

# Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen

Ein Überblick

(1. Teil)

Von

**Jost Wiedmann, Tübingen**

Mit Tafel 1 und 2 und 13 Abbildungen im Text



**Zusammenfassung:** Die in den letzten Jahren vorgelegten recht verschiedenartigen Entwürfe zur Stammesgeschichte und zum System der Neoammonoideen sind grundsätzlich zweierlei Art. Entweder gehen sie von einer rein oberflächlichen morphologischen Betrachtung der Adultformen aus oder sie bedienen sich verfeinerter morphogenetischer Methoden und verfolgen die Einzelmerkmale in ihrer onto/phylogenetischen Entwicklung. Im Zentrum dieser morphogenetischen Untersuchungen stehen die lobenontogenetischen Studien O. H. SCHINDEWOLF's (1961, 1962, 1964, 1965), deren bisher erschienene Lieferungen die Konservativstämme der Phylloceraten und Lytoceraten, die Heteromorphen und die Masse der jurassischen Ammonitina behandelt haben.

Diese Methoden schienen in der Kreide bisher nicht anwendbar (J. WIEDMANN 1963), so

lange wir mit ihrer Hilfe versuchten, die Richtigkeit der bisherigen systematischen Vorstellungen (E. BASSE 1952, C. W. WRIGHT 1957) zu beweisen. Neuere Untersuchungen lassen nun ganz im Gegenteil die überragende Bedeutung der lobenontogenetischen Methode und die absolute Unbrauchbarkeit rein morphologischer Betrachtungsweise erkennen. Zur Kontrolle wurde die fröhontogenetische Gehäuse-Entwicklung mit in die Betrachtung einbezogen. Damit stellt sich — unter Einbeziehung der bisherigen Ergebnisse SCHINDEWOLF's — die Geschichte der Neoammonoideen in ihren Grundzügen wie folgt dar:

Sowohl Phylloceraten als auch Lytoceraten sind bereits in der höheren Trias nebeneinander vertreten und auf frühe Ussuritidae zurückzuführen. Die Phylloceratina müssen als stammesgeschichtlich sterile Gruppe betrachtet werden, die nahezu unverändert durch Jura und Kreidepersistiert. Eine iterative Ableitung lytoceratider oder ammonitider Descendenter ist nicht aufrechtzuerhalten.

Die Lytoceratina haben dagegen zwei in sich geschlossene Entwicklungsreihen höherer systematischer Rangordnung hervorgebracht. Einmal haben sich an der Basis des Jura von ihnen die echten Ammonitina abgespalten, in die nunmehr auch Psilocerataceae, Haplocerataceae, Perisphinctaceae und Desmocerataceae (!) eingeschlossen werden können. Dieser Stamm ist sehr wahrscheinlich monophyletischen Ursprungs, wenn wir die

„unechten Hopliten“ (d.h. Douvilleiceratidae, Trochleiceratidae, Deshayesitidae) ausschließen. Ihn charakterisiert eine progressive Entwicklungstendenz. Gleichfalls in den Lytoceraten wurzelt sehr wahrscheinlich eine zweite Entwicklungsserie, die im höchsten Jura einsetzt und durch eine Regressiventwicklung gekennzeichnet ist. Es ist dies die formenreiche Gruppe der Heteromorphen, in die nun auch die „unechten Hopliten“ eingeschlossen werden müssen. Diese bewahren trotz ihrer Rückkehr zur normalen ammonitiden Aufrollung den reduzierten, quadrilobaten Suturtyp der Heteromorphen. Dieser Umstand bestätigt die volle Unabhängigkeit von Gehäuseentwicklung und Lobenlinie und widerspricht einer rein funktionellen Deutung der Sutur.

Die morphogenetische Methode bringt uns damit dem erstrebten Natürlichen System der Neoammonoideen näher. Zusätzlich zu den heute anerkannten und erstmals von E. SUESS (1865) separierten drei Hauptstämmen — Phylloceratina, Lytoceratina und Ammonitina — erhalten nun auch die Heteromorphen den Rang einer eigenen Unterordnung, Ancyloceratina nov. In der hier gegebenen Fassung dürften alle vier Unterordnungen nun monophyletischen Ursprungs sein.

In einem kurzen systematischen Anhang werden einige neue Formen vorgestellt, die zum Verständnis der hier vertretenen Auffassungen beitragen.

**Summary:** The history of posttriassic ammonites is reviewed. This history is based mainly on morphological features, such as degree of involution of the ammonite shell sculpture, presence of constrictions etc. It can easily be demonstrated, that the corresponding classification is almost entirely artificial, especially regarding the ammonitid main stock, the diphyletic interpreted Ammonitina.

The morphogenetic method, however, leads to a revision of the phyletic and systematic concept in Jurasso-Cretaceous ammonites. In the case of the Jurassic this is based on O. H. SCHINDEWOLF's suture studies, published in the current "Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten" (1961, 1962, 1964, 1965), which stimulated the author's research on suture and shell ontogeny of Cretaceous material. In spite of previously mentioned restrictions (J. WIEDMANN 1963), the high phyletic and systematic value of these two features has now been proved.

**Systematic results:** Both phylloceratids and lytoceratids existed side by side in the uppermost Triassic, and are both referable to early Ussuritidae. The true phylloceratids continue quite unchanged and sterile to the end of the Cretaceous. They are no longer tenable as an iterative source for either lytoceratid, or ammonitid developments. Lytoceratids, however, gave rise to two distinct stocks of high systematic level. At the base of the Jurassic they produced the true ammonitid stock in which psiloceratids, haploceratids, perisphinctids and desmoceratids (!) now can be included. This stock is in a restricted sense — excluding "wrong hoplitids" (= Douvilleiceratidae, Trochleiceratidae, Deshayesitidae) — monophyletic and shows a progressive phyletic tendency.

Another regressive line of so-called heteromorphs may also be referred to the lytoceratid main stock at the end of the Jurassic. Here the "wrong hoplitids" are now included. In these forms a reversion in the mode of uncoiling to the normally coiled ammonitid spire is remarkable, while the suture generally preserves its reduced quadrilobate character. This proves the complete independency of suture lines from the mode of coiling and refutes an exclusively functional interpretation of suture lines. We now believe that suture line and development are the most qualified features to ascertain natural ammonitid relationships.

This leads to a more natural classification of posttriassic ammonites. In addition to the three generally accepted ammonitid main stocks (phylloceratids, lytoceratids, ammonitids), which were separated for the first time by E. SUESS (1865), a further one, Ancyloceratina nov. subordo, is proposed to include heteromorphs and their normally coiled descendants. All these subordinates are, probably, now of monophyletic origin.

A short systematic part is added to present new material collected by the author to support the new interpretation.

**Resumé:** Ce travail donne une impression de l'histoire des Ammonites posttriassiques. Aujourd'hui cette histoire se fond à des critères purement morphologiques, comme l'involution de la coquille, l'ornementation, la présence des constrictions etc. Naturellement la classification correspondante est bien artificielle, spécialement quant à l'ordo *Ammonitina* d'une origine diphytique, qui représente le groupe principal des Ammonites jurassocratiques.

L'utilisation de la méthode morphogénétique, au contraire, nous fait penser à une révision des schémas phylogénétique et systématique généralement adoptés. Pour le Jurassique nous nous referons à les études de la ligne suturale par O. H. SCHINDEWOLF, publiées sous le titre „*Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten*“ (1961, 1962, 1964, 1965), lesquelles ont suggéré nos propres recherches. Celles-ci se basent sur le développement ontogénétique de la ligne suturale et de la coquille des Ammonites crétaçées. Malgré plusieurs restrictions que nous avions constatées les années passées (J. WIEDMANN 1963) nous pouvons assurer ici l'importance prédominante de ces caractères.

**Conclusions systématiques:** Les Lytocératidés sont représentés à côté des Phyllocératidés déjà dans le Triassique le plus élevé. Tous les deux ont leur origine probablement dans des Ussuritidae. Les vrais Phyllocératidés persistent sans changement remarquable jusqu'à la fin du Crétacé; des descendants itératifs vers Lytocératidés ou bien Ammonitidés ne sont pas prouvés. Les Lytocératidés, par contre ont donné naissance à deux phyla différents d'une position systématique élevée. Le premier c'est le phylum des vrais Ammonitidés qui renferme maintenant aussi les Psilocératidés, Haplocératidés, Péri-sphinctidés et Desmocératidés (!) et qui se sépare à la base du Jurassique pour prendre un développement progressif. Quand nous séparons les „fausses Hoplitidés“ (Douvilleicratiidae, Trochleiceratidae, Deshayesitidae), ce phylum offre une origine monophylétique.

Dans le Jurassique bien élevé se sépare, probablement aussi des Lytocératidés, un deuxième développement d'importance considérable aussi, mais de tendance régressive: Ce sont les Hétéromorphes. Ici nous rattachons les „fausses Hoplitidés“, qui montrent une réversion de la mode d'enroulement de la coquille en réoccupant la spire normale ammonitique. Il faut noter que la ligne suturale généralement ne retourne pas aussi à la configuration normale, mais conserve son caractère régressif quadrilobat. Nous mettons en évidence cette indépendance évidente entre la ligne suturale et la mode d'enroulement pour rejeter une interprétation simplement fonctionnelle de la ligne suturale.

La conséquence de ces observations est évidemment une classification plus naturelle des Ammonites posttriassiques. En plus des trois phyla généralement adoptés (Phyllocératidés, Lytocératidés, Ammonitidés) et séparés pour la première fois par E. SUÈSS en 1865, nous proposons ici un autre, *Ancylocratina nov. subordo*, pour les Hétéromorphes et leur descendants d'enroulement normal. Ainsi tous ces 4 subordines sont probablement d'une origine monophylétique.

Dans un brève appendice systématique nous présentons des formes nouvelles qui ont une importance phytique et proviennent de la collection de l'auteur. Elles doivent mettre en évidence les interprétations proposées ici sur les relations réales entre les Ammonites crétaçées.

### Inhalt

	Seite
I. Einleitung . . . . .	52
II. Morphologische Betrachtungsweise . . . . .	53
III. Morphogenetische Betrachtungsweise ( <i>part</i> ) . . . . .	58

### Der 2. Teil wird enthalten

III. Morphogenetische Betrachtungsweise ( <i>part</i> )
IV. Schlußbetrachtung
V. Systematischer Anhang
VI. Literatur

## I. Einleitung

Vor 100 Jahren schuf E. SUESS die Grundlagen unseres heutigen Systems der Neoammonoideen. Vor 70 Jahren wurde O. H. SCHINDEWOLF geboren, in dessen umfassendem Lebenswerk die Frage nach der Stammesgeschichte der Ammoniten eine zentrale Stellung einnimmt. Dieses doppelte Jubiläum mag es rechtfertigen, wenn hier die Frage aufgeworfen werden soll, welcher der gerade in den letzten Jahren in großer Zahl vorgelegten und von recht unterschiedlicher Grundkonzeption ausgehenden Entwürfe eines Systems der posttriadischen Ammoneen die realen verwandtschaftlichen Beziehungen dieser bedeutenden Fossilgruppe am ehesten wiedergibt.

Grundsätzlich und stark vereinfacht gruppieren sich diese Entwürfe um zwei Grundauffassungen, die gleichzeitig eine grobe Gliederung der folgenden Ausführungen gestatten. Auf der einen Seite steht eine rein morphologische, um nicht zu sagen morphistische Betrachtungsweise, die — wie schon E. SUESS es tat — nach vordergründigen Gehäuse- und Skulpturmerkmalen der Adultformen klassifiziert. Demgegenüber gewinnt auch bei den Ammoniten des Jura und der Kreide die morphogenetische Betrachtungsweise an Bedeutung, die — in meist minuziöser Arbeitsweise — die Merkmale in ihrer ontogenetischen, teilweise auch phylogenetischen Differenzierung verfolgt.

Wenn wir im Verlauf dieser Betrachtungen zu der Auffassung gelangen, daß hierbei der von R. WEDEKIND entwickelten und von O. H. SCHINDEWOLF ausgebauten und verfeinerten lobenontogenetischen Methode — freilich unter Zuhilfenahme der frühontogenetischen Gehäuseentwicklung — eine hervorragende Bedeutung für die Ermittlung des natürlichen Systems der jungmesozoischen Ammoneen zukommt, so erhält diese Aussage besonderes Gewicht dadurch, daß ich der Anwendung dieser Methode, zumindest in der Kreide, bisher sehr kritisch gegenüberstand. Wie gezeigt werden kann, hat sich diese Skepsis fast durchweg als unbegründet erwiesen. Sie muß sich statt dessen nun gegen die bisherige Methode der Klassifizierung der Kreide-Ammoniten nach Gehäuse- und Skulpturmerkmalen richten.

Wenn aus diesen Gründen im Anschluß an den referierenden Teil auf neue Vorstellungen von der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Kreide-Ammoniten eingegangen werden muß, so soll damit keineswegs den noch ausstehenden Lieferungen von SCHINDEWOLF's „*Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten*“ vorgegriffen werden. Dies darf um so weniger geschehen, als der Jubilar an diesen Untersuchungen nicht nur lebhaftesten Anteil genommen, sondern ihre Ergebnisse in zahlreichen kollegialen Diskursen mit erörtert und somit voll an ihnen Anteil hat. So scheint mir diese Betrachtung, die sich um einen festen Standort im Wandel der Auffassungen innerhalb der Ammoniten-Systematik bemüht, aber gleichzeitig die Richtung neuer gezielter Untersuchungen andeuten soll, besonders geeignet, unserem hochverehrten Jubilar als Zeichen des aufrichtigen

Dankes und verbunden mit allen guten Wünschen herzlichst gewidmet zu werden.

