

## ÜBER DEN URSPRUNG DER AMMONOIDEA

VON H. K. ERBEN

*Institut für Paläontologie, Universität Bonn*

(Received 16 January 1966)

### INHALT

I. Einführung . . . . .	641
II. Abstammung von den Bactritidae . . . . .	642
III. Die zu den Ammonoidea führende Hauptreihe . . . . .	644
IV. Die früh-ontogenetische Entwicklung . . . . .	649
V. Die Entstehung der Ammonoidea . . . . .	653
VI. Summary . . . . .	657
VII. Schriften-Verzeichnis . . . . .	657

### I. EINFÜHRUNG

Während eines großen Teils des Paläozoikums und durch das gesamte Mesozoikum hindurch spielen im Bereich der fossilen Wirbellosen die Ammonoidea eine überragende Rolle. Ihre Bedeutung für die chronologische Gliederung dieser langen Zeitabschnitte der Erdgeschichte sowie ihre auf besonderer Evolutions-Freudigkeit beruhende Formenfülle lassen sie zu einem bevorzugten Studienobjekt der Stratigraphie und auch der paläontologischen Phylogenetik werden. Über ihre Herkunft war man sich allerdings lange Zeit nicht einig.

Im wesentlichen standen sich zwei Hypothesen gegenüber. Spath (1933, 1936) und in modifizierter Form Böhmers (1936) hielten silurische eingerollte Nautiloideen vom Typus des *Barrandeoceras* für die ancestralen Wurzelformen, während Schindewolf (1932, 1933, 1935), an Vermutungen von A. Hyatt und J. P. Smith anknüpfend, eine phylogenetische Herkunft von den geradegestreckten Bactritiden nachwies. Weitere Untersuchungen und insbesondere zusätzliche Funde vermittelnder Formen haben die letztere Auffassung erneut unter Beweis gestellt und unsere Kenntnis vervollständigt (Erben 1960, 1964, 1965).

Für eine Ableitung von convoluten Nautiloideen sind neben einigen auf Irrtümern beruhenden Argumenten (z. B. angebliche Ähnlichkeit der Protoconche) auch einige weitere genannt worden, die sich auf mehr äußere Ähnlichkeiten dieser Nautiloideen mit Ammonoideen stützen, z. B. der Besitz eines Laterallobus und der convolute Status mit dorsaler konkaver Windungszone. Die neuen Funde haben jedoch gezeigt, daß die Convolutibilität von *Barrandeoceras* bereits weitaus fortgeschrittener ist als der Einrollungsmodus der wirklich primitivsten Ammonoideen. Gegen eine derartige phylogenetische Ableitung sprechen in entscheidender Weise ferner einige schwerwiegende Merkmale, durch die sich die eingerollten Nautiloideen von den ursprünglichsten Ammonoidea unterscheiden: Differenz in der Position des Siphos, Fehlen

eines Ventrallobus, Differenz in der Gestalt und Größe des Protoconchs und Fehlen einer Metamorphose in der früh-ontogenetischen Schalen-Entwicklung.

Gegen eine Ableitung der Ammonoidea von den Bacritiden wurde hauptsächlich geltend gemacht, daß bei Cephalopoden lediglich die Tendenz zur Ausrollung, nicht aber zur Einrollung des Gehäuses vorkomme, daß der quer-ovale Ammonoideen-Protoconch nicht von dem eiförmigen der Bacritiden hergeleitet werden könne, und daß die Bacritiden stratigraphisch jünger (Mitteldevon) seien als die ältesten Ammonoidea (Unterdevon). Diese Einwände haben inzwischen ihre Gültigkeit verloren: Daß neben Ausrollungs-Tendenzen auch die Einrollung des Gehäuses auftritt, wurde durch Flower (1955) aufgezeigt; daß der eiförmige Bacritiden-Protoconch mit dem quer-ovalen Typ der Ammonoidea durch alle Übergänge verknüpft ist, wies ich nach (Erben, 1964, S. 117, Abb. 1); und daß die Bacritiden stratigraphisch gleichaltrig bzw. sogar älter als die ersten Ammonoidea sind, ergaben Funde im Unterdevon (Erben, 1953), ja sogar im Silur (H. & G. Termier, 1950).

## II. ABSTAMMUNG VON DEN BACRITIDAE

Die Herkunft der Ammonoidea von den Bacritidae ergibt sich, teils nach Schindewolf (1933, 1935), teils nach Erben (1962a, 1964) aus folgenden Beweisen und Indizien:

- (a) Homologien im Bauplan der beiden Gruppen.
- (b) Übereinstimmung der früh-ontogenetischen Entwicklung.
- (c) Iterativ-parallele Entwicklung von Ammonoideen-Merkmalen bei gewissen Bacritidae und regressive Herausbildung von Bacritiden-Merkmalen bei gewissen primitiven Ammonoidea.
- (d) Existenz zweier Zwischenformen (Kollektiv-Typen).
- (e) Existenz einer beide Gruppen verbindenden progressiven Gattungs- bzw. Artenreihe.

Zur näheren Erläuterung seien folgende Einzelheiten hinzugefügt.

Zu (a). In beiden Bauplänen sind Homologien durch die Merkmals-Kombination 'ventromarginaler Siphon + Siphonallobus' sowie den kugelig-eiförmigen Protoconch gegeben.

Zu (b). In beiden Gruppen deuten abrupte Wachstums-Veränderungen im Initial-Gehäuse auf eine früh-ontogenetische Metamorphose hin (cf. S. 652).

Zu (c). Bei der Bacritiden-Gattung *Kokenia* wurden im Oberen Mitteldevon die früh-ammonoide Gehäuse-Krümmung und ein Laterallobus, bei *Pseudobacrites* und einer spezialisierten Art von *Cyrtobacrites* im Ober-Emsium eine ammonoidenartige bikonvexe Anwachsstreifung iterativ hervorgebracht, parallel zu der zu den Ammonoideen führenden Entwicklungsrichtung. — Bei der Ammonoideen-Gattung *Palaeogoniatites* erfolgt im Ober-Emsium eine Rückbildung, die im spät-ontogenetischen Stadium sekundär eine *Bacrites* gleichende Lobenlinie und eine an *Cyrtobacrites* erinnernde Gehäuse-Krümmung ergibt.

Zu (d). Kollektiv-Typen sind *Cyrtobacrites*, ein Vertreter der ansonsten orthoconen Bacritidae, der bereits die zu den Ammonoideen überleitende Gehäuse-Krümmung

erwirbt, und die Ammonoideen-Art *Anetoceras* (*A.*) *hunsrueckianum* Erben 1960, deren Gehäuse bereits gyrocon eingerollt ist, aber noch ein bactritides (zunächst orthocones, dann cyrtococones) Initial-Stadium zeigt.

Zu (e). Die Grundzüge der zu den Ammonoidea führenden Hauptreihe wurden von Schindewolf (1933) dargestellt. Sie wurde später modifiziert und vervollständigt

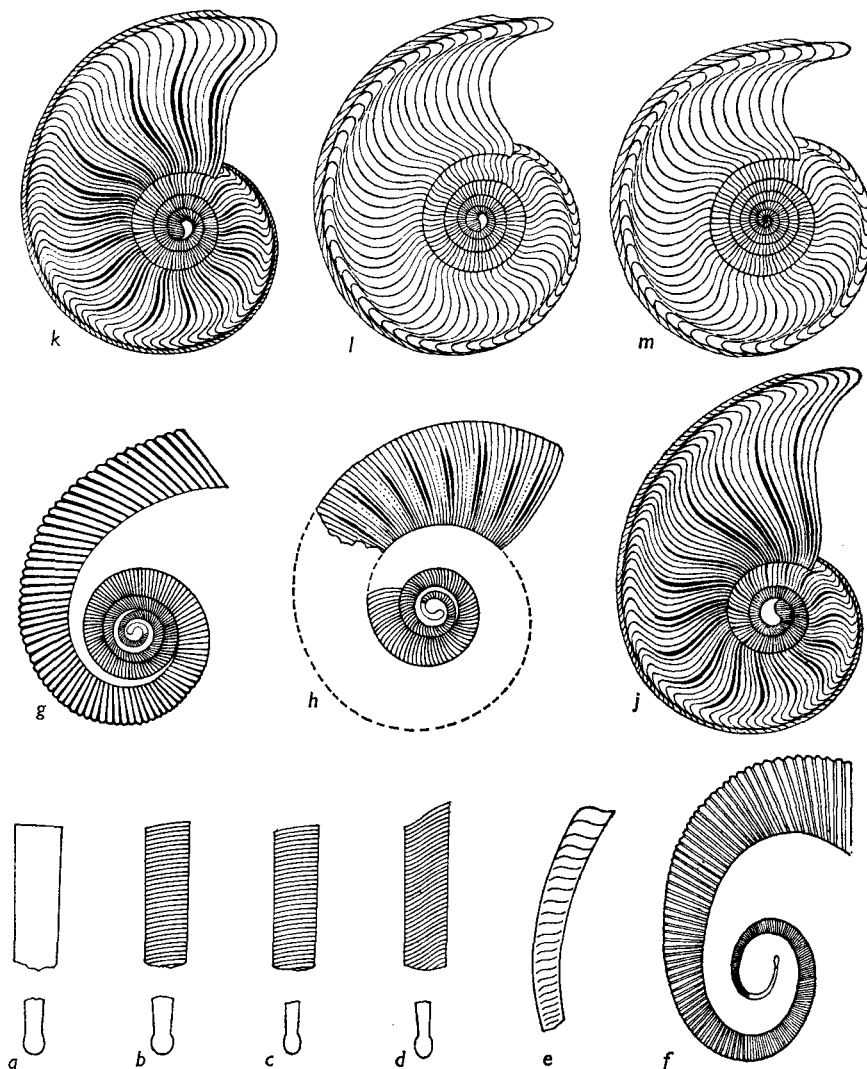


Fig. 1. Adult-Gehäuse in der zu den Ammonoidea führenden Hauptreihe. (Alle auf gleiche Größe gebracht, ohne Maßstab, etwas schematisiert.) *a* = *Sphaerorthoceras* (nov., Ristedt); *b* = *Protobactrites* (emend. Ristedt); *c* = *Bactrites*; *d* = *Lobobactrites*; *e* = *Cyrtobactrites* (anstelle der noch unbekanntenen Primitiv-Art ist *C. asinuatus* Erben dargestellt); *f* = *Anetoceras* (*A.*) *hunsrueckianum* Erben; *g* = *A. (Erbenoceras)* sp. *A.* (Initialteil rekonstruiert nach *E. advolvens* Erben); *h* = *Teicherticeras primigenitum* Erben; *j* = Typ der *zorgensis*-Gruppe von *Mimagoniatites*; *k* = Typ der *obesus*-Gruppe von *Mimagoniatites*; *l* = *Anarcestes*; *m* = *Werneroceras*.

(Erben, 1962a, 1964). Ihren Ursprung innerhalb der Orthocerida ('Michelinocera-tida') hat H. Ristedt erforscht (persönl. Mitteilung). Im Einzelnen besteht sie aus folgenden Gliedern (Fig. 1): *Sphaerorthoceras* (nov., Ristedt) → *Protobactrites* (emend. Ristedt) → *Bactrites* → *Lobobactrites* → *Cyrtobactrites* → *Anetoceras* (*A.*) *hunsrueckianum* Erben → *Anetoceras* (*Erbenoceras*) sp. *A* Erben → *Teicherticeras primigenitum* Erben → (? *Convoluticeras*)\* → *zorgensis* Gruppe von *Mimagoniaticeras* → *obesus* Gruppe von *Mimagoniaticeras* → *Anarcestes* → *Werneroceras* → übrige Ammonoidea.

### III. DIE ZU DEN AMMONOIDEA FÜHRENDE HAUPTREIHE

In der oben genannten Hauptreihe erfolgt die Herausgestaltung der Ammonoidea aus den Bactritidae und deren vorherige Abspaltung von den Orthocerida. Dabei sind verschiedene Evolutions-Tendenzen wirksam:

- (1) Krümmungs- bis Einrollungs-Tendenz.
- (2) Verlagerung des Siphos.
- (3) Umgestaltung des Windungs-Querschnitts.
- (4) Differenzierung der Lobenlinie.
- (5) Umorientierung im Verlauf des Mündungsrandes (bzw. der Anwachsstreifen).
- (6) Differenzierung des Mündungsrandes (bzw. der Anwachsstreifen).
- (7) Intensivierung der früh-ontogenetischen Metamorphose.

Diese progressive Entwicklung spielt sich innerhalb der oben genannten Hauptreihe in der nachstehend beschriebenen Weise ab.

Zu (1). Das Gehäuse der genannten nautiloiden (*Sphaerorthoceras*, *Protobactrites*) und bactritiden Vertreter (*Bactrites*, *Lobobactrites*) ist streng orthocon. Bei *Cyrtobactrites* setzt die Krümmung des adulten Abschnitts ein. Im weiteren Verlauf der Entwicklung erfolgt durchwegs Einrollung, die aber in den verschiedenen Altersstadien unabhängig, mit verschiedener Evolutions-Geschwindigkeit abläuft.

Sie beginnt in den postlarvalen Mittelstadien (Fig. 1): diese sind bei *Anetoceras* (*A.*) gyrocon, werden bei *A.* (*Erbenoceras*) advolut, bleiben es bei *Teicherticeras*, werden bei (? *Convoluticeras*\* und) *Mimagoniaticeras* convolut und verbleiben in diesem Endzustand bei *Anarcestes*, *Werneroceras* und allen übrigen Ammonoidea — mit Ausnahme der selteneren stark spezialisierten Seitenzweige mit sekundärer Ausrollung des Gehäuses.

Ein wenig langsamer verläuft die Einrollung der Altersstadien: Sie sind gyrocon bei *A.* (*Anetoceras*) und noch bei *A.* (*Erbenoceras*), werden advolut bei *Teicherticeras* und erreichen Convolutibilität erst bei (*Convoluticeras* und) *Mimagoniaticeras*, *Anarcestes* und *Werneroceras* und behalten diesen Formzustand bei allen anderen Ammonoideen bei.

Mit merklicher Verzögerung erfolgt die Einrollung der frühontogenetischen, an den Protoconch anschließenden Stadien, (Fig. 2). Sie sind orthocon bis cyrtocoon bei *A.* (*Anetoceras*) *hunsrueckianum* und primitiven Vertretern von *A.* (*Erbenoceras*), werden orthocon bis gyrocon bei *Teicherticeras primigenitum* (und orthocon bis

\* Ob die Gattung *Convoluticeras* Erben der Hauptreihe angehört, kann noch nicht mit Sicherheit entschieden werden. Ihre Morphologie macht dies wahrscheinlich, doch ist Isochronie ihrer ältesten Vertreter mit der ältesten Art von *Mimagoniaticeras* noch nicht erwiesen.

advolut bei *Convoluticeras*). Bei allen nachfolgenden Gliedern der Hauptreihe werden sie cyrtocon bis convolut, wobei das Einsetzen der Convolutibilität in zunehmend immer frühere Stadien zurückverlagert wird, und zwar bis in den Protoconch. Schon beim gyroconen Zustand bildet sich eine Nabellücke innerhalb der ersten Gehäusewindung aus. Sie wird im Verlauf der enger werdenden Einrollung in der Reihenfolge der Hauptreihe fortlaufend reduziert bis sie bei *Werneroceras* schließlich völlig und endgültig verschwindet.

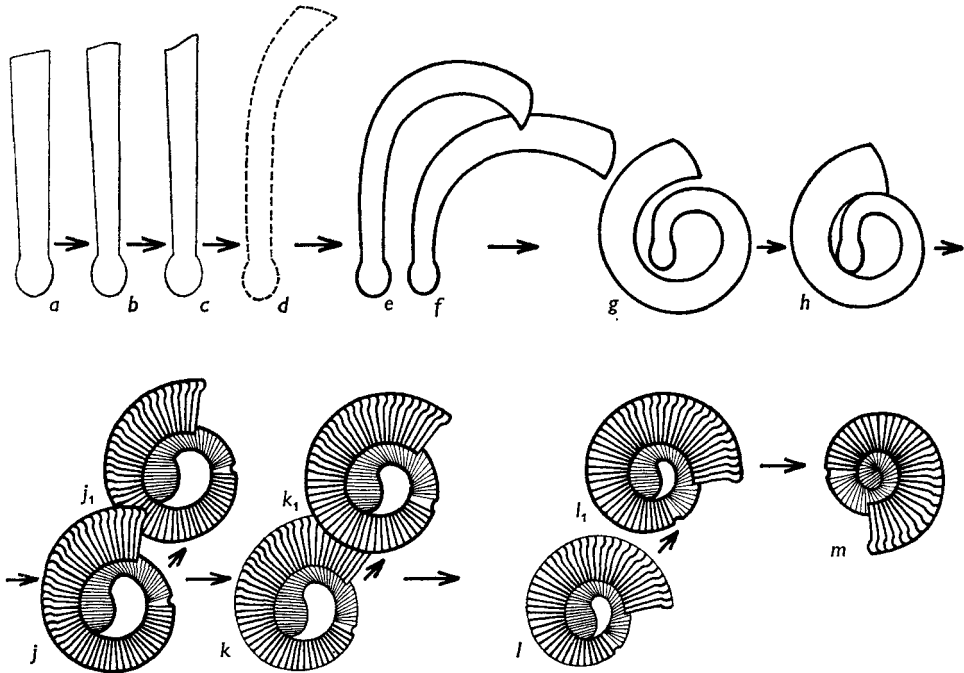


Fig. 2. Initial-Gehäuse in der zu den Ammonoidea führenden Hauptreihe. (Alle auf gleiche Größe gebracht, ohne Maßstab; nach Erben 1964, ergänzt.) a = *Sphaerorthoceras* (nov., Ristedt), *Protobactrites* (emend. Ristedt); b = *Bactrites*; c = *Lobobactrites*; d = primitiver *Cyrtobactrites* (rekonstr.); e = *Anetoceras* (*A.*) *hunsrueckianum* Erben; f = *A.* (*Erbenoceras*) (Beispiel: *advolvens* Erben); g = *Teicherticeras primigenitum* Erben; h = *Convoluticeras* (Beispiel: *C. erbeni* Bogoslovskij); j = *Mimagoniatites zorgensis* (A. Roemer) (j: forme elliptique; j<sub>1</sub>: forme circulaire); k = *Mimagoniatites obesus* Erben (k: forme elliptique; k<sub>1</sub>: forme circulaire); l = *Anarcestes* (l: forme elliptique; l<sub>1</sub>: forme circulaire); m = *Werneroceras*.

