisierung der juvenilen Entwicklungsstadien.

Die Kalkskelette sind knapp zweimal so lang wie breit. Ihre größte Breite wird etwa auf halber Gesamtlänge im Bereich des Pedunculus erreicht. Die Umrisse der Skelette lassen sich als unregelmäßig-ellipsenförmig beschreiben.

Das Capitulum wird vom Pedunculus durch eine Naht getrennt, die von der Dorsal- zur Ventralseite schräg abwärts verläuft, wodurch die Carina, der carinale Latus und das Tergum gegenüber dem Scutum und Rostrum exponiert erscheinen, während dem oberen Latus eine vermittelnde Stellung zukommt. Der ventroapikale Rand des Capitulum fällt, soweit rekonstruierbar, vom Apex zum Rostrum hin mehr oder weniger geradlinig oder mit leicht konvexer Krümmung ab. Ein markantes Einwärtsbiegen des ventroapikalen Randes im Schnittpunkt von Scutum, oberem Latus und Tergum, wie es für andere *Stramentum*-Arten (z. B. *Stramentum (Stramentum) elegans* HATTIN 1977) charakteristisch ist, läßt sich an dem vorliegenden Material nicht belegen. Der kürzere dorsoapikale Rand des Capitulum deckt sich mit dem leicht konvex gebogenen dorsalen Rand der Carina.

Unter den Capitulum-Platten bilden die paarig entwickelten Skelettelemente – Scutum, Lateralia und Tergum – offensichtlich einen widerstandsfähigen Verband, der fast immer im Zusammenhang überliefert ist. Anders verhält es sich mit den randlich gelegenen unpaarigen Platten – Rostrum und Carina –, die häufig fehlen, da sie sich vermutlich nach dem Absterben des Tieres leicht aus dem Skelettverband lösen. Fast alle Platten weisen im apikalen Bereich Beschädigungen auf.

Die Form des Rostrum (1.1.; vgl. Abb. 3b) läßt sich wegen der im günstigsten Fall nur fragmentarischen Erhaltung nicht sicher rekonstruieren. Es deutet sich in seitlicher Ansicht aber eine Dreiecksform an, wobei die Zuwachslinien etwa parallel zum basalen Rand verlaufen. Das Rostrum greift im ursprünglichen Plattenverband auf der rechten und linken Körperhälfte mit seinem dorsalen Rand auf die Scuta über (vgl. Taf.2, Fig.1 und 2; Taf.3, Fig.2). Meßwerte: keine.

Das Scutum (1.2.), das sich morphologisch markant aus dem Plattenverband heraushebt, wird offensichtlich auch von der dorsal benachbarten Platte, dem oberen Latus, randlich überlagert (vgl. Taf.3, Fig.2 und 3). Es erscheint schmal (vgl. Taf.1, Fig.2) bis breit dreieckförmig (vgl. Taf.3, Fig.1 und 3), wobei der basale mit dem dorsalen Rand einen stumpfen Winkel bildet. Der ventrale Rand ist im Vergleich zu den beiden anderen, mehr oder weniger geraden Rändern konvex gebogen. Ein deutliches Umbiegen erfolgt jedoch erst zum Apex hin im umbonalen Bereich (z. B. Taf.2, Fig.3). Zur Basis hin ist der Randverlauf nahezu gerade (vgl. Taf.2, Fig.3; Taf.3, Fig.1), doch kann bei Exemplar 7 (Taf.3, Fig.3) basal ein Einwärtsbiegen beobachtet werden. Die Zuwachslinien zeigen einen winkelförmigen Verlauf, wie es an Exemplar 2 besonders deutlich zu beobachten ist (vgl. Taf.5, Fig.1 und 2). Der Winkel ist nur wenig größer als ein rechter. Das Beispiel zeigt, wie sich die räumliche Orientierung der Zuwachslinien während des Wachstums verändert hat und wie sich deren Verlauf immer stärker dem Verlauf des dorsalen und basalen Randes angenähert hat. Der scutale Umbo liegt, vom Apex der Platte aus gemessen, bei etwa 1/4 bis 1/3 der Länge des ventralen Randes. Bei Exemplar 6 (vgl. Taf.3, Fig.2) ist erkennbar, daß die Zuwachslinien im unteren Teil der Platte, wo sie etwa parallel zum basalen Rand verlaufen, dicht vor Erreichen des ventralen Randes abrupt aufwärts biegen. Dieser Aufbiegungsbereich (rostral slip sensu HATTIN

1977) wird durch das Rostrum abgedeckt, wenn dieses nicht verlorengegangen ist. Meßwerte: L/B=1,5 (n=5), vbw=71° (n=5), dbw=100° (n=7).

Der obere Latus (1.3.) weist die Form eines spitzwinkligen Dreiecks auf. Die Zuwachslinien der gegenüber dem benachbarten Scutum räumlich zurücktretenden Platte verlaufen parallel zum basalen Rand (vgl. Taf. 5, Fig. 1). Meßwerte: L/B=1,5 (n=7), aw=32° (n=3), vbw=70° (n=5), dbw=78° (n=6).

Das dreieckförmige Tergum (1.0.; z. B. Taf. 2, Fig. 4) fügt sich in der Weise zwischen die benachbarten Lateralien ein, daß es mit einer Spitze zur Basis weist, aber nicht bis zur Naht zwischen Capitulum und Pedunculus hinabreicht. Sein ventrobasaler Rand taucht verhältnismäßig weit unter den dorsalen Rand des oberen Latus ab (vgl. Taf. 2, Fig. 1), wobei sich nicht sicher entscheiden läßt, ob der dorsale Rand einen geraden oder gekrümmten Verlauf aufweist. Anders verhält es sich mit dem ventroapikalen und dorsalen Rand, die beide nahezu gerade verlaufen. Mit seinem dorsalen Rand überlappt das Tergum unmerklich den carinalen Latus. Die annähernd geraden Zuwachslinien des Tergum sind etwa parallel zum ventrobasalen Rand orientiert, biegen aber zu den Rändern hin aufwärts (vgl. Taf. 5, Fig. 1 und 3). Während sie zum ventroapikalen Rand hin bogenförmig auslaufen, erfolgt nahe dem dorsalen Rand nur ein sanftes und kaum merkliches Hochbiegen. Meßwerte: L/B=1,8 (n=4), vw=104° (n=4), bw=52° (n=4).

Der carinale Latus (1.4.) besitzt annähernd die Form eines rechtwinkligen Dreiecks mit mehr oder weniger geraden Rändern (vgl. Taf. 2, Fig. 4) und ist schwach gewölbt. Die längste Seite wird durch den ventralen Rand gebildet, der an den dorsalen Rand des Tergum angrenzt. Etwa parallel zum basalen Rand verlaufen gerade Zuwachslinien, die nahe dem ventralen Rand hakenförmig hochbiegen (vgl. Taf. 5, Fig. 1). Meßwerte: L/B=1,6 (n=5), vbw=55° (n=2), dbw=94° (n=3).

Die Carina (1.5.) ist in seitlicher Ansicht schmal dreieckförmig (vgl. Taf. 3, Fig. 2). Deren Zuwachslinien verlaufen gerade und etwa parallel zum schmalen basalen Rand. Mit ihrem ventralen Rand greift die unpaarige Carina auf der rechten und linken Körperhälfte auf den paarig entwickelten carinalen Latus über (vgl. Taf. 3, Fig. 3). Meßwerte: L/B=3,8 (n=2).

Den Pedunculus kennzeichnet – wie auch das Capitulum – eine leichte Asymmetrie, die in einer unterschiedlich starken Wölbung der Seitenränder zum Ausdruck kommt. Während der ventrobasale Rand deutlich konvex gebogen ist, weist der dorsobasale Rand nur eine leichte Wölbung auf oder verläuft partienweise sogar annähernd gerade (vgl. Taf. 2, Fig. 1 und 2).

Die Kalkplatten, die den Stiel überziehen, sind in Plattenreihen angeordnet. Dabei stehen drei paarige mittlere Plattenreihen (2.2., 2.3. und 2.4.; Abb. 3b) zwei unpaarigen äußeren Plattenreihen, der ventralen (2.1.) und der dorsalen Plattenreihe (2.5.), gegenüber. In seitlicher Ansicht des Pedunculus erscheinen die Platten der ventralen und dorsalen Plattenreihe erheblich kleiner als die der mittleren Plattenreihen, die untereinander ähnlich gestaltet und nahezu gleich groß sind. Die Platten der mittleren Plattenreihen sind etwa doppelt so breit wie hoch, wobei deren oberer Rand gerade bis schwach konvex und deren unterer Rand schwach konkav oder gerade verläuft. Seitlich sind die Plattenränder abgerundet. Die einzelnen Platten weisen eine leichte nach außen gerichtete Querwölbung auf. Die Platten der ventralen Plattenreihe sind etwa doppelt so breit wie die der dorsalen Plattenreihe (vgl. Taf. 2, Fig. 1). Unterhalb der breitesten Stelle des Pedunculus werden die Platten innerhalb der einzelnen Plattenreihen zur Basis hin allmählich kleiner, wodurch sich der Pedunculus verjüngt. Oberhalb davon nehmen die Platten ebenfalls an Größe ab (vgl. Taf. 2, Fig. 4). In charakteristischer Weise überlappen sich die Pedunculus-Platten dachziegelartig. Innerhalb der einzelnen Plattenreihen, also in Längsrichtung, erfolgt die Überlappung vom apikalen Rand des Pedunculus ausgehend zur Basis hin und in Querrichtung jeweils von der Mitte (Plattenreihe 2.3.) aus auf die Ventral- und Dorsalseite übergreifend (vgl. Taf. 2, Fig. 4).

Die als juvenile Entwicklungsstadien gedeuteten Exemplare 8 und 9 (und 10) weisen im Gesamthabitus, als auch in der Form, Anzahl und Anordnung der Capitulum-Platten große Übereinstimmungen mit den zuvor beschriebenen adulten Exemplaren auf. Die Pedunculus-Platten sind hingegen bei den Jugendformen auffallend heterogen gestaltet, was auch in einer unregelmäßigen Anordnung zum Ausdruck kommt. Ein weiterer auffälliger Unterschied ergibt sich aus dem Längenverhältnis zwischen Capitulum und Pedunculus sowie der Zahl der Pedunculus-Platten (s. Diskussion).

Von den Capitulum-Platten sind das Scutum, der obere und carinale Latus sowie das Tergum eindeutig zu identifizieren. Das Scutum ist schmal dreieckförmig. Bei Exemplar 8 (vgl. Taf.4, Fig.4) ist deutlich erkennbar, wie der ventrale Rand im unteren Teil noch etwa parallel zum dorsalen Rand verläuft und erst zum Apex hin bogenförmig einwärts biegt. Der obere Latus hat die Form eines spitzwinkligen, annähernd gleichschenkligen Dreiecks (vgl. Taf.4, Fig.3). Beim Tergum läßt sich die ursprüngliche Dreiecksform gut rekonstruieren, obwohl bei beiden Exemplaren im apikalen Bereich Teile weggeplatzt sind (vgl. Taf.4, Fig.3). Auch etwa parallel zum ventrobasalen Rand verlaufende Zuwachslinien sind schwach erkennbar. Der dreieckförmige carinale Latus ist bei Exemplar 9 beschädigt und wird bei Exemplar 8 offensichtlich von der Carina dorsal überlagert (vgl. Taf.4, Fig.2–4), so daß dessen Form nicht genauer bestimmt werden kann.

Ein Rostrum deutet sich, am ehesten bei Exemplar 9, nur in Form eines schmalen, den ventralen Rand des Scutum begleitenden Skelettelements an. Die Existenz dieser unpaarigen Capitulum-Platte darf aber als gesichert gelten, da die ventrale Pedunculus-Plattenreihe (2.1.; vgl. Abb.3b), die dem Rostrum zugeordnet ist, zweifelsfrei vorhanden ist. Als Carina wird bei Exemplar 8 (vgl. Taf.4, Fig.4) das schmal dreieckförmige Plattenelement am dorsoapikalen Rand des Capitulum gedeutet, das unterlagert wird von Pedunculus-Platten der dorsalen Plattenreihe (2.5.).

Der ventroapikale Rand des Capitulum ist schwach konvex gewölbt. Im Schnittpunkt von Scutum, oberem Latus und Tergum scheint der Rand geringfügig einwärts zu biegen. Der Apex des oberen Latus ragt hier wenig über das Scutum hinaus (Taf.4, Fig.3 und 4). Der Verlauf des basalen Randes ist offensichtlich eng mit der Ausbildung der Pedunculus-Platten verknüpft und veränderlich.

