

Paläont. Z.	68	3/4	339-349	6 Abb., 1 Tab.	Stuttgart, September 1994
-------------	----	-----	---------	----------------	---------------------------

***Bellinurus* cf. *truemanii* (Merostomata)  
aus dem tiefen Oberkarbon (Namur B/C) von Fröndenberg  
(Nordrhein-Westfalen, Deutschland)**

*Bellinurus* cf. *truemanii* (Merostomata) from the early Upper Carboniferous  
(Namur B/C) of Fröndenberg (Nordrhein-Westfalen, Germany)

STEPHAN SCHULTKA, Münster\*

Mit 6 Abbildungen und 1 Tabelle

Abstract: The xiphosurid *Bellinurus* cf. *truemanii* from the Namurian B/C of NW-Germany was probably living in large lakes in a transgressive coastal plain.

Kurzfassung: Die Xiphosuren-Art *Bellinurus* cf. *truemanii* wird aus den Grenzschichten Namur B/C von Fröndenberg beschrieben. Die stratigraphische Verbreitung von *Bellinurus* und ihre mögliche Abhängigkeit vom Lebensraum der Gattung wird diskutiert. Als Lebensraum wird der Boden uferferner Bereiche in großflächigen Seen angenommen. Diese Süßwasserkörper wurden durch marine Ingressionen im Hinterland aufgestaut.

### Einleitung

In den karbonen Sedimentfolgen des festländisch ausgebildeten euramerischen Raumes finden sich neben Muscheln vor allem Reste von Arthropoden. Neben Flügelresten verschiedener Insekten-Gruppen treten dabei die offensichtlich miteinander verwandten Gattungen *Euproops* und *Bellinurus* besonders häufig auf. Beide Gattungen wurden bislang nicht zusammen nachgewiesen. Das spricht dafür, daß sie unterschiedliche Lebensräume besiedelten.

In den letzten Jahren haben Privatsammler eine kleine Anzahl Belinuracea (Xiphosuren) entdeckt, die dem Verfasser zur Bestimmung vermittelt wurden. Aufgrund der wenigen äußeren Merkmale dieser Tiergruppe stellte es sich als sehr problematisch heraus, unterschiedliche Arten auszugliedern. Die Beschreibungen in der Literatur sind bisher oftmals zu knapp gehalten, um eine eindeutige Bestimmung der einzelnen Arten durchführen zu können. Die relativ geringe Zahl von Funden macht darüberhinaus nachvollziehbare taphonomische Deutungen sehr schwierig.

Durch eine Abgrabung im Bereich des Küchenberges bei Fröndenberg wurde in einer Siltsteinserie im Übergang vom Namur B/C (Vorhaller/Sprockhöveler Schichten) ein Individuum der Gattung *Bellinurus* gefunden (Abb. 1, 2). Wegen seiner relativ guten Erhaltung läßt das Stück Merkmale erkennen, die unsere Kenntnisse über die Gattung *Bellinurus* erweitern. Daher soll dieser Fund im Folgenden besonders eingehend beschrieben werden.

\* Anschrift des Autors: Dr. STEPHAN SCHULTKA, Guerickeweg 44, D-48159 Münster.

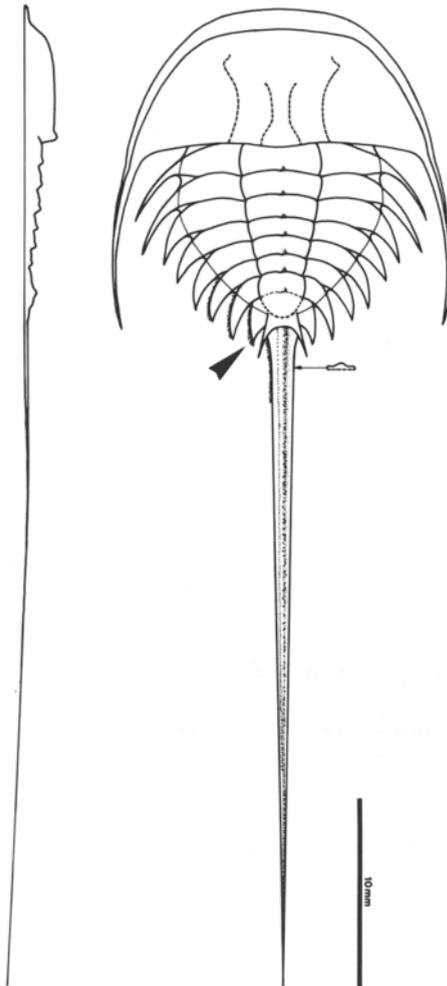


Abb. 1. Schemazeichnung von *Bellinurus* cf. *truemanii*, Pfeil weist auf die nur teilweise dargestellte Behaarung hin.

Fig. 1. Sktech of *Bellinurus* cf. *truemanii*, arrow is pointing to pilose spines and telson (only partly reconstructed).

### Material

Der Beschreibung liegt ein weitgehend vollständig erhaltenes Exemplar im Positivabdruck vor. Der Negativabdruck ist nur noch teilweise erhalten. Die großen absoluten Längen- und Breitenmaße lassen im Vergleich mit Beschreibungen anderer Individuen dieser Gattung den Schluß zu, daß es sich um ein adultes Individuum handelt. Die geringe Verfaltung und annähernd körperliche Erhaltung, vor allem aber der weitgehend unzerstörte Frontalbereich mit einem breit entwickelten Saum (Umschlag) sprechen dafür, daß es sich bei dem vorliegenden Fossil um eine Leiche und nicht um eine Exuvie handelt.