Zugleich stellt sich ein weiteres bemerkenswertes Phänomen ein. Innerhalb der Populationen einer jeden noch eine Nabellücke besitzenden Art läßt sich eine *forme elliptique* (mit geringer Krümmung des an den Protoconch anschließenden Windungsabschnitts — Fig. 2 e, f, g, h, j, k, l) und eine *forme circulaire* (mit a priori starker Krümmung — Fig. 2 j<sub>1</sub>, k<sub>1</sub>, l<sub>1</sub>, m) unterscheiden. Die *forme elliptique* (J. Barrande) stellt den ursprünglicheren, an den orthocon/cyrtoconen Zustand des Bactritiden-Gehäuses erinnernden Formzustand dar, die *forme circulaire* den progressiven. Während die frühen Vertreter der Hauptreihe ausschließlich bis überwiegend die *forme elliptique* hervorbringen, sind bei der *zorgensis*-Gruppe von *Mimagoniatites* beide

Formzustände in den Populationen mit annähernd gleicher Häufigkeit vertreten. Bei der *obesus*-Gruppe und bei *Anarcestes* wird die *forme elliptique* seltener und die Zahl der *circulaire*-Individuen überwiegt bereits sehr deutlich. Mit dem Verlust der

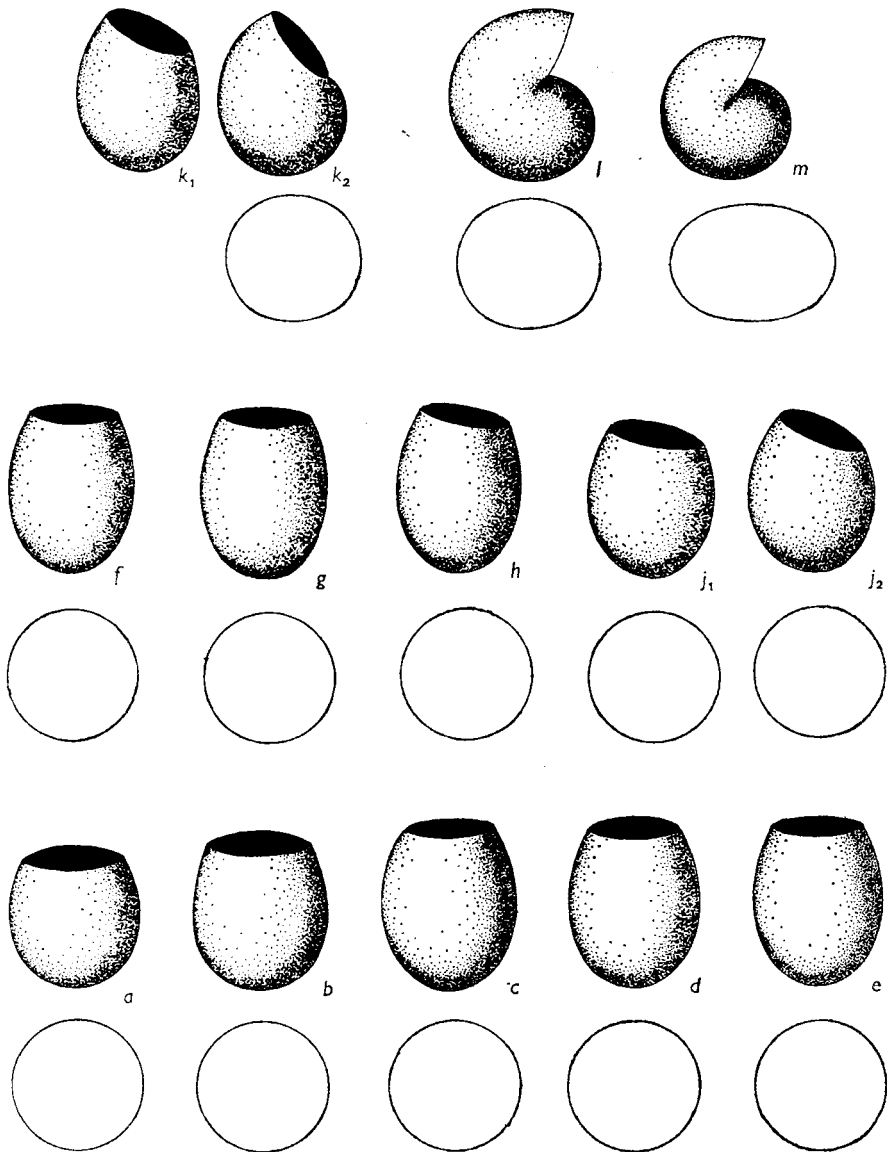


Fig. 3. Protoconche in der zu den Ammonoidea führenden Hauptreihe. (Alle auf gleiche Größe gebracht, ohne Maßstab; nach Erben 1964, ergänzt und verbessert). *a* = *Sphaerorthoceras* (nov., Ristedt); *b* = *Protobactrites* (emend. Ristedt); *c* = *Bactrites*; *d* = *Lobobactrites*; *e* = primitiver *Cyrtobactrites* (rekonstr.); *f* = *Anetoceras* (*A.*) *hunsrueckianum* Erben; *g* = *A.* (*Erbenoceras*) sp. *A.* (rekonstruiert nach *E. advolvens* Erben); *h* = *Teichertoceras primigenitum* Erben; *j* = *Mimagoniatites* (*j*<sub>1</sub>: forme elliptique, *j*<sub>2</sub>: forme circulaire); *k* = *Anarcestes* (*k*<sub>1</sub>: forme elliptique, *k*<sub>2</sub>: forme circulaire); *l* = *Werneroceras* und weitere paläozoische Ammonoidea; *m* = mesozoische Ammonoidea.

Nabellücke verschwindet sodann die *forme elliptique* bei *Werneroceras* völlig und es wird ausschließlich die eng gerollte *forme circulaire* gebildet, die sodann für alle übrigen Ammonoidea typisch ist.

Am langsamsten schreitet die Einrollung des Protoconchs vorwärts (Fig. 3). Er ist bei den nautiloiden Vertretern sowie bei *Bactrites*, *Lobobactrites*, *Cyrtobactrites*, *Anetoceras*, *Erbenoceras* und den primitiven Vertretern von *Teicherticeras* (und *Convoluticeras*) geradegestreckt. Sodann krümmt sich seine Längsachse schwach bis mäßig bei den beiden Gruppen von *Mimagoniatites*, und stärker bei *Anarcestes*. Bei *Werneroceras* und allen übrigen Ammonoideen wird er völlig in sich eingerollt, so daß seine Mündung sogar convolut wird.

Zu (2). Der Siphon liegt im adulten Zustand bei *Sphaerorthoceras* zentral bis subzentral. Bei *Protobactrites* verlagert er sich ventralwärts in eine submarginale Position und bei *Bactrites* wird er streng ventro-marginal. Diese Lage behält er sodann bei allen nachfolgenden Gliedern der Hauptreihe strikt bei.

Zu (3). Der Windungs-Querschnitt ist indifferent bei *Sphaerorthoceras*. Er wird i. a. schwach hoch-oval (in ventro-dorsaler Richtung) bei *Protobactrites* und *Bactrites*, und stärker hoch-oval bei *Lobobactrites* und *Cyrtobactrites*. Diese grundsätzliche Form behält er bei *Anetoceras*, *Erbenoceras*, *Teicherticeras*, *Convoluticeras* und der *zorgensis*-Gruppe bei, um dann bei der *obesus*-Gruppe und noch mehr bei *Anarcestes* und *Werneroceras* ein wenig breiter zu werden.

Von besonderem Interesse ist das folgende Phänomen: Im allgemeinen rekapitulieren die Jugendstadien den Windungs-Querschnitt des jeweiligen Ancestors. Bei (*Convoluticeras* und) der *zorgensis*-Gruppe von *Mimagoniatites* erscheint sodann im Larvalstadium vorübergehend ein neues Merkmal, der (in latero-lateraler Richtung) quer-ovale Windungs-Querschnitt. In der Reihenfolge *zorgensis*-Gruppe — *obesus*-Gruppe — *Anarcestes* und *Werneroceras* greift dieser Querschnitt-Typ auf immer spätere Altersstadien über, zugleich aber auch auf immer jüngere, bis zum Übergreifen auf den Protoconch (cf. Erben, 1964, Abb. 3). Hier ist also ein palingenetischer — und simultan (!) auch ein proterogenetischer Entwicklungs-Modus gegeben. Der neue quer-ovale Windungs-Querschnitt wird sodann in der Larval-Windung und im embryonalen Protoconch aller jüngeren Ammonoidea beibehalten.

Zu (4). Die Differenzierung der ursprünglich, nämlich bei *Sphaerorthoceras* und *Protobactrites*, ungegliederten Lobenlinie (Fig. 4) geht so vor sich, daß bei *Bactrites* erstmals der Ventrallobus (Siphonallobus) und bei *Lobobactrites* zum ersten Mal der Laterallobus und Dorsalsattel erscheinen. Dieser Typ der Sutura wird auch bei *Cyrtobactrites*, *Anetoceras*, *Erbenoceras* und *Teicherticeras* beibehalten. Im Dorsalsattel senkt sich sodann bei (*Convoluticeras* und) *Mimagoniatites* ein Dorsallobus ein, womit die ursprünglichste Anlage der Ammonoideen-Sutura erreicht ist. Erst im Zuge späterer Weiterentwicklung werden auch Umbilikal- und Adventiv-Loben hervorgebracht.

Zu (5). Das Gehäuse scheint bei *Sphaerorthoceras* glatt zu sein. Der Mündungsrand und die Anwachsstreifen stehen bei *Protobactrites* und *Bactrites* schwach rursirradiat (ventralwärts schräg abfallend). Dieser Gesamtverlauf verstärkt sich bei *Lobobactrites* und den primitiven Vertretern von *Cyrtobactrites*, *Anetoceras*, *Erbenoceras*, *Teichti-*

ceras und *Convoluticeras*. Bei *Mimagoniatis*, *Anarcestes* und *Werneroceras* bleibt er sodann auf die früh-ontogenetischen Stadien beschränkt, während die post-larvalen Stadien erneut eine rectiradiete Gesamt-Position des Mündungsrandes und der Anwachsstreifen hervorbringen (Fig. 5c).

Zu (6). Die Ausgestaltung des post-larvalen Mündungsrandes bzw. der ihm entsprechenden Anwachsstreifen (Fig. 4) geht so vor sich, daß bei *Protobactrites* eine

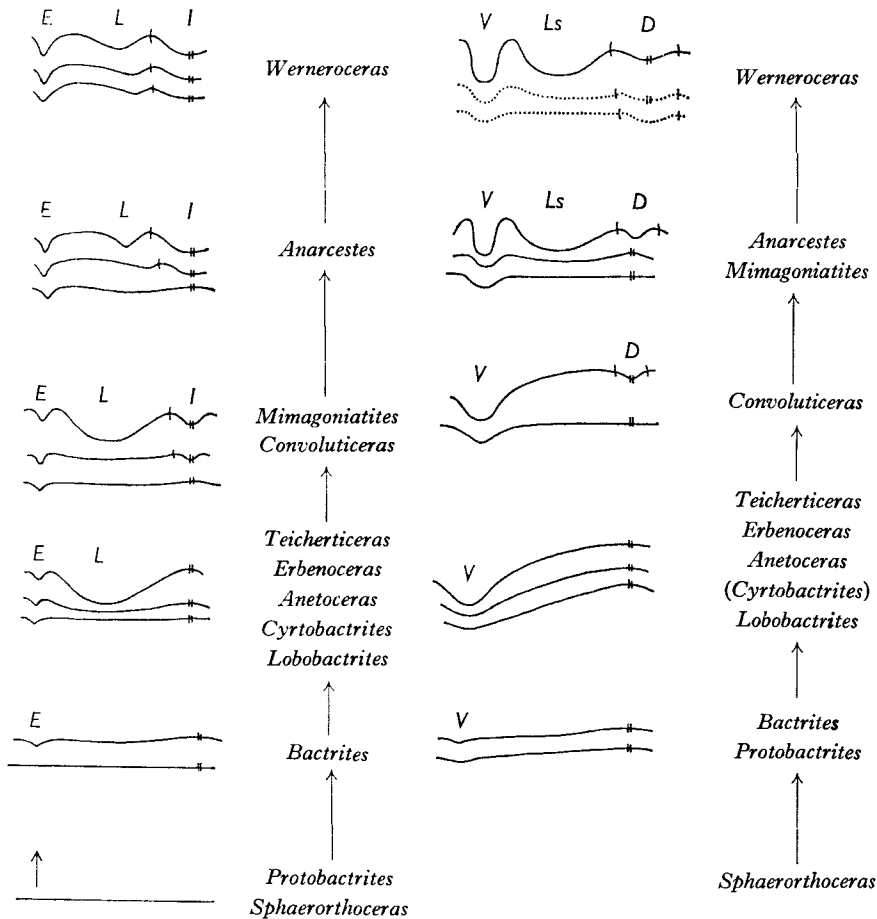


Fig. 4. Entwicklung der post-larvalen Lobenlinie und Mündungsränder bzw. Anwachsstreifen in der Hauptreihe. (Alle auf gleiche Größe gebracht.) Linke Vertikalreihe = Ontogenesen von der jeweiligen Primärsutur bis zur adulten Lobenlinie. Rechte Vertikalreihe = Ontogenesen jeweils vom ersten postlarvalen bis zum adulten Mündungsrand (= Anwachsstreifen). (E = Ventrallobus; L = Laterallobus; I = Dorsallobus; v = Ventralbucht; V = Ventral sinus = hyponomic sinus; D = Dorsal-sinus; Ls = Lateralsinus.)

initiale, bei *Bactrites* eine etwas deutlichere Ventralbucht erworben wird. Diese verstärkt sich bei den 'konvexen' Anwachsstreifen in der Reihenfolge *Lobobactrites*, primit. *Cyrtobactrites*, *Anetoceras*, *Erbenoceras*, *Teicherticeras*. Bei *Convoluticeras* tritt erstmalig ein kleiner Dorsalsinus und bei *Mimagoniatis* ein Lateralsinus hinzu.



Damit sind die Anwachsstreifen 'bikonvex' geworden. Sie bleiben es bei *Anarcestes* und *Werneroceras*.

Die Larvalstadien der Vertreter der Hauptreihe bleiben zunächst ohne Anwachsstreifen. Diese tauchen erstmals im Larval-stadium von *Mimagoniatites* auf und rekapitulieren hier (Fig. 5c) sowie bei *Anarcestes* und *Werneroceras* die 'konvexe' Form der bei den Bactritidae und primitiveren Ammonoidea typischen Anwachsstreifen.

Zu (7) werden Einzelheiten am Ende des nachfolgenden Kapitels gebracht, da zuvor einige Erläuterungen zur Ontogenese notwendig erscheinen.

#### IV. DIE FRÜH-ONTOGENETISCHE ENTWICKLUNG

Bei den rezenten endocochleaten Cephalopoden (Dibranchiata) ist die Entwicklung direkt; eine Metamorphose unterbleibt, und ein freies Larvalstadium wird somit nicht hervorgebracht. Dieser Umstand sowie die discoideale und bilaterale Furchung im Keim der Dibranchiata ist bei conchiferen Mollusken höchst ungewöhnlich, denn bei diesen erfolgt üblicherweise eine totale, inaequale und spiralige Furchung mit nachfolgender, zu freien Larvalstadien (*Trochophora*, *Veliger*) führender Metamorphose. Es scheint, daß dieses atypische Verhalten der dibranchiaten Cephalopoden durch den besonders hohen Dottergehalt der extrem teleocithalen Eier bedingt wird.

Da es noch nicht gelungen ist, den rezenten *Nautilus* im Aquarium zur Reproduktion zu bringen, ist der Entwicklungs-Modus der rezenten ectocochleaten Cephalopoden noch unbekannt. Verschiedene Indizien machen jedoch wahrscheinlich, daß auch hier ein freies Larvalstadium nicht ausgebildet wird: das Fehlen jeglichen abrupten morphologischen Wechsels im Initial-Gehäuse und seine besondere Größe sowie die Größe und Dottermenge des *Nautilus*-Eies.

Untersuchungen des Initial-Gehäuses rezenter und fossiler Nautiloideen (besonders: Shimanskij & Zhurawlewa, 1961; Erben, 1962a, 1964; Ristedt, 1966) haben gezeigt, daß gewisse Merkmals-Wechsel zwar tatsächlich vorliegen: (1) Ausklingen der frühontogenetischen Längsstreifung, (2) verstärkte Zunahme des Krümmungs-Grades, (3) ein Minimum der Kammerhöhe etwa in der 7. oder 8. Kammer. Diese Wechsel sind jedoch niemals abrupt, nicht metamorphosehaft (Fig. 5a).