Leider ist die vorliegende Betrachtung zu einem Umfang angewachsen, der den Rahmen eines Festschrift-Beitrages übersteigt. Dies macht bedauerlicherweise eine Zweitteilung erforderlich. Ich hoffe jedoch, daß die zweite und abschließende Lieferung diesem ersten Teil ohne Verzögerung folgen kann.

## II. Morphologische Betrachtungsweise

Vor 100 Jahren legte E. SUESS (1865) im 1. Teil seiner Studie „Über Ammoniten“ den Grundstein zum heutigen System der jungmesozoischen Ammoneen. Fußend auf den grundlegenden Arbeiten L. v. BUCH's, A. D'ORBIGNY's, F. A. QUENSTEDT's u. a. löste er die bisherigen Gruppen der sogenannten Heterophyllen und Fimbriaten aus dem Verband der bis dahin komprehensiven Gattung *Ammonites* heraus und erhob sie — als *Phylloceras* und *Lytoceras* — zu generischer Selbständigkeit.

Wirft man demgegenüber einen Blick in den Ammonoideen-Band des Treatise on Invertebrate Paleontology als modernstem Standardwerk, in dem W. J. ARKELL & C. W. WRIGHT (1957) die posttriadischen Ammoniten behandelt haben, so scheint, die Zeit habe in diesem Jahrhundert stillgestanden. Denn auch hier findet sich dieselbe Dreigliederung der Jura-/Kreide-Ammoniten wieder, mit dem Unterschied, daß die SUESS'schen Gattungen inzwischen in den Rang selbständiger Unterordnungen erhoben worden sind. Der systematische Fortschritt der verflossenen 100 Jahre scheint gleichbedeutend mit einer kontinuierlichen und offenbar naturnotwendigen Aufwertung der systematischen Einheiten, während der stammesgeschichtliche Ablauf als Grundlage dieses Systems seit SUESS' Zeiten unverbrüchlich festgestanden zu haben scheint. Doch dieser äußere Schein trügt. Die Problematik der heutigen Ammoniten-Systematik wird deutlich aus der Diskrepanz zwischen den stammesgeschichtlichen Vorstellungen und dem System ARKELL & WRIGHT's (Abb. 1), und die Verwirrung wird vollständig, werden vergleichsweise auch die Auffassungen von E. BASSE (1952), N. P. LUPOV & V. V. DRUSHTCHIC (1958) oder V. HAUŠA (1965) in Betracht gezogen. Wie Abb. 1 erkennen läßt, stellen Phylloceratina und Lytoceratina bei ARKELL & WRIGHT sowohl stammesgeschichtlich als auch systematisch einheitliche Gruppen dar. Es entspricht dies ganz dem bereits von E. SUESS und dann insbesondere von H. SALFELD (1920, 1924) hervorgehobenen Konservativ-Charakter dieser beiden, durch Jura und Kreide nahezu unverändert persistierenden Formenreihen. Hervorzuheben ist lediglich, daß hier im Sinne des späten L. F. SPATH (1942, Tab. 4) erstmals geschlossen auch die Gesamtheit der Nebenformen, die Heteromorphen des Jura und der Kreide (Spirocerataceae, Ancylocerataceae, Turrilitaceae, Scaphitaceae) den Lytoceratina zugerechnet sind. Als uneinheitliche, künstliche Sammelgruppe präsentiert sich dagegen die 3. Unterordnung der

Ammonitina. Ihre 6 überwiegend jurassischen und 3 kretazischen Superfamilien haben nach Auffassung von ARKELL & WRIGHT zwar polyphyletischen, teils phylloceratiden, teils lytoceratiden Ursprung, werden aber gleichwohl auf Grund von „thick test and strong ornament“ (op. cit., S. L 232) zu einer Unterordnung zusammengefaßt. Setzen wir die Einheitlichkeit der drei heterogenen Ammonitina-Stämme (Psiloceraten, Eoderoceraten i.w.S., Desmoceraten i.w.S.) zunächst voraus, so muß auf die Frage ihres Ursprungs noch näher eingegangen werden.

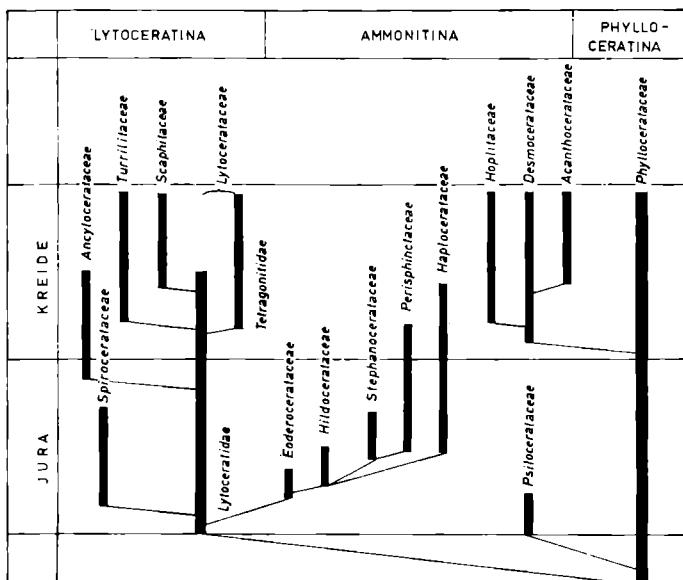


Abb. 1. Die stammesgeschichtliche Entwicklung der jungmesozoischen Ammonen, nach J. W. ARKELL & C. W. WRIGHT (aus WIEDMANN 1962 a).

Die Ableitung der Psilocerataceae von den Phylloceraten erfolgt — wie schon bei E. v. MOJSISOVICS (1893) u. v. a. — über die Rhät-Gattung *Eopsilloceras* mit psiloceratoider Gehäuseform. Der Sutur nach ist *Eopsilloceras* freilich ein echter Vertreter der monophylen Trias-Phylloceraten. Auf der anderen Seite haben insbesondere H. SALFELD (1920) und A. DIETZ (1923) die Auffassung MOJSISOVICS' durch den Nachweis phyllocerenhafter Züge in der Psiloceraten-Sutur gestützt. Es sind dies das Vorhandensein eines nur mäßig zerschlitzten, sub-„lituiden“ Internlobus (I) im Sinne SALFELD's<sup>1</sup>, bzw. einer Suturallobenbildung im 3. Umbilikalkallobus (U<sub>3</sub>), wie

<sup>1</sup> H. SALFELD (1920) wies erstmals nachdrücklich auf die große stammesgeschichtliche Bedeutung des unzerschlitzten, zweispitzigen, „lituiden“ I bei den Phylloceraten hin, im Gegensatz zu dem mit kräftigen Seitenästen versehenen Internlobus der Lyto-

sie — insbesondere auch nach O. H. SCHINDEWOLF (1923) — für die Phylloceraten und ihre Derivate charakteristisch sein sollte. Die Ableitung der Eoderocerataceae von den Lytoceraten, u. zw. insbesondere der Gattung *Ectocentrites*, erfolgt nach L. F. SPATH (1925, S. 304; 1938, S. 17 ff.) ohne nähere Angabe von Gründen, d. h. gleichfalls wohl nach Maßgabe von Gehäuseform und Skulptur. Demgegenüber wird für die Herleitung der Desmocerataceae von evoluten Phylloceraten (*Sowerbyceras*), wiederum nach L. F. SPATH (1923, S. 33), das in beiden Fällen zu beobachtende Auftreten sigmoidaler Einschnürungen verantwortlich gemacht.

Auf die Frage der Berechtigung dieser Vorstellungen wird noch einzugehen sein. Es bedarf kaum der Betonung, daß das System ARKELL & WRIGHT's in seiner deutlichen Diskrepanz zum stammesgeschichtlichen Ablauf wenig befriedigt.

Das von der Autorin des Cephalopodenteils im französischen *Traité de Paléontologie*, E. BASSE (1952), vertretene systematische Konzept ist ganz offenbar in weiten Zügen den Vorveröffentlichungen zum Treatise (W. J. ARKELL 1950, C. W. WRIGHT 1952) entlehnt. Die Wurzel der Arietitaceae (= Psilocerataceae) wird auch hier bei den Phylloceraten gesucht, ebenso wie die der Desmocerataceae. Auch bei E. BASSE hat die Masse der Jura-Ammonitina ihren monophyletischen Ursprung in Lytoceraten, lediglich die Haploceraten (Oppeliaceae bei BASSE) sind ihnen mit noch größerem Vorbehalt als bei W. J. ARKELL (1950, 1957) angeschlossen. Auch hier werden die Heteromorphen in ihrer Gesamtheit auf *Lytoceras* zurückgeführt. Damit gibt Abb. 1 grosso modo also auch die stammesgeschichtlich-systematischen Vorstellungen der französischen Autorin wieder.

Interessant sind hingegen die wenigen geringfügigen Abweichungen vom Schema ARKELL & WRIGHT's, die erkennen lassen, daß die Autorin auch der Sutur eine bescheidene systematische Bedeutung zuerkannt hat.

So werden einmal die Sphenodiscen ebenso wie auch *Hypophylloceras* als Seitenzweige von *Phylloceras* aufgefaßt, wie das in ähnlicher Weise SALFELD bereits vorgeschlagen hatte (s. o.). Überraschend ist die nur im Stammbaumschema (E. BASSE 1952, Abb. 59) erfolgte Zuordnung der Simbirskiten zu den Desmoceraten und nicht zu den Perisphincten, denen sie mit Sicherheit zuzurechnen sind. Dies könnte als 1. Versuch angesehen werden, diese den Modus der Suturallobenbildung im U<sub>3</sub> typisierende Gruppe den Phylloceraten anzunähern, wie dies nach den Forderungen SCHINDEWOLF's (1923 ff.) zu erwarten wäre. Die Parahopliten sind zwar, wie bei C. W. WRIGHT, mit den echten Hopliten in der Abfolge der Desmoceraten belassen, eine Beziehung zu den persphinctiden Neocomiten wird aber auf Grund des ähnlichen Skulpturtyps für möglich gehalten

(Fortsetzung der Fußnote 1)

ceraten. Gleichzeitig nahm SALFELD an, daß dieser lituide I mehrfach iterativ eine laterale Zerschlitzung erfahren konnte, u. zw. bei *Psiloceras* und *Tragophylloceras* im Lias, bei *Hypophylloceras* im Apt und bei den Pseudoceratiten der oberen Kreide (*Engonoceras*, *Placenticeras*, *Sphenodiscus*, *Neptychites*).

(op. cit., S. 654, Abb. 59). Neben dieser Andeutung eines diphyletischen Ursprungs der Hopliten i. w. S. ist ferner die Zuordnung des Haploceraten *Neolissoceras* zum Phylloceraten-Stamm in der Höhe des Gabelpunkts der Desmocerataceae bemerkenswert. L. F. SPATH hatte (1923, S. 33) einen Ursprung der Desmoceraten in der Phylloceraten-Gattung (!) *Neolissoceras* für möglich gehalten. Schließlich findet sich hier, m. W. erstmals, ein Hinweis darauf, daß die Lytoceraten nicht m. o. w. gleichzeitig mit den Psiloceraten an der Trias/Jura-Grenze aus *Phylloceras* hervorgingen. Sie sind mit bisher zu den Trias-Phylloceren gerechneten Formen, insbesondere ist wohl an den quadrilobaten *Trachyphyllites* ARTHABER gedacht, bercite im Nor vertreten. Diese Abweichungen von den Vorstellungen des Treatise mögen geringfügig erscheinen, sie verdienen insofern Beachtung, als sic, wie noch zu zeigen ist, zumindest Teilwahrheiten enthalten.

N. P. LUPPOV & V. V. DRUSHCHIC (1958), die Autoren des Ammoniten-Bandes der russischen Osnovy Paleontologii haben zwar die Zahl der Superfamilien innerhalb der Unterordnung Ammonitina auf achtzehn vermehrt, vermeiden aber jede Stellungnahme über eine Zuordnung derselben zu phylloceratiden oder lytoceratiden Ahnformen. Daß nur eine Superfamilie der Heteromorphen, nämlich die „Hamitaceae“ (= Turrilitaceae) mit bifidem Laterallobus (L) im Verband der Lytoceratina verbleibt, deutet darauf hin, daß die Autoren ebenso wie L. PERVINQUIÈRE (1907) und J. NOWAK (1915) der definitiven Gestalt des L eine hohe systematische Bedeutung beimesse. Danach werden alle Ammoniten mit trifidem L in die Deszendenz der Phylloceraten gestellt. Es ist anzunehmen, daß LUPPOV & DRUSHCHIC die Ammonitina in ihrer Gesamtheit, ebenso wie die heteromorphen Ancylocerataceae und Scaphitaceae mit vermeintlich primär trifidem L, als ausschließliche Derivate der Phylloceratina aufgefaßt haben.