Die Ansicht von SCHÄFER (1964), Leichen und Exuvien seien nicht unterscheidbar, stützt sich auf Beobachtungen an der rezenten Gattung *Limulus*. Diese Gattung hat aber im Gegensatz zu *Bellinurus* einen vollständig verwachsenen und sicherlich stärker kutinisierten Panzer. Dieser wird daher beim Häutungsvorgang kaum beschädigt oder verdrückt. Im Unterschied dazu ist bei den kleinen Formen der Gattung *Bellinurus* mit ihren frei beweglichen Pleuren und sicherlich schwächerer Kutinisierung beim Häuten mit Verfaltungen zu rechnen.

Das Individuum liegt flach auf der Schichtfläche, das Telson ist nach unten in das Sediment versenkt. Die Fläche zeigt außerdem Schlingenspur von „*Sinusites*“-Typ (Abb. 2).

Aufbewahrungsort: Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt/M.

## Systematik

Klasse Merostomata DANA 1852

Unterklasse Xiphosura LATREILLE 1802 (emend. BERGSTRÖM 1968)

Ordnung Xiphosurida LATREILLE 1802

Unterordnung Limulina RICHTER & RICHTER (emend. BERGSTRÖM 1975)

Überfamilie Belinuracea ZITTEL & EASTMAN 1913

Familie Belinuridae ZITTEL & EASTMAN 1913

Gattung *Bellinurus* KÖNIG 1851

*Bellinurus cf. truemani* DIX & PRINGLE 1929

**Beschreibung:** Innerhalb der Limulina ist die Gattung *Bellinurus* gut durch bewegliche Pleuren sowie die freien Stacheln am Opisthosoma charakterisiert. Ein Randsaum ist nicht entwickelt. Zudem sind – zumindest bei den meisten Formen – keine Intergenaltacheln ausgebildet.

Das Prosoma ist hochgewölbt und steigt relativ abrupt vom Umschlag auf. Es ist halbkreisförmig bis leicht querelliptisch. Das Längen-Breiten-Verhältnis beträgt etwa 1:2,3. Das teilweise zerstörte Zwischenaugenfeld erreicht fast den Vorderrand und nimmt etwas mehr als  $\frac{1}{3}$  der Prosomafläche ein. Die Lage der Augen kann nicht mit Sicherheit festgestellt werden; wie es scheint, liegen sie aber offensichtlich relativ weit vorn.

Der Außenrand des Prosoma verläuft glatt bis zum Ansatz der Genaltacheln. Dort beschreibt er einen flachen Bogen nach außen, so daß sich im Ansatzbereich der Genaltacheln ein schwacher konkaver Knick nach innen bildet. Die Genaltacheln sind sehr schmal und etwa so lang wie das Opisthosoma. Sie tragen einen abgerundeten Kiel. Ein im Frontalbereich mm-breiter Saum umschließt das Prosoma vollständig und läuft im Ansatzbereich der Genaltacheln aus. Er ist schwach quengerunzelt. Der Hinterrand des Prosomas ist wulstartig verdickt und – soweit erhalten – gerade. Intergenaltacheln sind nicht zu erkennen.

Das in Querrichtung dreiegliederte Opisthosoma ist angenähert halb elliptisch bei einem Längen-Breiten-Verhältnis von 1:1,4. Die Rhachis nimmt in der Breite nach hinten hin kontinuierlich um  $\frac{1}{3}$  ab. Sie ist in mindestens acht Segmente unterteilt. Die ersten sechs Segmente sind deutlich voneinander getrennt, nur die letzten zwei Segmente scheinen miteinander verschmolzen zu sein. Die einzelnen Rhachisringe steigen nach hinten hin leicht an und sind am Hinterrand wulstartig verstärkt. Sie scheinen alle einen – nur noch undeutlich erhaltenen – Knoten zu tragen (Abb. 4). Das letzte Segment der Rhachis, an dem das Telson ansitzt, ist ein wenig verbreitert und etwas höher als das vorhergehende Segment. Im Übergang der Rhachissegmente zu den Pleuren ist jeweils in der Mitte eine Vertiefung erkennbar.

Die Breite (extrasagittal) der ersten Pleure ist nicht meßbar, weil ein Teil offensichtlich unter dem Prosoma liegt, ist aber deutlich größer als bei den folgenden Segmenten. Es handelt sich wahrscheinlich um eine verwachsene Doppelpleure. Die Breite der folgenden Pleuren nimmt von etwa 1,8 mm kontinuierlich bis auf 0,9 mm ab. Eine Verwachsung der letzten Pleuren

(Bildung eines „Schwanzschildes“) kann nicht nachgewiesen werden; zumindest zeigt sie sich nicht in der morphologischen Ausprägung der Pleurengrenzen. Die nach hinten weisenden Pleurenränder sind wie bei den Rhachisegmenten verstärkt. Sie spalten sich zum seitlichen Rand hin im äußeren Viertel in zwei Äste auf, wodurch ein kleines, spitzwinkliges Feld entsteht (Abb. 3). Der Vorderast des sich aufspaltenden Pleurenrandes zielt auf den Hinterrand des vorhergehenden Lateralstachels. Der nach hinten weisende Ast mündet in den Vorderrand des zugehörigen Pleuralstachels ein, der seitlich an der Pleure ansitzt.

Jede Pleure läuft nach außen in einen flachen Stachel aus. Dieser ist durch einen Knick markant vom hochgewölbten Opisthosoma abgesetzt (Abb. 3). Die Stacheln an den beiden ersten Pleuren sind langgestreckt und deutlich schmaler als die folgenden (Abb. 6; Längen-Breiten-Verhältnis etwa 4:1). Erst kurz vor dem Anwachsbereich erreichen sie die Breite der Pleuren. Die nach hinten folgenden Stacheln sind kürzer und erscheinen gedrungener (Längen-Breiten-Verhältnisse zwischen 3,5:1 und 3:1). Sie sitzen ebenfalls mit der ganzen Breite an der Pleure an, spitzen sich aber erst nach etwa der Hälfte der Gesamtlänge zu.