Verheilte Beschädigungen des früh-ontogenetischen Mündungsrandes, die häufig, aber mit variierender Position, in oder nach der 8. Kammer auftreten, zeigen an, daß zur Zeit ihrer Bildung das junge Tier bereits *extra ovo* gelebt haben muß. Das Schlüpfen dürfte zuvor erfolgt sein, nämlich etwa beim Ausklingen der früh-ontogenetischen Längsstreifung bzw. bei der Zunahme des Krümmungsgrades. Eine Untersuchung der Sauerstoff- und der Kohlenstoff-Isotopen im initialen Gehäuseabschnitt des lebenden *Nautilus* (Eichler & Ristedt, 1966) stützt diese Annahme: An dem Ort des Ausklingens der früh-ontogenetischen Längsstreifung ändert sich abrupt die Kurve des  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ -Verhältnisses. Dies dürfte auf einen früh-ontogenetischen Wechsel in der Ernährung hindeuten (Übergang von der embryonalen Dotter-Nahrung zur post-embryonalen Ernährungsweise) und damit auf den Zeitpunkt des Schlüpfens. Bei dem etwas später nachfolgenden Minimum der Kammerhöhe deutet eine plötzliche

Änderung des  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ -Verhältnisses auf ein Abwandern der Jungtiere aus wärmerem Seicht-Wasser (etwa  $24^\circ\text{C}$ .) in kühlere (etwa  $17$  bis  $13^\circ\text{C}$ .) und daher wohl tiefere Meeresbereiche. Morphologische und schalen-chemische Indizien zeigen somit übereinstimmend das Ende der Embryonal-Phase an. Die Größe des so umgrenzten, weitaus mehr als nur den Protoconch enthaltenden embryonalen Gehäuseteils spricht sehr für eine direkte, larvenlose Ontogenese.

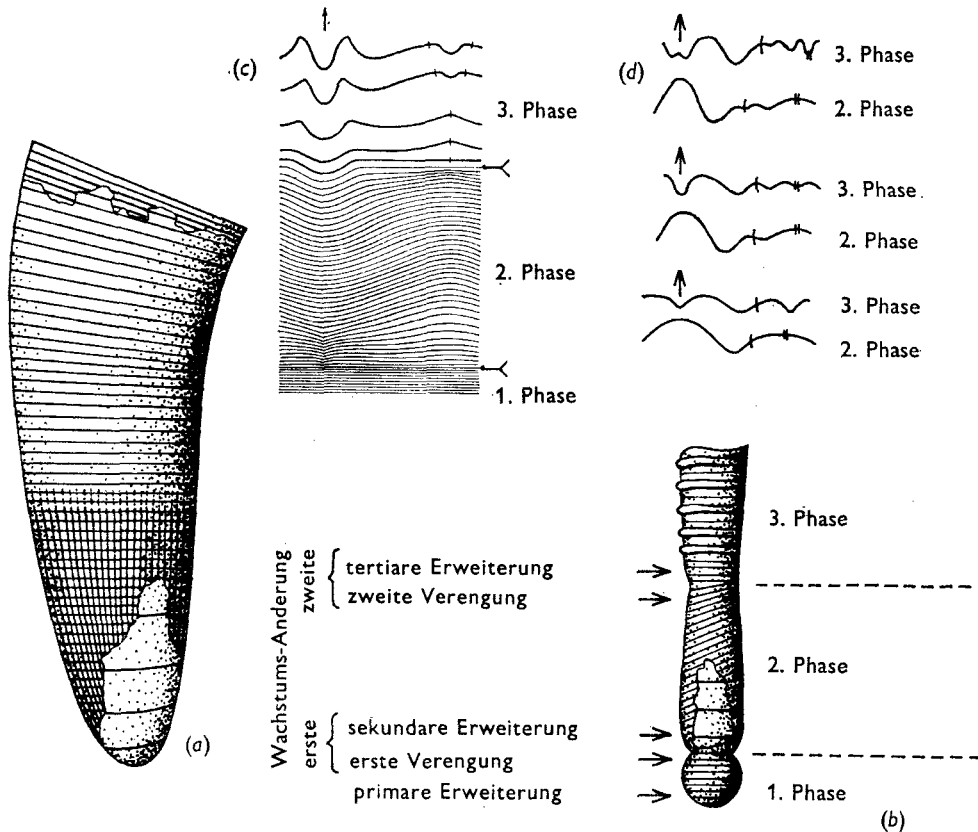


Fig. 5. Früh-ontogenetische Entwicklungs-Modi bei ectocochleaten Cephalopoden. (Beide Gehäuseanfänge ausgerollt dargestellt; *a, b, c* nach Erben, 1962, 1964; *d* nach Schindewolf, 1954.) *a* = Initial-Gehäuse bei ectocochleaten Cephalopoden ohne Metamorphose (Beispiel: rezenter *Nautilus*). *b* = Initial-Gehäuse mit Metamorphose (Beispiel: *Mimagoniatites*). *c* = Früh-ontogenetische Metamorphose der Mündungsränder (= Anwachsstreifen) mit 'Quasidiskordanz' zwischen 2. und 3. Phase (Beispiel: *Mimagoniatites*). *d* = Früh-ontogenetische Metamorphose der Lobenlinie. Prosuturen (Ende der 2. Phase) und Primärsuturen (Anfang der 3. Phase). — unten = Devon/Karbon; Mitte = Perm/Trias; oben = Jura/Kreide.

Daß sich eine große Zahl der fossilen ectocochleaten Cephalopoden anders verhielt, ist gezeigt worden (Erben, 1962 *a*, 1964). Dies gilt besonders für die Ammonoidea, deren winzige Initial-Gehäuse auf geringe Größe und relative Dotter-Armut der Eier schließen lassen und außerdem deutliche Zäsuren in der Merkmals-Entwicklung aufweisen (Fig. 5 *b, c, d*). Hier lassen sich drei Phasen der ontogenetischen Entwicklung aufzeigen, die von einer 1. und einer 2. Wachstums-Änderung begrenzt sind:

### 1. Phase

Bildung des Protoconchs, beginnend mit einer 'primären Erweiterung' in der Anfangs-Kalotte, und endend an der 1. Wachstums-Änderung mit einer 'ersten Verengung' im oralen Bereich.

Die Anwachsstreifen (Mündungsränder) sind ungegliedert rectilinear und stehen rectiradiat. Septen und Lobenlinien fehlen noch.

### 2. Phase

Bildung des nachfolgenden Abschnitts bis zur 2. Wachstums-Änderung. Diese beginnt mit der 'sekundären Erweiterung' der Gehäuseröhre und endet an der 'zweiten Verengung'.

Die Anwachsstreifen stehen rursiradiat und sind konvex, d. h., sie besitzen eine Ventralbucht und einen Dorsalsattel, aber noch keinen Lateralsinus. Septen sind noch nicht entwickelt.

Kurz vor dem Phasen-Ende stellen sich die Anwachsstreifen abrupt ('Quasidiskordanz' — Fig. 5c) rectiradiat ein und der Dorsalsattel wird plötzlich und vollständig eliminiert.

Zum gleichen Zeitpunkt wird nun das erste Septum mit seiner Prosutur (Fig. 5d) eingebaut, und zwar nachträglich, im Lokal-Bereich der 1. Wachstums-Änderung.

### 3. Phase

Bildung des nachfolgenden Gehäuses bis einschließlich der gerontischen Stadien. Sie beginnt mit der 'tertiären Erweiterung' der Gehäuseröhre.

Die Anwachsstreifen (Mündungsränder) bilden nunmehr einen echten Ventralsinus (hyponomic sinus) und der Dorsalsattel wird neu erworben. Aus dieser Ausgangsform wird anschließend der endgültige Verlauf herausgebildet.

Zum gleichen Zeitpunkt wird das zweite Septum mit seiner Primärsutur (Fig. 5d) eingebaut, die von der Prosutur grundsätzlich verschieden ist und den Ausgangspunkt für die definitive Lobenlinie darstellt.

Nach der tertiären Erweiterung erscheint die erste definitive Gehäuse-Skulptur.

Bei den typischen Ammonoideen erfolgt also ein zweimaliger abrupter, metamorphosehafter Merkmals-Wechsel. Es ist anzunehmen, daß er — wie bei den marinen Gastropoden — mit einer Weichteil-Metamorphose zusammenhängt sowie mit Wechseln in der Lebensweise (embryonal — larval/planktonisch — postlarval/nektonisch). Wesentlich ist, daß in der 1. Phase eine ventrale Modifizierung des Mündungsrandes noch fehlt; ein Lokomotionsorgan dürfte also noch nicht entwickelt gewesen sein. Ich halte diese Phase daher für die embryonale. In der 2. Phase wird noch kein echter Trichter-Sinus ausgebildet, sondern lediglich eine breite Ventralbucht. Hier dürfte begrenzte Eigenbeweglichkeit bereits bestanden haben, höchstwahrscheinlich mit Hilfe eines ventral herausragenden *Velums*. Erst gegen Ende der 2. Phase wird das erste Septum eingebaut und damit eine Schweben-Apparatur geschaffen. Mündungsrand und Anwachsstreifen durchlaufen eine Eigenentwicklung, die am Ende der 1. Phase abrupt abgebrochen wird. Die für die 2. Phase typische

Prosutur ist eine überaus eigenwillige Bildung — sie hat ihre Eigengesetzlichkeit, denn sie steht der nachfolgenden Primärsutur morphologisch Übergangslos gegenüber, und sie durchläuft während der Evolution der Ammonoidea ihre eigene, unabhängige Phylogenese (Fig. 5d). Alle diese Punkte sprechen eindringlich dafür, daß die 2. Phase post-embryonal, und zwar fast mit Sicherheit larval ist. Aufgrund bestimmter Indizien (Erben 1964, S. 167–9) darf damit gerechnet werden, daß es sich um das *Veliger*-Stadium handelt. Die 3. Phase, aus deren Primärsutur und Mündungsrand

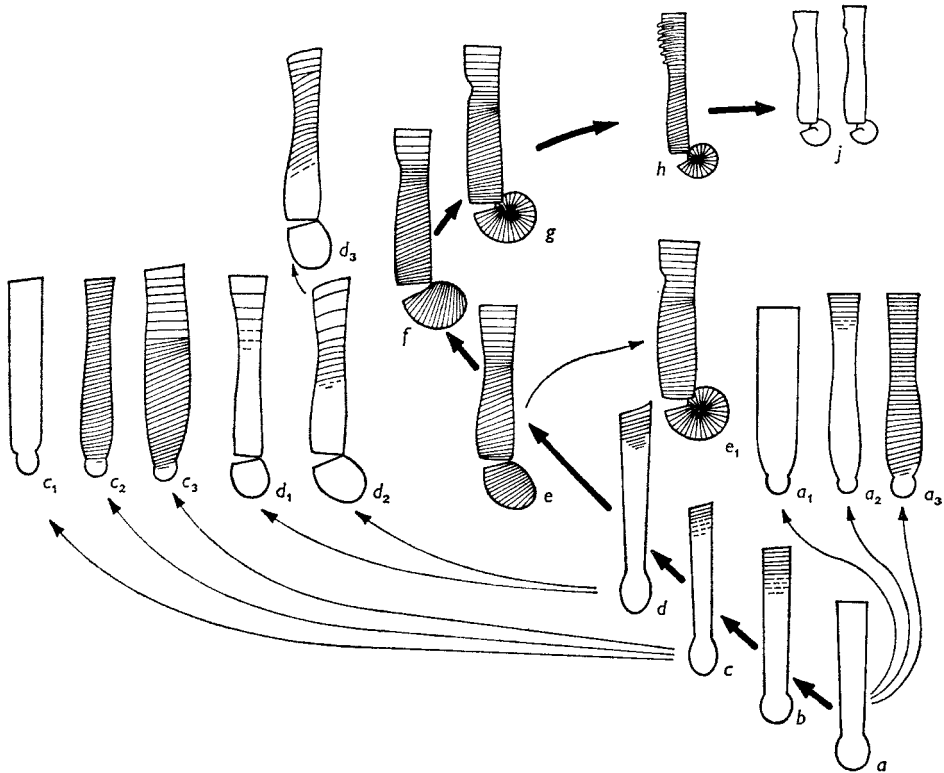


Fig. 6. Die früh-ontogenetische Entwicklung in der Hauptreihe sowie in iterativen Seitenzweigen. (Alle Initial-Gehäuse auf gleiche Größe gebracht und — wo notwendig — ausgerollt dargestellt. — Aus Erben (1964, modifiziert und ergänzt.) Dicke Pfeile: Hauptreihe. Dünne Pfeile: Seitenzweige. *a* = *Sphaerorthoceras* (nov., Ristedt); *b* = *Protobactrites* (emend. Ristedt); *c* = *Bactrites* und *Lobobactrites*; *d* = Primitive Arten von *Cyrtobactrites* (rekonstr.), *Anetoceras*, *A. (Erbenoceras)*, *Teichertoceras* und *Convoluticeras*; *e* = *Mimagoniatites*; *f* = *Anarcestes*; *g* = *Werneroceras*; (ferner *h* = *Manticoceras* als Beispiel eines weiteren paläozoischen, *j* = Beispiele für mesozoische Ammonoideen). Iterative Parallel-Entwicklung in speziellen Seitenzweigen: *a*<sub>1</sub>–*a*<sub>3</sub> = bei Sphaerorthoceraten; *c*<sub>1</sub>–*c*<sub>3</sub> = bei Bactritiden (*c*<sub>1, 2</sub> = bei *Bactrites*; *c*<sub>3</sub> = bei *Pseudobactrites* und *Cyrtobactrites*); *d*<sub>1</sub> = bei *Gyroceratites*; *d*<sub>2</sub>–*d*<sub>3</sub> = bei *Convoluticeras*; *e*<sub>1</sub> = bei *Agoniatites*.

die definitive Lobenlinie und Mündung mit hyponomischem Sinus hervorgehen, muß als post-larval gedeutet werden.

Die genannten Wachstums-Änderungen sind nicht bei allen Ammonoideen — Familien mit gleicher Intensität, d. h. mit sämtlichen Merkmals-Wechseln, vertreten.

Konstant sind aber in jedem Fall die beiden Verengungen der Gehäuseröhre und der abrupte Wechsel von Prosutur zu Primärsutur. Bei den Bactritiden (Erben 1962a, 1964) und bei *Sphaerorthoceras* sowie *Protobacrites* (Ristedt, 1966) herrschen sehr ähnliche Verhältnisse, doch ist die Metamorphose dort weniger ausgeprägt und beschränkt sich im normalen Falle auf die beiden Verengungen der Gehäuseröhre.

Das Prinzip der früh-ontogenetischen Metamorphose ist bei allen Gliedern der zu den Ammonoidea führenden Hauptreihe manifestiert. Die Wachstums-Änderungen sind in den Anfängen lediglich angedeutet, verstärken und komplizieren sich jedoch im Verlauf des Evolutions-Geschehens (Fig. 6).

Zu (7). Bei den der Hauptreihe angehörenden Vertretern von *Sphaerorthoceras* und *Protobacrites* ist die erste Verengung bereits vorhanden, nicht aber die sekundäre Erweiterung. Auch die 2. Wachstums-Änderung unterbleibt noch, Protoconch und Larval-Abschnitt bleiben noch frei von Anwachsstreifen und der Wechsel Prosutur/Primärsutur tritt noch nicht auf.

Dieselben Verhältnisse bestehen auch bei den der Hauptreihe angehörenden Vertretern von *Bacrites*, *Lobobacrites*, *Cyrtobacrites* (theor.), *Anetoceras*, *Erbenoceras* und *Teichertoceras*. Die früh-ontogenetische Entwicklung der genannten primitivsten Ammonoideen-Gattungen ist somit noch durchaus bacritid.

Bei *Mimagoniatites* treten erstmals die sekundäre Erweiterung und die gesamte 2. Wachstums-Änderung hinzu, ebenso die Ausbildung von Anwachsstreifen in der 1. und 2. Phase und die 'Quasidiskordanz' beim Übergang von der 2. zur 3. Phase.

Bei *Anarcestes* und *Werneroceras* bleibt dieser Typus der frühen Ontogenese beibehalten, doch wird hier auch schon der Gegensatz Prosutur/Primärsutur evident (— der bei *Mimagoniatites* noch nicht beobachtet werden konnte). — Bei allen weiteren Ammonoideen bleiben zumindest die 1. und 2. Wachstums-Änderung der Gehäuseröhre und der Gegensatz Prosutur/Primärsutur konstant, der sich im Jung-Paläozoikum und noch mehr im Mesozoikum weiter steigert (Fig. 5d).

#### V. DIE ENTSTEHUNG DER AMMONOIDEA

In den vorstehenden Kapiteln wurde gezeigt, wie sich aus den 'Orthoceren' die Bacritidae und aus diesen die Ammonoidea im Zuge einer evolutiven Hauptreihe entwickelten. Der gesamte Evolutions-Prozeß spielte sich wahrscheinlich vom Wenlockium bis zum Eifelium ab. Während dieser gesamten Zeitspanne wurden jedoch von fast allen Gliedern der Hauptreihe auch kurze phylogenetische Seitenzweige hervorgebracht. Diese verfolgten spezielle Eigentendenzen, schlugen aber zugleich auch einzelne Entwicklungs-Richtungen ein, welche mit manchen Evolutions-Tendenzen der Hauptreihe identisch waren, aber unabhängig und manchmal vorzeitig hervorgebracht und (iterativ) parallel zur Hauptreihe verfolgt wurden. Allerdings endeten alle diese Seitenzweige in Sackgassen der Entwicklung. Andererseits haben einige von ihnen in einzelnen Merkmalen auch regressive Tendenzen entwickelt und vereinzelt sekundäre, atavistische Zustände produziert.