Der vom Verf. (1962a) unternommene Versuch, die Mängel des ARKELL & WRIGHT'schen Systems zu beheben und dieses gleichzeitig mit den bis dahin bekannten Ergebnissen lobenontogenetischer Untersuchungen in Einklang zu bringen, besitzt nurmehr historisches Interesse. Unter Berücksichtigung der ersten beiden Lieferungen von O. H. SCHINDEWOLF's „Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten“ (1961, 1962) wurden die Psilocerataceae mangels einer echten Suturallobenbildung aus der Liaison mit den Phylloceraten gelöst und zwischen Lytoceraten und Eoderoceraten an die Basis der Jura-Ammonitina gestellt (Abb. 2). Ebenfalls in Konsequenz der Untersuchungen SCHINDEWOLF's, nach denen in der Bildung eines Suturallobus „der diagnostisch entscheidende Charakter der Phylloceraten-Lobenlinie liegt“ (O. H. SCHINDEWOLF 1961, S. 63), wurde dagegen der Komplex der Stephanocerataceae — Perisphinctaceae — Haplocerataceae aus dem Verband der Lytoceraten gelöst und — da der Perisphinctide *Simbirskites* von SCHINDEWOLF (1961, S. 18) zum Typus der Suturallobenbildung erklärt wurde —, wenn freilich noch mit Vorbehalt, den Phylloceraten angegliedert. Anlaß zu diesen Vorbehalten boten die engen gehäusemorphologischen Beziehungen, die ganz offenbar zwischen den frühesten Vertretern dieser 3 Superfamilien und den Hammatoceraten innerhalb der Hildocerataceae bestehen. Bei den Desmoceraten und ihren

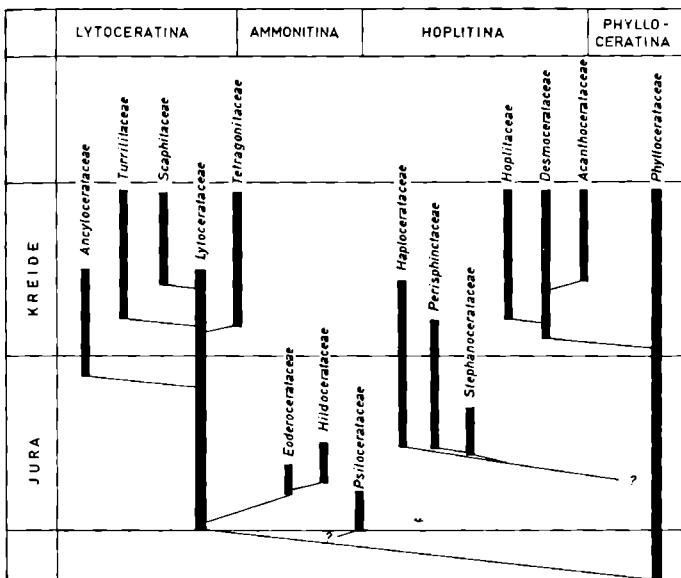


Abb. 2. Die stammesgeschichtliche Entwicklung der jungmesozoischen Ammoniden, nach J. WIEDMANN (aus WIEDMANN 1962a).

Abkömmlingen wurde im Sinne der englischen Autoren an einer Herkunft von *Phylloceras* festgehalten. Desmocerataceae und ihre Deszendenten und „was sich von den jurassischen Formen als phylloceratide Nebenformen erweisen sollte“ (WIEDMANN 1962a, S. 133) wurde als neue Unterordnung Hoplitina den rein unterjurassischen Ammonitina lytoceratider Herkunft gegenübergestellt.

Auf der anderen Seite wurden die Tetragoniten, die ich im Hinblick auf ihre für einen Lytoceraten ungewöhnliche Lobenvermehrung in gewisser Hinsicht als Pendant der unterjurassischen Ammonitina auffassen möchte, als eigene Superfamilie innerhalb der Lytoceratina betrachtet. Obwohl sich die Tetragoniten auch in Gehäuseform und Skulptur stark von den eigentlichen Lytoceraten entfernen, besitzen sie noch echt lytoceratide Loben-Merkmale (bifiden L, stark zerschlitzten I, teilweise mit Ausbildung eines Septallobus), die eine weitergehende Trennung aus dem Gesamtverband der Lytoceratina unzweckmäßig erscheinen lassen.

Dieser systematische Entwurf, der der Lobenontogenie, u. zw. insbesondere dem Fehlen oder Vorhandensein einer Suturallobenbildung eine exklusive Bedeutung bei der Ermittlung der lytoceratiden oder phylloceratiden Herkunft der sogenannten Ammonitina beimaß, hat jüngst durch V. HAUŠA (1965) eine unerwartete Bestätigung gefunden. Ähnlich wie unlängst H. MAKOWSKI (1963) glaubt auch HAUŠA, bei den Neoammonoideen zwei divergente Modi des Geschlechtsdimorphismus nachweisen zu

können. Ein 1. Typ, bei dem sich die Geschlechter nur durch ihre Größe unterscheiden, soll auf die Lytoceraten und die unterjurassischen Ammonitina s. str. — also alle Formen ohne Suturallobenbildung — beschränkt sein. Die Oberjura-Hoplitina und die eigentlichen Hoplitina der Kreide sollen dagegen gemeinsam mit den Phylloceraten einem 2. Typ angehören, bei dem es neben dem quantitativen Größenunterschied auch noch zur Ausbildung eines Peristoms beim ♂ Geschlecht kommen soll. So besitzt das Abb. 2 gegebene stammesgeschichtlich-systematische Schema auch für die Vorstellung HAUŠA's Gültigkeit, mit dem einzigen Unterschied, daß die seinerzeitigen Unterordnungen nun zu Ordnungen aufgewertet wurden. Es sind dies die Phylloceratida, Lytoceratida, Psiloceratida (= Ammonitina s. str.) und die die diphyletischen Hoplitina substituierenden beiden neuen Ordnungen Perisphinctida und Desmoceratida.

Alle diese hier recht summarisch abgehandelten Vorstellungen haben den Mangel gemeinsam, daß sie auf isoliert betrachteten Einzelkriterien aufbauen, seien diese nun rein morphologischer (Gehäuseform, Skulptur, Lobenform, Sexualdimorphismus) oder untergeordnet morphogenetischer Art (Suturallobenbildung). Sie bedürfen in vieler Hinsicht der Korrektur, wie dies die rein morphogenetischen Untersuchungen O. H. SCHINDEWOLF's (1961, 1962, 1964, 1965) an den Ammoneen des Juras und die freilich noch fragmentarischen Beobachtungen des Verf. an denen der Kreide schon jetzt erkennen lassen.

### III. Morphogenetische Betrachtungsweise

Die lobenontogenetischen Untersuchungen SCHINDEWOLF's umfassen bis jetzt die Konservativ-Stämme der Phylloceraten und Lytoceraten, einschließlich der Heteromorphen (1961), die bisherigen Psilo- und Eoderocerataceae (1962), Hildocerataceae, die neu errichteten Hammatocerataceae und die Haplocerataceae (1964), und endlich die Stephanocerataceae (1965). Wenn ich es recht sehe, so läßt sich aus den bisherigen Lieferungen dieser noch nicht abgeschlossenen Veröffentlichungsreihe folgendes Fazit ziehen:

1. Suturallobenbildung ist nicht mehr ausschließlich auf die Phylloceratina und ihre Abkömmlinge beschränkt. Sie kann auch bei Descendanten der Lytoceraten erfolgen<sup>2</sup>, so z. B. bei *Bullatimorphites* (O. H. SCHINDEWOLF 1965, Abb. 248), der mit der Gesamtheit der Stephanocerataceae, Perisphinctaceae und Haplocerataceae heute auch von SCHINDEWOLF, ganz im Sinne der älteren Autoren (W. WAAGEN 1869, K. A. v. ZITTEL 1884, J. v. SIEMIRADZKI 1898/9, L. F. SPATH 1927—1933, W. J. ARKELL 1935—1948, 1951—1958), wieder auf die Hammatoceraten und damit die Lytoceraten-Wurzel zurückgeführt wird. Allerdings führt dieser Modus

<sup>2</sup> In dieser Hinsicht mag von Interesse sein, daß ich (1963, S. 106) auch bei dem Lytoceraten *Tetragonites* das Vorhandensein einer Suturallobenbildung ermitteln konnte.

der umbilikalen Lobenspaltung hier, wie auch bei Perisphincten und Desmoceraten (vgl. Abb. 14—16), nie zu einer so deutlichen Lobenvermehrung im Nahtbereich wie bei den Phylloceraten.

2. Demgegenüber hat offenbar das Vorhandensein oder Fehlen der Aufspaltung des im internen Suturbereich gelegenen Umbilikallobus ( $U_1$ ) an systematischer Bedeutung gewonnen. Ist dieser  $U_1$  bei den Phylloceraten stets primär ungespalten, so zeigt er bei den Ammonitina, wohl als Reminiszenz an die lytoceratiden Vorfahren, eine primäre Spaltung in einen ventralen und einen dorsalen Ast ( $U_{1v}$ ,  $U_{1d}$ ). Zwar kann diese Spaltung im Verlaufe der Entwicklung wieder rückgängig gemacht werden, so innerhalb der Psilocerataceae, Stephanocerataceae und Perisphinctaceae unabhängig voneinander, aber stets ist die resultierende Einheitlichkeit des  $U_1$  dann sekundärer Art. Eine Umkehr dieses Entwicklungsprozesses ist, nach SCHINDEWOLF, nicht zu beobachten.

3. Damit bietet sich dieses Merkmal nach der Auffassung SCHINDEWOLF's zur Neugruppierung der Superfamilien der Ammonitina an. Lediglich innerhalb der bereits genannten Psilocerataceae (incl. Eoderocerataceae), Stephanocerataceae und Perisphinctaceae sind beide Lobentypen des  $U_1$  so untrennbar miteinander verbunden, daß beide Modi in einer Superfamilie nebeneinander aufrechterhalten werden müssen. Innerhalb der bisherigen Hildocerataceae und Haplocerataceae kommt es dagegen zu einer Neugruppierung.

Die Hildocerataceae werden auf die Formen mit sekundär einheitlichem  $U_1$  (d. h. Arieticeraten, Hildoceraten und Harpoceraten) beschränkt und werden damit als phylogenetische Endformen verstanden. Demgegenüber werden die Hammatoceraten, charakterisiert durch einen zweiteiligen  $U_1$ , als Primitivgruppe betrachtet und als eigene Superfamilie von den Hildocerataceae abgetrennt. Die große stammesgeschichtliche Bedeutung der Hammatoceraten scheint diese Betrachtungsweise zu rechtfertigen, wenngleich der morphologische Befund eigentlich gegen eine scharfe Trennung von Hido- und Hammatoceraten spricht.

Auf stärkeren Widerspruch seitens der Spezialisten wird wohl die Neugruppierung innerhalb der Haploceraten stoßen. Diese müssen die Oppelien mit gespaltenem  $U_1$  an die Hammatocerataceae abgeben und werden selbst nun, unter Einschluß der Graphoceraten, Sonninien und Acconceraten, als phylogenetische Endformen von den Hammatoceraten streng unterschieden.

4. Bei den Stephanoceraten wird die Spaltung des  $U_1$  früher rückgebildet als bei den Perisphincten. Dafür tritt an die Stelle des  $U_{1d}$  nun ein neues Element, das auf recht ungewöhnliche Weise im Sattel  $U_{1I}$  angelegt wird, der sonst nicht zur Lobenbildung befähigt ist. Es handelt sich hier also um einen echten Lobus — im Gegensatz zur Aufspaltung des  $U_1$ , die im Lobenboden einsetzt —, der von SCHINDEWOLF früher (1923, S. 344; 1929,

S. 57) als heterochron, also verzögert angelegter U<sub>1</sub>, heute (1965, S. 419) neutral als U<sub>n</sub> bezeichnet wird. Diese Bezeichnungsweise dürfte der Sonderstellung dieses Elements besser Rechnung tragen. Da seine Bildung als Spezifikum der Stephanoceraten betrachtet wird, werden die Parkinsonien und mit Vorbehalt auch die Garantianen von den Perisphincten zu den Stephanoceraten überführt. Die Mannigfaltigkeit der Lobenbildungsmodi bei den Stephanoceraten wird dadurch erhöht, daß auch der U<sub>n</sub>, bei den Tulinidae (SCHINDEWOLF 1965, Abb. 300), wiederum rückgebildet werden kann.

5. Daß sich nach SCHINDEWOLF (1962) nun auch die Psiloceraten mühe los an die Lytoceraten angliedern lassen, wurde bereits (S. 56) erwähnt. Bisher hatten lediglich J. F. POMPECKJ (1895, S. 40) und H. SALFELD (1924, S. 7) an eine derartige Beziehung gedacht, waren aber aus stratigraphischen Gründen eher geneigt, die Lytoceraten von den Psiloceraten abzuleiten. Hierzu besteht keine Veranlassung, nachdem auch SCHINDEWOLF (1961, S. 88) — unabhängig von E. BASSE — auf das Vorhandensein triadischer Lytoceren-Vorläufer hingewiesen hat.

Unter den Lytoceraten und Psiloceraten gemeinsamen Merkmalen (Sutur entwicklung, Gehäuseform, Evolutionsgrad, Skulptur) verdient vor allem die Aptychenform Erwähnung. Die Form des einklappigen Anaptychus scheint, nach unserem bisherigen Wissen, auf die beiden genannten Formen kreise beschränkt. Auf die zahlreichen gemeinsamen Charaktere beider Gruppen ist SCHINDEWOLF (1962, S. 179 ff.) ausführlich eingegangen.