Alle Stacheln sind nach hinten gebogen. Ihre Länge nimmt zum Telson hin leicht ab, der Vorderrand ist verstärkt. Basal erscheinen die Stacheln miteinander verbunden zu sein, ohne daß sich dabei ein Saum bildet (wie z. B. bei den Euproopiden). Die Stacheln sind relativ dicht mit langen, kräftigen, borstenartigen „Haaren“ (Setae) besetzt (Abb. 5). Ihre Länge kann 400  $\mu\text{m}$  erreichen.

Am Hinterende des Opisthosoma tritt seitlich neben dem Telsonansatz ein Paar nach außen divergierende, schmale Stacheln auf, die über die Seitenstacheln des letzten Pleurenpaares hinweglaufen (Abb. 4). Aufgrund der undeutlichen Erhaltung kann nicht gesagt werden, ob sie zur Opisthosoma-Rhachis oder zum Telson bzw. Telsongelenk gehören. Das Telson sitzt breit am Opisthosoma an und ist mehr als doppelt so lang wie Prosoma und Opisthosoma zusammen. Es trägt einen deutlichen, abgerundeten Kiel (Abb. 3), der nach hinten kontinuierlich schmaler wird. Die Ränder des Telson sind ein wenig verstärkt und tragen bis 450  $\mu\text{m}$  lange, kräftige, borstenartige „Haare“ (Setae).

**Diskussion:** Da die bisher bekannten Arten von *Bellinurus* nur unzureichend beschrieben wurden, ist eine genaue Bestimmung sehr schwer. In Hinblick auf eine Revision der Xiphosuriden und hier speziell der Bellinuriden des Karbons, muß die Bestimmung zunächst als vorläufig betrachtet werden. Das vorliegende Individuum ist nach Auffassung des Autors in die Nähe von *Bellinurus truemanii* DIX & PRINGLE 1929 zu stellen. In der Originaldiagnose für *Bellinurus truemanii* werden zwar nur vier freie Segmente angegeben, aber bereits ELLER (1938) wies darauf hin, daß bei *B. truemani* von DIX & PRINGLE (1929) und (1930) ohne Diskussion verschiedene Angaben über die Anzahl von freien und verwachsenen Segmenten

Abb. 2. *Bellinurus cf. truemanii*, Positivabdruck.

Fig. 2. Positive cast of *Bellinurus cf. truemanii*.

Abb. 3. Rhachisende mit leicht verbreitertem Endsegment und gekieltem Telson; mit MgO bedampft.

Fig. 3. Posterior end of rhachis with the slightly swollen last segment and the keeled telson, coated with MgO.

Abb. 4. Telsonansatz mit schwach erkennbaren seitlichen Stacheln (Pfeil), die über die Seitenstacheln der Pleuren ragen; unter Immersion.

Fig. 4. Joint of telson with spines crossing the spines of the last opisthosomal segments (arrow); immersed.

Abb. 5. Haare (Setae) am Rand der Seitenstacheln (Pfeile); unter Immersion mit gekreuzten Polarisatoren.

Fig. 5. Setae on the margin of the opisthosomal spines (arrows), immersed, polarized.

Abb. 6. Die Seitenstacheln der ersten zwei Pleuren sind deutlich schmaler und länger als die folgenden, Negativabdruck, unter Immersion mit gekreuzten Polarisatoren.

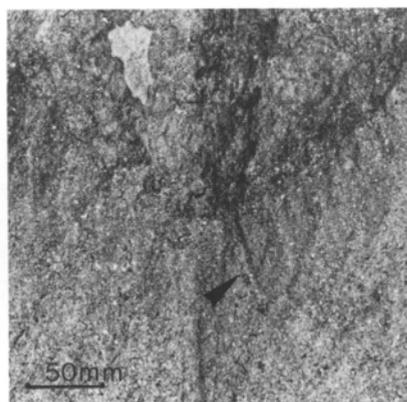
Fig. 6. Negative cast, opisthosomal spines of the first two segments are distinctly narrower and longer than the following spines; immersed, polarized.



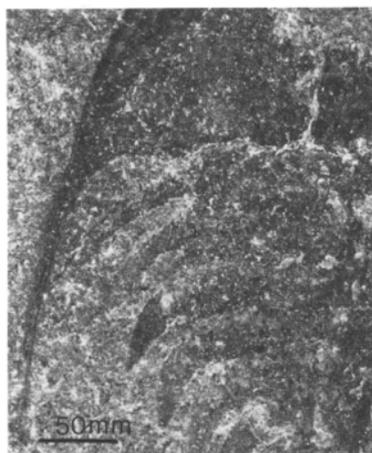
2



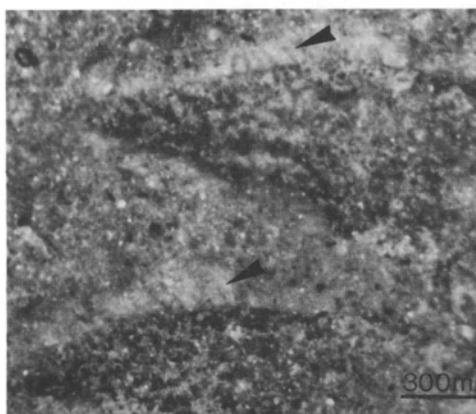
3



4



6



5

gemacht werden. Es liegt daher nahe, daß hier erhaltungsbedingte Unterschiede beschrieben wurden. Besonders auffällig sind bei *B. truemani* die im Verhältnis zum Opisthosoma sehr langen Genalstacheln. Die „Glabella“ ist auf dem Prosoma deutlich markiert, und die Augen stehen weit vorne. Die Rhachis ist relativ breit und wird nach hinten hin nur wenig schmaler. Die Pleuralstacheln sind stumpf und sichelförmig nach hinten gebogen. Das vorliegende Individuum wird aufgrund dieser Merkmale als *Bellinurus* cf. *truemani* bestimmt.