Die einzelnen Fälle sind schon dargestellt worden (Erben, 1964). Hier seien lediglich einige wenige Beispiele genannt. Iterativ, unabhängig und vorzeitig

erfolgt z. B. in fortgeschrittenen Seitenzweigen von *Sphaerorthoceras* (Fig. 6a<sub>1-3</sub>) (Ristedt, 1966) und auch bei solchen von *Bactrites* (Fig. 6c<sub>1-3</sub>) die ammonoide Intensivierung der früh-ontogenetischen Metamorphose. In einigen Seitenzweigen der primitivsten Ammonoideen-Gattungen werden die Einrollungs-Tendenzen der Hauptreihe unabhängig verfolgt. Ein Ventrallobus wird iterativ und vorzeitig bereits bei einer einzelnen Art von *Protobactrites* hervorgebracht, und zwar nur im früh-ontogenetischen Stadium (Ristedt, im Druck). In einzelnen Seitenzweigen können

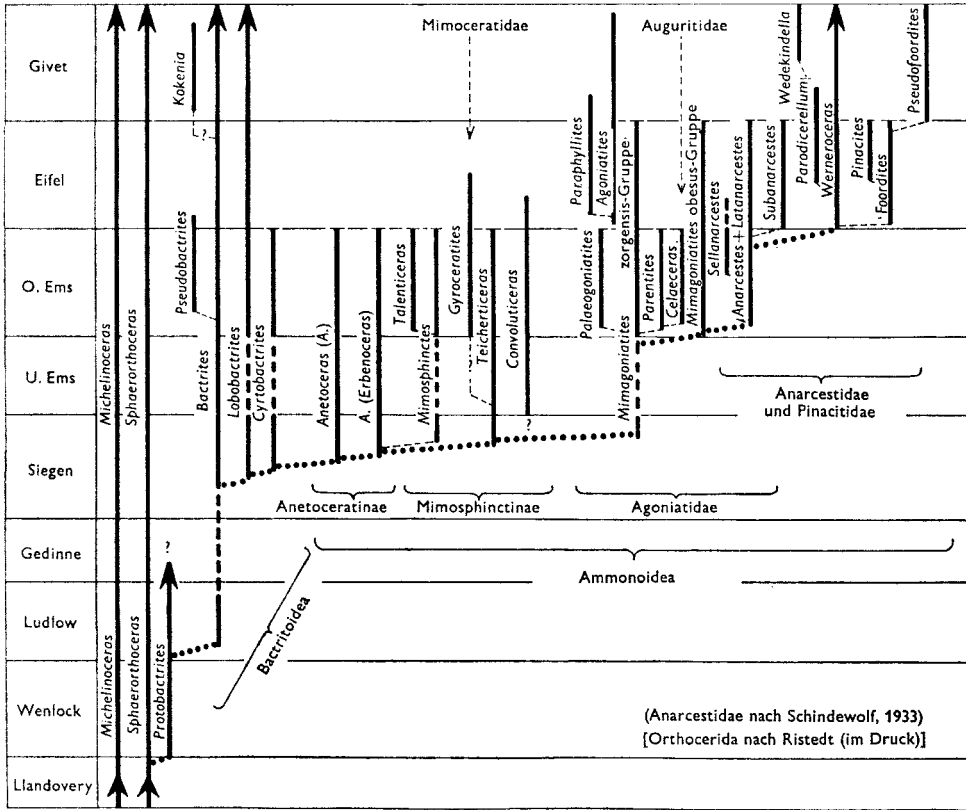


Fig. 7. Der phylogenetische Stammbaum der Bactritidae und ältesten Ammonoidea (aus Erben (1964); ergänzt und in einzelnen Punkten aufgrund neuerer stratigraphischer Datierungen modifiziert).

auch der Dorsallobus, der Umbikallobus und (bei *Celaececeras* = 'Augurites' im Ober-Emsium) sogar der Mediansattel und der Adventivlobus (!) iterativ erworben werden. Analoges gilt für die Mündungsränder und Anwachsstreifen in manchen Seitenlinien der Bactritidae und primitiven Ammonoidea. Regressiv und atavistisch sind sekundäre Ausrollungs-Tendenzen, die sich in den Altersstadien der Endglieder einzelner Seitenzweige (bei *Teicherticeras*, *Talenticeras*, *Palaeogoniatites*) einstellen, und in einem Fall auch die sekundär bactritide Vereinfachung der Lobelinie und der Mündungsränder bzw. Anwachsstreifen (*Palaeogoniatites*).

In ihrer Gesamtheit zeigen die iterativ-progressiven und auch die regressiv-atavistischen, aber in jedem Fall von der Hauptreihe unabhängigen Tendenzen der Seitenzweige, daß während der allgemeinen Umgestaltung der 'Orthoceren' zu den Bactritiden und der letzteren zu den Ammonoidea weitgehende Labilität des Phänotypus (und des Genoms) bestanden hat.

Ferner läßt sich beobachten, daß die Evolutions-Geschwindigkeit diskontinuierlich war (Fig. 7). *Sphaerorthoceras* bildet eine langlebige Konservativ-Linie. *Protobactrites* dürfte sich im Wenlockium herausdifferenziert haben, *Bactrites* wohl im frühen Ludlowium, und auch er ist eine lang-lebige Form (Ludlowium bis Perm; Trias?). Während dieser Entwicklungs-Abschnitt relativ lange dauerte (Wenlockium bis Siegenium), erfolgte innerhalb des Oberen Siegenium nach Erwerben des Laterallobus (*Lobobactrites*) und der Krümmungs-Tendenz (*Cyrtobactrites*) eine fast explosive Akzeleration ('burst') des weiteren Evolutions-Geschehens. Sogut wie alle Einrollungs-Phasen, von der cyrtoconen (*Cyrtobactrites*) bis zur convoluten (*zorgensis*-Gruppe von *Mimagoniatis*) werden in diesem kurzen Zeitraum, beinahe gleichzeitig, hervorgebracht. Die weitere Evolution der Hauptreihe geht danach wieder langsamer vor sich (*obesus*-Gruppe und *Anarcestes* ab Oberem Emsium, *Werneroceras* ab Eifelium). Die eigentliche Entstehung der Ammonoidea erfolgte also mit sehr großer Beschleunigung. Dabei ging sie aber nicht etwa sprunghaft vor sich, sondern in kleinen Einzelschritten und unter Realisierung aller morphologischen und phylogenetischen Zwischenstadien und Übergänge.

Die primitivsten und ältesten Ammonoidea wurden bisher ausschließlich in Schichten vom Alter des Oberen Siegenium einer einzigen Region gefunden, und zwar im Hunsrück-Schiefer des Hunsrück-Gebirges in West-Deutschland. Angaben über stratigraphisch ältere Vorkommen haben sich nachträglich durchweg als unzutreffend herausgestellt (Erben, 1964, S. 120), und aufgrund der Primitivität von *Anetoceras hunsrueckianum* sind sie auch gar nicht zu erwarten. Doch auch die Hunsrück-Fauna steht völlig vereinzelt da, denn marine Sedimente des Oberen Siegenium haben anderen Ortes bisher noch nie Ammonoideen-Funde geliefert, obwohl sie auf allen Kontinenten nicht gerade selten sind. In dieser Hunsrück-Fauna sind die ursprünglicheren Vertreter der Hauptreihe nur in wenigen Individuen bzw. Fragmenten gefunden worden (*Cyrtobactrites*, 1; *Anetoceras hunsrueckianum*, 4; *Teicherticeras primigenitum*, 3), während die fortgeschritteneren Vertreter (*zorgensis*-Gruppe von *Mimagoniatis*) und vor allem die Arten der Seitenzweige (von *Anetoceras* und *Erbenoceras*) etwas individuen-reicher vertreten sind.

Die weitere Besiedlung des Devon-Meeress durch die Ammonoidea scheint auf dem Wege einer Verfrachtung der Larvalstadien entlang der Schelfränder alter Kontinente ziemlich schnell vor sich gegangen zu sein (Fig. 8). Im Oberen Siegenium kennen wir die Ammonoidea, wie erwähnt, nur am mutmaßlichen Entstehungsort, dem Hunsrück-Gebiet. Im nachfolgenden Unteren Emsium vergrößert sich ihr Siedlungsraum nur wenig: sie fanden sich vereinzelt im Gebiet der Eifel, am Ostrand des Rheinischen Schiefergebirges und im Harz-Gebirge (Eichenberg, 1930; Erben, 1953, 1960), und außerhalb Deutschlands nur in den Kantabrischen Ketten Nord-Spaniens (Kullmann 1960), falls die Datierung zutreffen sollte. Ein Vorkommen in England (House, 1963,

S. 14) läßt nicht erkennen, ob Unter- oder Ober-Emsium vorliegt. Im nachfolgenden Zeitraum des *Oberen Emsium* erweitert sich das Verbreitungsgebiet sehr schnell und beträchtlich durch Immigration nach Süd-Marokko (H. & G. Termier, 1950; Petter, 1959; Hollard, 1960, 1963), nach Böhmen (Chlupač, 1957), in die Türkei (Erben, 1962*b*; 1965) und bis nach SE-Australien (Teichert, 1948; Erben, 1965). Ein anderer Migrationsweg führte House (1964) und eigenen Beobachtungen zufolge über den Nord-Teil der Ural-Geosynklinale (Bogoslovskij, 1959) und die canadische Arktis bis in das Gebiet der west-canadischen North-West-Territories (House & Pedder, 1963) und nach Central Nevada (House, 1962; Erben — in Vorbereitung). Eine direkte Migra-

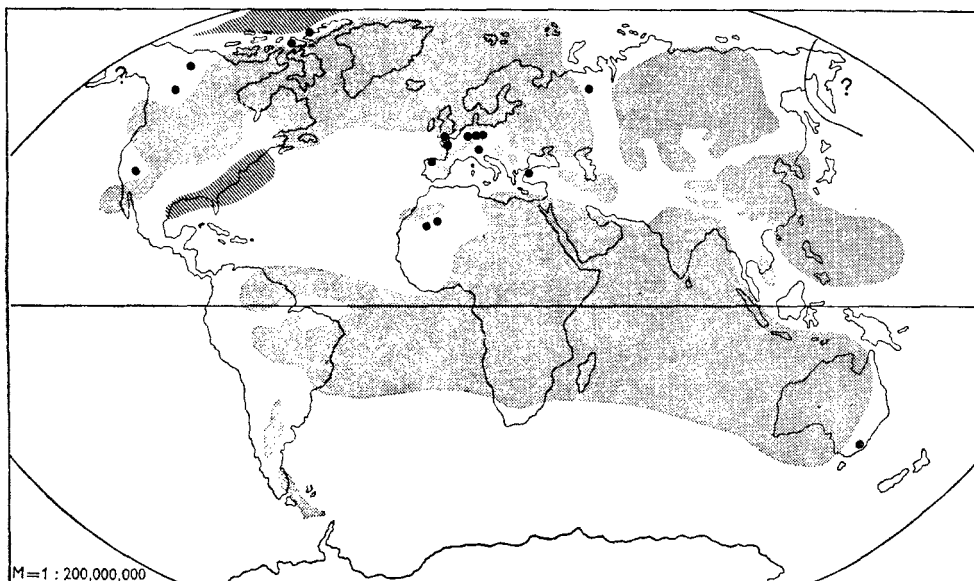


Fig. 8. Die geographische Verbreitung bei den ältesten Ammonoidea im Emsium. (Punkt-  
tierre Fläche: wahrscheinliches Festland, schraffierte Fläche: mögliches Festland.)

tions-Möglichkeit von Europa nach der Appalachen-Geosynklinale Nord-amerikas scheint nicht bestanden zu haben (House, 1964, sowie eigene Beobachtungen). Auch im nachfolgenden *Mitteldévon* erweitert sich das Siedlungsgebiet, wenn auch jetzt um nur noch geringere Beträge, so z. B. um die Regionen von Mähren (Chlupač 1963), des Rudnij Altai (Bogoslovskij, 1958), Teile des östlichen Nordamerika usw. Vom *Oberdevon* an sind die Ammonoidea sodann fast kosmopolitisch, und überall dort anzutreffen, wo entsprechende ökologische und klimatische Bedingungen geherrscht hatten.

Fassen wir die in diesem Kapitel enthaltenen Beobachtungen zusammen, so kann festgestellt werden: Die eigentliche Herausbildung der neuen Ordnung Ammonoidea erfolgte in kleinen sukzessiven Evolutionsschritten, die aber so extrem schnell aufeinander folgten, daß die ersten Primitiv-Formen fast contemporan erscheinen. Sie fand in zahlenmäßig sehr kleinen Populationen statt, die eine überaus beschränkte geographische Verbreitung hatten. Anschließend Migrationen erschlossen verhältnismäßig schnell ein fast weltweites Verbreitungsgebiet.



## VI. SUMMARY

The two existing theories on the origin of the ammonoids are discussed and the possibility of derivation from either coiled nautiloids or from straight bactritids is examined. It is concluded that the order Ammonoidea evolved from orthoconic Bactritidae, apparently in middle Lower Devonian time (Upper Siegenian). Evidence indicates that this event occurred in small evolutionary steps, but with considerable acceleration and that it took place in small populations with highly restricted geographical distribution.

The most outstanding evolutionary tendencies are the increase in coiling of the shell, in complexity of the suture, and in complication of the aperture and growth lines. Another important feature is an increasing intensification of the early ontogenetic metamorphosis, manifested by abrupt changes in growth ratio of the initial shell parts. This seems to be related to sudden changes in the soft-part morphology (larval stage: veliger?) as well as to changes in life habits and environment.

The origin of the Ammonoidea takes place, essentially, in an ortho-evolutive main succession of primitive representatives of bactritid and early ammonoid genera. In addition, from almost each of the members of this main line there originated separate side branches, in which iterative evolution independently produced some of the tendencies characteristic of the main succession.

## VII. SCHRIFTEN-VERZEICHNIS

- BÖHMERS, J. CH. A. (1936). *Bau und Struktur von Schale und Siphon bei permischen Ammonoidea*. Dissertation, Amsterdam, 1-125.
- БОГОСЛОВСКИЙ Б. И. (Bogoslovskij, B. I.) (1958). Девонские аммоноидеи Рудного Алтая. *Труды палеонт. Инст. Akad. Nauk CCCP, Trudy paleont. Inst.* 64, 1-155.
- БОГОСЛОВСКИЙ Б. И. (Bogoslovskij, B. I.) (1959). Новые представители аммоноидей из среднедевонских отложений полярного Урала. *Палеонт. Журнал. Paleont. Zh.* 1959 (3), 61-5.
- CHLUPAČ, I. (1957). Facial development and biostratigraphy of the Lower Devonian of central Bohemia. *Sbornik ústř. úst. geol., odd. geol.* 23, 369-485.
- CHLUPAČ, I. (1963). Geological conditions of the Devonian in the Konice-Mladeč area on the Drahaný plateau. *Sbornik ústř. úst. geol., odd. geol.* 28, 347-86.
- EICHENBERG, W. (1930). Die Fauna des *Zorgensis*-Kalkes im Unterdevon von Schönau, Kellerwald. *Jb. preuss. Geol. Landesanst.* 51, 376-91.
- EICHLER, R. & RISTEDT, H. (1966). Isotopic evidence on the early life history of *Nautilus pompilius* (Linné). *Science, N. Y.* (im Druck).
- ERBEN, H. K. (1953). Goniatitacea (Ceph.) aus dem Unterdevon und dem Unteren Mitteldevon. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 98, 175-225.
- ERBEN, H. K. (1960). Primitive ammonoidea aus dem Unterdevon Frankreichs und Deutschlands. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 110, 1-128.
- ERBEN, H. K. (1962a). Über den Prosiphon, die Prosutura und die Ontogenie der Ammonoidea. *Paläont. Z.* 36, 99-108.
- ERBEN, H. K. (1962b). Über böhmische und türkische Vertreter von *Anetoceras* (Ammon., U. Devon). *Paläont. Z.* 36, 14-27.
- ERBEN, H. K. (1964). Die Evolution der ältesten Ammonoidea. I. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 120, 107-212.
- ERBEN, H. K. (1965). Die Evolution der ältesten Ammonoidea. II. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 122, 275-312.
- FLOWER, R. H. (1955). Saltations in nautiloid coiling. *Evolution* 9, 244-60.
- HOLLARD, H. (1960). La découverte de Goniatites du genre *Sellanarcestes* dans le Dévonien du Draa (Maroc pré-saharien) et ses conséquences stratigraphiques. *Not. Serv. géol. Maroc*, 19, (Not. et Mém. no. 149), 55-60.

