

Über den Ursprung der borealen Crioceratiten und zur Phylogenie der Gattung *Crioceratites* Léveillé (Ammonoidea, Kreide)

On the origin of the boreal Crioceratitids and the phylogeny of the genus *Crioceratites* Léveillé (Ammonoidea, Cretaceous)

HARALD IMMEL, München

mit 3 Abbildungen, 1 Tabelle und 2 Tafeln

Immel, H., 1979: Über den Ursprung der borealen Crioceratiten und zur Phylogenie der Gattung *Crioceratites* Léveillé. Aspekte der Kreide Europas. IUGS Series A, No. 6, pp. 129–140. Stuttgart.

Abstract: Two possibilities for the origin of the boreal Crioceratitids are discussed. One possibility is that they have evolved from boreal ancestors; the other is that they have immigrated from the Tethys and evolved from Mediterranean forms.

The genera *Juddiceras* Spath, *Eleniceras* Breskovski, *Distoloceras* Hyatt and *Aegocrioceras* Spath have been examined as potential ancestors in the Boreal Realm. However, none of them can be considered as the ancestral form of the boreal Crioceratitids. On the other hand, morphologic, morphogenetic and stratigraphic data favour an origin from Mediterranean Crioceratitids. Therefore it is possible to unite boreal and Mediterranean Crioceratitids into one genus, *Crioceratites* Léveillé. Within this genus 8 groups have been distinguished and their characteristics and phylogenetic relationships described.

Kurzfassung: Für den Ursprung der borealen Crioceratiten werden zwei grundsätzliche Möglichkeiten diskutiert. Zunächst die einer Abstammung aus borealen Vorfahren, sodann die einer Einwanderung aus der Tethys bzw. einer Abstammung von mediterranen Formen. Als potentiell mögliche Vorfahren im borealen Bereich wurden die Gattungen *Juddiceras* Spath, *Eleniceras* Breskovski, *Distoloceras* Hyatt und *Aegocrioceras* Spath untersucht, von denen aber keine als Ausgangsform für die borealen Crioceratiten in Frage kommt. Dagegen sprechen morphologische, morphogenetische und stratigraphische Daten dafür, daß der Ursprung bei mediterranen Crioceratiten zu suchen ist.

Davon ausgehend lassen sich boreale und mediterrane Crioceratiten in einer gemeinsamen Gattung *Crioceratites* Léveillé zusammenfassen. Innerhalb dieser Gattung werden wiederum 8 Gruppen ausgeschieden und in ihren charakteristischen Merkmalen und phylogenetischen Beziehungen dargestellt.

Anschrift des Verfassers: Dr. Harald Immel, Institut für Paläontologie und historische Geologie, Richard-Wagner-Str. 10/2, D-8000 München 2. – 12.6.1978.

1. Einleitung

Unter den Ammoniten der Kreide haben heteromorphe Formen wiederholt eine bedeutende Rolle gespielt. Im Hauterive und Barreme ist es insbesondere die Gattung *Crioceratites* Léveillé, die sowohl in der mediterranen wie der borealen Faunenprovinz zahlreiche Arten hervorgebracht hat.

Innerhalb dieser Gattung können die einzelnen morphologischen Merkmale ungewöhnlich stark variieren. So ist das Gehäuse ursprünglich in der Ebene entrollt, in mehreren voneinander

unabhängigen Entwicklungslinien kommt es aber sekundär zu einer ammoniten Wiederaufrollung. Typisch ist ferner der Wechsel von beknoteten Haupt- und unbeknoteten Zwischenrippen. Dieses ursprüngliche Grundmuster wird allerdings vielfältig variiert. Das betrifft sowohl die phylogenetische Entwicklung der Gattung als auch die ontogenetische Entwicklung einzelner Arten. Der häufig auftretende und oft sehr ausgeprägte ontogenetische Skulpturwechsel erschwert naturgemäß die genaue Bestimmung von Bruchstücken oder Anfangswindungen bzw. macht diese unmöglich.

Die außerordentliche Plastizität der Merkmale hat zu einer starken systematischen Aufsplitterung geführt. An anderer Stelle wurde vom Autor der Versuch unternommen, durch eine möglichst genaue Analyse der Merkmale phylogenetische Zusammenhänge aufzuzeigen und zu einer vereinfachten und übersichtlichen Systematik der Gattung *Crioceratites* zu gelangen (Immel 1978a). Hier soll nun detaillierter auf den Ursprung der borealen Crioceratiten eingegangen werden.