## Maße:

Gesamtlänge (ohne Telson)	16,5 mm
Prosoma	
Länge (parallel Herzlobus)	7,5 mm
Breite (entlang Hinterrand)	17,0 mm
Zwischenaugenfeldlänge	ca. 6,0 mm
Zwischenaugenfeldbreite (am Hinterrand)	ca. 5,0 mm
Zwischenaugenfeldbreite (im Bereich der ? Augen)	ca. 7,0 mm
Länge der Genalstacheln	ca. 8,0 mm
Breite des Umschlags im Frontalbereich	1,1 mm
Opisthosoma und Telson	
Anzahl der Segmente	8
Länge (Länge der Rhachis)	9,0 mm
Breite	max. 11,7 mm
Breite der Rhachis am Vorderrand	4,2 mm
Breite der Rhachis am Hinterrand	3,0 mm
Länge des Telson	> 33,5 mm
Breite des Telson am Ansatz	1,6 mm
Länge der Seitenstacheln	3,2–1,8 mm
Länge der „Haare“	min. 450 µm
Breite der „Haar“-Basen	40 µm
Anzahl der „Haare“ am Rand der Stacheln	etwa 15–20/mm

## Vergleich

Ein detaillierter Vergleich des vorliegenden Stücks mit den Beschreibungen der verschiedenen *Bellinurus*-Arten in der Literatur ist nur schwer möglich. Das liegt zum einen an den wenig ausführlichen Beschreibungen und zum anderen daran, daß biologische Merkmale von Erhaltungszuständen schwer zu unterscheiden sind. So fehlt in der Literatur der Hinweis, ob es sich bei den jeweils beschriebenen Individuen um Leichen oder um Exuvien handelt. Eine solche Unterscheidung ist allerdings schwierig, wenn die Einbettung der Exuvien direkt nach der Häutung erfolgte.

Viele Arten gründen zudem auf völlig unzureichendem Material. Nicht selten stimmen auch die Beschreibungen nicht ganz mit den angegebenen absoluten Maßen bzw. mit den Rekonstruktionen überein. Eine Revision der Gattung durch Nachuntersuchungen oder besser noch durch neue, bessere Funde an den loci typici der schon bekannten Arten ist daher geboten und wird z. Zt. von L. I. ANDERSON (Manchester) durchgeführt.

Leider ist bei dem vorliegenden Stück der zentrale Bereich des Prosoma weitgehend zerstört, so daß eindeutige Aussagen über den Verlauf der Augenleisten und damit der Form des Zwischenaugenfeldes nicht gemacht werden können. Allerdings dürfte dieser Bereich – wie bei den Euproopiden – kaum verwertbare Art- und Gattungsmerkmale liefern, weil er zu selten unverdrückt und unzerstört erhalten bleibt. So weist bereits STOERMER (1952) darauf hin, daß eine Aufspaltung der Gattung *Bellinurus* mit Hilfe des Verlaufs der Augenleisten, wie von RAYMOND (1944) vorgeschlagen, unmöglich ist (siehe auch HAUSCHKE & WILDE 1987). Während bei dem vorliegenden Stück die Augenleiste auf dem Positivabdruck weitgehend gerade zu verlaufen scheint („*Belinurus*“ im Sinne von RAYMOND 1944), ist sie auf dem

Negativabdruck deutlich nach innen gewölbt und knickt sodann nach außen zu den Augen hin ab („*Koenigiella*“ im Sinne von RAYMOND 1944).

Durch seine starke primäre Wölbung wird das Prosoma bei der Sackung sekundär verfaltet und verdrückt. So sollte die Prosoma-Wölbung im Gegensatz zur üblichen Praxis (z. B. DEMANET & VAN STRAELEN 1938; PRANTL & PRIBYL 1956) nur mit Vorsicht eingesetzt werden, zumal wenn die Frage ‚Leiche oder Exuvie‘ nicht geklärt ist. Das gleiche gilt für das Längen-Breiten-Verhältnis des Prosoma (von vielen Autoren zur Artenunterscheidung benutzt), denn es ist ebenfalls sackungsabhängig.

Die Krümmung der lateralen Stacheln könnte ebenfalls mit der Erhaltung wechseln, da die Stacheln immer einen sehr dünnen, zarten Eindruck machen. Ihre Stabilität wurde möglicherweise nur durch eine Verstärkung des Vorderrandes gewährleistet, während am Hinterrand ein ?sehnenartiges Element durch entsprechenden Zug die Haut des Stachels aufspannt. Durch diese Konstruktion dürfte es im Laufe der Fossilisation sehr leicht zu unterschiedlichen Verdrückungen kommen.

Das gilt aber nicht für die Form der Stacheln. Dies ist der deutlichste Unterschied von *B. cf. truemanii* gegenüber allen bekannten Formen. In keiner Beschreibung und auf keiner Abbildung weicht der Umriß der ersten beiden Pleuralstacheln von dem der folgenden ab. Vielmehr zeigen die Abbildungen durchgehend entweder schmale, langgestreckte Seitenstacheln (*B. reginae*, *B. bellulus* und *B. silesiacus*) oder breit-gedrungene Seitenstacheln (*B. baldwinii* oder *B. trechmannii*; siehe Zusammenstellung bei ELLER 1938).