- HOLLARD, H. (1963). Présence d'*Anetoceras advolvens* Erben (Ammonoïdée primitive) dans le Dévonien inférieur du Maroc pré-saharien. *Notes Service Géol., Maroc*, **23**, 131-6.
- HOUSE, M. R. (1962). Observations on the ammonoid succession of the North American Devonian. *J. Paleont.* **36**, 247-84.
- HOUSE, M. R. (1963). Devonian ammonoid successions and facies in Devon and Cornwall. *Q. Jl. Geol. Soc. Lond.* **119**, 1-27.
- HOUSE, M. R. (1964). Devonian Northern Hemisphere ammonoid distribution and marine links. In *Problems in paleoclimatology*, pp. 262-9. Ed. A. E. M. Nairn. London.
- HOUSE, M. R. & PEDDER, A. E. H. (1963). Devonian goniatites and stratigraphical correlations in Western Canada. *Palaeontology* **6**, 491-539.
- KULLMANN, J. (1960). Die Ammonoidea des Devons im Kantabrischen Gebirge (Nordspanien). *Abh. Akad. Wissensch. Mainz, math.-nat. Kl.* pp. 457-559.
- PETTER, G. (1959). Goniatites Dévoniennes du Sahara. *Publ. Serv. Charte géol. Algérie, N.S., Paléont.; Mém.* **2**, 1-313.
- RISTEDT, H. (1966). Beitrag zur Revision der Orthocerida. *Palaeontographica* (im Druck).
- SCHINDEWOLF, O. H. (1932). Zur Stammesgeschichte der Ammoneen. *Paläont. Z.* **14**, 164-81.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1933). Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammern tetrabranchiater Cephalopoden. *Abh. preuss. geol. Landesanst. N.F.* **148**, 1-116.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1935). Zur Stammesgeschichte der Cephalopoden. *Jb. preuss. geol. Landesanst.* **55**, 258-83.
- ШИМАНСКИЙ В. Н. и Журавлева Ф. А. (Shimanskij, W. N. & Zhurawlewa, F. A.) (1961). Основные вопросы систематики наутилоиды и родственных им групп. *Труды палеонт. Инст. Акад. Наук СССР, Москва. Trudy paleont. Inst.* **90**, 175 pp.
- SPATH, L. F. (1933). The evolution of the Cephalopoda. *Biol. Rev.* **8**, 418-62.
- SPATH, L. F. (1936). The phylogeny of the Cephalopoda. *Paläont. Z.* **18**, 156-81.
- TEICHERT, C. (1948). Middle Devonian goniatites from the Buchan District, Victoria. *Journ. Paleont.* **22**, 60-7.
- TERMIER, H. & G. (1950). Paléontologie marocaine. II. Invertébrés de l'Ère Primaire. Fasc. III. Mollusques. *Serv. géol. Protect. Rep. Franc. Maroc; Not. et Mém.* **78**, 1-116.

Рег. № \_\_\_\_\_

Перевод № А-52360

УДК \_\_\_\_\_

Эрбен Г.К.

О ПРОИСХОЖДЕНИИ АММОНОИДЕЙ

Перевод с немецкого языка статьи из журнала

*Erben H.K.*

*Über den Ursprung der Ammonoidea. - "Biological  
Review", 1966, Vol. 41, S. 641-658*

Аннотация. Генезис от бактририд, эволюция и распространение  
ранних аммоноидей

Переводчик В.Ф.Власова

Кол-во стр. 31

Кол-во ил. 8

Перевод выполнен 5.05.78

# О ПРОИСХОЖДЕНИИ АММОНОИДЕЙ

Г.К. Эрбен<sup>х/</sup>

## Содержание

	стр.
Краткое содержание	2
I. Введение	3
II. Деривация от <i>Bactritidae</i>	5
III. Главный ряд, ведущий к аммоноидеям .....	8
IV. Раннеонтогенетическое развитие .....	18
V. Происхождение аммоноидей .....	25
VI. Список литературы	31

## Краткое содержание<sup>хх/</sup>

Рассмотрены две существующие теории происхождения аммоноидей: возможность деривации от неких свёрнутых наутилоидей либо от прямых бактритид. Сделан вывод, что отряд<sup>ххх/</sup> *Ammonoidea* произошёл от ортоконических *Bactritidea*, по-видимому - в средней части раннего девона /в позднем зигене/. Факты показывают, что генезис аммоноидей проходил небольшими эволюционными шагами, но со значительной акселерацией, и что это имело место в небольших популяциях с весьма ограниченным географическим ареалом.

-----  
х/ Г.К. Эрбен, Палеонтологический ин-т Боннского ун-та, Бонн /ФРГ/.

хх/ Краткое содержание в оригинале приведено на англ. языке. /Прим.перев./

ххх/ Автор считает *Ammonoidea* отрядом, а не надотрядом; ср. также заключительный абзац настоящей статьи. /Прим.перев./

Наибольшее значение в эволюции аммоноидей имели следующие тенденции: увеличение степени свёртывания раковины, усложнение перегородочной линии, формы устья и линий роста. Другой важной чертой было повышение интенсификации раннеонтогенетического метаморфоза, обнаруживаемого по резким сменам роста в начальных частях раковины. По-видимому, это было связано с быстрыми изменениями в морфологии мягкого тела /в личиночной стадии - наличие велигера ? /, в свою очередь связанными с изменениями в образе жизни и окружающей среде.

Формирование аммоноидей, в сущности, происходило в ортоэволюционном главном ряду от примитивных представителей бактрид к ранним родам аммоноидей. Кроме того, почти от каждого члена этой главной линии, ведущей к аммоноидеям, отделялись боковые ветви, в которых итеративно и независимо эволюционировали некоторые из тенденций изменения характерных признаков, что и в главном ряду.

## I. Введение

Аммоноидеи играли выдающуюся роль среди беспозвоночных в течение большей части палеозоя и всего мезозоя. Их значение для хронологического расчленения этого долгого отрезка истории Земли и многообразие их форм, связанное с особой склонностью аммоноидей к эволюционным изменениям, сделали этих животных предпочтительным объектом изучения для стратиграфических целей и палеонтологической филогении. Однако, в вопросе о происхождении этого отряда долгое время не было единства.

В основном существовали две гипотезы происхождения аммоноидей. Спэт /1933, 1936/<sup>28, 29</sup> и в модифицированном виде Бёмерс

/1936/<sup>I</sup> считали их предковыми исходными формами складчатых свёрнутых наутилоидей типа *Barrandeoceras* тогда как Шиндewolf /1932, 1933, 1935/<sup>24, 25, 26</sup>, применив к предположениям Хайэтта и Дж.Смита, считал их филогенетическое происхождение от прямых бактритов. Дальнейшие исследования, а особенно — дополнительные находки промежуточных форм, вновь подтвердили последнее представление и пополнили наши знания /Эрбен, 1960, 1964, 1965/<sup>9, 12, 13</sup>.

В пользу деривации аммоноидей от конволютных наутилоидей, наряду с некоторыми аргументами, основанными на ошибках /например, на мнимом сходстве протоконхов/ можно назвать и некоторые другие, опирающиеся на определённое внешнее сходство этих наутилоидей с аммоноидеями, например, в наличии боковой лопасти и конволютного навивания с дорсальной выпуклой зоной. Однако, новые находки показали, что конволютность у рода *Barrandeoceras* уже гораздо сильнее развита, чем тип навивания что ни на есть самых примитивных аммоноидей. Против такого происхождения решающим образом говорят также и некоторые весьма важные признаки, отличающие первичных аммоноидей от свёрнутых наутилоидей: различие в положении сифона, отсутствие вентральной лопасти, различие в форме и размерах протоконха и отсутствие метаморфоза в раннем онтогенезе раковины.

Против происхождения аммоноидей от бактритидов выдвигали, главным образом, те аргументы, что у цефалопод имеет место, якобы, тенденция к развёртыванию, а не к свёртыванию раковины, что поперечно-овальный протоконх аммоноидей не мог произойти от яйцевидного протоконха бактритид и что бактритиды стратиграфически моложе /средний девон/, чем древнейшие аммоноидеи /нижний девон/. Однако эти возражения теперь поте-

ряли силу: то, что наряду с тенденцией к развёртыванию действовала и тенденция к свёртыванию, показал Флауер/1955/<sup>I4</sup>, то, что яйцевидный протоконх бактритид связан переходами с поперечно-овальным протоконхом аммоноидей, доказал автор настоящих строк /Эрбен, 1964, с. 117, рис. I/<sup>I2</sup>, а то, что бактриты стратиграфически одновозрастны и даже древнее, чем первые аммоноидеи, показывают находки бактритоидей в нижнем девоне /Эрбен, 1953/<sup>8</sup> и даже в силуре /Терье, 1950/<sup>31</sup>.

## II. Дери́вация от *Bactritidae*

Подтверждение происхождения аммоноидей от бактритид опирается, частично по Шиндевольфу /1933, 1935/<sup>25, 26</sup>, частично по Эрбену /1962а, 1964/<sup>I0, I2</sup>, на следующие доводы и признаки:

- а/ гомология в плане строения обеих групп;
- б/ соответствие в раннеонтогенетическом развитии;
- в/ итеративно-параллельное развитие признаков аммоноидей у определённых бактритид и регрессивное появление признаков бактритид у некоторых примитивных аммоноидей;
- г/ существование двух промежуточных форм /коллективные типы/;
- д/ существование прогрессивных рядов, связывающих обе группы, у родов и видов;

Для пояснения перечисленного приведём следующие детали.

К /а/. В плане строения обеих групп наблюдается гомология комбинации признаков "вентромаргинальный сифон + вентральная лопасть", а также - шаровидно-яйцевидного протоконха.

К /б/. В обеих группах резкие смены роста у начальной раковины указывают на раннеонтогенетический метаморфоз /ср. с. 21 /.

К /в/. У рода бактритид *Kokenia* в верхах среднего девона итеративно развились раннеаммоноидное искривление раковины и раннеаммоноидная боковая лопасть, а у рода *Pseudobactrites* и у одного специализированного вида рода *Cyrtobactrites* в верхнем эмсе - аммоноидная двояковыпуклая струйчатость роста, параллельно развитию, ведущему к аммоноидеям. - У рода же аммоноидей *Palaeogoniatites* в верхнем эмсе прослеживается инволюция, приводящая ко вторичному появлению в позднем онтогенезе перегородочной линии, одинаковой с таковой у *Bactrites*, и искривления раковины, напоминающей форму раковины *Cyrtobactrites*

К /г/. Коллективными типами являются: *Cyrtobactrites*, представитель обычно ортоцераконовых бактритид, но уже приобретших искривленность раковины, переходной к аммоноидеям, и вид аммоноидей *Anetoceras (A.) hunsrueckianum* Erben, 1960, раковина которого уже гироконически свёрнута, но ещё имеет бактритидовую /сперва ортоцераконовую, затем - циртоцераконовую/ начальную стадию.

К /д/. Основные черты главного ряда, ведущего к аммоноидеям, показаны Шиндевольфом /1933/<sup>25</sup>. Этот ряд был позднее модифицирован и пополнен /Эрбен, 1962а, 1964/<sup>10, 12</sup>. Их происхождение внутри отряда *Orthocerida* x/ /"Michelinoserata

*da*"/ исследовал Риштедт /личное сообщение/. В частности этот ряд состоял из следующих членов /рис. I/: *Sphaerorthoceras* (nov., Ristedt) → *Protobactrites* (emend. Ristedt) → *Bactrites* → *Lobobactrites* → *Cyrtobactrites* → *Anetoceras (A.) hunsrueckianum* Erben → *Anetoceras*

x/

Правильнее *Orthoceratida* /Прим.перев./



(*Erbenceras*) sp. A Erben → *Teicherticeras primitivum* Erben → /? *Convoluticeras* /X/ → группа *zorgensis* рода *Mimagoniatites* → группа *obesus* рода *Mimagoniatites* → *Anarcestes* → *Werneroceras* → другие *Ammonoidea*.

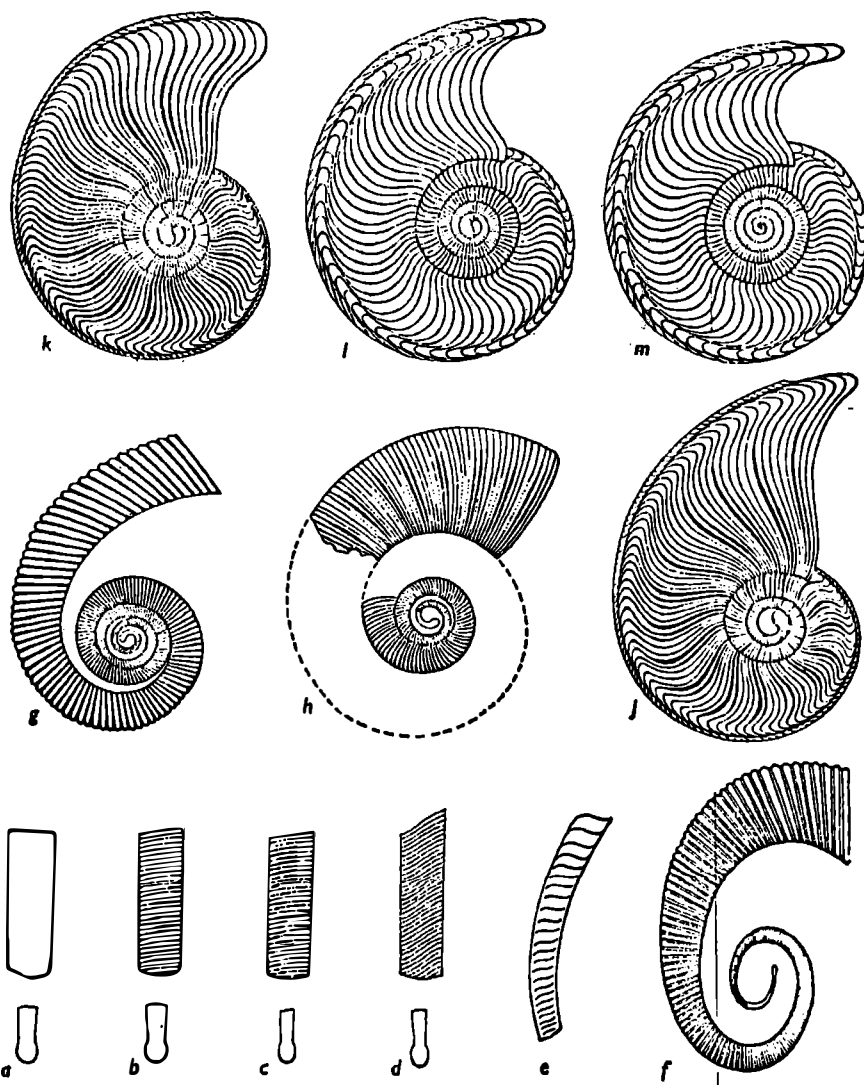


Рис. I. Взрослые раковины в главном ряду, ведущем к аммоно-

X/ Относится ли род *Convoluticeras* к главному ряду, ещё не может быть решено с достоверностью. Морфология рода делает это вероятным, но изохрония его древнейших представителей с древнейшим видом рода *Mimagoniatites* ещё не доказана.

деям. /Все изображения приведены к одному размеру, без масштаба; несколько схематизированы/:

a - *Sphaerorthoceras* (nov., Ristedt); б - *Protobactrites* (emend. Ristedt); в - *Bactrites*; д - *Lobobactrites* ;  
е - *Cyrtobactrites* / вместо ещё неизвестного примитивного вида показан вид *C. asinuatus* Erben ; ж - *Anetoceras* (*A.*) *hunsrueckianum* Erben ; з - *A.* (*Erbenoceras*) sp. *A.*  
/Начальная часть раковины реконструирована по виду *E. advolvens* Erben /; и - *Teicherticeras primigenitum* Erben;  
j - тип группы *zorgensis* рода *Mimagoniatites* ; к - тип группы *obesus* рода *Mimagoniatites*; л - *Anarcestes* ;  
m - *Werneroceras*

### III. Главный ряд, ведущий к аммоноидеям

В вышеприведённом главном ряду происходило формирование *Ammonoidea* из *Bactritidae* и предшествующее отделение последних от *Orthocerida* . При этом действовали в эволюции различные тенденции:

- 1/ тенденция к искривлению и свёртыванию раковины;
- 2/ тенденция к изменению положения сифона;
- 3/ тенденция к изменению формы поперечного сечения оборотов;
- 4/ тенденция к дифференциации перегородочной линии;
- 5/ тенденция к переориентации направления устьевого края / или линий роста/;
- 6/ тенденция к дифференциации устьевого края / или линий роста/;

7/ тенденция к интенсификации метаморфоза в данном онтогенезе.

Это прогрессивное развитие в перечисленном выше главном ряду происходило следующим образом.

К /I/. Раковина названных наутилоидных /*Sphaerorthoceras*, *Protobactrites* / и бактритидных представителей /*Bactrites*, *Lobobactrites* / строго ортоконовая. У рода *Cyrtobactrites* произошло искривление взрослых участков раковины. При дальнейшей эволюции сплошь наступало свёртывание, происходившее, однако, независимо на различных возрастных стадиях, с различной скоростью эволюции.

Свёртывание началось в постларвальных средних стадиях /рис. I/: последние у рода *Anetoceras* (A.) - гироконовые, у рода *A. (Erbenoceras)* становятся адвolutными, остаются таковыми у рода *Teicherticeras*, становятся конвolutными у /? *Convoluticeras*<sup>x/</sup> / *Mimagoniatites* и сохраняются в этом конечном состоянии у *Anarcestes*, *Werneroceras* и у всех остальных аммоноидей - за исключением довольно редких весьма специализированных боковых ветвей со вторичным развёртыванием раковины.

Несколько медленнее проходило свёртывание на взрослых стадиях: они гироконовые у *A. (Anetoceras)* и оставались ещё таковыми у *A. (Erbenoceras)*, становились адвolutными у *Teicherticeras* и достигали конвolutности лишь у / *Convoluticeras* и / *Mimagoniatites*, *Anarcestes* и *Werneroceras*, сохраняя такую форму и у всех других аммоноидей.

-----  
x/

См. сноску на с.7.

