

Geyer, G.,

1996

## The Moroccan fallotaspid trilobites revisited

GERD GEYER

GEYER, G. 1996. The Moroccan fallotaspid trilobites revisited. - *Beringeria* 18: 89-199, 69 figs., 7 tabs.; Würzburg.

**Abstract.** Restudy of the type material and numerous additional specimens of *Fallotaspis*, *Choubertella*, and *Daguinaspis* from Morocco suggest several changes in the species-level taxonomy of these genera. Most of HUPE'S (1953a) six species of *Fallotaspis* appear to represent valid species. However, *Fallotaspis planospinosa* is represented by a poorly preserved specimen, and the species is to be restricted to the holotype. *Fallotaspis longispina* HUPE, 1953, and *F. longa* HUPE, 1953, are both junior synonyms of *Olenellus bondoni* Neltner & Poctey, 1950, and the valid name is *Fallotaspis bondoni* (Neltner & Poctey, 1950). *Choubertella lata* HUPE, 1953, is a subjective junior synonym of *C. spinosa* HUPE, 1953, and *C. crassioculata* HUPE, 1953, is known only from the holotype, which probably represents a juvenile cephalon. Of HUPE'S five species of *Daguinaspis*, *D. latifrons* HUPE, 1953, *D. subabadiei* HUPE, 1953, and *D. subabadiei* HUPE, 1953, are regarded as junior subjective synonyms of the type species, *D. ambroggii* HUPE & Abadie, 1950. *Daguinaspis* (*Epidaguinaspis*) *angusta* HUPE, 1953, and *D. (Eodaguinaspis) abadie* HUPE, 1953, are both only known from the holotypes and are dubious. Neither of the subgenera *Eodaguinaspis* and *Epidaguinaspis* appears to be valid or required for a subdivision of the genus *Daguinaspis*, and they are rejected herein. *Fallotaspis inexpectatus* n. sp. is newly established.

The Siberian species *Fallotaspis sibirica* REPINA, 1965, and *F. explicata* REPINA, 1965, represent the new genus *Repinaella*. Together with the genera *Profallotaspis* REPINA, 1965, and *Lenallina* REPINA, 1990, earlier assigned to the Fallotaspidae, it is assigned to the family Archaeaspididae.

The fallotaspid trilobites *Eofallotaspis*, *Fallotaspis*, *Choubertella*, and *Daguinaspis* are closely related phylogenetically. As a consequence, their stratigraphic occurrence gives some evidence for their order of descent. They are the index fossils of the lower four zones of the biostratigraphical zonation for southern Morocco and are indicative and characteristic of the Issendalen Stage. However, the genus *Fallotaspis* has a long stratigraphical range, which includes part of the *Eofallotaspis* Zone and does not define a limited time range useful for international correlations.

The olenelloid and redlichoid phylogeny is reevaluated. A number of morphologic aspects, as well as the presence of a protaspid larva and the stratigraphic occurrences, strongly suggest a systematic differentiation of fallotaspid and olenellid trilobites. Fallotaspid trilobites are regarded as the ancestors of the such redlichids as *Lemdadella*. Olenellids and holmiids, in contrast, represent a different lineage that appears to have given rise to the Xystriduridae.

Important differences between *Fallotaspis* with *Choubertella* and *Daguinaspis* are due to the reduced width of the cephalon in both *Choubertella* and *Daguinaspis*. As a result, extended genal spines are absent in *Choubertella* and *Daguinaspis* and indicate a modification of the ancestral body plan of *Fallotaspis*. The characters visible on the carapace present a mosaic of features known from different olenelloid and redlichoid taxa and do not per se readily define the group. Details on the general morphology and its functional aspects, including aspects of the general body plan, glabella, cephalic border and frontal area, eye orientation and size, genal ridges and »metaparian suture«, doublure, rostral plate, cephalic segmentation, thorax, pygidium, and cuticular ornament, are described in detail and considered in developing a phylogenetic systematics of these trilobites. The visual surface of the three genera is in a vertical position with its lower and upper margin parallel to the ventral surface of the cephalic border that lay in a horizontal position during life. Investigation of intergenal ridges, posterior ocular lines, and associated fractures indicate that the "metaparian suture" of the fallotaspids does not exist and this type of "suture" is mimiced by cracks, which commence at the posterior end of the visual surface. In *Choubertella* and *Daguinaspis*, the visual surface was considerably elevated above the cephalic border, and this leads to the assumption that *Choubertella* and *Daguinaspis* preferably lived on soft substrate as »mud creepers«. The relief of the ocular lobe helped the animals keep the eyes beyond the sediment. In general, morphologic reevaluation leads to an understanding of the differences between these species and genera and to elucidating evolutionary patterns among the Fallotaspidae, and to determining important differences between them and the olenelloid and holmiid trilobites. Reconstruction of exuviation supplies additional data.