Sehr nah scheint *Bellinurus cf. truemanii* auch der Art *B. reginae* BAILY zu stehen; aber auch hier besteht neben der unterschiedlichen Ausbildung der lateralen Stacheln ein Unterschied im Bau des Opisthosoma sowie der Rhachis. DEMANET & VAN STRAELEN (1938) bilden für *B. reginae* einen ausgeprägt dreieckigen Umriß des Opisthosoma und eine betont spitz zulaufende Rhachis ab. Bei *B. cf. truemanii* hingegen sind das Opisthosoma betont rundlich und der letzte Spindelring leicht verdickt. Außerdem scheinen die Pleuren bei *B. reginae* ohne Unterbrechung in die Seitenstacheln überzugehen, während sie bei *B. cf. truemanii* durch einen Knick deutlich abgesetzt sind. Die Abgrenzung eines „Schwanzbereichs“ (tail or caudal portion), wie für *B. reginae* angegeben, ist ebenfalls schwierig.

PRANTL & PRIBYL (1956) beschreiben mit *B. sustai* einen sehr großen Bellinuriden aus dem Westfal A des Ostrau-Karviner Reviers. Das sehr ähnlich erscheinende Stück ist aber offensichtlich stark verdrückt, so daß ein Vergleich schwierig ist. Ein wichtiger Unterschied dürfte die Lage der Augen auf der halben Länge der Augenleisten sein.

*B. arcuatus* besitzt Intergenalstacheln, was bei *Bellinurus* außergewöhnlich ist (möglicherweise handelt es sich hierbei um Vertreter der Gattung *Euproops*). Bei *B. cf. truemanii* dagegen fehlen Intergenalstacheln. Zudem soll das Telson von *B. arcuatus* deutlich kürzer sein, und es wird ein stärker verwachsener „Schwanzbereich“ ausgegliedert.

*B. koenigianus* hat kürzere Genalstacheln als *B. cf. truemanii*. Darüber hinaus ist den Abbildungen zu entnehmen, daß die Pleuren seitlich nur in Auszackungen und nicht in Stacheln enden (wie bei den meisten anderen Arten der Gattung *Bellinurus*).

Auch *B. lunatus* hat kürzere Genalstacheln und die lateralen Stacheln sind relativ schmal (wie die ersten beiden Pleuren von *B. cf. truemanii*), aber anscheinend durchgehend gleich gebaut.

*Bellinurus silesiacus* hat kürzere und kräftiger gebaute Genalstacheln als *B. cf. truemanii*. Die lateralen Stacheln und die äußeren Anteile der Pleuren sind mit einer Furche versehen. Dieses Merkmal findet sich bei mehreren Arten der Gattung *Bellinurus*, ist aber bei *B. cf. truemanii* nicht entwickelt.

Vergleiche mit den anderen bisher bekannten Arten (auch untereinander) sind aufgrund der unzureichenden Informationen nicht möglich, oder die Unterschiede sind nur graduell und auf Erhaltungszustände zurückzuführen.

## Bemerkungen

Ein bisher nicht genügend beachtetes und unzureichend untersuchtes Merkmal ist die Zahl der verwachsenen und nicht verwachsenen Pleuren. Bei *B. cf. truemanii* darf man eine relativ geringe Verwachsung annehmen. Darauf weisen die dreieckigen Bereiche am Außenrand der Pleuren hin, die wahrscheinlich dadurch entstehen, daß zwischen den divergierenden, verstärkten Rändern eine häutige Membran aufgespannt wird. Sie ist notwendig, um die Pleuren beweglich zu halten. Diese dreieckigen Felder können noch zwischen dem 6. und 7. Pleurenpaar vermutet werden. Hier zeigt sich eine enge Anbindung an die devonische Form *B. alleghanyensis*. Diese Art, die ich aufgrund des unterschiedlichen Opisthosoma-Baus nicht zur Gattung *Bellinurus* rechnen möchte (ELLER 1938 vermutet ebenfalls eine andere Gattungszugehörigkeit), steht *Bellinuroopsis* CHERNYSHEW 1933 nahe. Bei dieser Gattung sind noch alle Segmente frei gegeneinander beweglich, nur das letzte Pleurenpaar scheint zu einer Doppelpleure verwachsen zu sein. Bei der Gattung *Bellinurus* hingegen dürfte die erste Pleure als Doppelpleure ausgebildet sein; zumindest erscheint sie auf allen Abbildungen deutlich breiter als die folgenden Panzersegmente.

Neben diesen Merkmalen, die an ältere Formen anbinden, zeigen sich mit dem vergrößerten Endsegment der Rhachis bereits Anklänge an die weiter entwickelten Euproopiden. Bei dieser Gattung ist das große Endsegment ein bei allen Arten auftretendes Merkmal.

Die jetzt erstmalig fossil nachgewiesenen Randborsten (Setae) könnten bei allen Arten vorhanden gewesen sein, sind aber möglicherweise nicht erhalten oder einfach übersehen worden. Auch bei dem heutigen *Limulus polyphemus* stehen Setae besonders dicht an den Rändern und im Bereich der Kiemen (ELDRIDGE 1970). Unterschiedliche Borstendichte kann am vorliegenden Stück aufgrund der Erhaltung nicht verifiziert werden, ist aber von den Euproopiden des Nordwestdeutschen Karbons bekannt (SCHULTKA 1988).