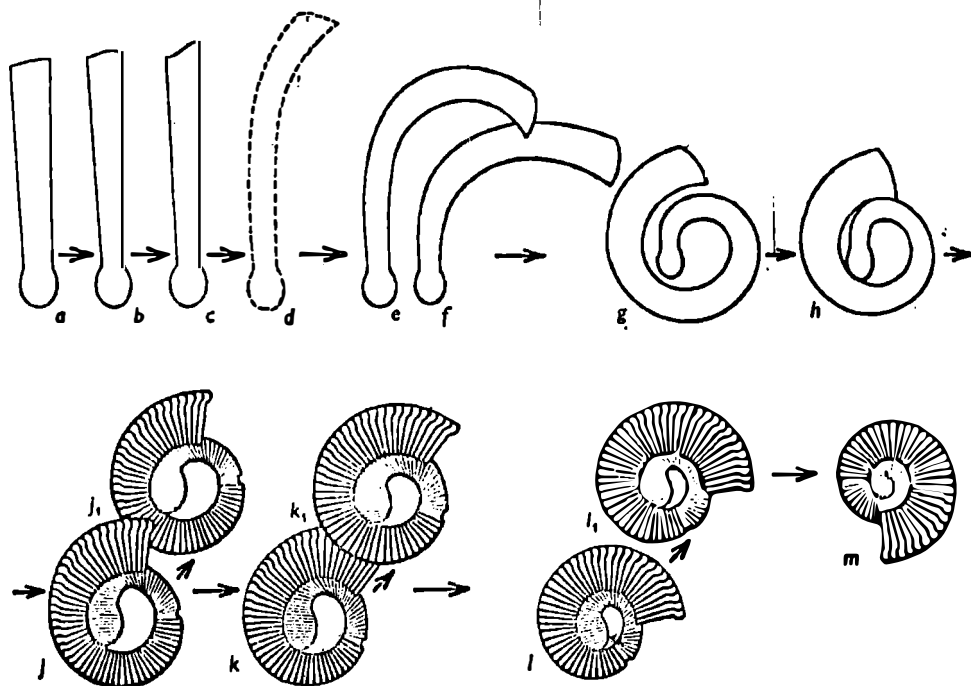


Рис.2. Начальная раковина в главном ряду, ведущем к аммоидеям. / Все изображения приведены к одному размеру, без масштаба; по Эрбену, 1964<sup>12</sup>, дополнено/:

а - *Sphaerorthoceras* (nov., Ristedt), *Protobactrites* (emend. Ristedt); б - *Bactrites*; в - *Lobobactrites*; д - примитивный *Cyrtobactrites* /реконструкция/; е - *Ancoceras* (A.) *hunsrueckianum* Erben; ф - *A.* (Erbeno-*ceras* /например: *A. advolens* Erben /; г - *Teicherticeras primigenitum* Erben; х - *Convoluticeras* / например: *C. erbeni* Bogoslovskij /; ж - *Mimagoniatites zorgensis* (A. Roemer) / ж - форма эллиптическая<sup>х/</sup>, ж<sub>1</sub> - форма круглая<sup>х/</sup>; з - *Mimagoniatites obesus* Erben / з - форма эллип-

х/ Здесь и далее термины "форма эллиптическая" и "форма круглая" приведены в оригинале на франц. языке, соответственно: *forme elliptique* и *forme circulaire*, - согласно с терминологией Ж. Барранда. /Прим.перев./

тическая,  $k_1$  - форма круглая /;  $l$  - *Anarcestes* /  $l$  - форма эллиптическая,  $l_1$  - форма круглая /;  $m$  - *Werneroceras*

С заметной затяжкой наступает свёртывание на ранних стадиях онтогенеза, включающих протоконх /рис.2/. Они ортоцераконовые до циртоцераконовых у *A. (Anetoceras) hunsrueckianum* и у примитивных представителей *A. (Erbenoceras)*, становятся ортоцераконовыми до гироконовых у *Teicherticeras primigenitum* / и ортоцераконовыми до адволютных - у *Convoluticeras* /. У всех последующих членов главного ряда они циртоцераконовые до конволютных, причём появление конволютности наступает на всё более ранних стадиях, и достигает протоконха. Уже при гироконовой форме раковины внутри первого оборота образуется умбональное отверстие. В процессе всё более плотного свёртывания в эволюции главного ряда оно постепенно редуцировалось, пока полностью и окончательно не исчезло наконец у рода *Werneroceras*.

Одновременно имеет место ещё одно замечательное явление. В популяциях вида, имеющего ещё умбональное отверстие, можно различать форму эллиптическую /с небольшим искривлением оборотов раковины, примыкающих к протоконху - рис.2e, f, g, h, j, k, l / и форму круглую /с априори сильным искривлением раковины - рис.2j<sub>1</sub>, k<sub>1</sub>, l<sub>1</sub>, m /. Форма эллиптическая /термины Барранда/ является первичной, напоминающей об ортоцераконовом / циртоцераконовом состоянии раковины бактритид, а форма круглая - прогрессивной. Если ранние представители главного ряда имеют исключительно или преимущественно эллиптическую форму, то у группы *zorgensis* рода *Mimaqoniatites* встречаются в популяциях обе формы с примерно одинаковой частотой. У груп-

ны *obesus* рода *Mimagoniatites* и у рода *Anarcestes* эллиптическая форма встречается реже, а число экземпляров с круглой формой уже значительно преобладает. С исчезновением умбонального отверстия у рода *Werneroceras* полностью исчезает и эллиптическая форма, и этот род имеет только плотно свёрнутую круглую форму, типичную и для всех остальных аммоноидей.

Медленнее всего прогрессировало свёртывание протоков а /рис.3/. У наутилоидных представителей, а также у родов *Bactrites*, *Lobobactrites*, *Cyrtobactrites*, *Anetoceras*, *Erbenceras* и у примитивных представителей рода *Teicherticeras* / и *Convoluticeras* / протоконах прямой. Затем он слабо до умеренного искривляется у двух групп рода *Mimagoniatites*, и сильнее - у *Anarcestes*. У рода *Werneroceras* и у всех других аммоноидей протоконах полностью плотно свёрнут, так что его устье даже становится конволютным.

К /2/. Во взрослом состоянии сифон у рода *Sphaerorthoceras* располагается центрально до субцентрального. У рода *Protobactrites* он смещен вентрально в субмаргинальную позицию, а у рода *Bactrites* он строго вентрально-маргинальный. Это положение точно сохраняется затем у всех последующих членов главного ряда.

К /3/. Поперечное сечение оборотов у рода *Sphaerorthoceras* индифферентно. У родов *Protobactrites* и *Bactrites* оно, как правило, становится овальным / вытянутым в вентро-дорсальном направлении / и эллиптическим в том же направлении - у родов *Lobobactrites* и *Cyrtobactrites*. Эта же основная форма сохраняется у родов *Anetoceras*, *Erbenceras*,

*Teicherticeras*, *Convoluticeras* и у группы *zorgensis*  
и затем становится несколько шире у группы *obesus* и ещё  
шире - у родов *Anarcestes* и *Werneroceras*

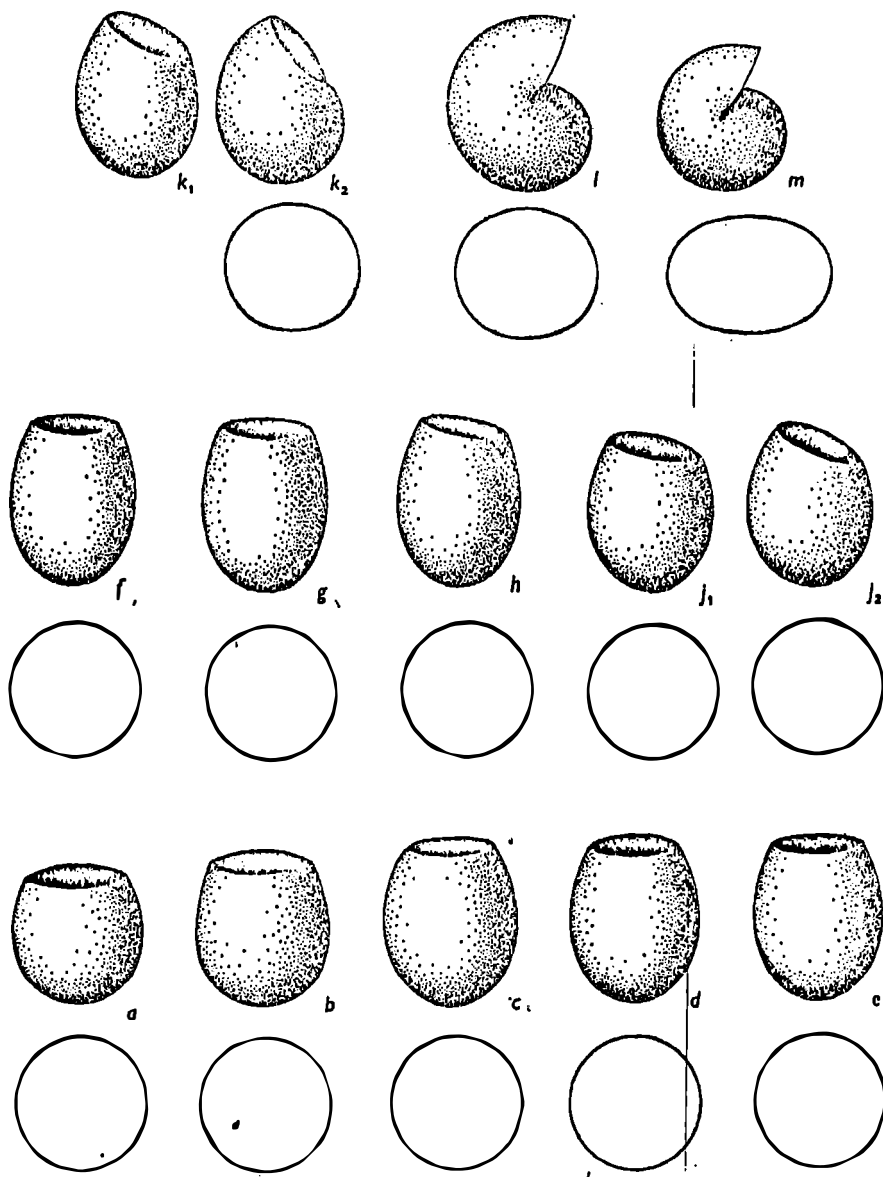


Рис.3. Протоконхи в главном ряду, ведущем к аммоноидеям.  
/Все изображения приведены к одному размеру, без масштаба;  
по Эрбену, 1964<sup>I2</sup>, дополнено и улучшено/:

a - *Sphaerorthoceras* (nov., Ristedt) ; b - *Proto-*  
*bactrites* (emend. Ristedt) ; c - *Bactrites*

d - *Lobobactrites*; e - примитивный *Cyrtobactrites* /реконструкция/; f - *Anetoceras* (A.) *hunsrueckianum* Erben; g - *A.* (*Erbenoceras*) *sp. A.* /реконструировано по виду *E. advolens* Erben /; h - *Teicherticeras primigenitum* Erben; j - *Mimagoniatites* / j<sub>1</sub> - форма эллиптическая, j<sub>2</sub> - форма круглая/; k - *Anarcestes* / k<sub>1</sub> - форма эллиптическая, k<sub>2</sub> - форма круглая/; l - *Werneroceras* и другие палеозойские аммоноидеи; m - мезозойские аммоноидеи

Особый интерес представляет следующее явление. Молодые стадии повторяют в общем форму поперечного сечения оборотов раковины своих предков. У /рода *Convoluticeras* и / группы *zorgensis* рода *Mimagoniatites* затем в личиночной стадии появляется новый признак; поперечно-вытянутое /в латерально-латеральном направлении/ оборотов. В последовательности: группа *zorgensis* - группа *obesus* - роды *Anarcestes* и *Werneroceras* - этот тип сечения переходит и на всё более поздние стадии, а также и на всё более ранние, пока не достигает протоконха /ср. Эрбен, 1964, рис. 3/12. Следовательно, в этом проявляется палингенетический - а симультанно /!/ также и протерогенетический - характер онтогенеза. Новое поперечно-вытянутое овальное сечение оборотов сохраняется затем у личиночного оборота и у эмбрионального протоконха всех более молодых аммоноидей.

К /4/. Дифференциация первоначально нерасчленённой перегородочной линии, такой как у родов *Sphaerorthoceras* и *Protobactrites* /рис. 4/ происходила так, что у рода *Bactrites* впервые появляется вентральная лопасть, а у рода *Lobobactrites* - боковая лопасть и дорсальное седло. Этот тип перегородо-



дочной линии сохранился также у родов *Cyrtobactrites*, *Anetoceras*, *Erbenceras* и *Teichertoceras* дорсальной впадине седла затем у /рода *Convoluticeras* и /рода *Mimagoniatites* возникает впадина дорсальной лопасти, чем достигается самая первичная форма перегородочной линии аммонойдей. Лишь в процессе дальнейшей эволюции появляются также умбоная и адвентивная лопасти.

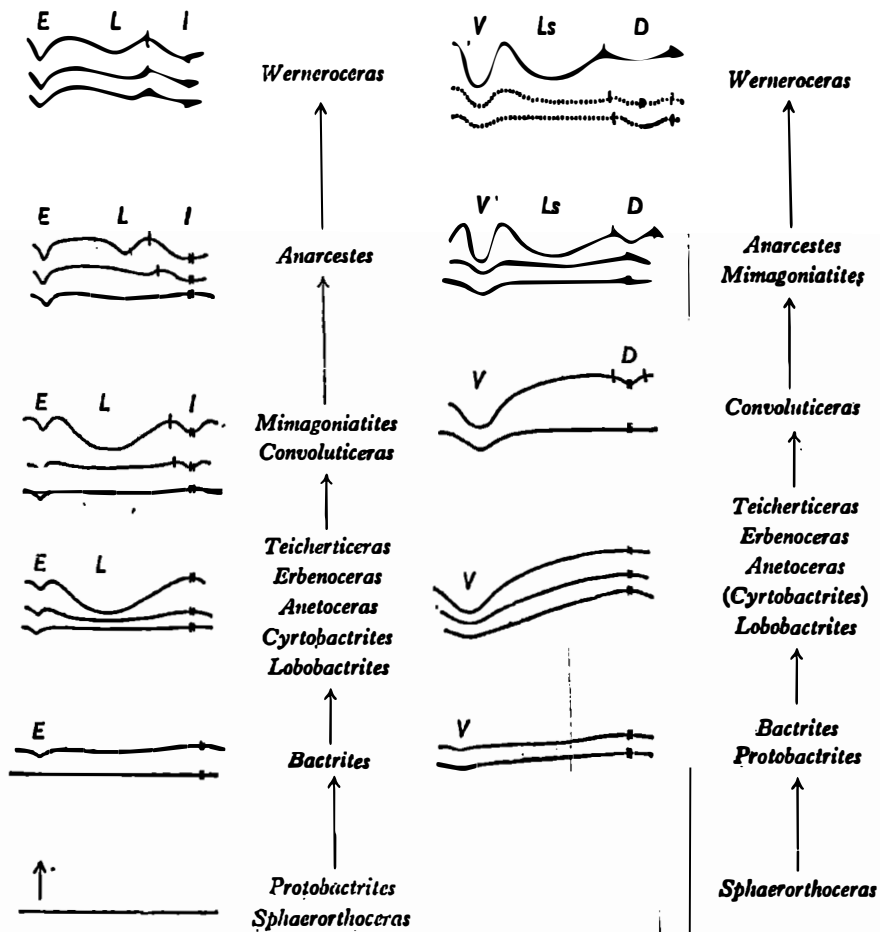


Рис.4. Эволюция постларвально перегородочной линии и устьевых краёв, соответственно - линий роста, в главном ряду. / Все изображения приведены к одному размеру/. Левый вертикальный ряд = онтогенезы некогда первичной сутуры ко взрослой перегородочной линии. Правый вертикальный ряд - онтогенезы от

первого постларвального до взрослого устьевого края / - линии роста/:

*E* - вентральная лопасть; *L* - боковая лопасть; *T* - дорсальная лопасть; *v* - вентральный синус; *V* - гипонотический синус; *D* - дорсальный синус; *Ls* - боковой синус

К /5/. Раковина у рода *Sphaerorthoceras*, по-видимому, была гладкой. Устьевой край и линии роста у родов *Protobactrites* и *Bactrites* располагались слабо рурсирадиатно /косо, снижаясь в вентральном направлении/. Эта общая тенденция усилилась у рода *Lobobactrites* и у примитивных представителей родов *Cyrtobactrites*, *Anetoceras*, *Erbenceras*, *Teicherticeras* и *Convoluticeras*. Затем у родов *Mimagonicatites*, *Anarcestes* и *Werneroceras* она ограничивалась стадиями раннего онтогенеза, тогда как постларвальные стадии приобрели ректирадиатное общее положение устьевого края и линий роста /рис.5с/.