6. Von besonderem Interesse ist, daß sich die Eoderoceraten — für die bisher ein gesonderter Ursprung in der Lytoceraten-Gattung *Ectocentrites* angenommen wurde (S. 55) — nach ihrer Lobenentwicklung mühe los und kontinuierlich an die Psiloceraten anschließen lassen. Daraus ergibt sich das wohl wesentlichste Ergebnis der bisherigen Untersuchungen SCHINDEWOLF's: Die *Jura-Ammonitina* stellen im Gegensatz zu den bisherigen Annahmen eine natürliche, monophyletische Einheit dar. Ihr Ursprung ist in den Lytoceraten zu suchen, die bereits in der oberen Trias mit Vorläufer-Formen vertreten sind. Die Phylloceratina dagegen stellen eine sterile Konservativgruppe dar, die zumindest im Jura keine Seitenzweige abgegeben hat.

7. Schließlich hat auch SCHINDEWOLF (1961) die Heteromorphen als Abkömmlinge der Lytoceraten aufgefaßt, mit Ausnahme der echten Spiroceraten, die der Perisphinctiden-Gattung *Solenoceras* zugeordnet werden. Aber auch die Zuordnung der Scaphiten zu den Heteromorphen wird in Zweifel gezogen, da sie eine für einen Heteromorphen ungewöhnliche und unzulässige Lobenvermehrung kennzeichnen soll (SCHINDEWOLF 1961, S. 108).

Aus dieser gerafften Übersicht mag die weitreichende Bedeutung der bisherigen Untersuchungen SCHINDEWOLF's hinreichend hervorgehen.

Diese haben gezeigt, daß wir auch innerhalb der Lobenmerkmale differenzieren müssen. Einzelne Modi der Lobenentwicklung sind von bemerkenswerter Konstanz, so offenbar die Spaltung des  $U_1$  und ihre Rückbildung oder die Herausbildung eines  $U_n$ ; andere haben nach eingehenderem Studium nicht gehalten, was sie versprachen (Suturallobenbildung). Dies legt es nahe, auch die in der Kreide beobachteten „Unregelmäßigkeiten“ der Lobenentwicklung noch einmal einer genaueren Analyse zu unterziehen, die bisher als Ausdruck der destruktiven, „typolytischen“ Entwicklung der Kreide-Ammoniten hingenommen wurden (J. WIEDMANN 1963). Es lassen sich hier allein innerhalb der nach der bisherigen Auffassung monophyletischen „Hoplitina“ der Kreide, also den Desmocerataceae und ihren Abkömmlingen, nicht weniger als acht grundsätzlich verschiedene Modi der suturalen Entwicklung beobachten.

In diesem Zusammenhang mußten vor allem auch die Fälle einer Lobenreduktion von der in Jura und Kreide grundsätzlich fünflobigen zur quadrilobaten Grundsutur interessieren, wie sie für die Heteromorphen kennzeichnend ist, aber auch bei Vertretern der bisherigen Hoplitina (nämlich der Gattung *Trochleiceras*) auftritt. Eine solche, bis in die Primärsutur zurückgreifende Konvergenzbildung würde natürlich ein ebenso beweiskräftiges Argument gegen eine Konstanz der Lobenentwicklung darstellen, wie — umgekehrt — die Lobenregeneration einer sekundär vereinfachten Heteromorphen-Sutur (J. WIEDMANN 1963, S. 111ff).

Schließlich aber mußte auch die Ermittlung des monophyletischen Ursprungs der Jura-Ammonitina in den Lytoceraten und damit der stammesgeschichtlichen Sterilität der Jura-Phylloceren durch SCHINDEWOLF zu einer Überprüfung der Desmoceraten-Herkunft Anlaß geben.

Diese Fragen haben eine vielfach überraschende Antwort erhalten. Es hat sich gezeigt, daß die Sutur mit allen ihren Merkmalen auch in der Kreide ein nicht nur brauchbares, sondern vielmehr notwendiges Hilfsmittel zur Ermittlung der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge darstellt. Dabei stützten sich die Untersuchungen keineswegs mit der gleichen Ausschließlichkeit, wie bei SCHINDEWOLF, auf die Lobenontogenie. Vielmehr wurde auch die insbesondere frühontogenetische Gehäuseentwicklung, wie auch die „Loben-Phylogenie“ mit in die Betrachtung einzbezogen, um zu möglichst gesicherten Aussagen zu gelangen. Wenn im abschließenden Entwurf einer Stammesgeschichte der posttriadischen Ammonoideen (Abb. 38) die Vorstellungen SCHINDEWOLF's für den jurassischen Teil übernommen wurden, obwohl sie teilweise nur auf Einzelmerkmale begründet sind (Ausbildung des  $U_1$ , Vorhandensein eines  $U_n$ ), so soll dies keineswegs eine kritiklose Anerkennung bedeuten. Es soll zeigen, daß in beiden Fällen die Methodik, nämlich die morphogenetische Betrachtungsweise, wie auch die Intention übereinstimmen, die Absicht nämlich, nicht etwa ein neues definitives Schema vorzulegen, sondern als Anregung zu weiterführenden Untersuchungen zu dienen.

Beginnend mit der Betrachtung der beiden Konservativstämme scheint mir bemerkenswert, daß die Lytoceratina der Kreide nach Gehäuseform und Suturentwicklung in eine natürliche Dreiheit zerfallen:

1. die Lytocerataceae s. str. mit evolutem Gehäuse, meist nur zwei Umbilikalloben und Fehlen einer Suturallobenbildung, also einer Lobenformel

$$E \ L \ U_2 \ U_1 \ I;$$

2. die Tetragonitaceae mit stärker involuten Gehäusen und demzufolge progressiver Suturentwicklung, d. h. Tendenz zur Bildung eines  $U_3$ , in dem Suturallobenbildung erfolgen kann:

$$E \ L \ U_2 \ (U_3 = S) \ U_1 \ I.$$

Sie entsprechen in ihrer Entwicklungshöhe etwa den jurassischen Ammonitina.

3. Die Heteromorphen dagegen kennzeichnet ein regressiver quadrilobater Lobentyp. In offenbarem Zusammenhang mit dem Egregieren der Windungen wird nur noch ein einziger Umbilikkallobus ausgebildet:

$$E \ L \ U \ I.$$

Wie — im Gegensatz zu den Beobachtungen SCHINDEWOLF's an phylogenetischen Endformen der Scaphitaceae — gezeigt werden konnte (J. WIEDMANN 1965), fügt sich auch diese Gruppe noch mühelos in das obige Lobenbild ein. Allerdings ist es dazu notwendig, die Lobenlinie nicht nur in ihrer ontogenetischen, sondern auch in ihrer phylogenetischen Entwicklung zu verfolgen. Dabei ergab sich, daß statt der vermeintlichen Lobenregeneration bei den Scaphiten (SCHINDEWOLF 1961, WIEDMANN 1963) lediglich ein kontinuierliches Anwachsen der Inzisionen des Sattels LU zu Lobengröße erfolgt. Ich habe diese Elemente, die sich durch ihren Entstehungsort, wie auch die serielle Entstehungsfolge deutlich von echten Loben unterscheiden, als Pseudoloben (p) bezeichnet. Danach würde sich für die späten Scaphiten eine Lobenformel

$$E \ L \ p_1 \ p_2 \ p_3 \ U_v \ U_d \ I$$

ergeben. Dies mag u.U. gestatten, die Scaphitaceae auch weiterhin im Rang einer eigenen Superfamilie zu belassen. Dagegen bin ich geneigt, alle restlichen Heteromorphen, einschließlich der „unechten“ Scaphiten (WIEDMANN 1965), bei denen die quadrilobate Sutur bis ins Alter hinein erhalten bleibt, zu einer einzigen Superfamilie (Ancylocerataceae) zusammenzufassen.

Schon hier sei angemerkt, daß die Heteromorphen tatsächlich echter Regenerationen fähig sind. Eine solche Lobenregeneration hat gemeinsam mit einer Rückkehr zur ammonitiden Gehäusespirale bei der großen Gruppe der Douvilleiceraten, Parahopliten und Deshayesiten stattgefunden, die heute durch oberflächlichen Gehäuse- und Skulpturvergleich fälschlich

mit den Hopliten in Verbindung gebracht werden. Auf diese Gruppe wird später noch ausführlich einzugehen sein.

Diese neuen Befunde, vor allem aber der Umstand, daß sich die Heteromorphen in ihrer quadrilobaten Grundsutur, wie auch in ihrer Gehäuseform stärker von den Lytoceratina entfernen als die jurassischen Ammonitina oder selbst die Phylloceratina, machen es erforderlich, die Heteromorphen und ihre ammonitiden Derivate als *Ancycloceratina nov. subordo* aus dem bisherigen Verband der Lytoceratina herauszulösen. Dies trägt auch der Tatsache besser Rechnung, daß Übergangsformen zwischen Lytoceraten und den frühesten Heteromorphen, den Protancyloceraten und Bochianiten des Tithon bisher fehlen.

Da wiederholt und nicht nur von seiten der russischen Autoren (N. P. LUPPOV & V. V. DRUSHCHIC 1958, V. V. DRUSHCHIC 1962) das Gros der Heteromorphen, u. zw. Ancyloceraten und Scaphiten von den Lytoceratina ausgeschlossen und auf Grund eines überwiegend trifiden, „phylloceratiden“ Laterallobus in die Abfolge der Perisphincten bzw. Acanthoceraten gestellt wurde, bedarf es des erneuten Hinweises, daß nicht nur bei den Scaphiten (W. A. COBBAN 1952, J. WIEDMANN 1962a, 1965), sondern auch bei den Ancyloceraten in Wirklichkeit die bifide die ursprüngliche Lobenform ist (*Bochianites*, *Eosaphites*). Damit steht auch in dieser Hinsicht einer Ableitung der Heteromorphen von den Lytoceraten nichts im Wege.

Was die Phylloceratina angeht, so verläuft hier die Entwicklung während der Kreide in sehr konstanten Bahnen (J. WIEDMANN 1962b, 1964). Die fünf bereits von M. NEUMAYR (1871) im Jura ausgeschiedenen Formenreihen laufen größtenteils in die Kreide hinein. Die Progression besteht dabei in einer zunehmenden Zerschlitzung der Sättel, die fast alle Reihen kontinuierlich, aber diachron erfaßt. Sie zur Grundlage der Phylloceraten-Systematik zu machen, wäre zwar sinnvoll, ist aber undurchführbar, da — mit Ausnahme der Monophylen — eine scharfe Abgrenzung der di- bis polyphylloiden Stadien fast durchweg unmöglich ist. So müssen nach wie vor Gehäuseform und Beschaffenheit bzw. Verlauf der Einschnürungen maßgebliche Faktoren der Phylloceraten-Systematik bleiben. Es sind dies in der Hierarchie der klassifikatorischen Merkmale innerhalb der Neoammonoidea vergleichsweise niederrangige Kategorien, die es kaum gestatten dürften, den durch sie gekennzeichneten Gruppen einen höheren als den Gattungsrang zuzu erkennen. Der Versuch, diese Formenreihen heute zu selbständigen Familien aufzuwerten (M. COLLIGNON 1937, N. V. BEZNOSOV 1958), ist daher ebenso abzulehnen, wie die Alternativgliederung in Formen mit bzw. ohne Einschnürungen (L. F. SPATH 1927, W. J. ARKELL & C. W. WRIGHT 1957).

Die essentiellen Lobenmerkmale bleiben, wie gesagt, im Zeitraum Jura-/Kreide konstant. Es sind dies die Lobenformel

$$E \ L \ U_2 \ U_3 \ (\text{oder } U_4) = S \ U_1 \ I,$$

Suturallobenbildung mit reicher Lobenvermehrung im  $U_3$  oder  $U_4$ , trifidiger L, einteiliger  $U_1$  und vor allem der lituide Charakter des I.

Wie bereits (S. 55) erwähnt, hat H. SALFELD (1920, S. 456 ff.; 1924, S. 5) die Bedeutung dieses Merkmals selbst abgeschwächt, indem er in den Psiloceraten, *Tragophylloceras*, *Hypophylloceras* und den Pseudoceratiten der Oberkreide iterative Seitenzweige der Phylloceraten sah, in denen es unabhängig voneinander, mehrfach zur Umbildung des lituiden Internlobus zum ammonitiden I mit lateraler Zerschlitzung gekommen sein sollte.

Auch ich habe früher (1962a, Abb. 7) an die Möglichkeit einer progressiven Entwicklung vom lituiden I der typischen Phylloceren zum ammonitiden I von *Hypophylloceras onoense* gedacht, u. zw. auf dem Wege über Internloben mit einer einzigen lateralen Seitenzacke, wie sie V. V. DRUSHTCHIC (1956, Abb. 48 u. a.) von Unterkreide-Phylloceren Südrusslands mitteilte (Abb. 3). Inzwischen erwies sich die Darstellung der Internsuture von *H. onoense* in J. P. SMITH (1898, Taf. 20, Fig. 6) als frei erfunden (J. WIEDMANN 1962b, Abb. 1). *Hypophylloceras* besitzt ebenso wie sehr wahrscheinlich auch die südrussischen „Euphyllceraten“ einen ganzrandigen, also lituiden I. Wie Abb. 4 verdeutlichen soll, beruht die Angabe von Lateralzacken im Sinne DRUSHTCHIC' auf einem Beobachtungsfehler. Dieser wird verursacht durch eine querovale Steinkernvertiefung (also Schalenverdickung) oberhalb der Sättel U<sub>1</sub>I, also eben an der Stelle, wo der Internlobus mit seiner maximalen Breite auf den Sattel U<sub>1</sub>I des voraufgehenden Septums auftrifft (Abb. 4a). Entfernt man diesen Sattel (Abb. 4b), so wird klar erkennbar, daß I dieser Eintiefung nicht etwa folgt, wie es bei oberflächlicher Betrachtung vielfach den Anschein hat, sondern sie geradlinig durchschneidet. Die Internloben der Phylloceren stellen konische Röhren dar, die ineinander geschachtelt mit ihren Enden verschmelzen. Demgegenüber knickt der I der Lytoceraten in der Regel bei Erreichen des voraufgehenden Septums um 90° ab, um sich an dessen Septalfäche anzuheften (Septallobus).