Es lassen sich drei mittlere von einer ventralen und dorsalen Plattenreihe unterscheiden. Die Einzelplatten sind von der Form her sehr variabel, wobei allerdings eine Tendenz zu runden Formen – besonders bei Exemplar 8 – nicht zu übersehen ist. Die auffallendsten und größten Platten sind innerhalb der mittleren Plattenreihe 2.3. zu beobachten, wiederum besonders ausgeprägt bei Exemplar 8 (vgl. Taf.4, Fig.4). Der Pedunculus verjüngt sich zur Basis hin.

Diskussion: COLLINS (1986) weist darauf hin, daß die afrikanische Art *Stramentum (Stramentum) inconstans* dem europäischen *Stramentum (Stramentum) pulchellum* am ähnlichsten ist. Als wichtigstes Unterscheidungsmerkmal nennt er den konkav gebogenen ventroapikalen Rand bei *Stramentum (Stramentum) inconstans*, ferner den näher dem Apex gelegenen scutalen Umbo sowie die vergleichsweise breiten Pedunculus-Platten der mittleren, unter dem oberen Latus gelegenen Plattenreihe (2.3.). Bei der amerikanischen Art *Stramentum (Stramentum) elegans* ragen die dorsal gelegenen Capitulum-Platten – Tergum, carinaler Latus und Carina –, anders als bei *Stramentum (Stramentum) pulchellum*, prominent auf gegenüber dem Scutum und Rostrum. Das bedingt einen stark eingezogenen ventroapikalen Rand im Schnittpunkt von Scutum, oberem Latus und Tergum. Das Scutum ist bei dieser Art eher trapez- als dreieckförmig entwickelt. Für einen Vergleich mit *Stramentum (Stramentum) pulchellum* kommt auch die gleichfalls amerikanische Art *Stramentum (Stramentum) canadensis* nicht in Frage, die *Stramentum (Stramentum) elegans* auffallend ähnlich ist (HATTIN 1977). *Stramentum (Stramentum) haworthi* unterscheidet sich von *Stramentum (Stramentum) pulchellum* hauptsächlich durch ein unregelmäßiges viereckiges Scutum mit beinahe zentral gelegenen Umbo (WITHERS 1935).

Doch auch das vorliegende Material weist Merkmalsunterschiede auf gegenüber den in der Literatur als *Stramentum pulchellum* (SOWERBY 1843) beschriebenen Fossilfunden. Auffallend sind Unterschiede in der Form und im Überlappungsgrad der Pedunculus-Platten. Nach den Abbildungen, die u.a. von SOWERBY (1843: Abb.1), DARWIN (1851: Taf.5, Fig.1), WITHERS (1935: Taf.41, Fig.1, 2 und 4) und OEKENTORP (1989: Taf.1 und Taf.3, Fig.1) vorgelegt wurden, ist der bei artikulierten Skeletten sichtbare Teil der Platten, die der Plattenreihe unter dem oberen Latus (2.3.) zugehören, zumeist flachoval geformt und spitzt seitlich aus. Dieser Eindruck wird durch eine enge Verzahnung mit den jeweils seitlich benachbarten Platten verstärkt. Die Pedunculus-Platten beim vorliegenden Material wirken demgegenüber insgesamt eher breitoval und klobig. Der Überlappungsgrad scheint auch geringer zu sein als bei den Skeletten, die in den oben genannten Arbeiten abgebildet wurden.

Es stellt sich die Frage, wie diese Merkmalsunterschiede taxonomisch-systematisch zu bewerten sind. Dabei müssen ontogenetisch bedingte Merkmalsänderungen, die sowohl den Gesamt-

habitus und die Proportionen, als auch Einzelmerkmale betreffen, berücksichtigt werden. So bildete WITHERS (1935: Taf.41, Fig.1 und 3) ein juveniles und ein vermutlich adultes Exemplar von *Stramentum (Stramentum) pulchellum* ab. Das juvenile Exemplar zeichnet neben der geringeren Größe ein gedrungener Habitus aus. Beim gestreckt erscheinenden adulten Exemplar ist der Pedunculus im Vergleich zum Capitulum durch Zwischenschaltung weiterer Platten (Plattenreihe 2.3.: mehr als 23 Platten) gegenüber dem des juvenilen Exemplares (Plattenreihe 2.3.: ca. 15 Platten) verlängert (vgl. auch FRITSCH & KAFKA 1887). Durch fächerförmiges Einschalten zusätzlicher Platten direkt unterhalb der Lateralia und der Carina bekommt der basale Capitulum-Rand beim adulten Exemplar einen gewölbten Verlauf, während dieser beim Jugendstadium nahezu gerade ist. Im Laufe der Individualentwicklung sich vollziehende Merkmalsänderungen lassen sich auch am vorliegenden Material beobachten (s. Beschreibung).

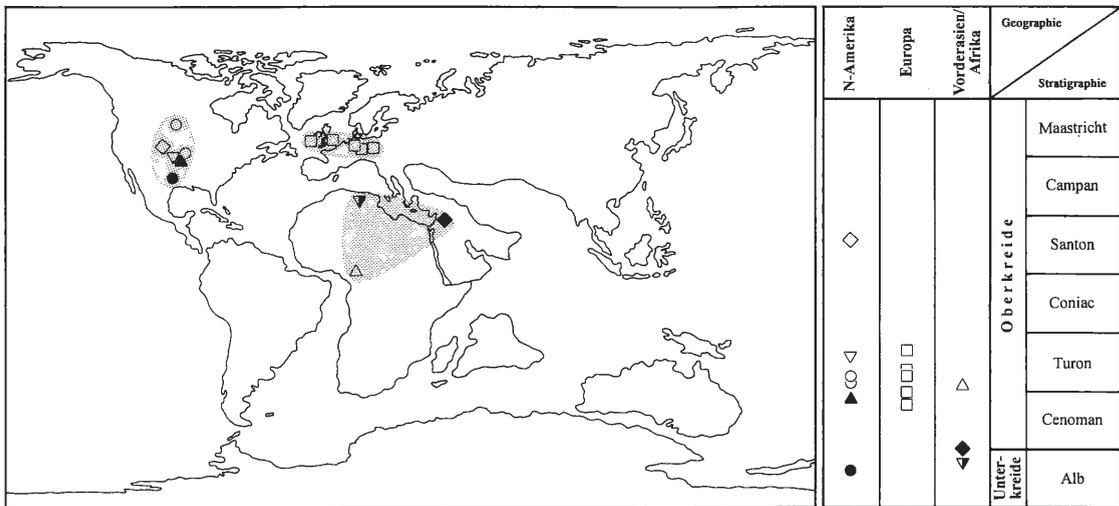
An den drei weitgehend vollständig erhaltenen und unterschiedliche Entwicklungsstadien repräsentierenden Exemplaren 2, 3 und 8 (vgl. Taf.2, Fig.3, 4 und Taf.4, Fig.3) lassen sich mit nur geringen Extrapolationen Messungen und Zählungen durchführen. Von besonderem Interesse ist dabei die Gesamtlänge (Lg), die Länge des Capitulum (LC) – gemessen wurde zwischen Apex und Basis –, das Verhältnis zwischen beiden Meßgrößen (Lg/LC) sowie die Anzahl der Pedunculus-Platten in der mittleren Plattenreihe 2.3. (Σ PP). Die ermittelten Daten (Exemplar 8: Lg=0,32 cm, LC=0,13 cm, Lg/LC=2,5, Σ PP=7–8; Exemplar 2: Lg=1,34 cm, LC=0,44 cm, Lg/LC=3,0, Σ PP=12–13 und Exemplar 3: Lg=1,82 cm, LC=0,54 cm, Lg/LC=3,4, Σ PP=16–18) bestätigen, daß mit dem Längenwachstum eine Vermehrung der Pedunculus-Platten einhergeht. Ferner verschiebt sich das Verhältnis zwischen Gesamtlänge und Capitulum-Länge im Verlauf der Individualentwicklung hin zu höheren Werten. Dieser Zusammenhang scheint zumindest für die jüngeren Entwicklungsstadien gegeben zu sein. Für das von OEKENTORP (1989: Taf.1) abgebildete Exemplar, das mit 2,3 cm deutlich länger als das größte der vorliegenden Exemplare ist, ergibt sich ein Lg/LC von ca.4. Das mit einer Gesamtlänge von 4,4 cm nach WITHERS (1935) größte gefundene Exemplar eines *Stramentum pulchellum*, von WOODWARD (1908a) als *Loricula Darwini* beschrieben und abgebildet, weist ein vergleichbares Größenverhältnis auf.

Wie die Beobachtungen an unterschiedlichen ontogenetischen Stadien zeigen, betreffen Veränderungen besonders stark den Pedunculus, während das Capitulum in seinem Merkmalsgefüge weitgehend unverändert bleibt. Unter diesen Voraussetzungen dürfen die angesprochenen Pedunculus-Charakteristika am vorliegenden Material nicht überbewertet werden. Sie liegen wahrscheinlich im Rahmen der innerartlichen Variabilität. Es wäre wünschenswert, diese Aussagen mit Hilfe variationsstatistischer Untersuchungen auch quantitativ zu untermauern, doch fehlt es aufgrund der bislang nur spärlichen Funde derzeit noch an ausreichendem Vergleichsmaterial.

4. Zur Verbreitung und Palökologie der Stramentiden

Als WITHERS (1935) seine Revision der bis zu diesem Zeitpunkt bekannten Stramentiden vornahm, war die Funddichte im Vergleich zu heute erheblich geringer. Das Verbreitungsgebiet der verschiedenen *Stramentum*-Arten reichte vom zentralen N-Amerika über den NW- und mitteleuropäischen Raum bis in den Nahen Osten. Erst Mitte der 50er Jahre erfolgte mit *Stramentum saadensis* DAVADIE & EMBERGER 1955 der erste Nachweis eines Stramentiden für den afrikanischen Kontinent, dem vor wenigen Jahren mit *Stramentum (Stramentum) inconstans* COLLINS 1986 ein zweiter nachfolgte. Von großer Bedeutung sind die von HATTIN (1977, 1982) im Westen der USA (Kansas, Western Interior, Colorado Group) durchgeführten Untersuchungen, die umfangreiche Aufsammlungen von Stramentiden in zahlreichen stratigraphischen Niveaus ergaben. Von den vier nachgewiesenen Arten waren zwei neu: *Stramentum (Angulatergum) moorei* HATTIN 1977 und *Stramentum (Stramentum) elegans* HATTIN 1977. HIRT (1992) berichtete von einer weiteren neuen *Stramentum*-Art aus dem mittleren Turon desselben Fundkomplexes (Fairport Member des Carlile Shale von Kansas), von der allerdings eine Beschreibung noch aussteht. Von OEKENTORP (1989) wurden schließlich erstmals artikulierte Skelette von *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY 1843) auch aus Deutschland beschrieben, womit die Fundlücke zwischen angelsächsischer und böhmischer Oberkreide überbrückt werden konnte.

Wie Abb.5 zeigt, wurden aus N-Amerika bislang fünf *Stramentum*-Arten bekannt – *Stramentum (Angulatergum) texanum*, *Stramentum (Angulatergum) moorei*, *Stramentum (Stramentum) cana-*



- ◇ *Stramentum (Stramentum) haworthi* (WILLISTON 1896)
- ▽ *Stramentum (Stramentum) elegans* HATTIN 1977
- *Stramentum (Stramentum) canadensis* (WHITEAVES 1889)
- ▲ *Stramentum (Angulatergum) moorei* HATTIN 1977
- *Stramentum (Angulatergum) texanum* (WITHERS 1945)
- *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY 1843)
- △ *Stramentum (Stramentum) inconstans* COLLINS 1986
- ◆ *Stramentum (Angulatergum) syriacum* (DAMES 1878)
- ▼ *Stramentum (Angulatergum?) saadensis* DAVADIE & EMBERGER 1955

Abb. 5: Geographische und stratigraphische Verbreitung der *Stramentum*-Arten. Die Karte zeigt die Kontinentverteilung für das Untercentoman (umgezeichnet nach SMITH, HURLEY & BRIDEN 1982: 32/33, Kt.25).

densis, *Stramentum (Stramentum) elegans* und *Stramentum (Stramentum) haworthi* –, deren Verbreitung vom Alb bis ins Santon reicht. Aus dem afrikanisch-vorderasiatischen Raum liegen von drei punktuellen, weit voneinander entfernten Aufschlüssen drei, jeweils nur durch ein Exemplar bzw. wenige Exemplare belegte Arten – *Stramentum (Angulatergum?) saadensis*, *Stramentum (Angulatergum) syriacum* und *Stramentum (Stramentum) inconstans* – vor. Während in Europa mit *Stramentum pulchellum* nur ein Vertreter der Untergattung *Stramentum* nov. subgen. bekannt ist, folgen im nordamerikanischen sowie afrikanisch-vorderasiatischen Raum stratigraphisch jeweils auf Arten, die der Untergattung *Angulatergum* nov. subgen. zugehören, Arten der Untergattung *Stramentum*. Diese phylogenetisch gleichgerichteten Entwicklungstendenzen in N-Amerika und Afrika-Vorderasien deuten auf einen interatlantischen Faunenaustausch zumindest für den Zeitraum Alb/Cenoman hin.