К /6/. Формирование постларвального устьевого края или соответствующих ему линий роста /рис.4/ происходило так, что у рода *Protobactrites* появился начальный, а у рода *Bactrites* - несколько более отчётливый вентральный синус. Он усиливался у "выпуклых" линий роста в последовательности: *Lobobactrites*, примитивные *Cyrtobactrites*, *Anetoceras*, *Erbenceras*, *Teicherticeras*. У рода *Convoluticeras* впервые появляется небольшой дорсальный синус, а у рода *Mimagonicatites* - ещё и латеральный синус. Линии роста при этом становились "двойковыпуклыми". Таковыми они оставались и у родов *Anarcestes* и *Werneroceras*

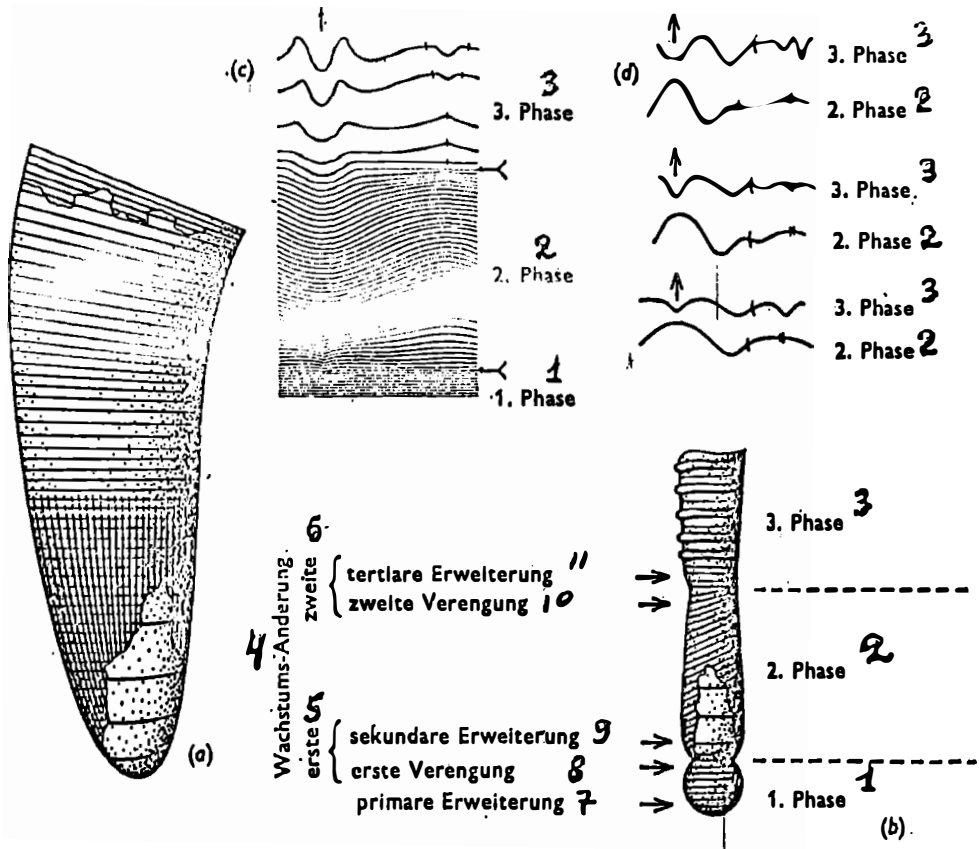


Рис.5. Типы раннеонтогенетического развития у наружнораковинных головоногих. /Оба начала раковин показаны развёрнутыми; а, б, с - по Эрбену, 1962, 1964<sup>10, 12</sup>; д - по Шиндевольфу, 1954/; а - начальная раковина наружнораковинных головоногих без метаморфоза /пример: современный *Nautilus* /; б - начальная раковина с метаморфозом /пример: род *Mimagoniatites* /; с - раннеонтогенетический метаморфоз устьевых краёв / = линий роста/ с "квазинесоглашением" между второй и третьей фазами /пример: род *Mimagoniatites* /; д - раннеонтогенетический метаморфоз перегородочной линии, проростур /конец второй фазы/ и первичных перегородочных линий /начало третьей фазы/; - внизу - девон/карбон; в середине - пермь/триас; вверху - кра/мел; 1 - первая фаза; 2 - вторая фаза; 3 - третья фаза

за; 4 - смена роста; 5 - первая; 6 - вторая; 7 - первичное расширение; 8 - первый пережим; 9 - вторичное расширение; 10 - второй пережим; II - третичное расширение

Личиночные стадии представителей главного ряда сперва были без линий роста. Последние появляются впервые у личиночной стадии рода *Mimagoniatia* и рекапитулируют у него /рис.5с/, а также у родов *Anarcestes* и *Werneroceras*, "выпуклую" форму линий роста, типичную для бактририд и примитивных аммоноидей.

К 7/ детали будут приведены в конце следующей главы, так как прежде необходимо сделать некоторые пояснения по онтогенезу.

#### IV. Раннеонтогенетическое развитие

У современных внутреннераковинных головоногих /*Dibranchiata*/ развитие прямое; метаморфоз отсутствует, и свободной личиночной стадии тем самым не бывает. Этот факт, а также дискоидальное и билатеральное дробление зародыша дибранхиат - у раковинных моллюсков совершенно необычны, поскольку при этом следует обычно полное, неравномерное и спиральное дробление с последующим метаморфозом, приводящим к появлению свободных личиночных стадий /трохофоры, велигера/. Это нетипичное поведение двужаберных головоногих обусловлено, видимо, особенно высоким содержанием желтка в экстремально телелегитальных яйцах.

Раннее развитие современных наружнораковинных головоногих до сих пор неизвестно, поскольку пока не удалось добиться размножения современного наutilus в условиях аквариума. Однако,

по некоторым признакам, видимо, и здесь не бывает личиночной стадии; об этом говорят: отсутствие какого-либо резкого изменения в морфологии начальной раковины и её значительная величина, а также размеры яиц наutilusа и количество желтка в них.

Изучение начальной раковины современных и ископаемых наutilusоидей / особенно Шиманский и Штраубе, 1961<sup>27</sup>; Эрбен, 1962а, б, в, г, д, е, ж, з, и, к, л, м, н, о, п, р, с, т, у, ф, х, ц, ч, ш, щ, э, ю, я

признаков всё же действительно существует: 1/ исчезновение раннеонтогенетической продольной струйчатости, 2/ сильное увеличение степени изогнутости раковины, 3/ минимум высоты камеры примерно в седьмой или восьмой камере. Однако, такая смена никогда не бывает резкой и не связана с метаморфозом /рис.5а/.

Залеченные повреждения устьевого края в раннем онтогенезе, часто, но в различном положении, встречающиеся в восьмой камере или после неё, показывают, что во время их образования молодое животное, очевидно, уже существовало *extra ovo*<sup>х/</sup>. Вылупление, видимо, происходило до этого, а именно - при исчезновении раннеонтогенетической продольной струйчатости или при увеличении степени искривлённости раковины. Изучение изотопов кислорода и углерода в начальной части раковины современного наutilusа /Эйхлер и Риштедт, 1966/<sup>7</sup> подтверждает это предположение: в месте исчезновения раннеонтогенетической продольной струйчатости резко изменяется кривая отношения изотопов углерод-13 / углерод-12. Это, видимо, говорит о смене питания в раннем онтогенезе /переход от эмбрионального питания желтком к постэмбриональному способу питания/ и тем са-

х/

вне яйца /лат./ /Прим.перев./

мым - на момент вылупления. Внезапное изменение отношения изотопов кислород-18 / кислород-16 при несколько позднее наступающем минимуме высоты камеры указывает на миграцию молодых животных из довольно тёплых мелких вод /с температурой около 24°C / в более холодные /около 17° и до 13°C / и, следовательно, в более глубокие участки моря. Вместе с тем, данные морфологии и химического состава раковин одинаково указывают на конец эмбриональной фазы. Размеры эмбриональной части раковины, отграниченной таким образом и значительно большей протоконха, убедительно говорят в пользу прямого, безличиночного онтогенеза.

Известно, что большое число ископаемых наружнораковинных головоногих ведёт себя по-другому /Эрбен, 1962а, 1964/<sup>10, 12</sup>. Это особенно относится к аммоноидеям, крохотная начальная раковинка которых говорит о малых размерах и относительной бедности желтком яиц и , кроме того, обнаруживает чёткие перемены в развитии признаков /рис. 5 *b, c, d*/. Здесь можно выделить три фазы онтогенеза, после первой и второй - отграниченные сменами роста.

#### П е р в а я    ф а з а

Образование протоконха, начинающееся с первичного расширения начальной камеры и кончающееся у первой смены роста "первым пережимом" в оральной области.

Линии роста /устьевые края/ нерасчленённо ректильные и располагаются ректирадиатно. Перегородки и перегородочные линии ещё отсутствуют.

#### В т о р а я    ф а з а

Образование следующего участка раковины до второй смены роста. Эта фаза начинается "вторичным расширением" раковин-

ной трубки и кончается у "второго пережима".

Линии роста располагаются рурсирадиатно и выпуклы, т.е. имеют вентральный синус и дорсальное седло, но не имеют ещё латерального синуса. Перегородки ещё не развиты.

Незадолго до конца фазы линии роста внезапно становятся ректирадиатными /"квазинесогласие" - рис.5с /, а дорсальное седло внезапно полностью элиминирует.

Этому моменту появляется первая перегородка со своей просутурой /рис.5 д /, - в качестве дополнительного элемента в районе первой смены роста.

### Т р е т ь я    ф а з а

Образование последующей раковины, включая старческие стадии. Эта фаза начинается с "третичного расширения" раковинной трубки.

Линии роста /устьевые края/ приобретают теперь настоящий гипономический синус, и вновь появляется дорсальное седло. Из этой исходной формы и образуются затем окончательные очертания.

К этому моменту строится вторая перегородка со своей первичной сутурой /рис.5 д /, принципиально отличающейся от просутуры и представляющей собой начало дефинитивной перегородочной линии.

После третичного расширения появляется первая дефинитивная скульптура раковины.

Таким образом, у типичных аммоноидей дважды происходит резкая метаморфозоподобная смена признаков. Следует полагать, что эта смена - как и у морских гастропод - была связана с метаморфозом мягкого тела и со сменой образа жизни /эмбриональ-

ный - личиночный / планктонный - постларвальный / нектонный /. Существенно, что на первой фазе вентральная модификация устьевого края ещё отсутствует; следовательно, орган движения, видимо, ещё не развился. Поэтому автор считает эту фазу эмбриональной. На второй фазе ещё не сформировался настоящий синус воронки, а лишь широкий вентральный синус. Здесь уже, по-видимому, существовала способность к собственному ограниченному движению - по всей видимости, с помощью вентрально возвышающегося вельюма. Лишь в конце второй фазы встраивается первая перегородка и тем самым образуется аппарат для парения в воде. Устьевой край и линии роста проходят собственное развитие, резко прекращающееся в конце первой фазы. Типичная для второй фазы просутура - чрезвычайно своеобразное образование; она обладает собственной закономерностью, поскольку морфологически не переходит в последующую первичную перегородочную линию и в процессе эволюции аммоидей проходит свой собственный, независимый филогенез /рис.5а/. Всё это убедительно говорит о том, что вторая фаза была постэмбриональной и, почти несомненно, - личиночной. В связи с этим на основании определённых признаков /Эрбен, 1964, с.167-169/<sup>12</sup> можно считать, что это была стадия велигера. Третью фазу, из первичной перегородочной линии и устьевого края которой формируется окончательная перегородочная линия и устье с гипонотическим синусом, следует, очевидно, считать постларвальной.

Перечисленные смены роста наблюдаются не у всех аммоидей, - встречаются семейства с одинаковой интенсивностью, т.е. с общим изменением признаков. Но во всяком случае постоянным являются два пережима раковинной трубки и резкий переход от



просутуры к первичной перегородочной линии. Очень сходно ведут себя бактритиды /Эрбен, 1962а, 1964/<sup>10, 12</sup> и роды *Sphaerorthoceras* и *Protobactrites* /Риштедт, 1966/<sup>23</sup>; однако, метаморфоз у них выражен слабее и, как правило, ограничен пережимами раковинной трубки.

Итак, мы продемонстрировали принцип раннеонтогенетического метаморфоза у всех членов главного ряда, ведущего к аммоидеям. Однако, смены роста схематично описаны здесь лишь для начальных шагов эволюции; в ходе же эволюции эти смены усилились и усложнялись /рис.6/.

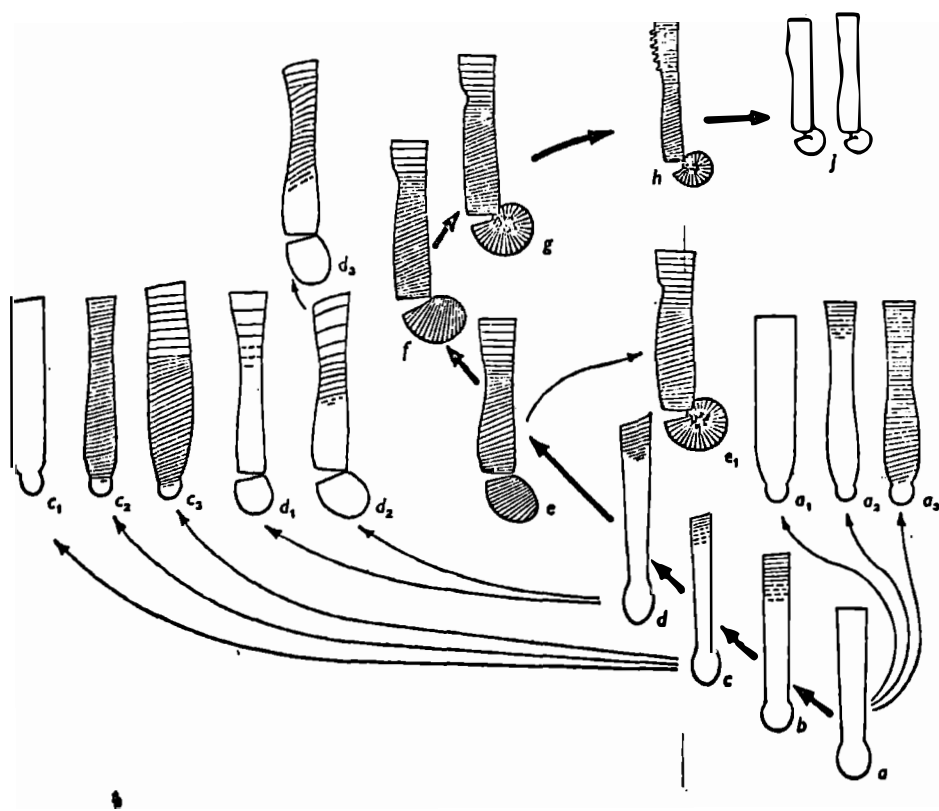


Рис.6. Раннеонтогенетическое развитие в главном ряду, а также в итеративных боковых ветвях. - По Эрбену /1964/<sup>12</sup>, улучшено и дополнено/. Толстыми стрелками показан главный ряд, тонкими - боковые ветви:

a - *Sphaerorthoceras* (nov., Ristedt) ; b - *Protobactrites* (emend. Ristedt) ; c - *Bactrites* и *Lobobactrites* ; d - примитивные виды родов *Cyrtobactrites* /реконструкция/, *Anetoceras*, *A. (Erbenceras)*, *Teicherticeras* и *Convoluticeras* ; e - *Mimagoniaticeras* ; f - *Anarcestes* ; g - *Werneroceras* ; / далее: h - *Manticoceras* как пример некоей смене палеозойской аммоноидеи, j - примеры мезозойских аммоноидей/. Итеративное параллельное развитие в отдельных боковых ветвях: a<sub>1</sub> - a<sub>3</sub> - у сферортоцерат, c<sub>1</sub>-c<sub>3</sub> - у бактририд /c<sub>1</sub>, c<sub>2</sub> - у *Bactrites* , c<sub>3</sub> - у *Pseudobactrites* и *Cyrtobactrites* /; d<sub>1</sub>- у *Gyroceratites* , d<sub>2</sub>-d<sub>3</sub> - у *Convoluticeras*, e<sub>1</sub> - у *Agoniaticeras*

К /7/. Первый пережим имеется уже у представителей родов *Sphaerorthoceras* и *Protobactrites* , относящихся к главному ряду; однако, у них нет ещё вторичного расширения. Отсутствует также вторая смена роста; протоконх и личиночный отдел раковины ещё без линий роста, и смены просутуры на первичную перегородочную линию ещё не наступало.

Те же условия имеют место и у представителей относящихся главному ряду родов *Bactrites* ; *Lobobactrites* , *Cyrtobactrites* /теоретически/, *Anetoceras* , *Erbenceras* и *Teicherticeras* Развитие перечисленных примитивнейших родов аммоноидей в раннем онтогенезе являлось, тем самым, ещё полностью бактридным.

Впервые вторичное утолщение и общая вторая смена роста, а также появление линий роста на первой и второй фазах и "квази-несогласие" при переходе от второй к третьей фазе происходило

у рода *Magoniatites*.

У родов *Anarcestes* и *Werneroceras* этот тип раннего онтогенеза сохраняется, однако здесь добавляется ещё противопоставление просутуры первичной перегородочной линии / - что у рода *Mimagoniatites* ещё не наблюдалось/. - У всех последующих аммоидов постоянно сохранялось, по крайней мере, первая и вторая смены роста раковинной трубки и противопоставление просутуры первичной перегородочной линии, усилившееся в позднем палеозое и ещё более - в мезозое /рис.5 d/.

#### У. Происхождение аммоидей

В предыдущих главах было показано, как из "ортоцеров" в ходе эволюции главного ряда образовалось семейство бактритид, а из последних - отряд аммоидей. Весь процесс эволюции, вероятно, продолжался от венлока до эйфеля. В течение всего этого отрезка времени, однако, почти ото всех членов главного ряда развились и короткие филогенетические боковые ветви. Эти ветви следовали своим особым тенденциям, но создавали подчас и отдельные направления развития, идентичные некоторым тенденциям эволюции главного ряда, которые появлялись независимо и иногда с опережением и следовали /итеративно/ параллельно главному ряду. Но некоторые из этих боковых ветвей, с другой стороны, развивали и регрессивные тенденции, в результате чего время от времени появлялись вторичные, атавистические признаки.

Отдельные случаи эволюции были уже показаны в другой работе /Эрбен, 1964/<sup>12</sup>. Здесь приведём лишь несколько примеров. Аммоидная интенсификация раннеонтогенетического метаморфоза

итеративно независимо и с опережением прослеживается, например, у прогрессивных боковых ветвей от рода *Sphaerorthoceras* /рис.6а<sub>1-3</sub>/ /Риштедт, 1966/<sup>23</sup> и от рода *Bactrites* /рис.6с<sub>I-3</sub>/ . У некоторых боковых ветвей наиболее примитивных родов аммоноидей независимо прослеживаются тенденции к свёртыванию, как у главного ряда. Вентральная лопасть появляется итеративно и с опережением уже у отдельных видов рода *Protobactrites* причём тот же на стадии раннего онтогенеза /Риштедт, в печати/. Некоторые боковые ветви смогли также итеративно приобрести дорсальную и умбональную лопасти и / у рода *Celaeceras* = '*Angurites*' в верхнем эмсе / даже среднее седло и адвентивную лопасть /!/. То же имеет место для устьевых краёв и линий роста у некоторых боковых ветвей бактририд и примитивных аммоноидей. Регрессивными и атавистическими являются тенденции ко вторичному развёртыванию, появляющиеся на взрослых стадиях конечных членов отдельных боковых ветвей / у родов *Teicherticeras* , *Talenticeras* , *Palaeogoniatites* /, а в одном случае также - вторичное бактриридное упрощение перегородочной линии и устьевых краёв и соответственно линий роста /*Palaeogoniatites*/.