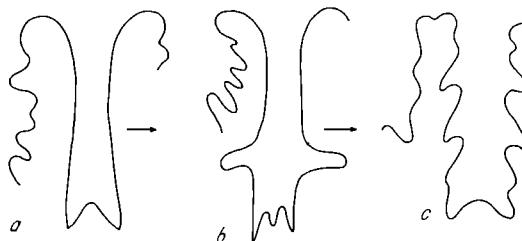


Abb. 3. Hypothetische Internlobenentwicklung bei *Phylloceras* und seinen Deszendenten (nach WIEDMANN 1962a). a) Lituiden I von *Phylloceras* s. str. b) I von „*Euphyllceras*“ in DRUSHTCHIC 1956. c) I von *Hypophylloceras* in J. P. SMITH 1898.

Damit wird nicht nur die für *Hypophylloceras* geforderte Sonderstellung (L. F. SPATH 1927, S. 38; O. H. SCHINDEWOLF 1961, S. 83) hinfällig, auch die Ableitung oberkretazischer Pseudoceratiten von den Phylloceraten via *Hypophylloceras* (E. BASSE 1952, Abb. 59) entbehrt damit ihrer Grundlage. Nachdem von SCHINDEWOLF nun auch die Psiloceraten zu den Lytoceraten überführt wurden, bleiben nur noch die Desmoceraten in der Abfolge der Phylloceraten. Es sei schon hier angemerkt, daß die von L. F. SPATH (1923, S. 33; 1925, S. 75) angegebenen phylloceratiden Ausgangsformen der Desmoceraten, *Ph. lateumbilicatum* z. B., keinerlei Anzeichen einer einsetzenden Zerschlitzung des lituiden I erkennen lassen (Abb. 11c, d).

Danach ist nach meinem Dafürhalten der lituide I ein spezifischeres Merkmal der Phylloceraten, als selbst SALFELD annahm und als Suturallobenbildung und trifide Lobenform darstellen.

Die einzige echte Ausnahme dürfte *Tragophylloceras* des mittleren Lias darstellen, das nicht nur mit seinem zerschlitzten I, sondern auch in seinem Gesamthabitus als Fremdkörper innerhalb der Phylloceraten erscheint. Daß es sich hier um einen Phylloceraten handelt und nicht um einen Vertreter der Amaltheen, wie wiederholt behauptet worden ist (M. NEUMAYR 1875, S. 886; L. F. SPATH 1927, S. 36), lassen die Untersuchungen SCHINDEWOLF's (1961, S. 78) deutlich erkennen. Ich habe unlängst (1964, S. 163) vorgeschlagen, *Tragophylloceras* und die unterliassischen Juraphylliten — ihre Einheitlichkeit voraussetzend — mit den obertriadischen Discophyllitidae zu vereinigen (Abb. 38). Ich möchte diese Formenreihe als einen ersten Versuch der Ur-Phylloceraten in Richtung auf den lytoceratiden Bauplan betrachten, der dann allerdings im mittleren Lias bereits blind endete. Dies scheint mir die Sonderstellung von *Tragophylloceras* hinreichend zu erklären.

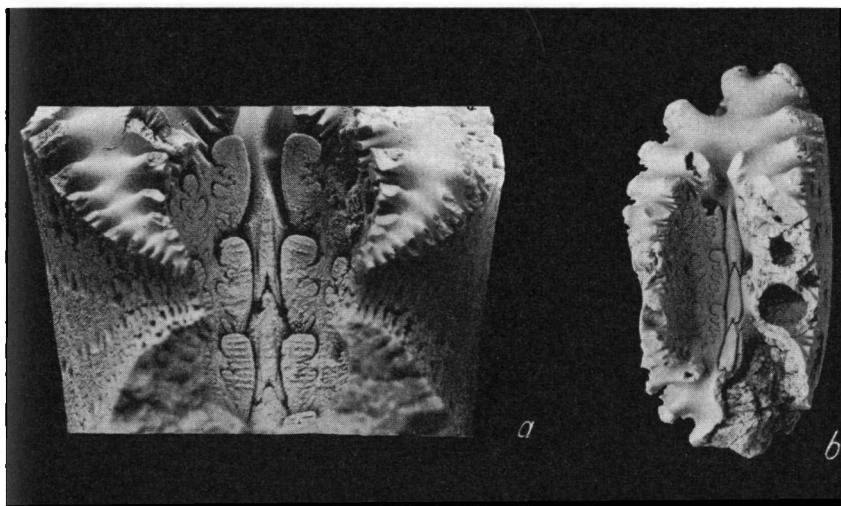


Abb. 4. Die Internsutur von *Phylloceras*. a) *Partschiceras baborense* (Coq.). GPIT Ce 1310/1. Apt von Alcoraya/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien). 3/1. b) *Pb. (Hypophylloceras) onoense* STANTON (? = *Pb. paquieri* SAYN). GPIT Ce 1310/2. Gleicher Fdptk. wie a. 3/1.

Die eigentliche Wurzelgruppe der Jura/Kreide-Phylloceraten und vermutlich auch der Lytoceraten möchte ich entgegen der herrschenden Vorstellung (K. A. v. ZITTEL 1884, L. F. SPATH 1927, L. KOVACS 1942, J. W. ARKELL & C. W. WRIGHT 1957) und mit H. SALFELD (1920, S.1) und O. H. SCHINDEWOLF (1961, S. 84) in den monophylen Ussuritidae der Trias vermuten, die phylloceren- und lytocerenhafte Züge in gleicher Weise vereinen.

Einen Fremdkörper innerhalb der Trias-Phylloceraten stellt zweifellos *Trachyphyllites* ARTHABER dar, wie dies übereinstimmend von E. BASSE (1952) und O. H. SCHINDEWOLF (1961) erkannt wurde. Diese Form des Nors von Timor besitzt nicht nur ein evolutes,

lytocerhaftes Gehäuse mit von Wulstrippen begleiteten periodischen Einschnürungen und einer fimbriaten Schalenstreifung, sondern auch eine quadrilobate Adultsutur, einen kräftig zerschlitzten I und Sättel, deren Zerschlitzungsgrad nicht mehr als phyllod angeschen werden kann. Dies veranlaßt mich, *Trachyphyllites* aus dem Verband der Phylloceren zu lösen und ihn als ältest bekannten sicheren Lytoceraten, als Typ einer eigenen Familie *Trachyphylloceratidae* nov. fam., an die Basis der Lytocerataceae zu stellen. Der Auf-fassung SCHINDEWOLF's (1961, S. 89), *T.* besitze eine den Heteromorphen entsprechende regressive Sutur und könnte damit als Stammform der Lytoceren nicht in Betracht kommen, halte ich entgegen, daß die Heteromorphen sogar nach erfolgter Lobenreduktion noch zu einer erneuten Lobenvermehrung fähig waren (vgl. 2. Teil).

Wesentlich ist, daß sich damit die Wurzel der Lytoceraten in die Trias hinein verlagert, so daß nun auch in stratigraphischer Hinsicht einer Ableitung der Ammonitina nichts mehr im Wege steht.

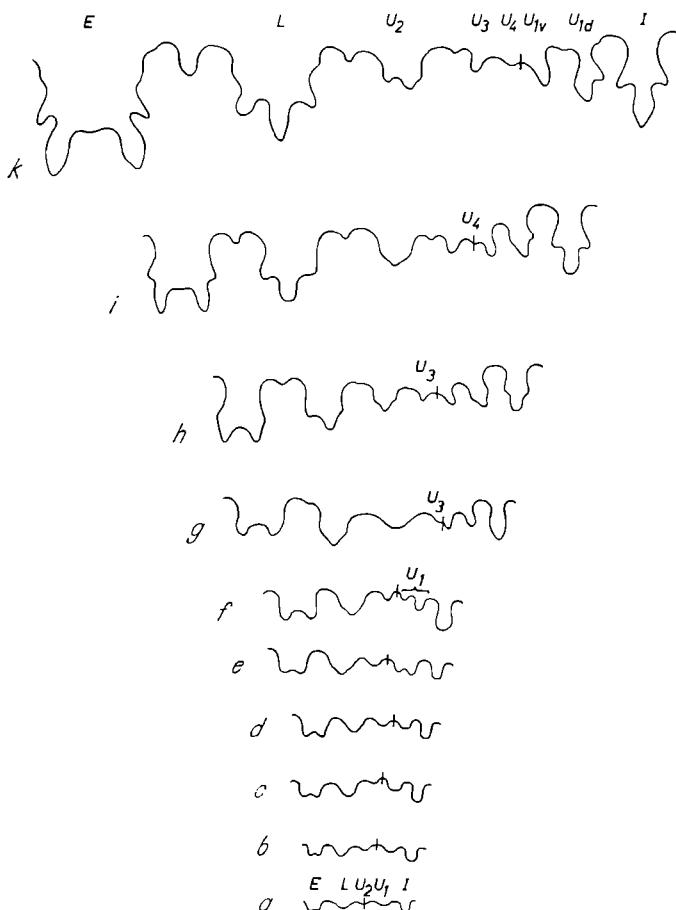


Abb. 5. Lobenentwicklung von *Neocomites neocomiensis* (d'Orb.). GPIT Ce 1310/7. Oberes Valendis, La Querola/Sierra Mariola (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, k bei Windungshöhe (Wh) 1,7 mm.

Was die kretazischen Nachläuferformen der mit den Perisphinctaceae, Haplocerataceae und — in Sinne SCHINDEWOLF's — auch den Hammato-cerataceae in die Kreide hinein persistierenden eigentlichen Jura-Ammonitina angeht, so fügen sie sich ganz in das von O. H. SCHINDEWOLF neuerdings (1964, 1965) entworfene Bild.

Die Valendis-Gattung *Neocomites*, die hier als Repräsentant der kretazischen Perisphincten herausgegriffen sei, stimmt mit *Properisphinctes* aus dem tieferen Oxford (O. H. SCHINDEWOLF 1965, Abb. 249) in ihrer Sutur-entwicklung (Abb. 5), wie in ihrer Lobenformel absolut überein:

$$E \ L \ U_2 \ U_3 \ U_4 = S \ U_{1v} \ U_{1d} \ I.$$

Bereits in den ersten Suturen und noch vor der Anlage weiterer Elemente kommt es (Abb. 5 c) zu einer Verbreiterung und schließlich Aufspaltung (Abb. 5e) des  $U_1$  vom Lobenboden her. Danach wandert der ventrale Ast dieses Lobus, der in seinem Wachstum deutlich hinter dem dorsalen Anteil zurückbleibt, zur Naht hin ab (Abb. 5f). Betrachtet man dieses Stadium unter Außerachtlassung der vorangegangenen, so wird deutlich, warum man den  $U_{1v}$  bisher falschlich für einen  $U_3$  halten konnte. Im Gegensatz zu diesem bleibt der  $U_{1v}$  jedoch stets im Bereich der Internsutur. Der eigentliche  $U_3$  wird erst in einem nächstfolgenden Stadium (Abb. 5g) in enger Verbindung mit dem  $U_{1v}$  angelegt und wandert dann rasch auf die Flanke (Abb. 5h). Danach kommt es im Sattel  $U_3U_{1v}$  zur Anlage eines weiteren Umbilikals, des  $U_4$  (Abb. 5i), in dem schließlich eine symmetrische Suturallobenbildung erfolgen kann. Auch die hier gegebene Endsutur (Abb. 5k) macht wiederum deutlich, daß die Elemente  $U_3U_4U_{1v}$  bei oberflächlicher Betrachtung und Übergehen der frühontogenetischen Entwicklung bisher als Sutural-lobenbildung des  $U_3$  gedeutet werden konnten.

Wenn mit *Kilianella* (Abb. 6) und *Oosterella* (Abb. 7) zwei weitere, fortgeschrittenere Perisphincten der tiefsten Unterkreide mit ihrer Lobenentwicklung vorgestellt werden, so mit zweierlei Absicht: einmal, um zu verdeutlichen, wie leicht die isolierte Betrachtung stark abgeleiteter Formen zu Fehldeutungen führen kann, zum andern, um die Grundlage für die Ableitung der noch zu behandelnden Holcodiscen zu gewinnen, die auf Grund ihrer Einschnürungen heute zu den Desmocerataceae gerechnet werden.

Die Oosterellen stellen mit ihrer pseudoceratitischen Suturvereinfachung Endformen der *Perisphinctes*-Reihedar. Betrachtet man die Lobenentwicklung im Vergleich mit der vorhergehenden, so erscheint diese Zuordnung zweifelhaft. Denn das in Abb. 7b im Sattel  $U_2U_1$  angelegte neue Element ist durch seine Lage und sein weiteres Schicksal (Abwanderung auf die Flanke in Abb. 7c) ein echter  $U_3$ . Eine Spaltung des  $U_1$  hat also nicht stattgefunden. Zwar kommt es auch hier noch zur Bildung eines weiteren  $U_4$  (Abb. 7d, 7e), eine Suturallobenbildung in diesem bleibt aber gleichfalls aus, so daß sich für die Oosterellen eine Lobenformel

$$E \ L \ U_2 \ U_3 \ U_4 \ U_1 \ I$$

ergibt.