The articulation of the thoracic segments of *Fallotaspis* includes a combination of a flange joint with articulating processes at the axial furrows with fulcra and corresponding swellings that acted as limiting marginal connective devices. This articulation permitted an incomplete cylindrical enrollment. Additional discussions summarize facts on the autecology and synecology of *Fallotaspis*, *Choubertella*, and *Daguinaspis*. A protaspid larva of *Fallotaspis* is described for the first time. Its shape suggests a benthic mode of life. A meraspid cephalon of *Choubertella* indicates both a well developed intergenal spine and a genal spine that is reduced to a rudimentary structure in adult individuals.

The sclerites of *Fallotaspis*, *Choubertella*, and *Daguinaspis* are usually affected by complex diagenetic as well as taphonomic processes, and their composition differs largely from the original composition of the cuticles. In different lithofacies, the exoskeletal composition was specifically altered. The main effect on the mode of preservation results from different grain sizes of the siliciclastic sediments. All of the specimens preserved in fine-grained sandstones and siltstones are composite-molds. In the usual type of preservation in shale, the primary cuticular substances and fabrics were destroyed and replaced by such mixed components as argillaceous, phosphatic, and ferritic minerals. Preservation features and the mode of deformation lead to the assumption that the cuticle of *Fallotaspis* was slightly less calcified or that the cuticular calcite was more unstable by comparison with redlichoid or ellipsocephalid trilobites.

The circumocular sutures in *Eofallotaspis*, *Fallotaspis*, *Choubertella*, and *Daguinaspis* are frequently the locus of additional fractures, which tend to align with the major axes of the cephalon and resulting compactional vectors, a phenomenon that is not paralleled in trilobites with well developed facial suture. This, in turn, shows the importance of a well developed facial suture in larger trilobites. Fractures at the anterior end of the eye and from the posterior end of the eyes to the posterior cephalic rim are primitive stages of a facial suture. Such fractures may hardly be distinguishable from »real« sutures.

Most strata with specimens of *Fallotaspis*, *Choubertella*, and *Daguinaspis* contain isolated or articulated remains of individuals, but do not show indication of any notable sorting. Hence, most assemblages appear to be undisturbed by any kind of sedimentological or predator/scavenger activity. Beds with abundant assemblages of specimens of *Daguinaspis* in the Amoulek and Tazemmourt sections are a remarkable exception, and sedimentological as well as taphonomical facts suggest a pronounced post-mortem size- and shape-sorting due to lateral transport.

Quantitative statistical analyses were used to define the morphologic variation in the three genera *Fallotaspis*, *Choubertella*, and *Daguinaspis*. They include primarily regression analyses, as well as multidimensional scaling. In addition, the wealth of data allow reinvestigation of earlier statistical tests on *Olenus* from Sweden, which turned out to be apparently insignificant.

■ Lower Cambrian, fallotaspid trilobites, systematic, taxonomy, morphology, mode of life, molting, autecology, synecology, preservation, taphonomy, environment, biostratigraphy, Morocco.