## Zur Stratigraphischen Verbreitung

Die Gattung *Bellinurus* tritt nach bisheriger Auffassung erstmalig im Oberdevon auf. Aus dem Unterkarbon wurden bisher nur zwei Funde bekannt (JONES & WOODWARD 1899). Erst ab höherem Namur ist die Gattung häufiger belegt (siehe Tabelle 1).

*B. kiltorkensis* aus dem Oberdevon von Kilkenny (Irland) ist so fragmentarisch erhalten, daß eine sichere generische Zuordnung unmöglich ist (ELLER 1938). Bei *B. alleghanyensis* aus dem Oberdevon von Wellsvills (New York) ist die Gattungs-Zugehörigkeit ebenfalls unsicher (ELLER 1938). Wahrscheinlich handelt es sich um eine eigene Gattung der Limuniae.

Somit dürfte *B. cf. truemanii* zusammen mit *B. carteri* und den beiden – leider nur sehr kursorisch beschriebenen – Stücken von *B. grandaevus* aus Nova Scotia zu den ältesten Vertretern ihrer Gattung gehören. Der Stellung von *B. cf. truemanii* an der Evolutions-Basis der Gattung entspricht, daß – bis auf die erste völlig verschmolzene Doppelpleure – keine deutlich verwachsenen Pleuren nachweisbar sind. Allerdings sind die beiden letzten Rhachisringe miteinander verschmolzen. Dagegen wird auf das Verwachsen von mindestens 2 bis 3 Pleuren im Schwanzbereich bei jüngeren Formen immer wieder hingewiesen (WOODWARD 1866–1878; RAYMOND 1944 u. a.).

Während die Gattung *Bellinurus* an der Grenze Namur/Westfal sehr häufig ist, wird sie über dem Katharina-Horizont (Westfal A/B-Grenze) deutlich seltener und scheint an der Grenze Westfal B/C vollständig zu verschwinden. Zwar ist *Bellinurus* auch in Ibbenbüren mehrfach belegt (Haldenfunde), aber erst seitdem der Bergbau verstärkt im Westfal B umgeht. Im Westfal D und in höheren Schichten ist *Bellinurus* bisher unbekannt.

Ein ähnliches Bild ergibt sich z. B. im Karbonbecken von Südwaales, wo die Gattung im Westfal A und B vielfach gefunden wurde (DIX & PRINGLE 1929, 1930). Wie im nordwest-

Tabelle 1. Auflistung der in der Literatur erwähnten Arten der Gattung *Bellinurus*. ? = Zugehörigkeit zur Gattung *Bellinurus* ist fraglich.

Art	Autor	Stratigraphie	Fundort
? <i>B. kiltorkensis</i>	BAILY 1869	Oberdevon	Kilkenny, Irland
? <i>B. alleghanyensis</i>	ELLER 1938	Upper Devonian	Wellsville, New York, USA
<i>B. carteri</i>	ELLER 1942	Upper Devonian	Hanley Quarry, Pennsylvania, USA
<i>B. grandaevus</i>	JONES & WOODWARD 1899	Unterkarbon	Colchester County, Nova Scotia, Kanada
<i>B. pruvostii</i>	STAINIER 1938	hohes Namur	Wyverheide, Helchteren- Zolder, Belgien
<i>B. silesiacus</i>	ROEMER 1883	hgd. Sattelflöz Namur C	Oberschlesien, Polen
<i>B. arcutus</i>	BAILY 1863	Coal Measures, oberes Namur/tiefes Westfal A	Bilboa Colliery, Irland
<i>B. reginae</i>	BAILY 1853	Coal Measures, oberes Namur/tiefes Westfal A	Bilboa Colliery, Irland
<i>B. lunatus</i>	PARKER 1907	Namur-Westfal A/B ? Grenze	
<i>B. sustai</i>	PRANTL & PRIBYL 1956	Westfal A	Skupina Huberta, Tschechoslowakei
<i>B. concinnus</i>	DIX & PRINGLE 1929	Westfal A/B Grenze	Ystradgynlais, Süd Wales, GB
<i>B. longicaudatus</i>	WOODWARD 1907	mid. Coal Measures Westfal	Rochdale, Lancashire, GB
<i>B. koenigianus</i>	WOODWARD 1872	Westfal B	Dudley-coalbasin, West Midlands, GB
<i>B. baldwinii</i>	WOODWARD 1907	mid. Coal Measures Westfal	Spath, near Rochdale, Lancashire, GB
<i>B. bellulus</i> = <i>B. trilobitoides</i>	KÖNIG 1851*	„pennystone“, iron- stone, Westfal	Dudley und Coalbrookdale, Shropshire, GB
<i>B. carwayensis</i>	DIX & PRINGLE 1929	tiefes Westfal B	Carmarthenshire, Süd Wales, GB
<i>B. morganii</i>	DIX & PRINGLE 1930	Westfal B	Cefn Coed, Süd Wales, GB
<i>B. truemanii</i>	DIX & PRINGLE 1929	Westfal B	Cwmgorse, Süd Wales, GB
<i>B. trechmannii</i>	WOODWARD 1918	similis-pulchra-Zone Westfal B/C (siehe POLLARD 1969)	Claxheugh, Sunderland, Durham County, GB

\* MORRIS 1980 weist nach, daß das gültige Veröffentlichungsjahr von *B. bellulus* 1851 und nicht 1820 lauten muß. Somit stammt die erste gültige Veröffentlichung von PICHET (1846), der die Gattung *Bellinurus* nennt (lt. frdl. schriftl. Mitt. L. I. ANDERSON, Manchester).

deutschen Karbon wird sie ab dem Westfal B seltener und wird durch Euproopiden sowie deren Deszendenten (z.B. *Liomesaspis*, *Pringlia* u. a.) ersetzt.