Es fällt auf, daß die fossile Überlieferung artikulierter Skelette bei den Stramentidae offensichtlich an besondere Rahmenbedingungen geknüpft ist. Nach der Literaturdurchsicht zeichnet sich ab, daß enge Beziehungen bestehen zwischen bestimmten hartschaligen Invertebraten bzw. bestimmten Sedimenttypen und der fossilen Überlieferung artikulierter Skelette.

Am häufigsten wurden artikuliert Skelette von lepadomorphen Cirripediern im Zusammenhang mit hartschaligen Fossilresten gefunden. Der Holotypus von *Stramentum (Angulatergum) texanum*, das bislang einzige Exemplar dieser Art, sitzt einem Ammoniten (*Oxytropidoceras* sp.) auf (WITHERS 1945). Die zehn Exemplare, die von *Stramentum (Angulatergum?) saadensis* vorliegen, wurden alle zusammen auf demselben Ammoniten-Gehäuse (*Knemiceras uhligi*; vgl. DAVADIE & EMBERGER 1955) gefunden. Auch der Einzelfund von *Stramentum (Angulatergum) syriacum* ist an einen Ammoniten (*Buchiceras syriacum*) gebunden (vgl. DAMES 1878, 1885). *Stramentum (Stramentum) pulchellum* wurde in mehreren Fällen ebenfalls angeheftet auf Ammoniten (*Acanthoceras subflexuosum*, *Lewesiceras peramplum*, *Prionotropis woolgari*; z. B. SOWERBY 1843, FRITSCH & KAFKA 1887, WOODWARD 1908a, WITHERS 1935, MILLER 1970, OEKENTORP 1989) beobachtet. Von *Stramentum (Stramentum) inconstans* liegen neun Exemplare vor, die sich auf drei Fragmente eines oder mehrerer acanthoceratider Ammoniten verteilen

(COLLINS 1986). *Stramentum (Stramentum) elegans* wurde sowohl isoliert im Sediment, wie auch auf Muschelfragmenten angeheftet gefunden (HATTIN 1977, 1982). Auf Inoceramen wurden Exemplare der Art *Stramentum (Stramentum) canadensis* fossil überliefert (WHITEAVES 1889, HATTIN 1977). Auch der Holotypus von *Stramentum (Stramentum) haworthi* sitzt einer Muschel auf (WILLISTON 1896). HATTIN (1982) berichtete allerdings über Neufunde von dieser Art, die zeigen, daß die Hartteile unterschiedlicher Organismen als Unterlage gewählt wurden. Juvenile Entwicklungsstadien fand er auf Inoceramen-Schalen und auf dem Ammoniten *Cliosca-phites choteanensis*, adulte Exemplare in einem Fall (Holotypus) auf der Muschel *Pseudoperna congesta*, zumeist aber auf glatten *Baculites*-Arten. DARWIN (1851) nannte ferner den Fund eines lepadomorphen Cirripediers, der einer Koralle aufsitzt. Auch die mögliche Festheftung an Pflanzen (z. B. ZITTEL 1885, WOODWARD 1908b, COLLINS 1974) wurde erörtert.

Auffallend ist der überdurchschnittlich hohe Anteil von Stramentiden und anderen kretazischen Taxa, die im Zusammenhang mit Ammoniten gefunden wurden. Entsprechende jurassische Belege führte COLLINS (1974) an. Zumeist sind die artikulierten Kalkskelette der lepadomorphen Cirripedier Ammoniten-Steinkernen aufgeprägt (z. B. SOWERBY 1843, WITHERS 1935, DAVADIE & EMBERGER 1955, HATTIN 1982, COLLINS 1986). Das gilt auch für den vom Autor nachuntersuchten Holotypus von *Stramentum (Angulatergum) syriacum* (DAMES 1878) und die von OEKENTROP (1989) beschriebenen und ebenfalls zum Vergleich herangezogenen Funde von *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (Abb.6). Eine Besiedlung des ursprünglich aragonitischen und diagenetisch weggelösten Ammoniten-Gehäuses läßt sich aber unter besonders günstigen Fundumständen, wenn sich beispielsweise Abdrücke der Schalenskulptur erhalten haben, belegen (z. B. LINCK 1956, OEKENTROP 1989). Die Frage, ob die Anheftung der Cirripedier auf dem Ammoniten bereits zu dessen Lebzeiten oder erst nach Absterben des Ammoniten-Tieres auf dem flotierenden bzw. auf dem bereits auf den Meeresgrund abgesunkenen Gehäuse erfolgt ist, hat verschiedene Bearbeiter beschäftigt.

Allgemeine Fragen zur Anheftung von Cirripedieren auf Ammoniten-Gehäusen wurden bereits von DARWIN (1851) erörtert und später auch von DAMES (1878), WOODWARD (1908a) und WITHERS (1920). Wahrscheinlich äußerte ZITTEL (1885) erstmals die Vermutung, daß stramentide Cirripedier auf schwimmenden Cephalopoden siedelten. *Stramentum*-Funde auf benthonischen Faunenelementen, wie Austern und Inoceramen, führten demgegenüber WITHERS (1928) zu der Annahme, daß die Ammoniten-Gehäuse erst zu dem Zeitpunkt besiedelt wurden, als sie nach Verenden des Cephalopoden bereits auf den Meeresgrund abgesunken waren. Aufgrund ähnlicher Befunde nahm HATTIN (1982) an, daß es sich somit bei *Stramentum (Stramentum) haworthi* um eine benthonische Form handeln müsse. Der Vollständigkeit halber sei noch auf die von OEKENTROP (1989) gegebene Deutung hingewiesen, wonach die drei von ihm beschriebenen artikulierten Skelette von *Stramentum (Stramentum) pulchellum*, die einem Steinkern von *Lewesiceras peramplum* aufsitzen (Abb.6c und d), als Beutetiere des Cephalopoden in den hinteren Teil der Wohnkammer gelangt seien⁴. Zu ähnlichen Vorstellungen gelangten DAVADIE & EMBERGER (1955). Sie gingen aber davon aus, daß die Cirripedier bereits als Larven aktiv in die Mantelhöhle des Ammoniten-Tieres eingedrungen seien, um in deren Schutz, bei ausreichender Nahrungszufuhr, zu adulten Stadien heranzureifen. Die von OEKENTROP (1989) und DAVADIE & EMBERGER (1955) vertretenen Auffassungen sind nach kritischer Bewertung der mitgeteilten Befunde nur schwer nachvollziehbar. Die Befunde lassen sich aber zwanglos mit der weiter unten erörterten Überwachungs-Hypothese in Einklang bringen.

Es verwundert in diesem Zusammenhang, daß die richtungweisende Arbeit von DRUSHCHITS & ZEVINA (1969) von nachfolgenden Bearbeitern – mit Ausnahme von COLLINS (1974) – unbeachtet geblieben ist. Die beiden russischen Autoren beschrieben darin als neue Gattung und Art *Blastolepas orlovi* aus dem oberen Apt des nördlichen Kaukasus. Etwa 40 Individuen dieses Taxons – und zusätzlich ein Exemplar von *Calantica (Titanolepas) sp.* –, die mindestens vier verschiedenen Generationen angehören, wurden auf der Innenwindung eines *Chelonicer* sp. angeheftet gefunden (Abb.6a). DRUSHCHITS & ZEVINA (1969) konnten überzeugend darlegen, daß der Ammonit einen Durchmesser von ca. 15 cm besaß, als die erste Besiedlung durch Larvalstadien von *Blastolepas orlovi* erfolgte. Der Sektor des Ammoniten-Gehäuses, der von dieser und den nachfolgenden Cirripedier-Generationen in dessen Scheitelbereich besiedelt wurde, erstreckt sich über 12 cm. Er wurde im Verlauf des Schalenwachstums allmählich überstülpt, wodurch die Cirripedier zwischen zwei aufeinanderfolgende Gehäusewindungen gerieten und auf diese Weise weitgehend vollständig „konserviert“ wurden. Der Ammonit, der sich für die ihm aufsitzenden Epöken somit als tödliche Falle erwies, setzte sein Wachstum auch nach

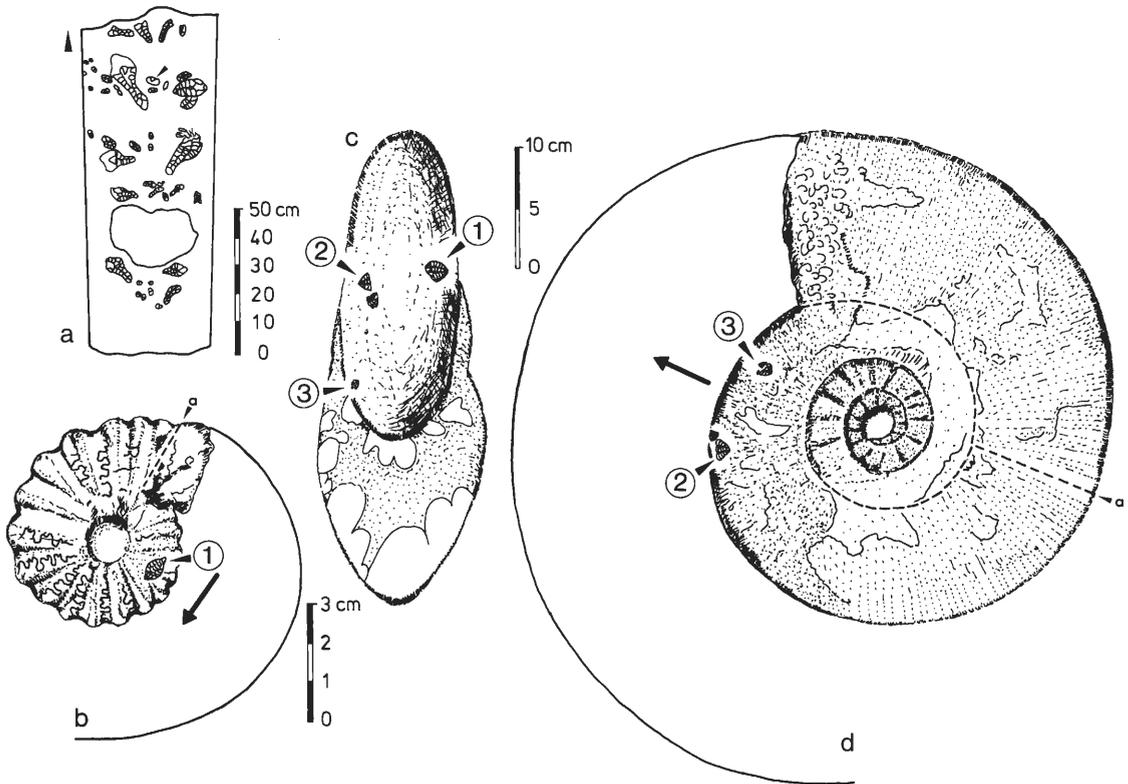


Abb. 6: Lepadomorpe Cirripedier als Epöken auf Ammoniten. Die Epöken wurden durch den Cephalopoden überwachsen und auf diese Weise „konserviert“.

a. Kolonie von *Blastolepas orlovi* DRUSHCHITS & ZEVINA 1969 (ca. 40 Exemplare) und *Calantica (Titanolepas)* sp. (1 Exemplar; kleiner Pfeil) auf der Externseite eines *Cheloniceras*-Gehäuses. Der Apex der meisten Individuen ist seitlich oder schräg nach vorn gerichtet. Der Pfeil (oben links) zeigt in Richtung auf die Mündung des Ammoniten-Gehäuses. Umgezeichnet nach DRUSHCHITS & ZEVINA (1969).