2. Ursprung der borealen Crioceratiten

Während für den mediterranen Bereich Thieuloy (1964) nachweisen konnte, daß *Crioceratites* Léveillé über *Himantoceras* Thieuloy an die Protancyloceraten anzuschließen ist, liegen bei den borealen Crioceratiten unübersichtlichere Verhältnisse vor. Das ist in erster Linie durch deren viel schlechtere und lückenhafte Überlieferung bedingt.

Grundsätzlich können zwei Möglichkeiten in Betracht gezogen werden. Zum einen kann an eine Einwanderung aus der Tethys gedacht werden bzw. an eine Abstammung von mediterranen Formen. Zum anderen ist aber auch zu prüfen, inwieweit sich die borealen Crioceratiten eventuell selbstständig aus ebenfalls borealen Vorfahren heraus entwickelt haben.

Als solche potentielle Vorfahren kommen dabei Ammoniten in Betracht, die zwei Voraussetzungen erfüllen müssen. Erstens müssen sie in ihren Merkmalen (z.B. Lobenlinie, Aufrollment, Skulptur) Übereinstimmungen mit den frühen Crioceratiten zeigen, und zweitens müssen sie natürlich älter sein als die ältesten borealen Crioceratiten. Der in Frage kommende stratigraphische Zeitabschnitt umfaßt demnach das oberste Valangin und das untere Hauerive. Hier sind es vor allem Vertreter von vier Gattungen, die verschiedentlich mit den frühen borealen Crioceratiten in Verbindung gebracht wurden, und auf die im folgenden näher eingegangen werden soll.

2.1 *Juddiceras* Spath, 1924

Taf. 1, Fig. 1; Taf. 2, Fig. 1

Juddiceras sind bisher nur aus dem Obervalangin Nordwestdeutschlands bekannt. Es liegen fast nur Bruchstücke der Wohnkammer vor, vom Phragmokon ist bestenfalls ein geringer Rest vorhanden. Immerhin zeigt der Querschnitt, daß es sich um eine zumindest im Alter entrollte Form handeln muß (Abb. 1).

Die Skulptur besteht aus einfachen, scharf abgesetzten Rippen, die die Flanken prorsiradiat bis schwach konkav queren. Auf der Internseite biegen sie kräftig vor, wobei sie schwächer werden, ohne sich aber deutlich in feine Streifen aufzulösen. Auf der Externseite verstärken sich die Rippen und können dabei leistenförmig hervortreten. Eine regelmäßige Differenzierung in Haupt- und Zwischenrippen fehlt stets, die Rippen können aber z.T. in Stärke und Abstand variieren. Eventuell handelt es sich bei den verschiedenen Skulpturtypen um eigene Arten.

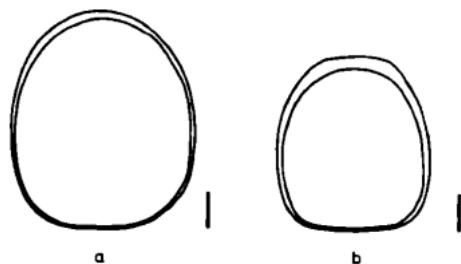


Abb. 1. Querschnitte von *Juddiceras curvostata* (Koenen) (a: BGR kh 77; b: BGR kh 78). Der Balken rechts entspricht jeweils einem Zentimeter im Abbildungsmaßstab.

vielleicht liegen aber auch nur verschiedene ontogenetische Stadien einer einzigen Art vor. Für die zweite Möglichkeit spricht, daß besonders die großen Bruchstücke eine deutlich gleichmäßigeren Beirippung besitzen. Das kann man sowohl bei den von v. Koenen (1902, Taf. 50, Fig. 1 und 2) als auch den hier abgebildeten Exemplaren erkennen. Die Abmessungen der letzteren geben folgende Werte:

Exemplar		Wh	Wb	Wh/Wb	Wh	Wb	Wh/Wb
BGR	kh 77	48,5	42	1,15	60	52	1,15
BGR	kh 78	43,5	39,5	1,10	48,5	43,5	1,11