**Zusammenfassung:** Untersuchung des Typusmaterials und vieler zusätzlicher Exemplare der Arten von *Fallotaspis*, *Choubertella* und *Daguinaspis* aus Marokko ergab einige Änderungen für die taxonomischen Konzepte einiger Arten dieser Gattungen. Die meisten der sechs von HUPE (1953a) begründeten Arten repräsentieren valide Taxa. *Fallotaspis planospinosa* HUPE 1953 ist aber nur durch ein einzelnes, schlecht erhaltenes Exemplar belegt und muß auf den Holotyp beschränkt werden. *Fallotaspis longispina* HUPE 1953 und *F. longa* HUPE 1953 sind beides jüngere Synonyme von *Olenellus bondoni* Neltner & Poctey 1950, und der gültige Name ist *Fallotaspis bondoni* (Neltner & Poctey 1950). *Choubertella lata* HUPE 1953 ist ein subjektives, jüngeres Synonym von *C. spinosa* HUPE 1953, und *C. crassiculata* HUPE 1953 ist nur vom Holotyp sicher bekannt, der vermutlich ein juveniles Cephalon darstellt. Von HUPES fünf Arten von *Daguinaspis* sind *D. latifrons* HUPE 1953, *D. subabadiei* HUPE 1953 und *D. subabadiei* HUPE 1953 als jüngere subjektive Synonyme der Typusart, *D. ambroggii* HUPE & Abadie 1950 anzusehen. *Daguinaspis (Epidaguinaspis) angusta* HUPE 1953, and *D. (Eodaguinaspis) abadiei* HUPE 1953 sind beide nur von den Holotypen bekannt und zweifelhafte Arten. Keine der beiden Untergattungen *Eodaguinaspis* und *Epidaguinaspis* erscheint valid oder für eine Unterteilung der Gattung *Daguinaspis* nötig, und sind werden hierin einge-zogen. *Fallotaspis inexpectatus* n. sp. ist eine neue Art aus der *Antalasia hollardi*- und der *A. gutta-pluviae*-Zone.

Die sibirischen Arten *Fallotaspis sibirica* Repina 1965 und *F. explicata* Repina 1965 repräsentieren die neue Gattung *Repinaella*. Zusammen mit den Gattungen *Profallotaspis* Repina 1965 und *Lenallina* Repina 1990, die bisher zu den Fallotaspidinae gestellt wurden, wird sie der Familie Archaeaspididae zugeordnet.

Die fallotaspididen Trilobiten *Eofallotaspis*, *Fallotaspis*, *Choubertella* und *Daguinaspis* sind phylogenetisch eng verwandt. Ihr stratigraphisches Auftreten belegt somit eine Abstammungsfolge. Die Gattungen sind Leitfossilien für die untersten vier biostratigraphischen Zonen in Süd-Marokko und charakteristisch für die Issandalen-Stufe. Die Gattung *Fallotaspis* besitzt aber eine lange stratigraphische Reichweite, die einen Teil der *Eofallotaspis*-Zone einschließt, und kennzeichnet keinen begrenzten Zeitabschnitt, der für eine internationale Korrelierung brauchbar ist.

Die Stammesgeschichte der olenelloiden und redlichioiden Trilobiten wird revidiert. Eine Anzahl von morphologischen Merkmalen sowie das Vorhandensein einer Protaspis-Larve und das stratigraphische Auftreten deutet stark auf eine geringe systematische Verwandtschaft von Fallotaspididen und Olenelliden hin. Fallotaspidide Trilobiten sind mit größter Sicherheit die Ahnen von Redlichiden wie *Lemdadella*. Olenelliden und Holmiiden repräsentieren dagegen eine andere phylogenetische Linie, die unter anderem die Xystridriden hervorgebracht zu haben scheint. Wichtige Unterschiede zwischen *Fallotaspis* und *Choubertella* sowie *Daguinaspis* erklären sich aus der reduzierten Breite des Cephalon in den Gattungen *Choubertella* und *Daguinaspis*. Daraus resultiert das Fehlen von gut ausgebildeten Wangenstacheln, was gleichzeitig eine Modifikation des ursprünglichen Bauplans von *Fallotaspis* belegt. Die auf dem Carapax sichtbaren Details repräsentieren ein Mosaik von Merkmalen, die von verschiedenen olenelloiden und redlichiden Trilobiten bekannt sind und nicht *per se* eine Gruppe diagnostizieren. Details der generellen Morphologie und ihre funktionellen Aspekte einschließlich funktioneller Aspekte des Bauplans, der Glabella, des Saums und des vorderen Cephalons, von Orientierung und Größe der Augen, der Wangenleisten und der »metaparen Suture«, von Thorax, Pygidium und Ornamentation der Kutikula, werden detailliert in Hinblick auf morphologische Besonderheiten und phylogenetischer Bedeutung besprochen. Die Sehfläche ist bei allen drei Gattungen vertikal und hat Ober- und Unterkanten, die parallel zur Ventralseite des Kopfsaums verlaufen, welcher in Lebensstellung horizontal dem Substrat aufliegt. Die Untersuchung von Intergenal-Linie, hinterer Augenlinie und mit ihnen vergesellschafteter Brüche des Cephalons zeigt, daß die "metapare Suture" der Fallotaspididae nicht existiert und daß dieser "Suturetyp" durch Frakturen, die an Vorder- und Hinterende der Sehfläche beginnen, vorgetäuscht wird. Bei *Choubertella* und *Daguinaspis* überragte die Sehfläche deutlich den Saum, was nahelegt, daß *Choubertella* und *Daguinaspis* bevorzugt als »Schlammbewohner« auf weichem Substrat lebten. Das Relief der Augendeckel half den Tieren, die Augen über der Sedimentoberfläche zu halten. Generell helfen die morphologischen Untersuchungen, ein Verständnis für die Unterschiede zwischen den Arten und Gattungen zu entwickeln und erhellen die evolutionären Muster innerhalb der Fallotaspididae. Sie helfen darüberhinaus, wichtige Unterschiede zwischen ihnen und den olenelloiden und fallotaspididen Trilobiten zu erkennen. Rekonstruktionen von Häutungsresten liefern zusätzliche Daten.