b. Holotypus von *Stramentum (Angulatergum) syriacum* (DAMES 1878) auf einem Steinkern von *Buchiceras syriacum*, dessen Wohnkammer und möglicherweise auch Teile des jüngeren gekammerten Gehäuseabschnitts weggebrochen sind. Dieser nicht erhaltene Teil des Gehäuses wurde rekonstruiert. Der Cirripedier (Pfeil 1) lag danach zu dem Zeitpunkt, als der Cephalopode verendete, zwischen dessen Innenwindung und Wohnkammer, nachdem er zuvor durch diesen überwachsen worden war. Zu dem Zeitpunkt der Anheftung der Cirripedier-Larve lag die Mündung der Wohnkammer noch weiter hinten (vermutete Lage durch die gestrichelte Linie markiert; kleiner Pfeil a). Die Larve orientierte sich etwa parallel zur Senkrechten des schwimmenden Ammoniten (langer Pfeil), wobei der Apex entgegen der Schwerkraft nach oben zeigte. Strichzeichnung nach dem im Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin aufbewahrten Exemplar.

c. *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY 1843) auf einem Steinkern von *Lewesiceras peramplum*. Vorderansicht. Die Cirripedier (Pfeile 1–3) sitzen der Innenwindung des Ammoniten-Gehäuses im Bereich der Externseite auf und weisen mit dem Apex nach außen. Strichzeichnung nach dem im Geologisch-Paläontologischen Institut und Museum der Universität Münster aufbewahrten Exemplar.

d. Wie c; aber in Seitenansicht. Die weggebrochene Wohnkammer wurde rekonstruiert, was zeigt, daß die Cirripedier im Verlauf des Ammoniten-Wachstums durch den Cephalopoden überwachsen worden sind und auf diese Weise „konserviert“ wurden. Zum Zeitpunkt der Anheftung der Cirripedier-Larven, die sich mit dem Apex nach oben, etwa parallel zur Senkrechten des schwimmenden Ammoniten (langer Pfeil) orientierten, lag die Mündung der Wohnkammer noch weiter hinten (deren vermutete Lage und der Windungsverlauf markiert durch die gestrichelte Linie; kleiner Pfeil a). Gleicher Maßstab für c und d.

Abschluß des Überwachsens der Cirripedier unbeirrt fort, offensichtlich ohne dabei Schaden zu nehmen. Das Ammonitengehäuse erreichte einschließlich Wohnkammer einen Durchmesser von etwa 50 cm.

Hier ist zu fragen, ob dieses gut belegte Beispiel von echter Epökie im Sinne von LINCK (1956), im vorliegenden Fall zwischen einem Cephalopoden als Wirtstier und lepadomorphen Cirripediern als Epöken, einen Einzelfall darstellt. Zu fragen ist ferner, ob es sich dabei um einen Sonderfall handelt oder ob auch andere Fälle der Epökie mit Ammoniten bekannt geworden sind.

LANGE (1932) beschrieb Röhrenwürmer als Epöken auf Ammoniten des unteren Lias von Nordwestdeutschland. Er konnte zeigen, daß dem Verlauf der Wurmrohren – mit einer Ausnahme – stets derselbe Bauplan zugrunde lag. Nach Anheftung der Serpel an einer der beiden Flanken des Ammoniten-Gehäuses strebte diese dessen Externseite zu, um den höchsten Punkt zu erreichen, der ihr offensichtlich optimale Lebensbedingungen bot. Da der Cephalopode im Verlauf des Schalenwachstums diesen Punkt stetig in Wachstumsrichtung des Gehäuses verlagerte, zeigen zahlreiche Wurmrohren einen nach vorn gerichteten bogenförmigen Verlauf. Mit Erreichen der Externseite schwenkte die Serpel exakt in die Wachstumsrichtung des Ammoniten-Gehäuses ein, womit sich die Röhre des Epöken beim weiteren Vorbau der Externseite des Cephalopoden kielartig aufprägte. Bei fortgesetztem Wachstum erreichte die Wohnkammermündung des Ammoniten schließlich den Punkt des letzten Gehäuse-Umgangs, an dem die Serpel die Externseite erreicht hatte und überwuchs schließlich deren Kalkröhre. Dabei kam es gelegentlich zu *Crioceras*-artigen Ablösungserscheinungen zwischen zwei aufeinander folgenden Gehäusewindungen. Stellte das adulte Ammoniten-Tier sein Schalenwachstum schließlich ein, so reagierte die Serpel gewöhnlich mit einem Fortbau seiner Wohnröhre weg vom Substrat, wie es SEILACHER (1982) dokumentieren konnte. Auf weitere, als Reaktion des Cephalopoden auf den Epöken gedeutete Wachstumsanomalien gehen SCHINDEWOLF (1934) und besonders MERKT (1966) näher ein. Bemerkenswert sind u.a. Übergänge von der Plan- in die Schraubenspirale, die gedeutet werden als Reaktion des Wirtstieres auf den Epöken. Sie hatten zum Ziel, das Schwimmgleichgewicht des Ammoniten aufrecht zu erhalten. MÜLLER (1966) bildete *Arnioceras*-Gehäuse ab, die massenhaften, aber wachstumsorientierten Bewuchs von *Serpula raricosta* aufweisen. Der Verlauf der Wurmrohren folgte dabei zunächst dem oben bereits anhand einzelner Röhren dokumentierten Muster (z. B. LANGE 1932, SCHINDEWOLF 1934; vgl. auch MÜLLER 1966: Abb.14). Wahrscheinlich verendete der Cephalopode unter der Last seiner Epöken und sank schließlich zu Boden. MÜLLER (1966) konnte zeigen, daß die Serpeln auf die neue Orientierung des Ammoniten-Gehäuses rasch mit einer Korrektur ihrer Wachstumsrichtung reagierten. Sie orientierten sich jetzt an der zuoberst liegenden Gehäuseflanke, die sie nun ansteuerten. Als Epöken des rezenten *Nautilus scrobiculatus* wurden Röhrenwürmer bereits von MILLER (1932; vgl. DUNBAR 1928) beschrieben. Eine Auflistung verschiedener epizoisch auf den *Nautilus*-Arten *N. scrobiculatus*, *N. pompilius* und *N. belauensis* lebenden Polychaeten gaben LANDMAN et. al. (1987). Sie bildeten ferner ein Exemplar des oberkretazischen Nautiliden *Eutrephoceras dekayi* ab, das Serpuliden- und Bryozoen-Bewuchs aufweist.

Auch Austern sind als Ammoniten-Epöken belegt (z. B. LINCK 1956, SEILACHER 1960, 1982, MERKT 1966, MEISCHNER 1968). SEILACHER (1960) konnte anhand des charakteristischen orientierten Befalls durch epizoische Austern auf beiden Flanken sowie der Externseite eines Steinkerns von *Buchiceras bilobatum* belegen, daß der Bewuchs auf dem – vergleichbar dem rezenten *Nautilus* – aufrecht schwimmenden Ammoniten erfolgt ist. Daß es sich um prämortalen Bewuchs durch Austern handelt, läßt sich an anderen Beispielen auch dadurch belegen, daß die Epöken später durch das Wirtstier überwachsen wurden (LINCK 1956, MEISCHNER 1968).

Über Beispiele von Seelilien als Epöken auf Ammoniten berichteten GANSS (1935) und KUSS (1963). LINCK (1956) erwähnte ferner discinide Brachiopoden als Epöken von Ceratiten aus dem Muschelkalk. Bereits 1928 teilte DUNBAR einen Fall der Epökie von Bryozoen auf Ammoniten mit.

Erörtert wurde von verschiedenen Bearbeitern auch die Art des Verhältnisses zwischen Wirtstier und Epöke. Ging LANGE (1932) noch von einer Symbiose zwischen Röhrenwurm und Ammonit aus, aus der nur der Epöke Vorteile zog, ohne den Wirt dabei zu schädigen, so betonen spätere Autoren auch die schwerwiegenden Nachteile, die sich aus dieser Beziehung – besonders bei Serpel- oder Austernbewuchs – für den Wirt ergeben konnten (z. B. SCHINDEWOLF 1934, MERKT 1966). Die sorgfältige Analyse eines *Ceratites semipartitus*, der wiederholt von Larven der Auster *Placunopsis ostracina* besiedelt wurde, führte schließlich MEISCHNER (1968)

zu dem Schluß, daß das Zusammenleben im Grunde für beide „Partner“ neben scheinbaren Vorteilen nur Nachteile brachte. Er wertete die Lebensgemeinschaft zwischen Ammonit und Auster als zufällig, bedingt durch den Mangel an geeigneteren Hartsubstraten in einem durch Weichböden charakterisierten Lebensraum. Diese Annahme (vgl. auch WENGER 1957, LINCK 1956) wird durch die Verhältnisse im unteren Lias Norddeutschlands (LANGE 1932) unterstrichen. Danach scheint die Epökie auf Ammoniten – insbesondere im Falle von Serpel- und Austern-Bewuchs –, zumal wenn sie gehäuft auftritt, Hinweis auf Streßbedingungen in dem betreffenden Lebensraum während des paläontologisch dokumentierten Zeitintervalls zu geben. MEISCHNER (1968) weist im Falle von *Placunopsis ostracina* mit Recht darauf hin, daß die Auster bei Vorhandensein geeigneter Hartsubstrate – auch ohne Bindung an einen Wirt – sogar zur Bildung riffartiger Körper imstande ist. Dieser Befund steht im Einklang mit Beobachtungen an *Ostrea edulis*, wonach diese rezente Form senkrecht stehende Flächen und schwimmende bzw. treibende Gegenstände – wie sie im fossilen Fall bei lebenden Ammoniten vorliegen – nach Möglichkeit meidet (KORRINGA 1952). Es ist MEISCHNER (1968) darin zuzustimmen, daß es schwer fällt, sich einen Planktonstrudler als „Kommensale eines hochentwickelten Cephalopoden“ vorzustellen. Das gilt in unterschiedlichem Grade für die meisten der genannten Epöken.

Im Rahmen der hier näher interessierenden Fragestellung bleibt festzuhalten, daß 1) Epöken auf Ammoniten unter bestimmten palökologischen Bedingungen gar nicht selten sind, daß 2) das Zusammenleben zwischen Epöke und Cephalopode für beide „Partner“ Nachteile bringen konnte und daß 3) die Cephalopoden die Fähigkeit besaßen, ihre Epöken zu überwachsen.

An diesem Punkt der Erörterung erscheint es sinnvoll, einige Ergebnisse neuerer Untersuchungen von LANDMAN et al. (1987) über Epizoen auf Lebendexemplaren und treibenden Gehäusen verendeter Exemplare des rezenten *Nautilus* kurz zu referieren. Die Untersuchungen von LANDMAN et al. (1987) erstreckten sich auf die drei *Nautilus*-Arten *N. scrobiculatus* (LIGHTFOOT 1786), *N. belauensis* SAUNDERS 1981 und *N. pompilius* LINNÉ 1758 im Bereich von Papua Neuguinea und den Philippinen. Mehr als die Hälfte der in steil abfallenden Vorriff-Bereichen angetroffenen Nautiliden zeigten Bewuchs durch Epöken; bei *Nautilus scrobiculatus* betrug deren Anteil sogar nahezu 100%. Der Bewuchs war hingegen generell niedriger bei Exemplaren mit sanft abfallenden Vorriffen, Flußdeltas oder abgeschnürten Becken als Lebensraum. Es handelte sich bei den Epizoen zumeist um Serpuliden, Bryozoen, Cirripedier – gestielte und ungestielte Formen –, Foraminiferen und Scyphozoen, während Lamellibranchiaten, Korallen und Poriferen seltener beobachtet wurden. Auffällig ist eine offenbar artspezifische Besiedlung, wonach Serpuliden *N. scrobiculatus*, Bryozoen *N. belauensis* und Cirripedier *N. pompilius* zu bevorzugen scheinen. Bemerkenswert ist, daß die durch Epöken inkrustierte Gehäuseoberfläche bei allen *Nautilus*-Arten nur weniger als 3% beträgt, wobei der Umbilikalbereich bevorzugt besiedelt wird. Diese geringe Besiedlungsrate hat für den besiedelten Nautiliden offenbar keine negativen Folgen, da seine Schwimmfähigkeit nur unerheblich beeinträchtigt wird. Es wird vermutet, daß durch Ausscheidung biochemischer Substanzen oder einer dünnen Schleimschicht auf der Gehäuseoberfläche eine weitergehende Besiedlung aktiv unterbunden wird. Diese Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit dadurch, daß sich Epizoen auf driftenden *Nautilus*-Gehäusen teilweise dicht über die gesamte Oberfläche verteilen. Ein weiterer Unterschied in der Besiedlung von Lebendexemplaren und treibenden Gehäusen der Arten *N. belauensis* und *N. pompilius* liegt in dem jeweils unterschiedlichen Artenspektrum der Epizoen. Der Grund dürfte darin zu suchen sein, daß sich der lebende *Nautilus*, im Gegensatz zu den nahe der Meeresoberfläche treibenden Gehäusen, in Wassertiefen von etwa 50–600 m aufhält und mit unterschiedlicher Bathymetrie jeweils andere Arten als Epizoen in Frage kommen. Diese Deutung trifft jedoch nicht zu für *N. scrobiculatus*, bei dem in der Epizoen-Verteilung keinerlei Unterschiede festzustellen sind. LANDMAN et al. (1987) kommen aufgrund des Vergleichs von prämortalem Epizoenbewuchs auf Ammoniten (SEILACHER 1960, 1982) und den rezenten *Nautilus*-Arten zu dem Schluß, daß der rezente *Nautilus* offensichtlich erfolgreicher ist bei der Abwehr von Epöken, als es die Ammoniten waren.