Die systematische Stellung von *Juddiceras* ist wegen der unvollständigen Überlieferung schwierig zu bestimmen. Rawson (1975:136) stellt eine Ähnlichkeit mit *Himantoceras acuticostatum* Thieuloy fest und möchte daher in *Juddiceras* einen eventuellen frühen Crioceratiten sehen. Dagegen spricht allerdings, daß bei *Juddiceras* keine regelmäßige Rippendifferenzierung auftritt, und ebenso eine deutliche Beknotung fehlt. In beiden Punkten unterscheidet sich *Juddiceras* sowohl von *Himantoceras* als auch von *Crioceratites*. Engere Beziehungen scheinen dagegen zu den Protacyloceraten zu bestehen, wie es bereits Wright (in Arkell et al. 1957:L207) und Wiedmann (1973:312) angenommen haben. Darüber hinaus ergeben sich in der vermutlichen Entrollung ebenso wie im Querschnitt und der Skulptur deutliche Beziehungen zu *Aegocrioceras* Spath, so daß vermutet werden kann, daß *Juddiceras* von den Protacyloceraten zu den Aegocrioceraten überleitet (vgl. Immel 1978a, Abb. 10). Auch stratigraphisch steht *Juddiceras* den Aegocrioceraten näher als den Crioceratiten.

2.2 *Eleniceras* Breskovski, 1967

Die Gattung *Eleniceras* wurde erstmals durch Breskovski (1967) aus dem Unterhauterive von Bulgarien beschrieben, erste Vertreter können aber bereits im obersten Valangin auftreten, wie etwa Thieuloy (1977:106) für SE-Frankreich gezeigt hat.

Die Außenwindungen von *Eleniceras* ähneln denen früher Crioceratiten. Das führte dazu, daß z.B. ein *Eleniceras* aus dem Noricum-Sandstein bei Bentheim (NW-Deutschland) von Kemper (1966) zunächst als „*Crioceras tenuilobatum* Koenen“ beschrieben wurde. In einer späteren Arbeit desselben Autors wurde das Exemplar dann in die Nähe von *Eleniceras tchechitevi* Breskovski gestellt (Kemper 1976, Taf. 26, Fig. 6).

Während die Außenwindungen von *Eleniceras* Übereinstimmungen mit *Crioceratites* zeigen, weist Thieuloy (1977:105) auf die Ähnlichkeit der Innenwindungen mit *Neocomites* (*Teschenites*) Thieuloy hin.

Die Skulptur besteht zunächst aus feinen geschwungenen Rippen, die gelegentlich von schwachen Einschnürungen begleitet werden, und von denen meist zwei gemeinsam an der Umbilikalkante entspringen. In einem späteren Stadium bilden sich kräftige trituberkulale Hauptrippen aus, die die Flanken schwach geschwungen queren und zur Externseite zu deutlich vorbiegen. Gelegentlich spalten sie an den Umbilikal- oder Lateralknoten auf. Die begleitenden Einschnürungen können im Alter deutlich ausgeprägt sein. Alle Rippen werden auf der Externseite stark abgeschwächt bzw. unterbrochen.

Einen entfernt vergleichbaren ontogenetischen Skulpturwechsel von gleichförmigen zu differenzierten Rippen zeigt auch der älteste boreale *Crioceratites*, *Crioceratites hildesiensis* (Koenen). Er unterscheidet sich jedoch im Detail deutlich durch das Fehlen von Rippengabelungen in allen Altersstadien und durch das höchst sporadische Auftreten von Einschnürungen, das jeweils mit einer Verdoppelung der Hauptrippen verbunden ist. Ferner dadurch, daß die Rippen die Externseite jeweils ohne Unterbrechung queren. Außerdem zeigt *C.(C.) hildesiensis* bereits eine sehr frühe crioceratide Entrollung, während sich bei *Eleniceras* nur gelegentlich die äußere Windung abhebt. So etwa bei einem *E. tchechitevi* Breskovski aus dem oberen Valangin von Chabrières (SE-Frankreich), den Thieuloy (1977, Taf. 4, Fig. 2) abbildete. Ungewöhnlich an diesem Exemplar ist auch der gerade Verlauf der Rippen über die Flanken, wobei extern ein Vorbiegen der Rippen kaum wahrnehmbar ist.