Итеративно-прогрессивные, а также и регрессивно-атавистические, но, во всяком случае, независимые от главного ряда тенденции боковых ветвей показывают во всей своей совокупности, что во время всеобщего преобразования "ортоцеров" в бактририды и последних - в аммоноидеи имела место значительная лабильность фенотипа /и генома/.

Далее, можно наблюдать, что скорость эволюции была непрерывной /рис.7/. Род *Sphaerorthoceras* образует долгоживущую консервативную линию. Род *Protobactrites*, по-видимому, выдифференцировался в венлоке, а род *Bactrites* - в раннем

лудлоу; последний род также является долгоживущим /от лудлоу до перми; триас ? /. Хотя этот временной диапазон развития длился сравнительно долго /от венлока до зигена/, в позднем зигене после появления боковой лопасти /*Lobobactrites*/ и тенденции к искривлению раковины /*Cyrtobactrites*/ произошла почти внезапная акселерация /'burst',<sup>x/</sup>/ дальнейшей эволюции. Почти все фазы свёртывания, от циртоцераконовой /*Cyrtobactrites*/ до конволютной /группа *zorgensis* рода *Mimagoniatites*/ прошли именно за такой короткий период, т.е. почти одновременно. Дальнейшая эволюция главного ряда затем вновь идёт медленнее /группа *obesus* и *Anacestes* с верхнего эмса, *Werneroceras* с эйфеля/. Следовательно, собственно генезис аммоноидей произошёл с очень большим ускорением. Но происходил этот генезис не скачком, а отдельными небольшими шагами и с реализацией всех морфологических и филогенетических промежуточных стадий и переходов.

Наиболее примитивные и древние аммоноидеи до сих пор были найдены исключительно в верхнезигенских слоях только одного единственного региона, а именно - в хунсрюкских сланцах гор Хунсрюк в ФРГ. Сообщения о стратиграфически более древних находках впоследствии все оказались несостоятельными /Эрбен, 1964, с.120/<sup>12</sup>, а в связи с примитивностью *Anetoceras hunsrueckianum* их и не стоит даже ожидать. Однако, хунсрюкская фауна стоит совершенно обособленно, поскольку в морских отложениях верхнего зигена в других местах находок аммоноидей до сих пор ещё сделано не было, хотя эти отложения совсем не редки на всех континентах. Первичные представители главного ряда были найдены в этой хунсрюкской фауне лишь в

<sup>x/</sup> взрыв /англ./. /Прим.перев./

небольшом числе экземпляров или фрагментов / *Cyrtobactrites*, I; *Anetoceras hunsrückianum*, 4; *Teicherticeras primigenitum*, 3 /, тогда как последующие представители / группы *zorgensis* рода *Mimagoniatites* /, и прежде всего видов боковых ветвей / родов *Anetoceras* и *Erbenceras* /, встречаются в несколько большем числе экземпляров.

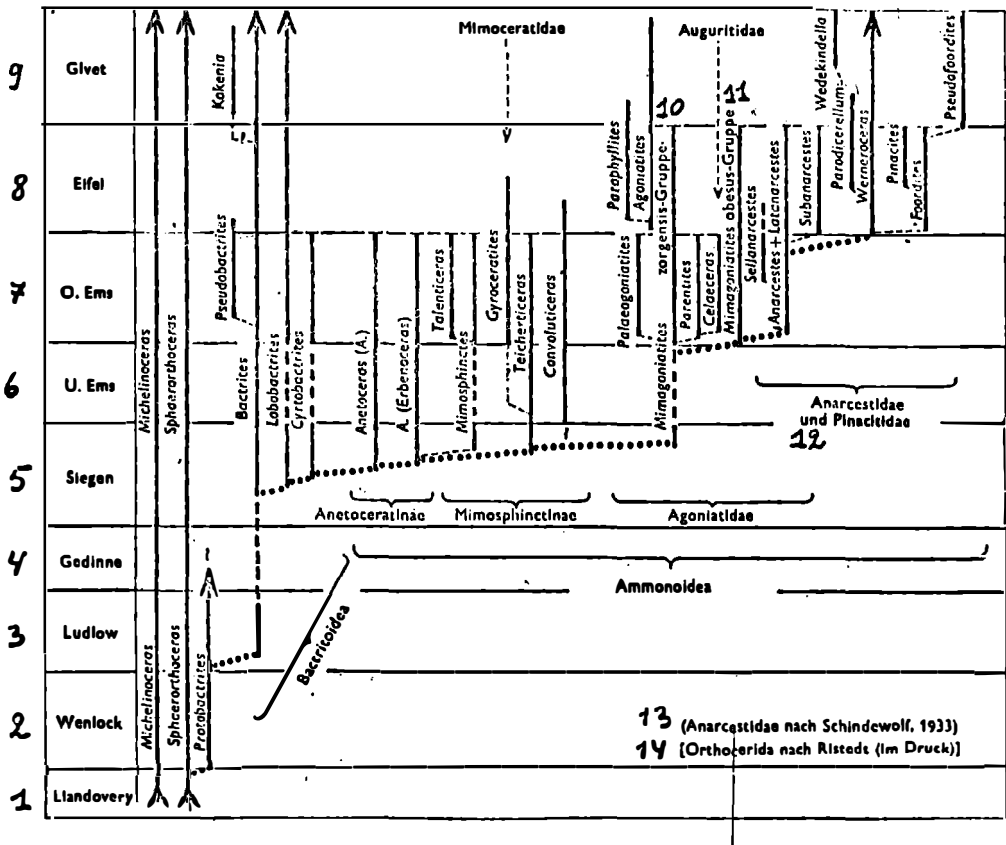


Рис.7. Филогенетическое древо бактритид и древнейших аммоноидей /по Эрбену, 1964<sup>12</sup>; дополнено и в отдельных местах уточнено по новым стратиграфическим датировкам/:

I - ландовери; 2 - венлок; 3 - лудлоу; 4 - жедин; 5 - зиген; 6 - нижний эмс; 7 - верхний эмс; 8 - эйфель; 9 - живет; 10 - группа *zorgensis*; II - группа *obesus*; 12 - и; 13 - *Anarcestidae* - по Шиндевольфу, 1933<sup>25</sup>; 14 - *Orthocerida* - по Риштедту, в печати

Дальнейшее обживание аммоноидеями девонского моря шло довольно быстро, по-видимому, в результате переноса личинок вдоль краёв шельфов древних континентов /рис.8/. Как было сказано выше, в верхнем зигене нам известны аммоноидеи лишь в предполагаемом месте их образования, в р-не Хунсрюка. В следующем, раннем эмсе пространство их поселений увеличивается лишь незначительно: они встречаются по одиночке в р-не гор Эйфель, по восточному краю Рейнских Сланцевых гор /ФРГ/ и в горах Гарца, ГДР /Эйхенберг, 1930<sup>6</sup>; Эрбен, 1953, 1960<sup>8,9</sup>/, а вне ФРГ и ГДР — только в Кантабрийских горах Северной Испании /Кульманн, 1960<sup>21</sup>/, если определение стратиграфического возраста сделано правильно. Местонахождения в Англии /Хауз, 1963, с.14/<sup>18</sup> невозможно определить, нижний это или верхний эмс. В следующей эпохе — в позднем эмсе — область распространения быстро и значительно увеличивается путём иммиграции в Южное Марокко /супруги Термье, 1950<sup>31</sup>; Петтер, 1959<sup>22</sup>; Оллар, 1960, 1963<sup>15,16</sup>/, в Богемию /Хлупч, 1957/<sup>4</sup>, в Турцию /Эрбен, 1962<sup>6</sup>, 1965/<sup>11,13</sup> и на Ю.-В. Австралии /Тейхерт, 1948<sup>30</sup>; Эрбен, 1965<sup>13</sup>/ . Другой путь миграции аммоноидей, по Хаузу /1964/<sup>19</sup> и по собственным наблюдениям австралийских стратиграфов, через северную часть Уральской геосинклинали /Богословский, 1959/<sup>3</sup> и Канадскую Арктику в р-н Северо-западных территорий Западной Канады /Хауз и Педдер, 1963/<sup>20</sup> и в Центральную Неваду, США /Хауз, 1962/<sup>17</sup>; Эрбен — статья в стадии подготовки/. Возможность непосредственной миграции из Европы в Аппалачскую геосинклиналь Северной Америки вряд ли существует /Хауз, 1964/<sup>19</sup>, а также собственные наблюдения автора/. В следующем среднем девоне область расселения аммоноидей также увеличивается, хотя теперь в гораздо меньшем размере; например, в р-нах Моравии /Хлупч, 1963/<sup>5</sup>, Рудного Алтая

Богословский, 1958/2, в некоторых областях восточной части Северной Америки и т.д. А с позднего девона аммоноидеи становятся космополитами и встречаются везде, где господствуют соответствующие экологические и климатические условия.

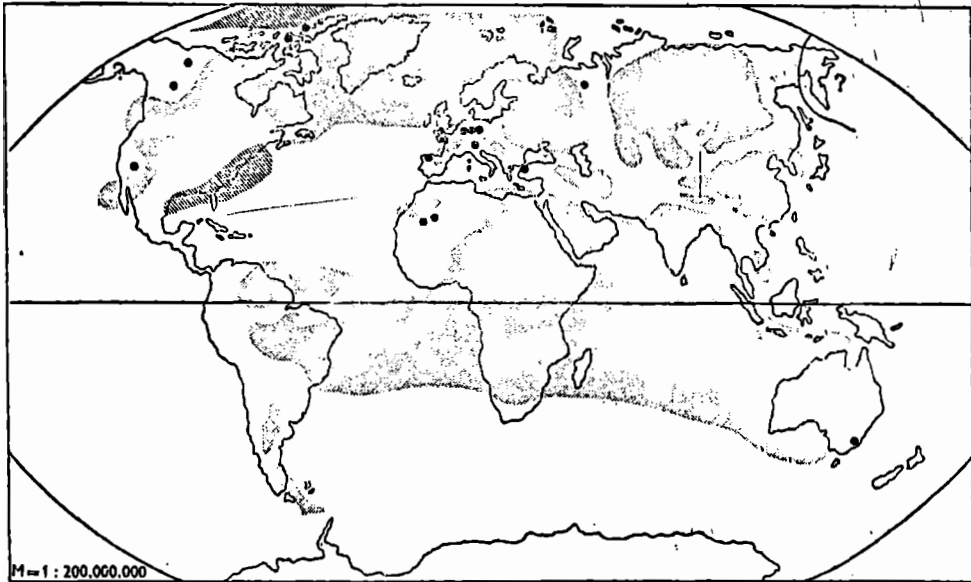


Рис.8. Географическое распространение древнейших аммоноидей в эмсе. Пунктиром покрыты территории вероятной суши; заштрихованы территории возможной суши/:

М - масштаб

Резюмируя приведённые в настоящей главе наблюдения, можно утверждать, что собственно образование нового отряда *Ammonoidea* происходило небольшими сукцессивными эволюционными шагами, которые, однако, следовали друг за другом столь быстро, что первые примитивные формы кажутся почти одновременными. Этот генезис проходил в многочисленных, но очень небольших популяциях, имевших чрезвычайно ограниченное географическое распространение. В результате последовавших миграций область распространения аммоноидей стала сравнительно быстро почти всемирной.



УІ. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1 BOHMERS, J. CH. A. (1936). *Bau und Struktur von Schale und Siphon bei permischen Ammonoidea*. Dissertation, Amsterdam, 1-125.
- 2 БОГОСЛОВСКИЙ Б. И. (Bogoslovskij, B. I.) (1958). Девонские аммониты Рудного Алтая. *Труды палеонт. Инст. Акад. Наук СССР, Trudy paleont. Inst.* 64, 1-155.
- 3 БОГОСЛОВСКИЙ Б. И. (Bogoslovskij, B. I.) (1959). Новые представители аммонитов из среднедевонских отложений полуприного Урала. *Палеонт. Журнал. Paleont. Zh.* 1959 (3), 61-5.
- 4 СЛУПАЧ, I. (1957). Facial development and biostratigraphy of the Lower Devonian of central Bohemia. *Sbornik ústř. úst. geol., odd. geol.* 23, 369-485.
- 5 СЛУПАЧ, I. (1963). Geological conditions of the Devonian in the Konice-Mladeč area on the Drahaný plateau. *Sbornik ústř. úst. geol., odd. geol.* 28, 347-86.
- 6 EICHENBERG, W. (1930). Die Fauna des Zorgeusis-Kalkes im Unterdevon von Schönau, Kellerwald. *Jb. preuss. Geol. Landesanst.* 51, 376-91.
- 7 EICHLER, R. & RISTEDT, H. (1966). Isotopic evidence on the early life history of *Nautilus pompilius* (Linné). *Science, N. Y.* (im Druck).
- 8 ERBEN, H. K. (1953). Goniatitacea (Ceph.) aus dem Unterdevon und dem Unteren Mitteldevon. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 98, 175-225.
- 9 ERBEN, H. K. (1960). Primitive ammonoidea aus dem Unterdevon Frankreichs und Deutschlands. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 110, 1-128.
- 10 ERBEN, H. K. (1962a). Über den Prosiphon, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea. *Paläont. Z.* 36, 99-108.
- 11 ERBEN, H. K. (1962b). Über böhmische und türkische Vertreter von *Anetoceras* (Ammon., U. Devon). *Paläont. Z.* 36, 14-27.
- 12 ERBEN, H. K. (1964). Die Evolution der ältesten Ammonoidea. I. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 120, 107-212.
- 13 ERBEN, H. K. (1965). Die Evolution der ältesten Ammonoidea. II. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 122, 275-312.
- 14 FLOWER, R. H. (1955). Saltations in nautiloid coiling. *Evolution* 9, 244-60.
- 15 HOLLARD, H. (1960). La découverte de Goniatites du genre *Sellanarcestes* dans le Dévonien du Draa (Maroc pré-saharien) et ses conséquences stratigraphiques. *Not. Serv. géol. Maroc*, 19, (Not. et Mém. no. 149), 55-60.
- 16 HOLLARD, H. (1963). Présence d'*Anetoceras advolvens* Erben (Ammonoïde primitive) dans le Dévonien inférieur du Maroc pré-saharien. *Notes Service Géol., Maroc*, 23, 131-6.
- 17 HOUBER, M. R. (1962). Observations on the ammonoid succession of the North American Devonian. *J. Paleont.* 36, 247-84.
- 18 HOUBER, M. R. (1963). Devonian ammonoid successions and facies in Devon and Cornwall. *Q. Jl. Geol. Soc. Lond.* 119, 1-27.
- 19 HOUBER, M. R. (1964). Devonian Northern Hemisphere ammonoid distribution and marine links. In *Problems in paleoclimatology*, pp. 262-9. Ed. A. E. M. Nairn. London.
- 20 HOUBER, M. R. & PEDDEN, A. E. H. (1963). Devonian goniatites and stratigraphical correlations in Western Canada. *Palaentology* 6, 491-539.
- 21 KULLMANN, J. (1960). Die Ammonoïden des Devons im Kantabrischen Gebirge (Nordspanien). *Abh. Akad. Wissensch. Mainz, math.-nat. Kl.* pp. 457-559.
- 22 KUTTER, G. (1959). Goniatites Dévoniennes du Sahara. *Publ. Serv. Charte géol. Algérie, N.S., Paléont.; Mém.* 2, 1-313.
- 23 RISTEDT, H. (1966). Beitrag zur Revision der Orthoecrida. *Palaentographica* (im Druck).
- 24 SCHINDEWOLF, O. H. (1932). Zur Stammesgeschichte der Ammonen. *Paläont. Z.* 14, 164-81.
- 25 SCHINDEWOLF, O. H. (1933). Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammern tetrabranchiater Cephalopoden. *Abh. preuss. geol. Landesanst. N.F.* 148, 1-116.
- 26 SCHINDEWOLF, O. H. (1935). Zur Stammesgeschichte der Cephalopoden. *Jb. preuss. geol. Landesanst.* 55, 258-83.
- 27 ШИМАНСКИЙ В. И. и Журавлева Ф. А. (Shimanskij, W. N. & Zhuravlewa, F. A.) (1961). Основные вопросы систематики наутилоиды и родственных им групп. *Труды палеонт. Инст. Акад. Наук СССР, Москва. Trudy paleont. Inst.* 90, 175 pp.
- 28 SPATH, L. F. (1933). The evolution of the Cephalopoda. *Biol. Rev.* 8, 418-62.
- 29 SPATH, L. F. (1936). The phylogeny of the Cephalopoda. *Paläont. Z.* 18, 156-81.
- 30 TEICHERT, C. (1948). Middle Devonian goniatites from the Buchan District, Victoria. *Journ. Paleont.* 22, 60-7.
- 31 TERMIER, H. & G. (1950). Paléontologie marocaine. II. Invertébrés de l'Ère Primaire. Fasc. III. Mollusques. *Serv. géol. Protect. Rep. Franc. Maroc; Not. et Mém.* 78, 1-116.