Hinsichtlich des Nachweises der Epökie von Stramentiden und anderen Iepadomorphen Cirripedien auf Cephalopoden, wie das von DRUSHCHITS & ZEVINA (1969) fossil zweifelsfrei belegt werden konnte (vgl. Abb. 6a), ist anzumerken, daß in der vom Autor durchgesehenen Literatur nur in den seltensten Fällen Angaben gemacht wurden zur Lokalisierung und Orientierung artikulierter Cirripedier-Skelette auf Ammoniten-Gehäusen. Im folgenden wird an zwei Beispielen überprüft, ob es sich dabei möglicherweise um weitere Fälle – und bezüglich der Familie Stramentidae um den Erstnachweis – der Epökie von Iepadomorphen Cirripedien auf Ammoniten handelt.

1. Dem Steinkern eines *Buchiceras syriacum* sitzt das nahezu vollständig erhaltene Kalkskelett von *Stramentum (Angulatergum) syriacum* (DAMES 1878) auf (Abb. 6b). Die Lobenlinie des Ammoniten ist deutlich erkennbar. Die Wohnkammer ist vollständig weggebrochen, möglicherweise auch Teile des jüngeren gekammerten Gehäuseabschnitts. Der Cirripedier ist der rechten Flanke der Innenwindung aufgeprägt. Dessen Dorsalseite verläuft etwa parallel zur Externseite der Gehäusewindung, und der Apex weist in Wachstumsrichtung des Ammoniten-Gehäuses. Da der Cirripedier nahe der Externseite der Innenwindung und dicht vor der Abbruchstelle der Außenwindung angeheftet ist, darf als sicher gelten, daß das intakte Ammoniten-Gehäuse den Stramentiden ursprünglich mit seinem vorderen Gehäuseabschnitt überdeckte (Abb. 6b).

2. Dem Steinkern eines *Lewesiceras peramplum* sitzen drei Individuen von *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY 1843) auf (Abb. 6c und d; vgl. OEKENTORP 1989: Taf.2, Fig.1–4 und Taf.3, Fig.1). Von den Kalkskeletten liegt Exemplar 1 artikuliert und nahezu vollständig erhalten vor. Exemplar 2 ist ebenfalls fast vollständig erhalten. Das Skelett brach jedoch im höheren Teil des Pedunculus quer in zwei Hälften, die seitlich leicht gegeneinander verschoben wurden. Exemplar 3 liegt stärker fragmentiert vor. Bei Exemplar 1 liegt die linke und bei den Exemplaren 2 und 3 die rechte Körperhälfte dem Ammoniten-Steinkern auf. Der vordere Abschnitt des Ammoniten-Gehäuses ist mit der Wohnkammer entlang einer Kammerscheidewand weggebrochen. Die Cirripedier sitzen der Innenwindung nahe der Bruchkante im Bereich der Externseite auf, wobei der Apex – ursprünglich auch bei den Exemplaren 2 und 3 – nach außen gerichtet ist. Die Längsachse der Kalkskelette steht damit etwa senkrecht zur Außenkante der Gehäusewindung. Auch bei diesem Beispiel dürfte die Wohnkammermündung mindestens einen halben Umgang über die jetzige Bruchkante des Steinkerns hinausgereicht haben (vgl. Abb. 6d), womit alle Stramentiden ursprünglich unter einem Teil der Außenwindung des Ammoniten-Gehäuses zu liegen kamen.

Es besteht – in Analogie zu Ammoniten-Epöken wie Serpeln, Austern etc. und den Epöken des rezenten *Nautilus* – kein Zweifel daran, daß auch die Cirripedier sich zu Lebzeiten des Cephalopoden als Larven auf dessen Gehäuse angesiedelt hatten und schließlich durch Überwachsenwerden verendeten. Aus der Orientierung des relativ kleinen, vermutlich noch jungen Exemplares von *Stramentum (Angulatergum) syriacum* (DAMES 1878) läßt sich ableiten, daß dieses Individuum sich als Larvalstadium vermutlich dicht oberhalb der Wohnkammermündung angeheftet hatte und zwar etwa parallel zur Senkrechten des schwimmenden Cephalopoden, wobei der Apex entgegen der Schwerkraft nach oben zeigte. Diese für einen Planktonstrudler optimale Orientierung, die, wie es scheint, zum Zeitpunkt der Festheftung besiegelt wurde, behielt der Cirripedier offensichtlich zeitlebens bei. Dafür sprechen auch die Beobachtungen an dem zweiten Beispiel. Die Orientierung der drei Cirripedier deutet darauf hin, daß diese sich als Larven etwa zeitgleich im höchsten Teil des Gehäuses des schwimmenden Cephalopoden angeheftet hatten. Im Verlauf des Ammoniten-Wachstums verschob sich der höchste Punkt des Gehäuses mündungswärts, bis die Stramentiden schließlich, unter Beibehaltung der ursprünglich eingenommenen Anheftungs-Orientierung, überwachsen wurden. Die anfangs noch senkrechte Ausrichtung der Skelette mußte allmählich zu Ungunsten einer, durch die wachstumsbedingte Rotation des Ammoniten-Gehäuses erzwungene, immer stärker geneigten Orientierung aufgegeben werden. In dem Zeitraum zwischen der Anheftung und dem Absterben der Cirripedier baute der großwüchsige Cephalopode mindestens einen halben Gehäuseumgang. Die Zeit reichte den Exemplaren 1 und 2 aus, um eine Länge von etwa 2,3 cm zu erreichen. Das dritte, stärker fragmentierte Exemplar scheint ein wenig kleiner gewesen zu sein. Das verwundert hingegen nicht, da es der Mündung der Wohnkammer näher lag und – bei etwa gleichzeitiger Anheftung – eher als die beiden anderen Individuen überwachsen wurde.

Anhand der beiden Beispiele lassen sich zwar einige Überlegungen anstellen, nicht jedoch allgemein gültige Schlüsse ableiten. Deshalb wäre es wichtig, die inzwischen bekannt gewordenen Ammoniten mit angehefteten lepadomorphen Cirripedieren unter dem Aspekt der Epökie näher zu untersuchen.

Hinsichtlich des Fossilisationspotentials stellt sich noch die Frage, ob dieses im Falle der durch Ammoniten überwachsenen Cirripedier besonders hoch ist. Für artikuliert Skelette trifft das mit Sicherheit zu. Anders als bei anderen Epöken, wie Serpeln oder Austern, für die auch unter ungünstigeren Bedingungen gute Chancen bestehen, fossil überliefert zu werden, zerfallen die Cirripedier-Skelette nämlich gewöhnlich bald nach Verenden des Tieres. In diesem Zusammenhang bleiben allerdings die artikuliert gefundenen Skelette lepadomorpher Cirripedier unberücksichtigt, die auf Hartteilen anderer Organismen – z. B. Muscheln, aber auch auf nicht planspiral

eingerollten Ammoniten, wie Baculiten (HATTIN 1982) – angeheftet sind und wo ein Überwachsen ausgeschlossen werden kann. Diese Fälle werden in der vorliegenden Arbeit nicht behandelt, da entsprechende Detailuntersuchungen noch ausstehen.

Bei den hier beschriebenen Neufunden von *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY 1843) liegen artikulierte Kalkskelette vor, die isoliert ins Sediment – einen schichtig bis feinplattig spaltenden, an Pyrit und organischen Bestandteilen reichen, schwarzgrauen Mergelstein (sog. „Schwarzschiefer“, z. B. KAPLAN & SCHMID 1983) – eingebettet wurden. Aus einer vergleichbaren Fazies (Fairport Member des Carlile Shale von Kansas, M-Turon) erwähnte HIRT (1992) artikulierte Skelette von *Stramentum (Stramentum) elegans* HATTIN 1977. Bereits HATTIN (1977) stellte fest, daß Cirripedier-Skelette in Kreide-Gesteinen generell disartikuliert gefunden werden, während artikulierte Skelette – z. B. von *Stramentum (Angulatergum) moorei* oder *Stramentum (Stramentum) elegans* – zumeist auf sehr geringmächtige, schichtig spaltende Kalke (shaly chalk beds) beschränkt bleiben. In diesem Zusammenhang ist auch erwähnenswert, daß die Kenntnis über die umfangreiche Cirripedier-Fauna, die in der weißen Schreibkreide der Ostseeinsel Rügen geborgen wurde (z. B. WITHERS 1923), allein auf isolierten Skelettelementen beruht.

Ohne aufgrund ungenügender Beobachtungsdaten bereits weiterreichende Schlußfolgerungen ziehen zu wollen, bleibt doch festzuhalten, daß die Chance für lepadomorphe Cirripedier, in „Schwarzschiefern“ weitgehend vollständig fossil überliefert zu werden, als recht hoch eingeschätzt werden kann. Zu überprüfen wäre jedoch, ob manche der auf Hartteilen anderer Organismen gefundenen artikulierten Skelette möglicherweise aus „Schwarzschiefern“ stammen. Auch hier zeigt sich, daß bislang nur wenige verlässliche Beobachtungen und Daten vorliegen, die gesicherte Aussagen zur Palökologie der Stramentiden und anderer lepadomorpher Cirripedier zulassen würden. Wie aber die vorgestellten Beispiele (vgl. Abb. 6) zeigen, saßen Vertreter dieser Cirripedier-Gruppe schwimmenden Ammoniten – zumindest gelegentlich – als Epöken auf. Daß sie auch – vielleicht sogar vorrangig? – benthonisch lebten, indem sie sich am Meeresboden vorgefundenen Hartschalern und anderen harten Substraten anhefteten, ist andererseits mehrfach belegt und darf deshalb gleichfalls als gesichert gelten.

Bei dem Material aus Borgholzhausen fällt auf, daß die Kalkskelette eingeregelt sind und trotz ansonsten guter Erhaltung Beschädigungen im basalen und apikalen Bereich aufweisen. Es kann sich dabei teilweise um transportbedingte Beschädigungen handeln. Die fehlenden oder beschädigten basalen Pedunculus-Platten deuten aber darauf hin, daß die Cirripedier wahrscheinlich von ihrer Unterlage losgerissen wurden, ehe sie unter niederenergetischen Bedingungen auf einer Schichtfläche dicht bei dicht zur Ablagerung kamen und bei schwacher Wasserbewegung eingeregelt wurden.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß unsere Kenntnisse über die Stramentiden – das gilt insbesondere in Bezug auf deren Lebensweise – noch lückenhaft sind. Das liegt nicht zuletzt an der selektiven fossilen Überlieferung artikulierter Kalkskelette und damit am insgesamt geringen Fossilisationspotential. Die Rahmenbedingungen sind jedoch in zwei Ausnahmefällen günstig für lepadomorphe Cirripedier, um fossil überliefert zu werden: 1) wenn die Kalkskelette in Sedimente vom Typ „Schwarzschiefer“ eingebettet wurden oder 2) wenn sie sich Wirten wie Ammoniten als Epöken anhefteten und von diesen überwachsen wurden.