Bedeutend engere Beziehungen als zu *Crioceratites* bestehen dagegen zwischen *Eleniceras* einerseits und *Distoloceras* und *Lyticoceras* andererseits. Das wird bereits von Breskovski (1967:48) ausführlich dargelegt, der dementsprechend *Eleniceras* zur Unterfamilie Neocomitinae Spath stellt. Eine Bestätigung liefert Thieuloy (1973:298), der vermutet, daß es sich bei einem großen Teil der aus Frankreich beschriebenen Distoloceraten in Wirklichkeit um Eleniceraten handelt. Eine eingehende Beschreibung von Eleniceraten SE-Frankreichs erfolgte dann einige Jahre später (Thieuloy 1977).

Von entscheidender Bedeutung für die systematische Zuordnung von *Eleniceras* ist zweifellos die Entwicklung der Lobenlinie, die allerdings bisher nur sehr unvollständig bekannt ist. Breskovski (1967:48) betont, daß die Lobenlinie von *Eleniceras* der von *Lyticoceras* sehr ähnlich ist, und Thieuloy (1977:105) nennt sie später neocomitid. Allerdings zeigen die bisherigen Abbildungen nur jeweils einen kleinen Ausschnitt der Gesamtsutur (Breskovski 1967, Taf. 3, Fig. 2; Thieuloy 1977, Taf. 1, Fig. 4).

2.3 *Distoloceras* Hyatt, 1900

Taf. 1, Fig. 2; Taf. 2, Fig. 2

Eine recht problematische Form, auf die in diesem Zusammenhang eingegangen werden muß, wurde erstmals von Neumayr & Uhlig (1881:187) als „*Crioceras Römeri*“ von mehreren Lokalitäten NW-Deutschlands beschrieben.

In Aufrollung und Skulptur erinnert die Art sowohl an *Crioceratites* Léveillé als auch an *Distoloceras* Hyatt (Typusart: *Ammonites hystrix* Phillips, 1829. Früher auch als „*Hoplites*“ *hystrix* bezeichnet, z.B. von Neumayr & Uhlig 1881:175). Dementsprechend wird auch ihre systematische Zugehörigkeit in der modernen Literatur recht verschieden beurteilt. In Anlehnung an Spath (1924:75) sprechen Rawson (1971, Fig. 3) und Thieuloy (1937:298) von

Distoloceras roemeri, dagegen wird die Art von Sarkar (1955:89) und Dimitrova (1967:52) zu *Emericiceras* Sarkar bzw. zu *Paracrioceras* Spath gestellt (Beide zuletzt genannten „Gattungen“ können als jüngere Synonyma von *Criocerites* (*Crioceratites*) Léveillé verstanden werden, s. Immel 1978a).

Unbefriedigend ist, daß in keinem Fall eine überzeugende Begründung für die jeweilige systematische Zuordnung gegeben wird. Insofern ist es interessant, auf die Originalbeschreibung zurückzugreifen. Zunächst betonen Neumayr & Uhlig (1881:182), daß „*Cr. Römeri* geradezu als evolut gewordener *Hoplites hystrix* bezeichnet werden kann“, um einige Seiten später allerdings fortzufahren: „... nur der Siphonalllobus ist bei der letzteren Art etwas kürzer entwickelt und außerdem ist bei *Cr. Römeri*, wie bei allen Angehörigen der Gattung *Crioceras* kein Auxiliarlobus vorhanden“ (op. cit.:189). Während der ersten Feststellung keine besondere Bedeutung zugemessen werden kann, ist die zweite äußerst wichtig, da sie – modern ausgedrückt – bedeutet, daß „*C.*“ *roemeri* quadrilobat ist, also in jedem Fall zu den heteromorphen Kreide-Ammoniten (U.-Ord. Ancyloceratina Wiedmann) zu rechnen ist und sich dadurch beträchtlich von *Distoloceras* unterscheidet.

Es kann heute nicht mehr mit Sicherheit festgestellt werden, wie Neumayr & Uhlig zu ihrer Aussage gekommen sind. Betrachtet man allerdings die in ihrem Werk 1880–1881 abgebildeten Suturen von „*C.*“ *roemeri* (Taf. 42, Fig. 1) und *Distoloceras hystrix* (Taf. 46, Fig. 4), so fällt auf, daß von *D. hystrix* der Verlauf der ganzen externen Lobenlinie – vom Externlobus bis zur Naht – wiedergegeben ist, daß die Darstellung der Lobenlinie von „*C.*“ *roemeri* dagegen vor der Naht endet. Im letzteren Fall handelt es sich also um eine nur unvollständige Sutur, die keinen unmittelbaren Vergleich zuläßt. Zudem ist sie nach v. Koenen (1902:294) nicht korrekt wiedergegeben, was die Brauchbarkeit der Aussage von Neumayr & Uhlig weiter einschränkt.