Daß die Oosterellen tatsächlich Endformen der Perisphincten sind, wird durch eine Reihe von Formen deutlich, die m. E. in ihrer Lobenentwicklung

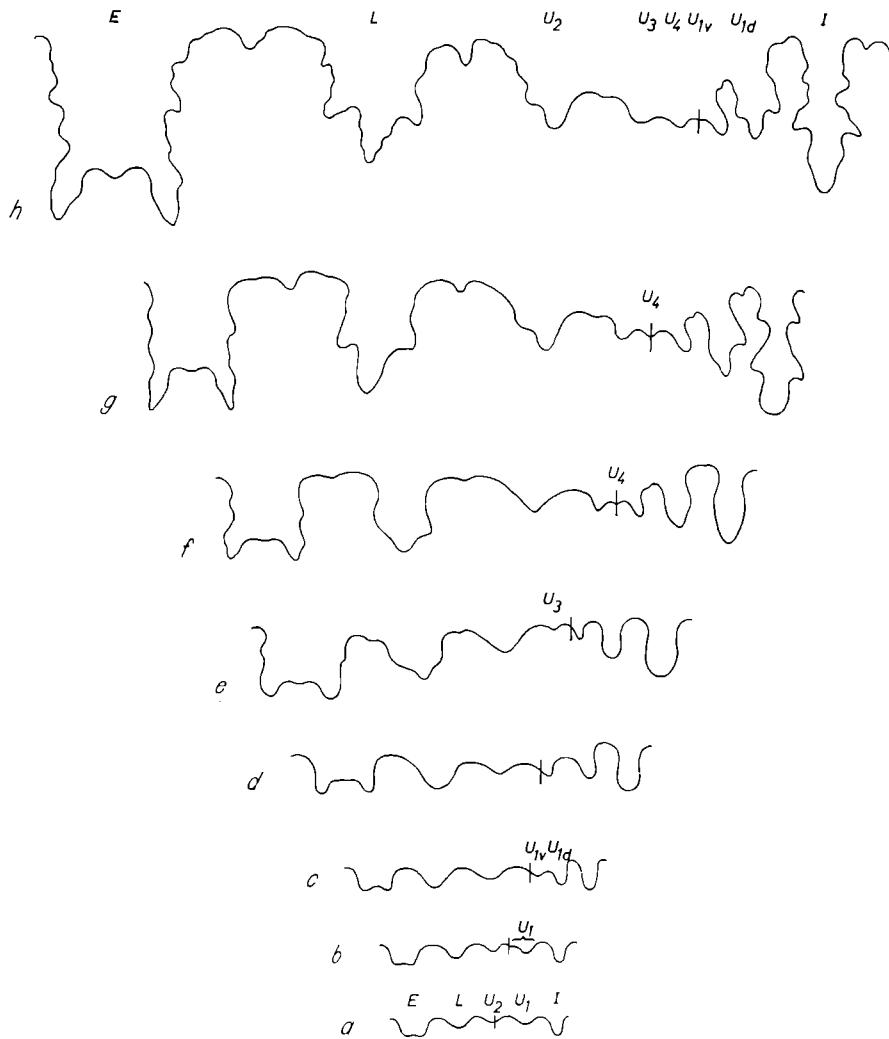


Abb. 6. Lobenentwicklung von *Kilianella roulandiana* (d'Orb.). GPIT Ce 1310/8. Unteres Valendis, Col de Premol (Dep. Drôme, Frankreich). Etwa 25/1, h bei Wh 2,8 mm.

vermitteln. Bei *Kilianella* (Abb. 6) z. B. wird der  $U_1$  zwar noch gespalten, die Anlage des  $U_{1v}$  erfolgt jedoch retardierend. Die in Abb. 6b beginnende Zerschlitzung setzt nämlich weder im Lobenboden des  $U_1$  noch im Sattel  $U_2U_1$ , sondern in einer intermediären Position im Lobenhals des  $U_1$  ein. Damit gestattet diese Momentaufnahme zunächst noch keine definitive Aussage über die Bewertung dieses Elements (als  $U_{1v}$  oder  $U_3$ ). Erst das weitere Schicksal dieser Inzision, ihr Verbleiben in der Internsutur (Abb. 6c ff.) lässt

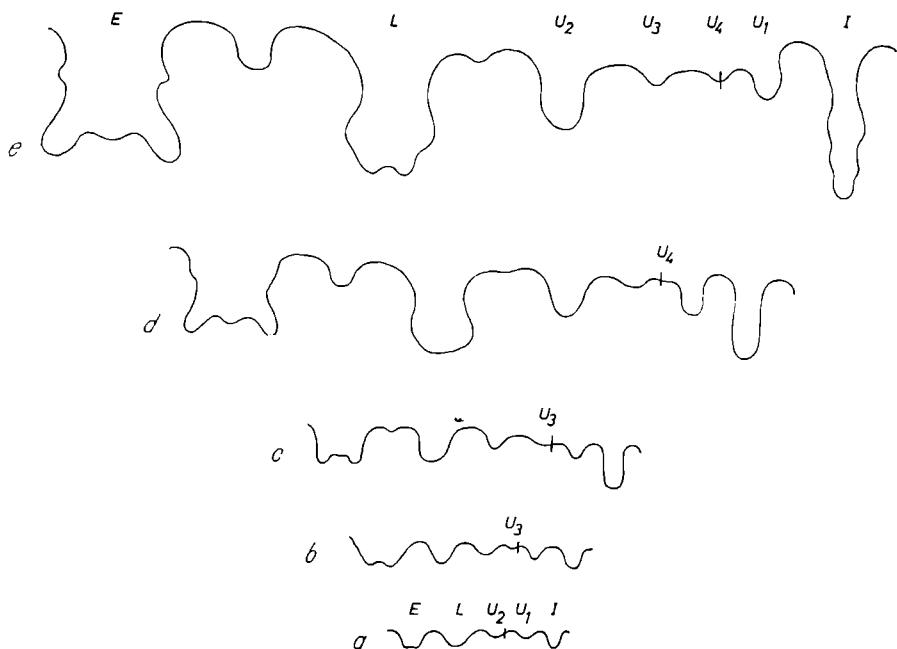


Abb. 7. Lobenentwicklung von *Oosterella stevenini* (NICKLÉS). GPIT Ce 1310/10. Oberes Valendis, La Querola/Sierra Mariola (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, e bei Wh 3,5 mm.

erkennen, daß wir es mit dem genetischen  $U_{1v}$  zu tun haben. Die weitere Entwicklung entspricht dann den bei *Neocomites* geschilderten Verhältnissen.

Festzuhalten ist, daß die Spaltung des  $U_1$  nicht für die Gesamtheit der Perisphinctaceae kennzeichnend ist. Ganz entsprechend den Verhältnissen bei den Psilocerataceae und Stephanocerataceae (O. H. SCHINDEWOLF 1962, 1965) kann diese Spaltung bei einigen phylogenetischen Endformen unterdrückt werden. Die Kontinuität dieses Vorganges läßt es sinnvoll erscheinen, beide Modi — wie bei den genannten jurassischen Superfamilien — in einer einzigen Superfamilie zu belassen.

Es mag von weiterem Interesse sein, daß dieses von SCHINDEWOLF erkannte Entwicklungsprinzip keineswegs in einem funktionellen Zusammenhang mit der Gehäusform zu sehen ist. Gerade die Kiliacellen mit ihren koronaten Anfangswindungen (Taf. 2, Fig. 4) und demzufolge einem größeren internen Suturbereich als ihn die Neocomiten besitzen, zeigen eine Reduktion des  $U_1$ . Und ebenso erfolgt auch bei den Stephanocraten die regressive Entwicklung dieses Lobus gerade dort, wo man eine verstärkte Lobenbildung im internen Suturbereich erwarten würde, bei den Sphaerocraten, Stephanocraten und Tuliten.

Die zweite, nur noch mit Nachläuferformen in die Kreide hineinreichende Gruppe jurassischer Ammonitina sind die nach der bisherigen Auffassung

als konservativ geltenden Haplocerataceae und Oppelien. Wurden Haploceraten und Oppelien bisher als natürliche Einheit betrachtet, so hat SCHINDEWOLF (1964) ihre Separierung in getrennte Superfamilien vorgeschlagen, auf Grund des bei jenen einheitlichen, bei diesen zweigeteilten U<sub>1</sub> und einer unterschiedlichen Lobenformel. Es kann hier nicht für oder wider die Zweckmäßigkeit dieser Trennung Stellung genommen werden. Es sei lediglich angemerkt, daß die von SCHINDEWOLF vorgeschlagene Umgruppierung der Kreide-Oppelien, der Aconeceraten, zu den Haploceraten keineswegs so abwegig ist, wie sie auf den ersten Blick erscheinen möchte. Denn obwohl die oxykonen Aconeceraten mit ihrer meist kräftigen falkaten Berippung weit größere Ähnlichkeit mit den Strebliten aufweisen, als mit den Haploceraten und Neolissoceraten des Valendis, an die sie nun ange schlossen werden müssen, so sprechen die bis ins Detail übereinstimmende Lobenentwicklung und die noch zu beschreibenden subkarinaten Haploceraten (*H. aberrans* nov. sp.) des Valendis, als mögliche Übergangsformen, sehr zugunsten dieser Verbindung.

Obwohl den Angaben SCHINDEWOLF's nichts hinzugefügt werden kann, habe ich hier noch einmal die Lobenentwicklung eines Valendis-Haploceraten wiedergegeben (Abb. 8), auf deren Bedeutung im weiteren Verlauf dieser Betrachtungen noch zurückzukommen sein wird. Bei *Haploceras (Neolissoceras) grasiannum*, dessen Lobenentwicklung stellvertretend für Haploceraten und Aconeceraten gelten kann, bleibt der U<sub>1</sub> — im Gegensatz zu den Oppelien — ungespalten und der Lobenzuwachs erfolgt streng alternierend nach der Lobenformel

$$E \ L \ U_2 \ U_3 \ U_5 \ U_7 \ U_8 : U_6 \ U_4 \ U_1 I .^4)$$

Zudem überragt der Sattel LU<sub>2</sub> den Externsattel deutlich an Höhe, wie dies für die Oppelien weniger bezeichnend ist.

Zwar erfolgt damit die Lobenbildung bei den Haploceraten symmetrisch zur Naht, wie es auch die Suturallobenbildung fordert, stets aber erfolgt die Anlage der neuen Elemente im auf der Naht gelegenen Sattel und nicht durch eine Aufspaltung des Nahtlobus selbst. Trotz zahlreicher äußerer Ähnlichkeiten mit den Phylloceraten haben wir es hier mit einer echten Lobenbildung zu tun. Dies dürfte die Bedenken ausräumen, die einer Ableitung der Haploceraten und Oppelien mit ihren elementreichen Suturen von den Lytoceraten immer wieder im Wege standen. SPATH's Vorstellungen von einer iterativen Neubildung von Oppelien via Haploceraten aus Phylloceraten (L. F. SPATH 1923, S. 33) muß daher abgelehnt werden, ebenso wie die von E. BASSE (1952, Abb. 59) vorgeschlagene Zuordnung des echten Haploceraten *Neolissoceras* zu den Phylloceratidae. Phylloide Sattelendigungen oder lituide Internloben sind von den Haploceraten nicht bekannt.

<sup>4</sup> Demgegenüber lautet die Lobenformel der Oppelien nach SCHINDEWOLF (1964): ELU<sub>2</sub>U<sub>3</sub>U<sub>4</sub>U<sub>5</sub>U<sub>7</sub>U<sub>9</sub>U<sub>11</sub>U<sub>13</sub>;U<sub>12</sub>U<sub>10</sub>U<sub>8</sub>U<sub>6</sub>U<sub>1</sub>vU<sub>1</sub>I.

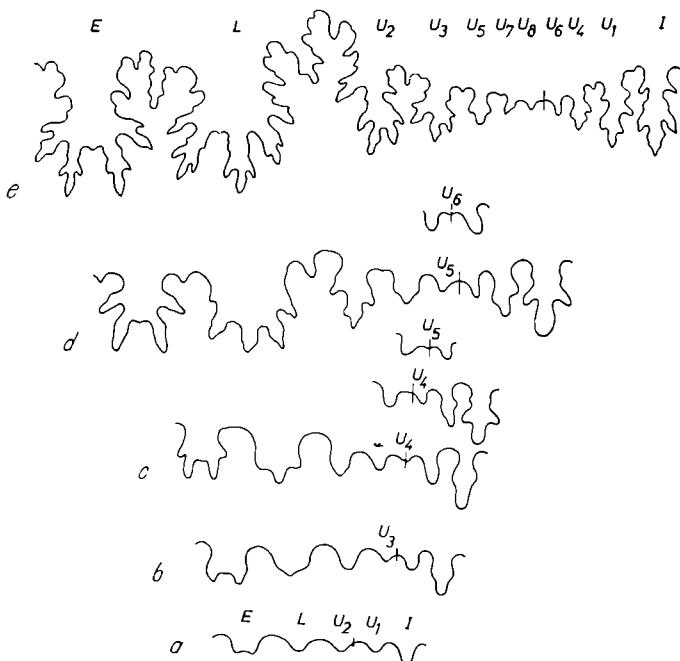


Abb. 8. Lobenentwicklung von *Haploceras (Neolissoceras) grasiarium* (d'ORB.). GPIT Ce 1310/16. Unteres Valendis von Trezanne (Dep. Isère, Frankreich). Etwa 25/1, mit Ausnahme von e (12/1) bei Wh 5 mm.