5. Dank

Herrn Dr. A.Hendricks, dem Direktor des Westfälischen Museums für Naturkunde in Münster, danke ich für die Möglichkeit zur Bearbeitung der Stramentiden-Funde von Borgholzhausen und dem Landschaftsverband Westfalen-Lippe für finanzielle Unterstützung. Dank des freundlichen Entgegenkommens von Herrn Prof. Dr. H.Kerp konnte ich sämtliche Fotoarbeiten in der Forschungsstelle für Paläobotanik am Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Münster selber durchführen. Herrn Prof. Dr. W.Remy danke ich in dem Zusammenhang für weitere Unterstützung. Frau Dr. E.Pietrzeniuk machte mir den Holotypus von *Stramentum syriacum* (DAMES 1885), der in den Sammlungen des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin aufbewahrt wird, dankenswerterweise zugänglich. Mein Dank gilt ferner Herrn Prof. Dr. K.Oekentorp für das Ausleihen von Vergleichsmaterial von *Stramentum pulchellum* (SOWERBY 1843) aus den Sammlungen des Geologisch-Paläontologischen Instituts und Museums der Uni-

versität Münster sowie für einen Literaturhinweis. Nicht unerwähnt bleiben soll an dieser Stelle auch die langjährige enge Zusammenarbeit mit der Universitäts-Bibliothek in Münster und der Instituts-Bibliothek am Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Münster, wobei mein besonderer Dank den Bibliothekaren Herrn Dr. H.E.Nager und Frau G.Schwenzin gilt. Nicht zuletzt möchte ich auch Herrn Dr. L.Schöllmann, Münster, für anregenden Gedankenaustausch vielmals danken.

6. Literatur

- BARRETT, P.H. & FREEMAN, R.B. [Hrsg.] (1988): The works of Charles Darwin, **14**: Monographs of the fossil lepadidae and the fossil balanidae. The fossil Lepadidae. – VI + 123 S., 3 Abb., 1 Tab., 5 Taf.; London. – [zitirt als DARWIN (1851); Nachdruck der Originalausgabe von C. DARWIN (1851): A monograph of the fossil lepadidae, or pedunculated cirripedes of Great Britain]
- BOIGK, H. (1968): Gedanken zur Entwicklung des Niedersächsischen Tektogens. – Geol. Jb., **85**: 861–900, 11 Abb., 1 Taf.; Hannover.
- BROCH, H. (1926/27): 5.Ordnung der Crustacea Entomostraca: Cirripedia. – In: KRUMBACH, T. [Hrsg.]: Handbuch der Zoologie, **3**, 1: Tardigrada, Pentastomida, Myzostomida; Arthropoda: Allgemeines, Crustacea: 503–552, Abb. 463–519; Berlin, Leipzig.
- COLLINS, J.S.H. (1974): Recent advances in the knowledge of Gault cirripedia. – Proc. Geol. Assoc., **85** (3): 377–386, 1 Tab., Taf.11; London.
- COLLINS, J.S.H. (1986): A new *Stramentum* (Cirripedia) from the Lower Turonian of Nigeria. – Bull. brit. Mus. nat. hist., Miscellanea I. Geol. Ser., **40** (4): 125–131, 5 Abb.; London.
- DAMES, W. (1878): Ueber eine neue Art der Cirripeden-Gattung *Loricula* aus den Kreideablagerungen des Libanon. – Sitzber. Ges. natf. Freunde Berlin, **1878**: 70–74; Berlin.
- DAMES, W. (1885): Ueber *Loriculina Noettingi* nov. spec. von Sahel Alma am Libanon. – Sitzber. Ges. natf. Freunde Berlin, **1885** (8): 151–155, 1 Abb.; Berlin.
- DARWIN, C. (1851): s. BARRETT, P.H. & FREEMAN, R.B. [Hrsg.] (1988).
- DAVADIE, C. & EMBERGER, J. (1955): Découverte d'une nouvelle espèce de *Stramentum* (*Loricula*) dans l'Albien supérieur de Bou-Saâda. – Publ. Serv. Carte géol. Algér. (Nouv. Sér.). Bull., **5** [für 1954]: 403–417, 3 Abb., 2 Taf.; Algier.
- DRUSHCHITS, V.V. & ZEVINA, G.B. (1969): New Lower Cretaceous cirripedes from the northern Caucasus. – Paleont. J., **3** (2): 214–224, 5 Abb., Taf. 11; Washington. – [cover-to-cover-Übersetzung des Paleontologicheskij Zhurnal, **1969** (2): 73–85; Moskau]
- DUNBAR, C.O. (1928): On an ammonite shell investing commensal bryozoa. – Amer. J. Sci., (5) **16**: 164–165; New Haven/Connecticut.
- ERNST, G., SCHMID, F. & SEIBERTZ, E. (1983), unter Mitarb. von KELLER, S. & WOOD, Ch.J.: Event-Stratigraphie im Cenoman und Turon von NW-Deutschland. – Zitteliana, **10**: 531–554, 7 Abb.; München.
- FRITSCH, A. & KAFKA, J. (1887): Die Crustaceen der böhmischen Kreideformation. – IV + 53 S., 71 Abb., 10 Taf.; Prag.
- GANSS, O. (1935): Crinoidenhaftscheiben auf Ammoniten. – Zbl. Mineral. Geol. Paläont., Abtlg. B, **1935**: 325–336, 5 Abb.; Stuttgart.
- HATTIN, D.E. (1977): Articulated lepadomorph cirripeds from the Upper Cretaceous of Kansas: family Stramentidae. – J. Paleont., **51** (4): 797–825, 5 Abb., 4 Taf.; Tulsa/Oklahoma.
- HATTIN, D.E. (1982): Stratigraphy and depositional environment of Smoky Hill Chalk Member, Niobrara Chalk (Upper Cretaceous) of the type area, Western Kansas. – Kansas Geol. Surv. Bull., **225**: 108 S., 59 Abb., 5 Tab., 9 Taf.; Lawrence/Kansas.
- HENDRICKS, A. [Hrsg.] (1992): Festschrift. 100 Jahre – Westfälisches Museum für Naturkunde. – Beih. Abh. Westf. Mus. Natkde., **54**: 99 S., zahlr. Abb.; Münster.
- HIRT, D.S. (1992): A new genus and species of scalpellomorph cirriped from the Fairport Member, Carlile Shale (Middle Turonian) of Kansas. – J. Paleont., **66** (3): 454–461, 6 Abb.; Lawrence/Kansas.
- KAESTNER, A. (1967): Lehrbuch der Speziellen Zoologie, **1**, Wirbellose, 2, Crustacea, 2. Aufl.: VIII + 849–1242, Abb. 661–902; Stuttgart.
- KAEVER, M., OEKENTORP, K. & SIEGFRIED, P. (1974): Fossilien Westfalens. Teil I: Invertebraten der Kreide. – Münster. Forsch. Geol. Paläont., **33/34**: 364 S., 8 Abb., 6 Tab., 67 Taf.; Münster.
- KAPLAN, U. & SCHMID, F. (1983): Der Großammonit *Pachydesmoceras denisonianum* (STOLICZKA) und die Feinstratigraphie des hohen Ober-Cenoman im Hesselstal bei Halle in Westfalen (NW-Deutschland). – Veröff. Naturkd.-Mus. Bielefeld, **5**: 5–20, 16 Abb., 1 Tab.; Bielefeld.

- KORRINGA, P. (1952): Recent advances in oyster biology. – Quart. Rev. Biol., **27**: 266–308 und 339–365; Baltimore.
- KUSS, S.E. (1963): *Cyrtocrinus nutans* (Goldf.) als Ammoniten-Epöke im Malm alpha von Blumberg (Baden). – Ber. natf. Ges. Freiburg i.Br., **53**: 205–212, 4 Abb.; Freiburg.
- LANDMAN, N.H., SAUNDERS, W.B., WINSTON, J.E. & HARRIES, P.J. (1987): Incidence and kinds of epizoans on the shells of live *Nautilus*. – In: SAUNDERS, W.B. & LANDMAN, N.H. [Hrsg.]: *Nautilus. The biology and paleobiology of a living fossil*. – 163–177, 8 Abb., 3 Tab.; New York, London.
- LANGE, W. (1932): Über Symbiosen von *Serpula* mit Ammoniten im unteren Lias Norddeutschlands. – Z. dtsh. geol. Ges., **84**: 229–234, Taf.7; Berlin.
- LINCK, O. (1956): Echte und unechte Besiedler (Epoeken) des deutschen Muschelkalk-Meeres. – Aus der Heimat, **64** (9/10): 161–169, Taf. 33–36; Öhringen.
- LOGAN, W.N. (1897): Some new cirriped crustaceans from the Niobrara Cretaceous of Kansas. – Kansas Univ. Quart., (A) **6** (4): 187–189; Lawrence/Kansas.
- MEISCHNER, D. (1968): Perniciöse Epökie von *Placunopsis* auf *Ceratites*. – Lethaia, **1** (2): 156–174, 10 Abb.; Oslo.
- MERKT, J. (1966): Über Austern und Serpeln als Epöken auf Ammonitengehäusen. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **125**: 467–479, 1 Abb., Taf. 42; Stuttgart.
- MESTWERDT, A. (1926): Erläuterungen zu Blatt Halle i.W. – Geol. Kt. Preußen u. benachb. dt. Länder 1:25.000, 256.Liefg.: 41 S.; Berlin.
- MILLER, A.K. (1932): Commensals on tetrabranchiate cephalopods. – Amer. J. Sci., (5) **24**: 505–506; New Haven/Connecticut.
- MILLER, H.W. (1970): Additions to the fauna of the Niobrara Formation of Kansas. – Trans. Kansas Acad. Sci., **72** [für 1969]: 533–546, 3 Taf.; Lawrence/Kansas.
- MÜLLER, A.H. (1966): Zur Kenntnis mesozoischer Serpuliden (Annelida, Polychaeta). – Geologie, **15**: 1053–1075, 22 Abb., 3 Taf.; Berlin.
- MÜLLER, A.H. (1989): Lehrbuch der Paläozoologie, **2**, Invertebraten, 1, Arthropoda 2 – Hemichordata, 3. Aufl.: 775 S., 851 Abb.; Jena.
- NEWMAN, W.A., ZULLO, V.A. & WITHERS, T.H. (1969): Cirripedia. – In: MOORE, R.C. [Hrsg.]: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, R, Arthropoda 4, 1: R206–R295, Abb. 80–119, 3 Tab.; Lawrence/Kansas.
- NIEDERMEIER, G. (1969): Feinstratigraphische Untersuchungen in der Oberkreide des Teutoburger Waldes, Teil 1. – Münster. Forsch. Geol. Paläont., **12**: 143–164, 10 Abb., 2 Tab.; Münster.
- OEKENTORP, K. (1989): Paläontologische Besonderheiten aus der Westfälischen Kreide. I. *Stramentum pulchellum* (SOWERBY, 1843), ein Cirripedier (Arthropoda, Crustacea) aus dem Turon von Bochum. – Münster. Forsch. Geol. Paläont., **69**: 128–153, 5 Abb., 5 Taf.; Münster.
- ROSENFELD, U. (1978): Beitrag zur Paläogeographie des Mesozoikums in Westfalen. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **156** (1): 132–155, 9 Abb.; Stuttgart.
- ROSENFELD, U. (1983): Beobachtungen und Gedanken zur Osning-Tektonik. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **166** (1): 34–49, 1 Abb.; Stuttgart.
- SCHINDEWOLF, O.H. (1934): Über Epöken auf Cephalopoden-Gehäusen. – Paläont. Z., **16**: 15–31, Taf. 2; Berlin.
- SEILACHER, A. (1960): Epizoans as a key to ammonoid ecology. – J. Paleont., **34** (1): 189–193, 3 Abb.; Tulsa/Oklahoma.
- SEILACHER, A. (1982): Ammonite shells as habitats in the Posidonia Shales of Holzmaden – floats or benthic islands? – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1982**: 98–114, 10 Abb.; Stuttgart.
- SMITH, A.G., HURLEY, A.M. & BRIDEN, J.C. (1982): Paläokontinentale Weltkarten des Phanerozoikums. – 102 S., 88 Abb.; Stuttgart.
- SOWERBY, G.B. (1843): Description of a new fossil cirripede from the Upper Chalk near Rochester. – Ann. Mag. nat. Hist. London, (1) **12**: 260–261, 2 Abb.; London.
- STADLER, G. & TEICHMÜLLER, R. (1971): Zusammenfassender Überblick über die Entwicklung des Bramscher Massivs und des Niedersächsischen Tektogens. – Fortschr. Geol. Rheinld. Westf., **18**: 547–564, 3 Abb., 1 Tab.; Krefeld.
- THOMSON, W. (1858): Description of the fossil. – In: MAC ADAM, J.: On a new fossil cirripede. – Ann. Mag. nat. Hist., (3) **1** (5): 321–325, 1 Abb.; London.
- WENGER, R. (1957): Die germanischen Ceratiten. – Palaeontographica, (A) **108**: 57–192, 44 Abb., 17 Tab., Taf. 8–20, 4 Beil.; Stuttgart.
- WHITEAVES, J.F. (1889): On some Cretaceous fossils from British Columbia, the Northwest Territory and Manitoba. – Contr. Canad. Palaeont., **1**: 151–196, Taf. 20–26; Montreal.