Die Verbindung der Thoraxsegmente von *Fallotaspis* ist eine Kombination aus einem Nutkontakt und Fulcrum mit korrespondierenden Schwellungen, die als marginale Verbindungshilfen die Bewegung limitierten. Diese Artikulation erlaubte nur eine unvollständige zylindrische Einrollung. Weitere Ausführungen behandeln Fakten zur Autökologie und Synökologie von *Fallotaspis*, *Choubertella* und *Daguinaspis*. Erstmals wird eine Protaspis-Larve von *Fallotaspis* beschrieben. Ihre Gestalt läßt eine benthische Lebensweise vermuten. Ein meraspides Cephalon von *Choubertella* zeigt sowohl einen gut entwickelten Intergenal-Stachel als auch einen Wangenstachel, der bei adulten Individuen zu einer rudimentären Struktur reduziert ist.

Die Sklerite von *Fallotaspis*, *Choubertella* und *Daguinaspis* sind gewöhnlich durch komplexe diagenetische und taphonomische Prozesse überprägt, und ihre Zusammensetzung ist gegenüber der ursprünglichen Zusammensetzung der Kutikula stark verändert. In ver-

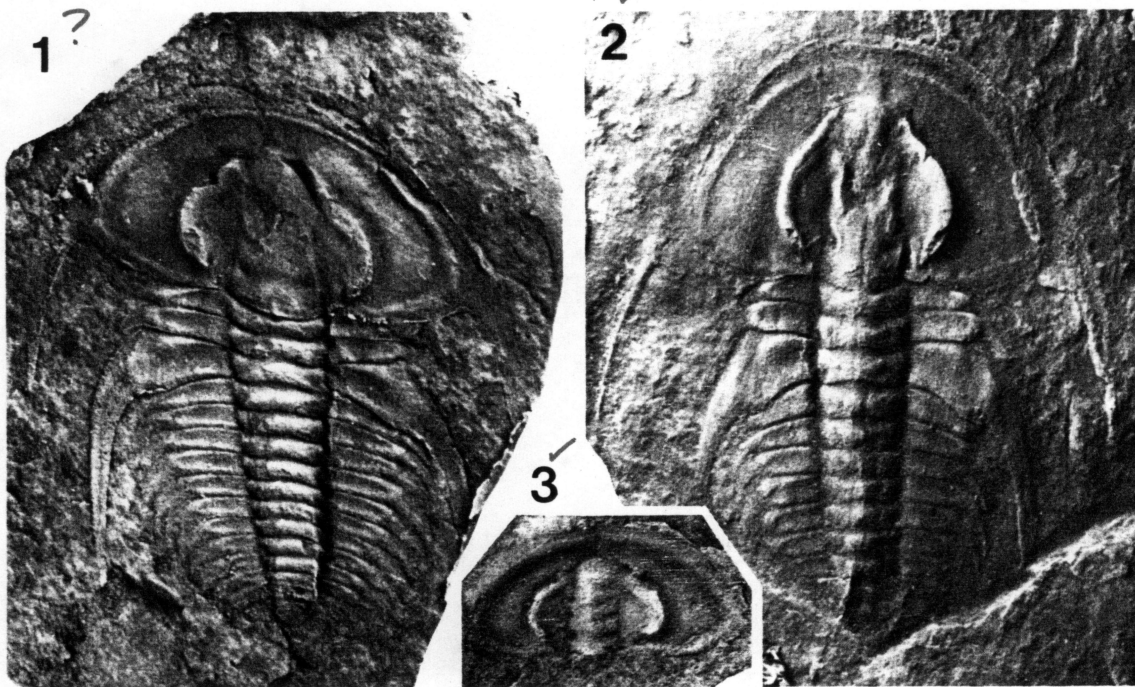


Fig. 56. *Fallotaspis* n. sp. Campito Formation, Montenegro Member, White Mountains, California. 1, UCLA CN 3485; incomplete dorsal carapace, latex cast (NELSON, 1976, pl. 1, fig. 5). Blanco Mountain section, sample horizon BM 3, x 3.5. 2, UCLA CN 3488; incomplete dorsal carapace, latex cast (NELSON, 1976, pl. 1, fig. 2). Blanco Mountain section, sample horizon BM 2; x 3.5. 3, LB BM2#2; incomplete juvenile cephalon with subcylindrical glabella. Blanco Mountain section, sample horizon BM 2; x 4.

*lotaspis bondoni* (NELTNER & POCTEY, 1950). *Fallotaspis bondoni* and *Fallotaspis plana* HUPE, 1953, represent fairly common species, whereas *Fallotaspis typica* HUPE, 1953, the type species of the genus, is a rare species that is only known from the type material from Tazemmourt. *Fallotaspis planospinosa* is based on a deformed cephalon that does not permit detailed comparison, and hence has to be restricted to the holotype. *Fallotaspis tazemmourtensis* HUPE, 1953, is a characteristic species with a distinct stratigraphic range that defines the *Fallotaspis tazemmourtensis* Zone.