### Aussagen zur Palökologie

Das stratigraphisch auffällig eng begrenzte Auftreten von *Bellinurus* dürfte faziell gesteuert sein. Überregionale Umwelt-Veränderungen waren möglicherweise auch der Auslöser für das Aussterben der Gattung.

Verursacht wurden diese Veränderungen möglicherweise durch die sich langsam verstärkenden tektonischen Bewegungen gegen Ende des Karbons. Die ehemals zusammenhängenden, riesigen Tiefländer, die den Liefergebieten vorgelagert waren, wurden in kleinräumigere topographische Einheiten zerlegt, wodurch den Bellinuriden der Lebensraum entzogen wurde.

Häufige Begleiter der Bellinuriden sind Süßwassermuscheln und Conchostraken, seltener Pflanzenreste. Das haben auch DIX & PRINGLE (1929, 1930) oder VAN DER HEIDE (1953) beobachten können. Wenn Pflanzenreste auftreten, handelt es sich zudem meist um Pflanzenhäcksel. Die größte Ausnahme bildet die unmittelbare Vergesellschaftung von *Bellinurus* mit marinen Fossilien. VAN DER HEIDE (1953) untersuchte eine Vielzahl von Funden aus verschiedenen Niveaus, worunter sich nur zwei marine Vorkommen befanden. Auch PRUVOST (1927) erwähnt einen Bellinuriden, *B. bellulus*, aus dem als marin gedeuteten Flözleeren von Limburg. Aufgrund der übrigen ihm zugänglichen Funde aus Südwasserablagerungen sieht er *Bellinurus* als euryhaline Form an. Nach den Abbildungen bei VAN DER HEIDE (1953) wie auch bei PRUVOST (1927) zu urteilen, ist die Erhaltung der Fossilien relativ schlecht und fragmentarisch, so daß man eine Verschwemmung in die marinen Schichten annehmen könnte.

Auf die Nähe mariner Ingressionen wird allerdings fast immer hingewiesen. Auch im Ruhrkarbon ist auffällig, daß die Bellinuriden ausgerechnet in dem stratigraphischen Abschnitt auftreten, in dem auch marine Ingressionen besonders häufig sind. In den älteren, rein marinen Schichten des Karbons fehlen sie genauso wie in den jüngeren, kaum noch marin beeinflussten Folgen.

Die Nähe zu den marinen Horizonten könnte zu der Ansicht führen, daß es sich bei den Bellinuriden um ein Element der marinen Salzwasser- oder zumindest Brackwasser-Fauna handelt (WOODWARD 1918). Im Gegensatz dazu wären die Euproopiden als aquatische-terrestrische Formen anzusehen, die nie mit Bellinuriden zusammen auftreten. Zudem finden sich die Euproopiden – ganz im Gegensatz zu den Bellinuriden – vornehmlich in Pflanzenschiefen und vergesellschaftet mit den typischen Vertretern einer festländischen Lebewelt (Insekten, Myriapoden-Verwandte u. a.). FISHER (1979) nimmt sogar eine weitgehend subaerische Lebensweise an. Darüberhinaus weist er auf die Ähnlichkeiten der Genalstacheln und des Telsons mit Lycopsidenblättern hin sowie auf morphologische Übereinstimmungen mit der Spinne *Maiocercus carbonis*. Er deutet diese Übereinstimmungen als Mimese oder Mimi-ry. So finden sich auch im nordwestdeutschen Raum in den Euproops-führenden Schichten nur relativ selten aquatische Faunen (z. B. Süßwassermuscheln; SCHULTKA 1988). Im Gegensatz zu WOODWARD zählen die meisten Autoren *Bellinurus* dennoch von jeher zur „kontinentalen Fauna“ (PRUVOST 1930; VAN DER HEIDE 1951; SCHWARZBACH 1962 u. a.).

Alle verfügbaren Daten zeigen, daß *Bellinurus* fast ausschließlich in Süßwasser-Sedimenten vorkommt. Das feinkörnige Sediment, die Begleitfauna, die Erhaltungsweise der Begleitflora sowie der extrem lange Schwanzstachel von *Bellinurus* weisen darauf hin, daß diese Gattung frei schwimmend im uferferneren Bereich lebte. Das heißt, *Bellinurus* brauchte offensichtlich größere und tiefere Wasserkörper, um sich entwickeln zu können. Solche Verhältnisse waren ganz besonders während der Phasen mariner Ingressionen zu erwarten. Durch den Anstieg des Meeresspiegels muß es zu einem erheblichen Süßwasserstau in den zurückliegenden Tiefländern gekommen sein, was zu idealen Lebensverhältnissen für die Gattung *Bellinurus* führte. Hier besteht ein einsichtiger, wenn auch indirekter Bezug zu marinen Ingressionen und erklärt das auffällige Fehlen dieser Tiergruppe in den intramontanen Becken.

### Danksagung

Herrn G. SOMMER (Fröndenberg) bin ich zu besonderem Dank für die Überlassung des hier vorgestellten Stückes verpflichtet. Es ist das Ergebnis seiner langjährigen, schichtbezogenen und intensiven Sammlerarbeit in der ehemaligen Ziegelei Voßacker und einer Abgrabung am Küchenberg im Raum Fröndenberg. Darüber hinaus begleitete er den Verfasser bei Geländebegehungen. Herrn Dr. J. NIEMEYER

(Münster) sei für die Vermittlung von Stücken sowie für organisatorische Hilfestellungen und Herrn Dr. G. KRATZ (Münster) für die Übersetzung eines tschechischen Textes herzlich gedankt. Den Herren H. HASS (Münster), Dr. V. WILDE (Göttingen), Dr. N. HAUSCHKE (Münster) und besonders Dr. C. BRAUCKMANN (Wuppertal), Prof. Dr. A. SEILACHER (Tübingen) sowie Dr. L. I. ANDERSON (Manchester) danke ich für hilfreiche Diskussionen und die Durchsicht des Manuskripts. Ganz besonderer Dank aber gebührt meinen Eltern und Schwiegereltern, die durch ihre jahrelangen finanziellen und ideellen Zuwendungen diese Arbeit überhaupt erst möglich gemacht haben.