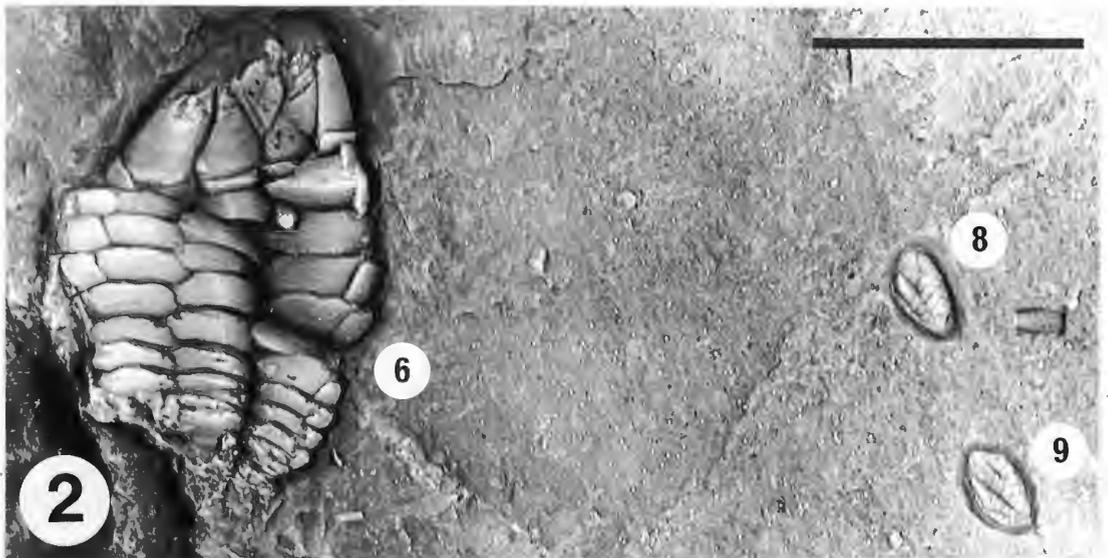
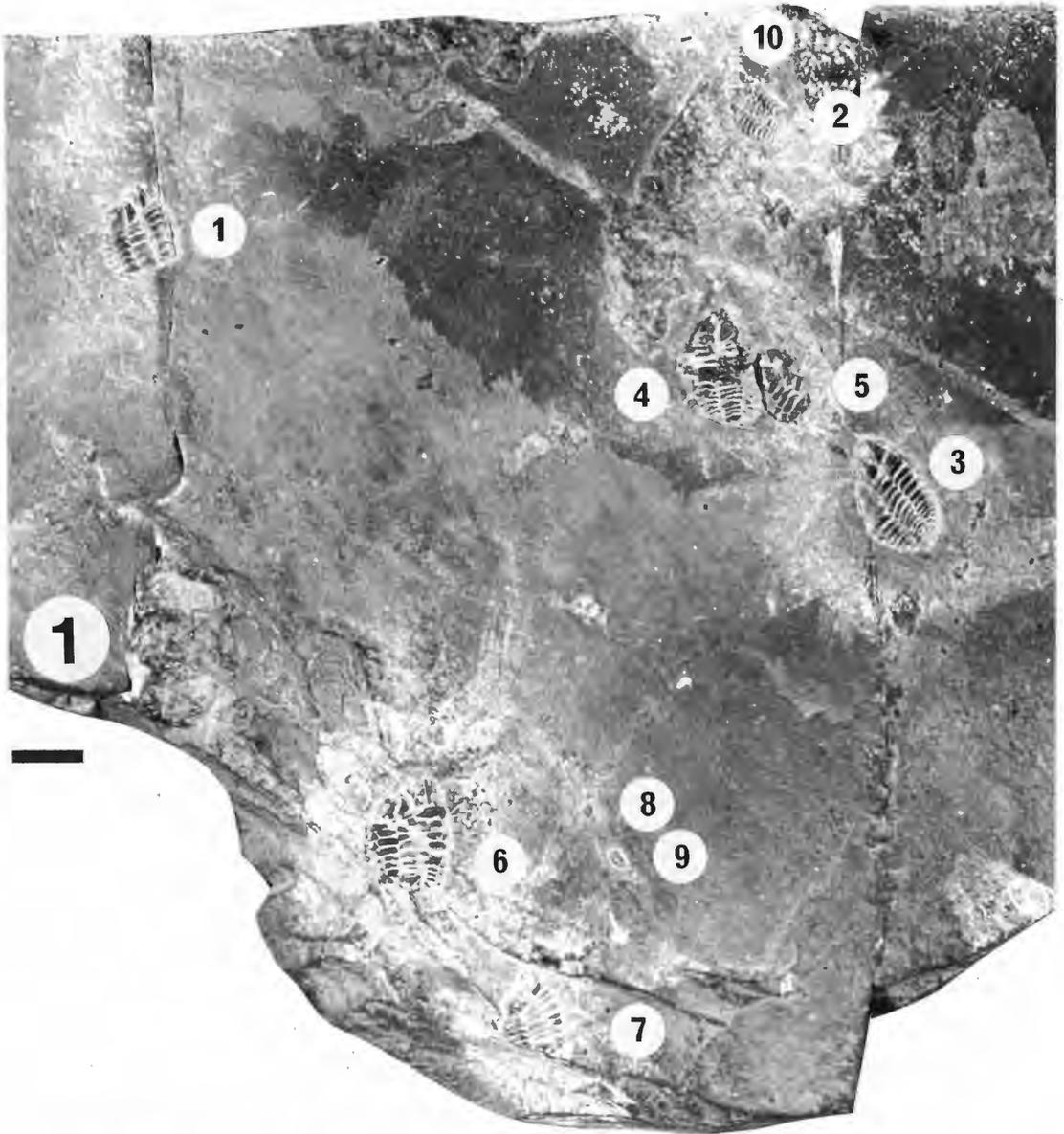
- WILLISTON, S.W. (1896): The Kansas Niobrara Cretaceous. – Univ. Geol. Surv. Kansas, **2**: 235–246, Taf. 35; Topeka.
- WITHERS, T.H. (1911): Some cirripedes from the Chalk of Salisbury, Wilts. – Geol. Mag., (5) **8**: 21–31, 8 Abb.; London.
- WITHERS, T.H. (1920): The cirripede genus *Stramentum* (*Loricula*): its history and structure. – Ann. Mag. nat. Hist., (9) **5**: 65–85, Taf. 3 + 4; London.
- WITHERS, T.H. (1923): Die Cirripedien der Kreide Rügens. – Abh. geol.-paläont. Inst. Univ. Greifswald, **3**: 54 S., Taf. 1–3; Greifswald.
- WITHERS, T.H. (1928): Catalogue of fossil cirripedia in the Department of Geology, **1** (Triassic and Jurassic). – XII + 155 S., 93 Abb., 12 Taf.; London.
- WITHERS, T.H. (1935): Catalogue of fossil cirripedia in the Department of Geology, **2** (Cretaceous): XIII + 535, 64 Abb., 50 Taf.; London.
- WITHERS, T.H. (1945): New Cretaceous cirripedes and crab. – Ann. Mag. nat. Hist., (11) **12**: 552–561, Taf. 2; London.
- WOODWARD, H. (1908a): On a large cirripede belonging to the genus *Loricula*, from the Middle Chalk (Turonian), Cuxton, near Rochester, Kent. – Geol. Mag., N.S. (5) **5**: 491–499, 2 Abb.; London.
- WOODWARD, H. (1908b): Additional note on *Loricula*. – Geol. Mag., N.S. (5) **5**: S.564; London.
- ZITTEL, K.A. (1885): Bemerkungen über einige fossile Lepaditen aus dem lithographischen Schiefer und der oberen Kreide. – Sitzber. math.-phys. Cl. k.b. Akad. Wiss. München, **14** [für 1884]: 577–589, 5 Abb.; München.

Anmerkungen

- ¹ Einen guten Überblick über die rezenten und fossilen Vertreter dieser Tiergruppe vermitteln u.a. die zusammenfassenden Darstellungen von BROCH (1926/27), KAESTNER (1967), NEWMAN et al. (1969) und MÜLLER (1989).
- ² Im „Treatise on Invertebrate Paleontology“ geben NEWMAN et al. (1969: R281) folgende Diagnosen zur Abgrenzung der beiden Gattungen *Stramentum* und *Loriculina*:
Stramentum LOGAN, 1897, p.188 (**Pollicipes haworthi* WILLISTON, 1896, p.243; SD WITHERS, 1920, p.68) (= *Loricula* G.B.SOWERBY, Jr., 1851, p.81). Capitulum of 9 plates; no rostrum; carina split longitudinally into 2 halves; scutal umbo subcentral.
Loriculina DAMES, 1885, p.155 (**Loricula noetlingi* DAMES, 1885, p.152; SD WITHERS, 1935, p.303). Capitular plates 10; paired scuta, upper latera, (terga), carinal latera, carina and entire rostrum; scutum elongate, umbo apical.
 Anmerkung des Verfassers: In der Gattungsd Diagnose von *Loriculina* wurden von NEWMAN et al. (1969) auf S.R281 Terga versehentlich nicht aufgeführt (vgl. aber S.R280, Fig.116, 10); sie werden hier in Klammern ergänzt. Im Originalzitat (DAMES 1885: 152) heißt es ferner *Loriculina Noetlingi* und nicht *Loricula noetlingi*.
- ³ Zur Gattungszugehörigkeit vgl. HATTIN (1977: S.806).
- ⁴ Nachtrag: Von dieser Deutung rückt OEKENTORP inzwischen ab. Nach Drucklegung der vorliegenden Arbeit teilte er dem Verfasser mündlich mit, daß er aufgrund neuen Materials zu ähnlichen Schlußfolgerungen gelangt sei, wie sie hier in Anlehnung an DRUSHCHITS & ZEVINA (1969) entwickelt werden.

Tafel 1

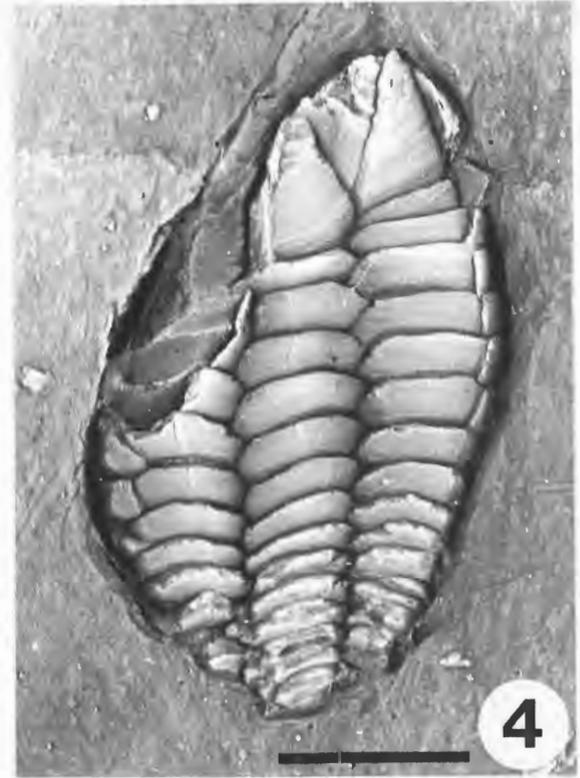
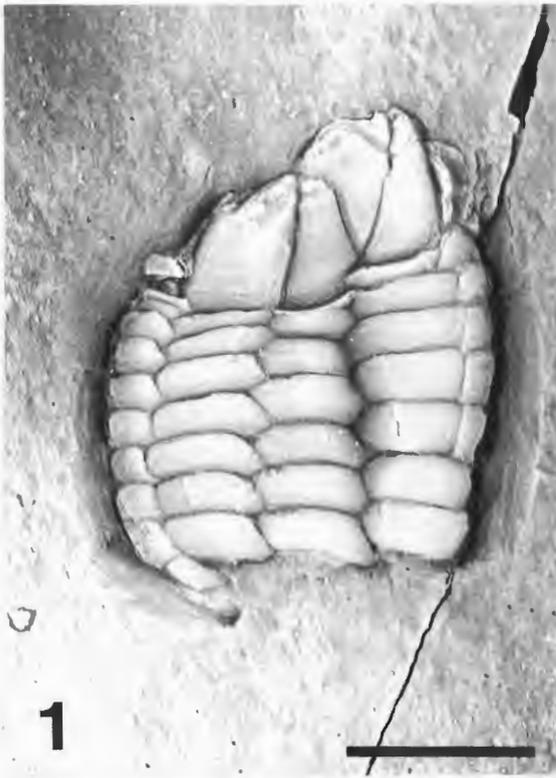
- Fig. 1: Gesteinsplatte mit zehn körperlich erhaltenen Exemplaren von *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY) (Spalthälfte 1; die cirripedierfreien Seitenteile der Platte werden auf dem Foto nicht wiedergegeben). Die Skelette weisen eine Einregelung auf und zeigen durchweg die rechte Körperhälfte. Als juvenile Entwicklungsstadien werden die Exemplaren 8, 9 und 10 gedeutet. Maßstab 1 cm.
- Fig. 2: Ausschnitt aus Fig.1, der zwei juvenile Entwicklungsstadien (Exemplare 8 und 9) zusammen mit dem adulten Exemplar 6 zeigt. Bei den hellen Flecken, die aus der Schichtfläche heraustreten, handelt es sich um Pyrit, der in dem schwarzgrauen Mergelstein auch lagenartig angereichert auftritt. Schwach mit MgO bedampft. Maßstab 1 cm.