In dieser Situation kann das Bild einer Septalfläche eines „*C.*“ *roemeri* aus dem Unterhauterive von Hasede (NW-Deutschland) weiterhelfen (Abb. 2). Es zeigt zwei bemerkenswerte Eigenschaften:

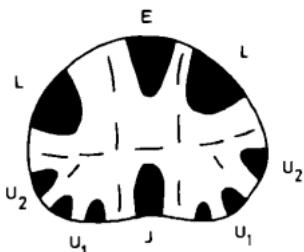


Abb. 2. Septalfläche von „*Distoloceras*“ *roemeri* (Neumayr & Uhlig) aus dem Unterhauterive von Hasede (NW-Deutschland) (BGR kh 70). Ergänzt nach Immel (1978a, Abb. 9).

– Zum einen ist der Querschnitt mit einer Wh von 1,23 mm und einer WB von 1,58 mm ausgesprochen queroval. Das ist insofern interessant, als vergleichbar große Crioceraten-Innenwindungen einen runden Querschnitt aufweisen.

– Zum anderen läßt sich deutlich ein zweiter Umbilikalkallobus erkennen, während sich der U₁ bereits weiter zu differenzieren beginnt.

Wenn damit auch noch nicht gezeigt ist, daß es sich bei „*D.*“ *roemeri* tatsächlich um einen *Distoloceras* handelt, so läßt sich doch zumindest folgern, daß die Art quinquelobat ist und daher mit den Crioceratiten unmittelbar nichts zu tun hat.

2.4 *Aegocrioceras* Spath, 1924

Die Aegocrioceraten treten im borealen Bereich im unteren Oberhauterie auf. Sie sind ausgezeichnet durch eine relativ schwache Entrollung sowie durch sehr gleichmäßig ausgebildete unbeknotete Einzelrippen. Wichtige Merkmale, die bereits die frühen borealen Crioceratiten auszeichnen, fehlen. Dazu gehören die Differenzierung in Haupt- und Zwischenrippen, die Ausbildung von Knoten, sowie der Skulpturwechsel während der Ontogenese.

Trotzdem ist verschiedentlich eine Verbindung zwischen *Aegocrioceras* und *Crioceratites* angenommen worden. Diese Überlegungen beziehen sich jeweils auf eine Art, die erstmals von Neumayr & Uhlig (1881:185) als „*Crioceras Seeleyi*“ beschrieben wurde. Auf den äußeren Windungen zeigt sich im Ansatz eine Differenzierung in Haupt- und Zwischenrippen, wobei es gleichzeitig zur Ausbildung von Externknoten kommt. Spath (1924:84) sah deshalb in der Art einen Aegocrioceraten, der zu *Crioceratites* überleitet. Dieser „verbindende Charakter“ könnte nach Rawson (1975:149) allerdings „zufällig“ bestehen, die Art wird von ihm – mit Vorbehalt – zu *Aegocrioceras* gestellt. Das Problem war, daß keine Klarheit über die Ausbildung der Innenwindungen bestand. Erst seit kurzem bekannt (Immel 1978a), zeigen sie relativ feine dichtstehende Rippen, die sich an der Umbilikalkante aufgabeln können (op. cit.: Taf. 5, Fig. 2).

Die Skulpturentwicklung unterscheidet sich damit scharf von der aller Aegocrioceraten, während sie andererseits in manchem an die Ausbildung bei *Crioceratites* (*Crioceratites*) *hildesiensis* (Koenen) und *C. (C.) fissicostatus* (F. A. Roemer) erinnert. *C. (C.) seeleyi* ist daher besser als früher Crioceratit denn als später Aegocriocerat zu verstehen. Mit Sicherheit nimmt die Art keine vermittelnde Stellung zwischen beiden Gattungen ein, dagegen spricht auch ihr stratigraphisches Alter, denn *C. (C.) seeleyi* ist jünger als *C. (C.) hildesiensis* (vgl. Tab. 1).