Während der gemeinsame Ursprung der bisher behandelten, überwiegend jurassischen Ammonitina in den Lytoceraten als gesichert angesehen werden kann, werden die nun folgenden kretazischen Desmocerataceae, Hoplitaceae und Acanthocerataceae nach dem Vorbild zahlreicher Autoritäten (H. DOUVILLÉ 1916, S. 373; A. DE GROSSOUVRE 1894, S. 163; L. F. SPATH 1923, S. 33; C. W. WRIGHT 1955, S. 562 und 1957, S. L 362) heute einhellig in die Abfolge der Phylloceraten gestellt. Während SPATH auch hier wieder einer iterativen Entstehung der Desmoceraten den Vorzug gab, wurde diese Auffassung von C. W. WRIGHT zugunsten eines monophyletischen Ursprungs dieser äußerlich einheitlichen Gruppe in der Valendis-Gattung *Eodesmoceras* SPATH aufgegeben. Als Ausgangsform wurde dabei an die relativ evoluten Sowerbyceraten der *tortisulatum*-Gruppe gedacht. Auch ich habe mich bei der Aufstellung der Unterordnung Hoplitina für die genannten drei Superfamilien der Anschauung WRIGHT's angeschlossen.

Eine eingehendere Beschäftigung, insbesondere mit den Suturen in ihrer ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung, hat indessen gezeigt, daß in dieser auf den ersten Blick so einheitlichen Formengruppe eine Vielzahl verschiedener Suturyphen vorliegt, die eine Revision der stamme-

geschichtlichen und systematischen Vorstellungen erforderlich macht. Es seien hier die acht wichtigsten Modi der suturalen Entwicklung innerhalb der bisherigen „Hoplitina“ einander gegenübergestellt.

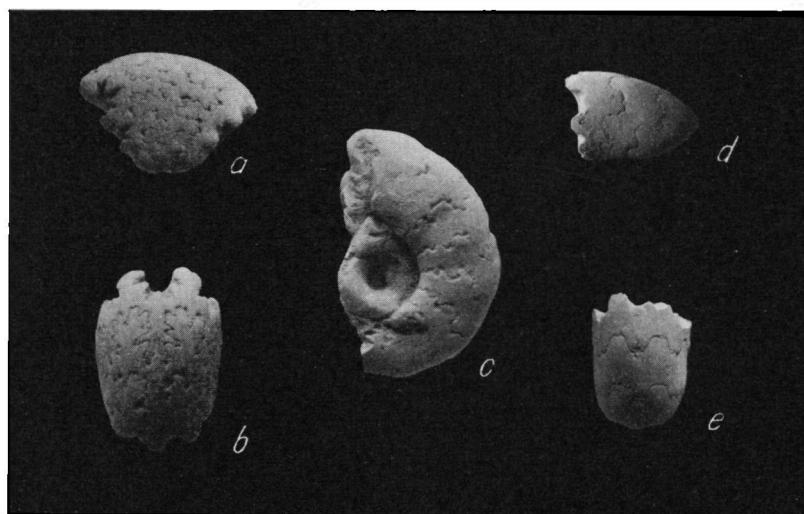


Abb. 9. *Eodesmoceras celestini* (PICTET & CAMPICHE). (Vgl. PICTET & CAMPICHE 1860, Taf. 39, Fig. 1, 2). ? Oberes Valendis, Cht. du Marais/Auberson (Kanton Vaud, Schweiz). a, b) Lectotyp, MGL 17 121/2 (Coll. CAMPICHE), Lateral- und Ventralansicht. c) Paratypoid, MGL 17 121/1 (Coll. CAMPICHE), Lateralansicht. d, e) Hypotypoid, MGL 17 121/3 (Coll. CAMPICHE), Lateral- und Ventralansicht. A, b, c 2/1; d, e 3/1.

1. Zur Erörterung des Ursprungs der Desmoceraten schien es mir unumgänglich, die ältesten Vertreter dieser Formenreihe, also das bisher sehr unzulänglich bekannte *Eodesmoceras* SPATH aus dem Valendis, einer Revision zu unterziehen.

Nach L. F. SPATH (1923, S. 33) und C. W. WRIGHT (1955, S. 562) sprechen für seine Ableitung von *Phylloceras* der rechteckig-ovale Windungsquerschnitt, die sinusförmigen Einschnürungen und die elementreiche Sutur mit mäßig zerschlitzten Sätteln. Diese Charakteristik stützt sich auf die Zeichnungen der aus zwei Fragmenten bekannten typischen Art, *E. celestini*, bei PICTET & CAMPICHE (1860, Taf. 39, Fig. 1, 2). Das Originalmaterial in der Sammlung CAMPICHE (Musée Géologique, Lausanne)<sup>5</sup> enthält noch ein weiteres Fragment, das sich ebenfalls dieser bisher nur aus dem höheren Valendis der Schweiz bekannten Art zuschreiben lässt. Der Erhaltungszustand aller drei Fragmente, es handelt sich um abgerollte Phosphorit-Steinkerne (Abb. 9), ist weit schlechter als es die Originalzeichnungen erkennen lassen. Immerhin gestattet wenigstens eines der Fragmente (Coll. CAMPICHE (MGL) Nr. 17 121/2; PICTET & CAMPICHE's Fig. 1; hier Abb. 9a,

<sup>5</sup> Frau Prof. Dr. A. SCHNORF-STEINER (Lausanne) bin ich für die Erlaubnis, die Originale CAMPICHE's einschauen und studieren zu dürfen, sehr zu Dank verpflichtet.

b, 10a, 11b), das hier zum Lectotyp vorgeschlagen wird, die Aussage, daß es sich um einen Desmoceraten handelt (vgl. auch E. BAUMBERGER 1910, S. 33). Die Sutur (Abb. 11b) besitzt trotz aller Abrollung noch deutlich zerschlitzte und keinesfalls phylloide Sättel, die gleichmäßig von der Siphonallinie zur Naht hin abfallen. Die Internsutur ist nach dem Hypotypoid 17 121/3 rekonstruiert und läßt einen deutlich zerschlitzten dreispitzigen erkennen. Das Hypotypoid weicht in seinem stärker triangulären Windungsquerschnitt (Abb. 10c) vom hochrechteckig-subovalen Querschnittsbild des Lectotyps (Abb. 10a) geringfügig ab. Beide Fragmente zeigen keine Einschnürungen. Das vollständigste Exemplar, das Paratypoid 17 121/1 (PICTET & CAMPICHE's Fig. 2) ist zu stark verdrückt und abgerollt (Abb. 9c, 10b), um zur Diagnose der Art und Gattung herangezogen werden zu können. Sein Querschnitt ist wesentlich höher als breit, und auf den Flanken scheinen schwache Einschnürungen angedeutet.

Zieht man *E. baughtoni* SPATH (1930, Taf. 13, Fig. 2a—e) aus gleich alten Schichten Südafrikas zur Charakteristik der Gattung mit heran, so verdient Beachtung, daß auch bei dieser Form Einschnürungen fehlen, auch hier die Sättel zerschlitzt sind, aber — zum Unterschied gegenüber *E. celestini* — der Lateralen Externsattel an Höhe übertrifft. Auch *Eodesmoceras* (*Miodesmoceras*), von C. W. WRIGHT (1955, S. 568) für *Haploceras* (?) *lechicum* UHLIG aus dem Barreme vorgeschlagen, fehlen Einschnürungen. Diese scheinen damit ebenso wenig zum primären Inventar der Desmoceraten zu gehören, wie die angeblich noch phylloceratenhafte Sutur.

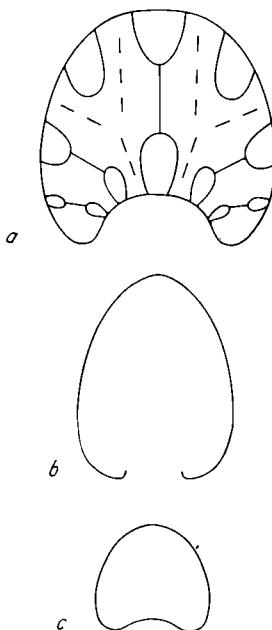


Abb. 10. Windungsquerschnitte von *Eodesmoceras celestini* (PICTET & CAMPICHE). 4/1. a) Exemplar 17 121/2, b) Exemplar 17 121/1, c) Exemplar 17 121/3.

Der Eindruck, daß der Ursprung der Desmoceraten gar nicht bei den Phylloceraten zu suchen ist, wird durch die angeblichen Übergangsformen, die Sowerbyceraten, noch verstärkt. *Sowerbyceras* s. str., nach WRIGHT Ahnform der Desmoceraten, überschreitet die Jura/Kreide-Grenze nicht, kommt also aus stratigraphischen Gründen für eine Ableitung der erst im höheren Valensis einsetzenden Desmoceraten nicht in Frage. Auch die in ihre Abfolge gestellten evoluten Gyrophylliten der oberen Unterkreide (J. WIEDMANN 1964), an die SPATH bei seiner Iterativbildung der Desmoceraten konkret dachte, sind in ihren Sutur-Merkmalen (phylloiden Sätteln, lituidem I) unzweifelhafte Phylloceraten (Abb. 11d). Das gleiche gilt für das gemeinsam mit *Eodesmoceras* im Valensis häufige *Hypophylloceras thetys*

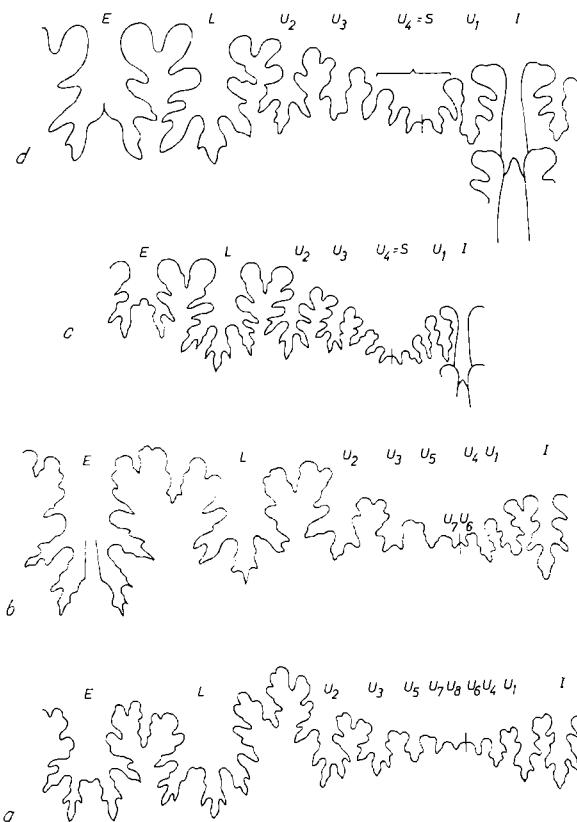


Abb. 11. Gesamtsuturen von *Phylloceras*, *Eodesmoceras* und *Haploceras* (*Neolissoceras*).  
 a) *H. (Neolissoceras) grasiannum* (d'ORB.). GPIT Ce 1310/17. Oberes Valendis, La Querola/Sierra Mariola (Prov. Alicante, Spanien). 10/1. b) *Eodesmoceras celestini* (PICTET & CAMPICHE). Kombiniert aus MGL 17 121/2 und 3 (Coll. CAMPICHE). ? Oberes Valendis, Cht. du Marais/Auberson (Kanton Vaud, Schweiz). 5/1. c) *Pb. (Hypophylloceras) thetys* (d'ORB.). GPIT Ce 1310/5. Unterer Valendis, Col de Premol (Dcp. Drôme, Frankreich). 10/1. d) *Sowerbyceras (Gyrophyllites) lateumbilicatum pygmaeum* WIEDM. GPIT Ce 1310/6. Mittleres Alb, Sierra de Ricote (Prov. Murcia, Spanien). 20/1.

(Abb. 11c), dessen evolute Innenwindungen (Taf. 1, Fig. 6, 7) man vielleicht als proterogenetischen Vorgriff auf die spätere Desmoceraten-Entwicklung deuten könnte.

Diese Bedenken werden bestätigt, wird auch die Suturentwicklung in die Betrachtung einbezogen. Leider ist diese, mangels Materials, nicht an *Eodesmoceras*, sondern erst an *Barremites* untersucht worden, der aber kontinuierlich aus *Eodesmoceras* im Hauerive hervorgeht und von C. W. WRIGHT (1955, 1957) mit diesem in einer gemeinsamen Subfamilie *Eodesmoceratinæ*

angeordnet wurde. Auch *Barremites* besitzt auf seinen Innenwindungen zunächst noch keine Einschnürungen (Taf. 1, Fig. 5). Erst auf den äußeren Windungen treten diese auf, von einer falkaten Schalenstreifung begleitet. Die Lobenentwicklung von *Barremites* (Abb. 12) zeigt

- Keine Spaltung des  $U_1$  und damit
- Abwandern des  $U_3$  auf die Flanke und
- eine starke umbilikale Lobenvermehrung durch streng alternierende echte Lobenbildung.

Dies, wie auch die resultierende Lobenformel

$$E \ L \ U_2 \ U_3 \ U_5 \ U_6 \ U_8 : U_7 \ U_4 \ U_1 \ I$$

entspricht recht genau den bei *Haploceras* (*Neolissoceras*) beobachteten Verhältnissen.