The characteristic specific features are explained below for each species. Table 7 presents an overview of the features for larger cephalons of adult individuals. Not included in this discussion are HUPE's *nomina nuda*: *Fallotaspis acuta* (most probably identical with *F. tazemmourtensis*), *F. perarmata*, and *F. typica* var. *armata* of HUPE (1959).

All of the well-preserved Moroccan species exhibit genal ridges (anterior ocular line, partly genal ridge), which are absent in forms from the western United States that have been placed under *Fallotaspis* (Fig. 56). Except for these genal ridges, there is no useful and valuable character to distinguish the Californian

from the Moroccan material. Taking into account the fact that some well preserved smaller specimens from Morocco do not possess these genal ridges the Californian material can be placed into *Fallotaspis*.

The Siberian species assigned to the genus, in contrast, require a separate discussion. *Fallotaspis sibirica* REPINA, 1965 (in KHOMENTOVSKIJ & REPINA, 1965: pl. III, figs. 1-6) and *Fallotaspis explicata* REPINA, 1965 (in KHOMENTOVSKIJ & REPINA, 1965: pl. III, figs. 9-11) do not represent species of *Fallotaspis* but the archaeaspidid genus *Repinaella* n. gen. (see below). In addition to the archaeaspidid type of cephalic convexity, these species are clearly distinguished from the Moroccan and also from the Californian and Nevada species by the absence of well defined lateral nodes on the occipital ring, the straight and transverse posterior rim of the cephalon, and the presence of faint nodes on the posterior border behind the ocular lobes. One specimen of *Repinaella sibirica* show a partially preserved thorax, in which the third segment is not macropleural as in *Fallotaspis*. As distinct from the Laurentian forms, *R. sibirica* has a distinct anterior ocular line like the Moroccan species. *Fallotaspis* sp. as figured by EGOROVA et al. (1983: pl. XXXVII, fig.

*this is Nelson MS not 1976*

LACMIP  
7363

Clen  
has.

Missing?

Clen  
has?