Tabelle 1. Stratigraphische Verbreitung der frühen Vertreter der Gattung *Crioceratites* Léveillé. Korrelation der mediterranen und borealen Zonen des Hauterive nach Thieuley (1973, Tab. 2).

Mediterranean

Hauterive		Zonen
U	O (pars)	
		sayni
		<u>nodosuplicatus</u>
		jeanneti
		toryi
		radiatus

Boreal

Hauterive		O (pars)
U	O (pars)	
		gotischer
		speelonensis
		inversum
		regale
		noricum
		amblygonium

Rock units and their ages:

- C. nolanii
- C. claryi
- C. matsumotorii
- C. quenstedti
- C. shibuidae
- C. duvali
- C. hildesensis
- C. seeleyi
- C. occulus

Time direction: →

2.5 Mediterrane Crioceratiten

Faßt man die bisherigen Ergebnisse zusammen, so haben sich keine Anhaltspunkte ergeben, die dafür sprechen, daß sich die borealen Crioceratiten selbstständig aus ebenfalls borealen Formen heraus entwickelt haben. Dadurch gewinnt die andere eingangs erwähnte Möglichkeit an Bedeutung, nämlich die einer Einwanderung bzw. Abstammung aus der Tethys. Sie läßt sich anhand der stratigraphischen, paläogeographischen und morphologischen Befunde überprüfen.

In Tab. 1 ist zunächst die stratigraphische Verbreitung früher mediterraner und borealer Crioceratiten dargestellt. Die Parallelisierung der Zonen beider Faunenprovinzen erfolgte dabei nach Thieuloy (1973:296, Tab. 2). Es zeigt sich, daß im Tethysbereich bereits ein halbes Dutzend Arten der Untergattung *Crioceratites* (*Crioceratites*) Léveillé existieren, bevor mit *C. (C.) hildesiensis* (Koenen) der erste boreale Crioceratit erscheint. Das gilt auch, wenn zutrifft, daß diese Art neuerdings in Speeton (E-England) im Top der *inversum*-Zone gefunden wurde und damit älter ist als bisher angenommen wurde (Rawson, mündl. Mitteilung). Stratigraphisch ist damit eine Ableitung der borealen Crioceratiten aus mediterranen Vertretern der Gattung ohne weiteres möglich.

Dasselbe trifft auch auf die paläogeographischen Voraussetzungen zu. Michael (1974), der sich besonders intensiv mit der paläogeographischen Entwicklung des norddeutschen Unterkreide-Meeres befaßt hat, spricht von einer marinen Transgression, die spätestens während der *hildesiensis*-Zone (= einem Abschnitt innerhalb der oberen *speetonensis*-Zone der modernen Gliederung) „in den Raum des norddeutsch-polnischen Epikontinentalmeeres“ erfolgte. Damit bestand während des hier interessierenden kritischen Zeitabschnittes des Hauerive im Bereich der deutsch-polnischen Furche eine marine Verbindung zwischen borealem Raum und Tethys.

Schließlich konnte bereits an anderer Stelle ausführlich gezeigt werden, daß morphologisch so enge Beziehungen zwischen den Crioceratiten beider Faunenprovinzen bestehen, daß sie sich ohne Bedenken in einer einzigen Gattung zusammenfassen lassen (Immel 1978a). Besonders wichtig erscheint dabei, daß im mediterranen wie im borealen Raum sowohl innerhalb der phylogenetischen wie auch der ontogenetischen Entwicklung ganz entsprechende Trends auftreten. Dazu gehört etwa die Ausbildung von Rippenbündelungen auf den Innenwindungen, der Abbau der Zwischenrippen, der Verlust der Beknotung, die Ausbildung von Schaltrippen und der Trend zur Wiederaufrollung. Die sich in diesen Punkten entsprechenden Ausbildungen bei mediterranen und borealen Crioceratiten sind ein starkes Argument für enge genetische und damit verwandschaftliche Beziehungen über die faunenprovinziellen Grenzen hinweg.

3. Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Gattung *Crioceratites* Léveillé, 1837

Die eben angeführten morphologischen und morphogenetischen Übereinstimmungen bei mediterranen und borealen Crioceratiten erstrecken sich allerdings nicht bis in alle Details. Auf Artepene lassen sich Vertreter der beiden Faunenprovinzen vielmehr durchaus unterscheiden. Im mediterranen wie im borealen Bereich treten darüberhinaus jeweils Gruppierungen von Arten auf, die sich durch besonders eng übereinstimmende morphologische Merkmale und deren kontinuierliche Abänderung auszeichnen. Die morphologischen Differenzen zwischen den einzelnen Gruppen sind dabei allerdings zu geringfügig und die Übergänge zu fließend, als daß eine subgenerische oder gar generische Abtrennung gerechtfertigt erscheint.

Insgesamt sind es acht solcher Gruppen, in denen sich die wichtigsten Vertreter der Crioceratiten beider Faunenprovinzen zusammenfassen lassen. Sieben davon werden zu *Crioceratites (Crioceratites)* Léveillé gerechnet, während die achte Gruppe die Untergattung *Crioceratites (Pseudothurmannia)* Spath aus dem Hauterive/Barreme – Grenzbereich der Tethys umfaßt.

Die phylogenetischen Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen werden in Abb. 3 gezeigt. Die Darstellung verdeutlicht u.a., daß sich in der ältesten Gruppe des borealen Raumes, der des *C. (C.) hildesiensis* (Koenen) Merkmale mischen, die im mediterranen Gebiet für Arten der Gruppe des *C. (C.) nolani* (Kilian) einerseits und solcher der Gruppe des *C. (C.) quenstedti* (Ooster) andererseits bezeichnend sind.

Eine knappe Charakteristik der einzelnen Gruppen soll die Betrachtung abschließen.

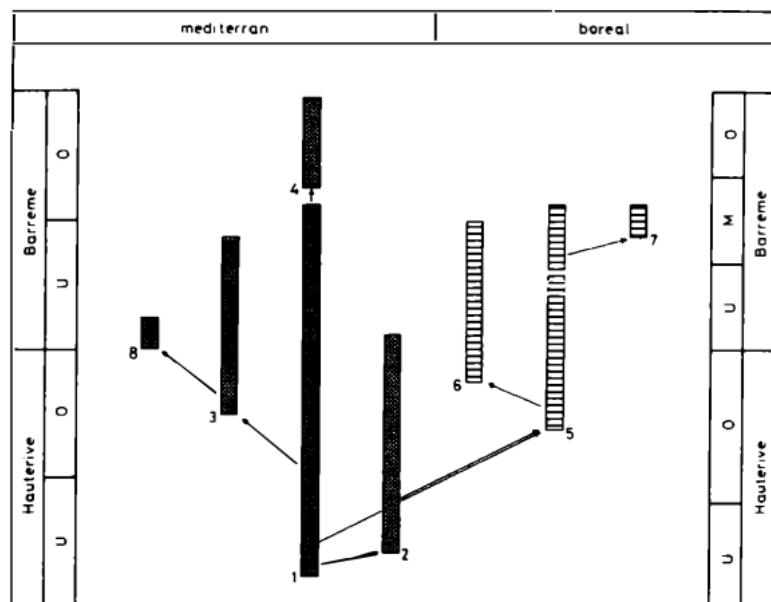


Abb. 3. Stammesgeschichtliche Beziehungen zwischen den einzelnen Gruppen der Gattung *Crioceratites* Léveillé. Bezeichnungen der Gruppen: 1: *Crioceratites (Crioceratites) nolani*; 2: *C. (C.) quenstedti*; 3: *C. (C.) majoricensis*; 4: *C. (C.) barremensis*; 5: *C. (C.) hildesiensis*; 6: *C. (C.) fissicostatus*; 7: *C. (C.) denckmanni*; 8: *C. (Pseudothurmannia) mortilleti*.

3.1 Gruppe des *Crioceratites (Crioceratites) nolani* (Kilian)

Merkmale: Entrollung sehr variabel, ursprünglich crioceratid. Im Einzelfall Ausbildung von Schaft und Haken (*C. (C.) thiollierei*) und Rückkehr zur ammonitiden Aufrollung (*C. (C.) paronai*) möglich. Rippen einzeln einsetzend, Differenzierung in beknotete Haupt- und unbeknotete Zwischenrippen. Zahl der Zwischenrippen im Laufe der Phylogene abnehmend.

Verbreitung: Im Tethysbereich vom Unterhauterive bis Oberbarreme. Mit dem Einsetzen von *C. (C.) emericici* lässt sich vielfach der Beginn des Unterbarreme erfassen.