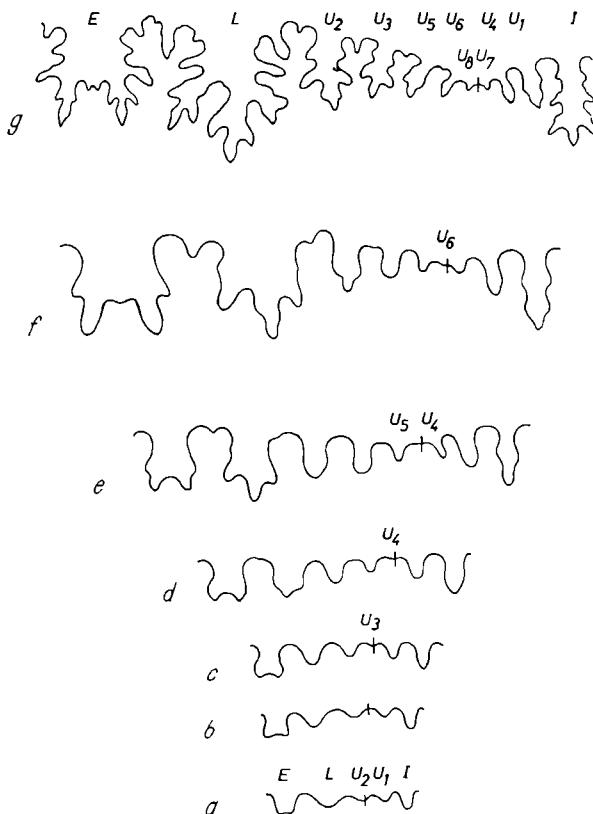


Abb. 12. Lobenentwicklung von *Barremites strettostoma* (Uhlig). GPIT Ce 1310/23—25 (kombiniert). Unteres Barremic, La Querola/Sierra Mariola (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, mit Ausnahme von g (12/1) bei Wh 4,5 mm.

Für eine Ableitung der Eodesmoceraten von den Haploceraten sprechen neben der identischen Sutur und Lobenentwicklung zahlreiche weitere Übereinstimmungen in Gehäuseform und Skulptur: das Vorhandensein eines annähernd rechteckigen Windungsquerschnitts mit deutlicher Nabelkante bei den Eodesmoceraten, die ebenfalls zunächst schwache, dann deutlich falkate Skulptur und das beiden Gruppen gemeinsame primäre Fehlen von Einschnürungen. Vor allem lassen sich aber auch stratigraphische Gründe zu ihren Gunsten anführen. Die Haploceraten erleben im unteren Valendis des Westmediterrangebiets noch einmal eine letzte Blüte. Neben dem bereits mehrfach erwähnten *H. (Neolissoceras) gracianum* (Taf. 1, Fig. 2) ist auch die Typus-Art, *H. (Haploceras) elatum* (Taf. 1, Fig. 1) selbst noch vertreten. Daneben finden sich bisher unbeschriebene Formen, die mir zu den Desmoceraten einerseits und den Aconeckeraten andererseits überzuleiten scheinen. Es ist dies einmal *H. (Neolissoceras) desmoceratoides* nov. sp. (Taf. 1, Fig. 3), das sich mit seinem subquadratischen Querschnitt noch eng an *H. (N.) gracianum* anlehnt, mit seinem offeneren Nabel und der Andeutung unregelmäßiger Einschnürungen aber bereits zu den Eodesmoceraten gerechnet werden könnte. Hierher gehört das bereits erwähnte *H. (H.) aberrans* nov. sp. (Taf. 1, Fig. 4), das mit seiner beginnenden siphonalen Knotenbildung möglicherweise die Entwicklung zu den oxykonen Aconeckeraten hin andeutet.

Die Plastizität der Merkmale bei den Valendis-Haploceraten macht m. E. nicht nur eine strikte Abgrenzung zwischen *Haploceras* und *Neolissoceras*, die ich bestenfalls als Subgenera aufzufassen vermag, unmöglich, sondern ebenfalls eine solche zwischen *Haploceras* und *Eodesmoceras*. Der einzige erkennbare Unterschied zwischen diesen beiden im heutigen System so streng getrennten Gruppen scheint mir in der Beschaffenheit des Lateralsattels zu liegen, der bei den Haploceraten — im Gegensatz zu den Desmoceraten — den Externsattel stets deutlich überragt<sup>6</sup>. Ob dieses Merkmal zur Charakteristik verschiedener Superfamilien ausreicht, muß dahingestellt bleiben.

Der Gedanke einer Ableitung der Desmoceraten von *Haploceras*, der sich aus den bisherigen Erörterungen m. E. zwingend ergibt, ist keineswegs neu.

<sup>6</sup> Auch dieses Merkmal liefert freilich keine strikte Alternative. Die Haploceraten-Gattung *Pseudolissoceras* SPATH ist nach der Beschaffenheit ihrer Lateralsättel eigentlich bereits ein Desmocerat. Sie wurde zwar von K. W. BARTHEL jüngst (1962, S. 12, Abb. 2!) auch aus dem europäischen Tithon beschrieben, bis zum Einsetzen von *Eodesmoceras* klafft aber noch immer ein deutlicher zeitlicher Hiatus. Dieser mag vielleicht mit unserer bisher noch ungenügenden Kenntnis der Unterkreide-Haploceraten in Zusammenhang stehen. Auf der andern Seite besitzt *Eodesmoceras haughtoni* SPATH, ebenso wie interessanterweise sogar noch ein Barremit, *B. subdifficilis* (KAR.) (vgl. DRUSHCHIC & KUDRJACEV et al. 1960, Abb. 85), einen den Externsattel überragenden Lateralsattel. Gerade diese Beispiele sprechen aber auch wiederum für die Richtigkeit der hier vertretenen Auffassung. Eine scharfe Grenzziehung zwischen Haploceraten und Desmoceraten scheint mir kaum möglich.

Er wurde bereits vor langem von K. A. v. ZITTEL (1884, S. 465) vertreten, und auch V. UHLIG (1883, S. 221), einer der besten Kenner unterkretazischer Ammoneen, rechnete die Barremiten bedenkenlos noch zu *Haploceras*. Daß diese an sich naheliegende Verknüpfung wieder in Vergessenheit geraten konnte, hat seine Ursache im — so vielfach irreführenden — phylogenetischen Dogma, wonach die Haploceraten keiner progressiven Entwicklung für fähig gehalten wurden. Sie wurden unverständlichlicherweise durch die noch weit konservativeren Phylloceraten ersetzt.

Nach ihrer Lobenentwicklung, Gehäuseform und Skulptur schließen sich an die Eodesmoceraten des Barreme mühelos die frühen eigentlichen Desmoceraten des Apt an, auf deren Fortentwicklung im folgenden 2. Teil einzugehen sein wird. Aber auch die Pulchelliidae und das Gros der

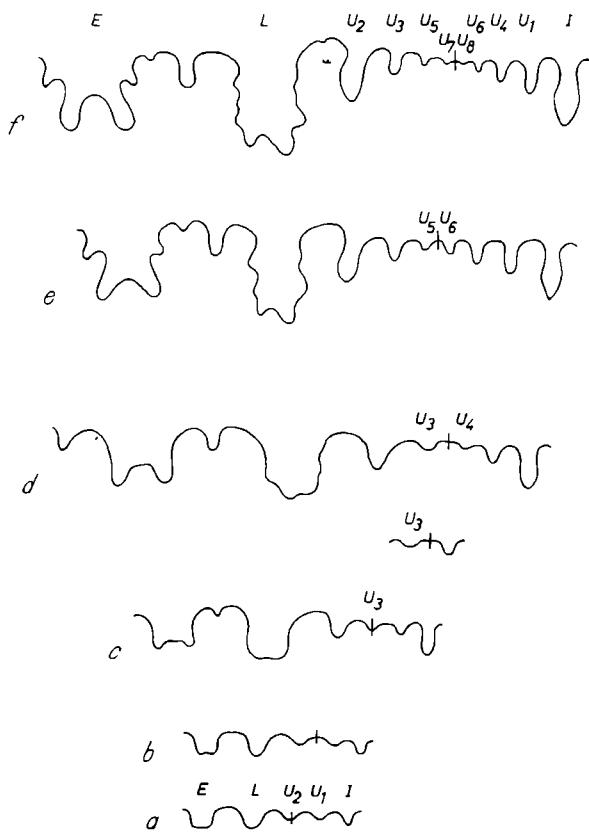


Abb. 13. Lobenentwicklung von *Pulchellia nicklesi* HYATT. a—d) GPIT Ce 1310/26, e, f) GPIT Ce 1310/27. Gleicher Fdpkt. wie Abb. 12. E, f bei Wh 3,0 bzw. 4,5 mm = 12:1, sonst etwa 25:1.

übrigen Pseudoceratiten, von C. W. WRIGHT (1957, S. L 383, L 388 ff.) den Hoplitaceae zugerechnet, gehören nach Maßgabe der Lobenentwicklung (Abb. 13), wie auch der barremitenhaften Innenwindungen, in die unmittelbare Abfolge der Eodesmoceraten. Der einzige Unterschied besteht — neben der starken sekundären Suturvereinfachung — in der im Grenzfall nahezu synchron erfolgenden Anlage von Lobenpaaren beiderseits der Naht (Abb. 13e, f). Dies scheint einer den Desmoceraten eigentümlichen Entwicklungstendenz zur Suturallobenbildung hin zu entsprechen (vgl. Abb. 14—16), wobei diese hier, im Gegensatz zu den Phylloceraten, sekundärer Natur ist. An die Pulchellien dürften sich in Wirklichkeit auch die Engonoceratidae und Placenticeratidae anfügen; ein scheinbarer Hiatus während des Apt wird durch die noch ungenügende Bearbeitung der Apt-Pulchellien vorgetäuscht. Der in der Folge von L. F. SPATH (1931, S. 341) und C. W. WRIGHT (1957, S. L 388) heute übliche Anschluß dieser Formen an die Deshayesiten ist nicht aufrechtzuerhalten. Wie im folgenden noch zu zeigen sein wird, müssen die Deshayesiten als ein besonders progressiver Zweig der Heteromorphen aufgefaßt werden.

(Schluß folgt)

Bei der Schriftleitung eingegangen am 15. Oktober 1965.

Anschrift des Verfassers:

Dr. J. WIEDMANN, Geol.-Paläont. Institut, 74 Tübingen, Sigwartstr. 10.

---

## Tafelerklärungen

### Tafel 1

- Fig. 1. *Haploceras (Haploceras) elimatum* (OPPEL).  
Innenwindung, GPIT Ce 1310/20. Unteres Valendis, Col de Premol (Dep. Drôme, Frankreich). 2/1. a) Lateral-, b) Frontalansicht mit Septalfläche (infolge Oxydation verbcitert).
- Fig. 2. *H. (Neolissoceras) gracianum* (D'ORBIGNY).  
Innenwindung, GPIT Ce 1310/18. Oberes Valendis, La Querola/Sierra Mariola (Prov. Alicante, Spanien). 2/1. a) Ventral-, b) Frontalansicht mit Septalfläche, c) Lateralansicht.
- Fig. 3. *H. (Neolissoceras) desmoceratoides* nov. sp.  
Holotyp, GPIT Ce 1310/19. Gleicher Fdpkt. wie Fig. 2, 5/1. a) Ventral-, b) Frontal-, c) Lateralansicht.
- Fig. 4. *H. (Haploceras) aberrans* nov. sp.  
Holotyp, GPIT Ce 1310/21. Gleicher Fdpkt wie Fig. 1. 2/1. a) Ventral-, b) Frontalansicht mit Septalfläche, c) Lateralansicht.
- Fig. 5. *Barremites strettostoma* (UHLIG).  
Innenwindung, GPIT Ce 1310/22. Unteres Barreme, gleicher Fdpkt. wie Fig. 2. 3/1. a) Frontalansicht mit Septalfläche, b) Lateralansicht.
- Fig. 6. *Phylloceras (Hypophylloceras) thetys* (D'ORBIGNY).  
Lateralansicht der evoluten Innenwindungen, GPIT Ce 1310/3. Gleicher Fdpkt. wie Fig. 1. 2/1.
- Fig. 7. Desgl.  
Evolute Innenwindungen, GPIT Ce 1310/4. Gleicher Fdpkt. wie oben. 2/1. a) Frontalansicht mit Septalfläche, b) Lateralansicht.

### Tafel 2

- Fig. 1. *Parabranccoceras besairiei* (COLLIGNON).  
Hypotypoid, GPIT Cc 1310/34. Unteres Alb, Alcoraya/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien). 2/1. a) Ventral-, b) Lateral-, c) Frontalansicht mit Septalfläche.
- Fig. 2. Desgl. Skulptierte Innenwindung  
Hypotypoid, GPIT Cc 1310/33. Gleicher Fdpkt. wie Fig. 1. 5/1. a) Frontalansicht mit Septalfläche, b) Ventral-, c) Lateralansicht.
- Fig. 3. *Silesitoides alicantensis* nov. sp.  
Holotyp, GPIT Ce 1310/32. Gleicher Fdpkt. wie Fig. 1. 3/1. a) Frontalansicht mit Septalfläche, b) Lateralansicht.
- Fig. 4. *Kilianella (Neohaploceras) submartini* (MALLADA).  
Neotyp GPIT Ce 1310/9. Oberes Valendis, La Querola/Sierra Mariola (Prov. Alicante, Spanien). 4/1. a) Lateral-, b) Frontalansicht mit Septalfläche, c) Ventralansicht.
- Fig. 5. *Almobadites subcamelinus* nov. gen. et nov. sp.  
Innenwindung, GPIT Ce 1310/12. Unteres Barreme, Fdpkt. wie oben. 5/1. a) Lateral-, b) Frontalansicht mit Septalfläche, c) Ventralansicht.