### Literatur

- DEMANET, F. & STRAELEN, V. VAN 1938. Faune Houillère de la Belgique. – [In:] RENIER, A.; STOCKMANS, F.; DEMANET, F. & STRAELEN, V. VAN. Flore et Faune Houillères de la Belgique: 99–246, 102 Abb. Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Bruxelles.
- DIX, E. & PRINGLE, J. 1929. On the fossil Xiphosura from the South Wales Coalfield with a note on the myriapod *Euphoberia*. – Geological Survey of Great Britain, Summary of Progress 1928 (2): 90–114, 16 Abb., London.
- 1930. Some coal measure arthropods from the South Wales Coalfield. – Annals and Magazine of Natural History, Ser. 10, 6: 136–144, 4 Abb., 1 Tab., London.
- ELDRIDGE, N. 1970. Observations on burrowing behavior in *Limulus polyphemus* (Chelicerata, Merostomata), with implications on the functional anatomy of trilobites. – American Museum Novitates 2436: 1–17, 4 Abb., New York.
- ELLER, E. R. 1938. A review of the xiphosuran genus *Bellinurus* with the description of a new species, *B. alleghanyensis*. – Annals of the Carnegie Museum 27: 129–150, 1 Abb., 6 Taf., Pittsburgh.
- FISHER, D. C. 1979. Evidence for subaerial activity of *Euproops danae* (Merostomata, Xiphosurida). [In:] NITECKI, M. H. (ed.) Mazon Creek Fossils: 379–447, 9 Abb., Academic Press, London.
- HAUSCHKE, N. & WILDE, V. 1987. *Paleolimulus fuchsbergensis* n. sp. (Xiphosura, Merostomata) aus der oberen Trias von Nordwestdeutschland, mit einer Übersicht zur Systematik und Verbreitung rezenter Limuliden. – Paläontologische Zeitschrift 61 (1/2): 87–108, 10 Abb., Stuttgart.
- HEIDE, S. VAN DER 1951. Les arthropodes du terrain houiller du Limbourg méridional (excepté les scorpions et les insectes). – Mededeelingen van de Geologische Stichting, Uitkomsten, Ser. C, IV, 3 (5): 84 S., 2 Tab., 10 Taf., Maastricht.
- JONES, R. T. & WOODWARD, H. 1899. Contributions to fossil Crustacea. – The Geological Magazine 6: 388–395, 1 Taf., London.
- MORRIS, S. F. 1980. Catalogue of the Type and Figured Specimens of Fossil Crustacea (excl. Ostracoda), Chelicerata, Myriada and Pycnogonida in the British Museum (Natural History). – Publication 828: 53 S., 3 Taf., Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- PICOTET, J. F. 1846. Traité élémentaire de paléontologie ou Histoire naturelle des animaux fossiles considérés dans leurs rapports zoologiques et géologiques, 2. – J.-G. Fick, Genève.
- PRANTL, F. & PRIBYL, A. 1956. Ostrorepi (Xiphosura) ceskoslovenskeho karbonu. – Sborník ústředního ústavu geologického 22: 379–393, 2 Abb., 2 Taf., Prag.
- PRUVOST, P. 1927. Distribution de la faune continentale dans le terrain houiller du Limbourg. – Jaarsverslag Geologisch Bureau van het Nederlandse Mijngebiet Heerlen 1926: 78–81, 1 Tab., Heerlen.
- 1930. La faune continentale du terrain houiller de la Belgique. – Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique 44: 1–282, 9 Abb., 14 Taf., Bruxelles.
- RAYMOND, P. E. 1944. Late Paleozoic Xiphosurans. – Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 94 (10): 475–508, 11 Abb., 2 Taf., Cambridge, Mass.
- SCHÄFER, W. 1964. Aktuopaläontologische Beobachtungen. 2. Zur Fossilisation von *Limulus*. – Natur und Museum 94: 98–104, 5 Abb., Frankfurt.
- SCHULTKA, S. 1988. Beiträge zur Paläontologie der terrestrischen Räume unter besonderer Berücksichtigung des Ibbenbüren-Osnabrücker Karbons. – Inaugural-Dissertation an der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster: 149 S., 74 Abb., 5 Tab., Münster.
- SCHWARZBACH, M. 1962. Die Merostomata aus dem niederrheinisch-westfälischen Oberkarbon. – Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalen 3 (2): 803–818, 12 Abb., 1 Tab., 1 Taf., Krefeld.
- STOERMER, L. 1952. Phylogeny and taxonomy of fossil horseshoe crabs. – Journal of Paleontology 26 (4): 630–639, 2 Abb., Tulsa.
- WOODWARD, H. 1878. A monograph of the British fossil Crustacea, belonging to the Order Merostomata. – Palaeontographical Society, Monographs: 263 S., 82 Abb., 36 Taf., London.
- 1918. Notes on some fossil arthropods from the Carboniferous rocks of Cape Breton, Nova Scotia. – The Geological Magazine, N.S. 6, 5: 462–471, 5 Abb., London.

Eingang des Manuskriptes am 21. November 1993;  
Annahme des Manuskriptes durch die Schriftleitung am 29. Dezember 1993.