Tafel 2

- Fig. 1: *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY), Exemplar 1 (vgl. Taf.1, Fig.1). Vom Capitulum sind Scutum, Lateralialia und Tergum weitgehend vollständig erhalten, während die äußeren unpaarig ausgebildeten Capitulum-Platten nur fragmentarisch vorliegen. Der Pedunculus, dessen Basalteil weggebrochen ist, setzt sich aus zahlreichen Einzelplatten zusammen, die in fünf Plattenreihen angeordnet sind.
- Fig. 2: Wie Fig.1, Abdruck der Gegenplatte (Spalthälfte 2). Das Rostrum (Pfeil) ist in Abdruck-erhaltung vollständiger erhalten.
- Fig. 3: *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY), Exemplare 2 und 10 (Pfeil). Exemplar 2 zeigt das am besten und vollständigsten erhaltene Skelett (vgl. Taf.5). Es fehlt die dorsal gelegene Carina, in deren Bereich jedoch ein schemenhaft erkennbares juveniles Entwicklungsstadium (Exemplar 10) freipräpariert werden konnte.
- Fig. 4: *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY), Exemplar 3. Das vergleichsweise große Exemplar weist Beschädigungen im basalen und ventralen Teil des Skelettes auf. Vom Capitulum sind dorsal die Lateralialia, das Tergum und ebenfalls Reste der Carina (bzw. Teile des carinalen Latus der linken Seite des Skeletts) erhalten geblieben. Die Pedunculus-Platten zeigen deutlich, wie die Platten der einzelnen Plattenreihen und auch lateral benachbarte Platten einander dachziegelartig überlagern. Die im gleichen Maßstab nebeneinander abgebildeten Exemplare 2 und 3 weisen unterschiedliche Größen auf und verfügen über eine jeweils unterschiedlich große Plattenzahl (12 gegenüber mindestens 15, bezogen auf die mittlere Plattenreihe).

Alle Exemplare wurden mit MgO bedampft. Maßstab jeweils 5 mm.



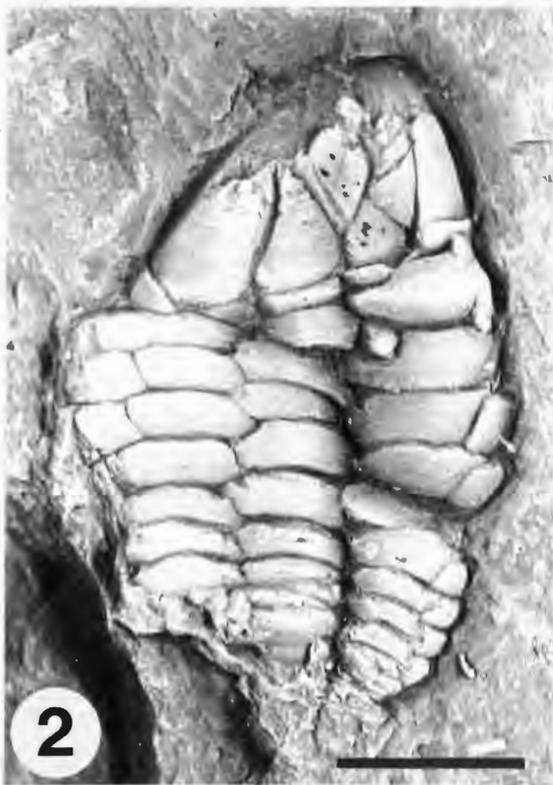
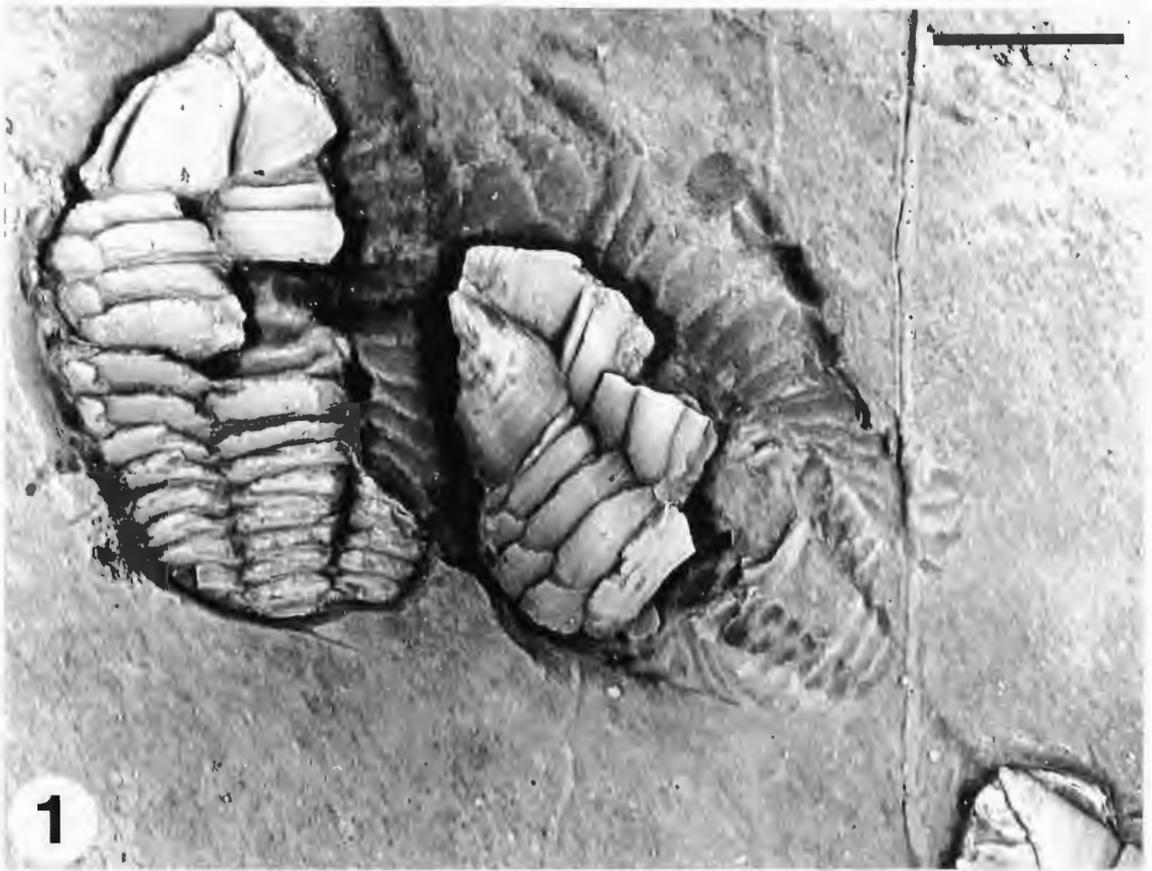
Tafel 3

Fig. 1: *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY), Exemplare 4 und 5 (vgl. Taf.1, Fig.1). Die rechte Seite der beiden Skelette ist nur fragmentarisch erhalten. Die weggebrochenen Skeletteile werden aber als Abdruck der linken Seite sichtbar. Vom Capitulum sind bei beiden Exemplaren das Scutum und der obere Latus erhalten geblieben, bei Exemplar 4 sind ventral noch Teile einer Platte erkennbar, bei der es sich um das Rostrum oder um das Scutum der linken Körperhälfte handelt. Unten rechts auf dem Foto wird der apikale Teil des Skeletts von Exemplar 3 sichtbar.

Fig. 2: *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY), Exemplar 6. Bei diesem Exemplar wurden alle sechs Capitulum-Platten – zumindest teilweise – fossil überliefert. Alle Platten weisen apikal Beschädigungen auf. Bemerkenswert ist das Vorhandensein und die gute Erhaltung der unpaarigen, dorsal gelegenen Carina. Der carinale Latus weist eine stärkere interne Fragmentierung auf. Leichte Verdrückungen nahe dem dorsobasalen Rand zeigt der Pedunculus, dessen basaler Teil fehlt.

Fig. 3: *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY), Exemplar 7. Der offensichtlich weitgehend stabile Verband der vier paarigen Capitulum-Platten – Scutum, oberer Latus, Tergum und carinaler Latus – ist, wie bei den meisten anderen Exemplaren, erhalten geblieben. Das Rostrum ist hingegen verloren gegangen. Von der Carina ist der Umriss gut erkennbar, während Oberflächenstrukturen der Platte nicht erhalten geblieben sind. Der Pedunculus, dessen dorsale Plattenreihe nicht fossil überliefert wurde, wird entlang dem Rand der Gesteinsplatte basal schräg abgeschnitten.

Alle Exemplare wurden mit MgO bedampft. Maßstab jeweils 5 mm.



Tafel 4

- Fig. 1: *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY). Das abgebildete Exemplar befindet sich auf der Gegenplatte (Spaltheilfte 2) der auf Taf.1, Fig.1 abgebildeten Gesteinsplatte, wo es jedoch keine Entsprechung findet. Bei dem nahezu vollständig erhaltenen Exemplar blickt der Betrachter von innen auf die rechte Seite des Kalkskelettes. Mit MgO bedampft. Maßstab 5 mm.
- Fig. 2: *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY), Exemplare 8 und 9. Das Capitulum der als juvenile Entwicklungsstadien gedeuteten Exemplare weist in der Form und Anordnung der Einzelplatten große Übereinstimmungen mit dem Capitulum adulter Exemplare auf, während die Platten des Pedunculus bei den Jugendstadien deutlich heterogener gestaltet und folglich unregelmäßiger angeordnet sind. Das Capitulum ist groß im Vergleich zum Pedunculus. Schwach mit MgO bedampft. Maßstab 1 mm.
- Fig. 3: *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY), Exemplar 9. Die paarig ausgebildeten Capitulum-Platten wurden weitgehend vollständig überliefert. Ein Rostrum deutet sich ventral an, während eine Carina nicht sicher auszumachen ist. Maßstab 0,5 mm.
- Fig. 4: *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY), Exemplar 8. Dieses juvenile Entwicklungsstadium liegt nahezu vollständig erhalten vor. Dorsal schließt sich an den carinalen Latus offensichtlich noch eine Carina an. Auf der Ventralseite läßt sich eine ventrale Plattenreihe des Pedunculus zweifelsfrei ermitteln, während das Rostrum nicht sicher erkennbar ist. Maßstab 0,5 mm.



Tafel 5

- Fig. 1: *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY), Exemplar 2 (vgl. Taf.1, Fig.1). Auf den Capitulum-Platten sind deutlich die Zuwachslinien erkennbar. Mit einem Pfeil wurde das nur schemenhaft erkennbare juvenile Exemplar 10 (oben rechts) markiert. Maßstab 1mm.
- Fig. 2: Detail aus Fig.1. Deutlich erkennbar ist der winkelförmige Verlauf der Zuwachslinien auf dem Scutum der durch einen subzentral bzw. subapikal gelegenen Umbo bedingt ist. Maßstab 0,5 mm.
- Fig. 3: Detail aus Fig.1. Die Zuwachslinien des durch Lateralia eingefassten Tergum verlaufen mehr oder weniger gerade und nahezu parallel zum ventrobasalen Rand. Sie biegen zum ventroapikalen Rand hin bogenförmig nach oben. Zum Dorsalrand hin biegen sie nur leicht aufwärts. Maßstab 0,5 mm.