Wichtige Arten: *C. (C.) nolani* (Kilian), *C. (C.) duvali* Léveillé, *C. (C.) matsumotoi* (Sarkar), *C. (C.) emericici* Léveillé, *C. (C.) thiollierei* (Astier) (Taf. 2, Fig. 4), *C. (C.) journoti* (Sarkar), *C. (C.) paronai* (Sarkar).

3.2 Gruppe des *Crioceratites (Crioceratites) quenstedti* (Ooster)

Merkmale: Entrollung crioceratid bis schwach crioceratid, vereinzelt Rückkehr zur ammonitiden Aufrollung möglich (*C. (C.) balearis*). Frühontogenetisches Stadium, bei dem einheitliche Rippen an der Umbilikalkante – meist an einem Knoten – gebündelt werden. Später meist Differenzierung in Haupt- und Zwischenrippen, wobei die Beknotung deutlich schwächer ausgebildet ist als bei der Gruppe des *C. (C.) nolani* (Kilian) bzw. auch ganz fehlen kann.

Verbreitung: Im Tethysbereich vom unteren Hauerive bis Unterbarreme. *C. (C.) loryi* ist Zonenleitfossil im oberen Unterhauterive.

Wichtige Arten: *C. (C.) quenstedti* (Ooster), *C. (C.) loryi* (Sarkar) (Taf. 1, Fig. 3), *C. (C.) krenkeli* (Sarkar), *C. (C.) fabreæ* Thomel, *C. (C.) binelli* (Astier), *C. (C.) balearis* (Nolan), *C. (C.) montclusensis* (Wiedmann).

3.3 Gruppe des *Crioceratites (Crioceratites) majoricensis* (Nolan)

Merkmale: Entrollung crioceratid bis schwach crioceratid. Skulptur zunächst in beknotete Haupt- und unbeknotete Zwischenrippen differenziert. Im Laufe der Ontogenese Vereinheitlichung der Rippenstärke und Abbau der Beknotung, z.T. Ausbildung von Schalt- und Gabelrippen. *C. (C.) basseae* kehrt im Alter zur ursprünglichen Rippendifferenzierung zurück.

Verbreitung: Im Tethysbereich vom oberen Hauerive bis unteren Barreme.

Wichtige Arten: *C. (C.) majoricensis* (Nolan), *C. (C.) basseae* (Sarkar), *C. (C.) shibaniae* (Sarkar), *C. (C.) koechlini* (Astier)?.

3.4 Gruppe des *Crioceratites (Crioceratites) barremensis* (Kilian)

Merkmale: Entrollung crioceratid bis schwach crioceratid, rasche Zunahme der Windungshöhe. Kräftige, einzeln einsetzende, beknotete Rippen. Unbeknotete Zwischenrippen selten oder ganz fehlend.

Verbreitung: Im oberen Barreme des Mediterrangebietes.

Wichtige Arten: *C. (C.) barremensis* (Kilian), *C. (C.) thomeli* Immel, *C. (C.) alpinus* (D'Orbigny).

3.5 Gruppe des *Crioceratites (Crioceratites) hildesiensis* (Koenen)

Merkmale: Entrollung stark variabel, i.a. crioceratid. Rippen einzeln an der Umbilikalkante einsetzend, zunächst einheitlich ausgebildet. Im Laufe der Ontogenese Differenzierung in beknotete Haupt- und unbeknotete Zwischenrippen, letztere können im Alter verschwinden.

Verbreitung: Im borealen Bereich vom oberen Hauerive bis mittleren Mittelbarreme. Einzelne Vertreter der Gruppe auch in Marokko vertreten, *C. (C.) maghrebensis* bisher nur von dort bekannt.

Wichtige Arten: *C. (C.) hildesiensis* (Koenen), *C. (C.) elegans* (Koenen) (Taf. 2, Fig. 3), *C. (C.) roeveri* (Koenen), *C. (C.) occultus* (Seeley), *C. (C.) intumescens* (Koenen), *C. (C.) maghrebensis* Immel, *C. (C.) woeckeneri* (Koenen), *C. (C.) tuba* (Koenen).

3.6 Gruppe des *Crioceratites (Crioceratites) fissicostatus* (F.A. Roemer)

Merkmale: Entrollung crioceratid bis schwach crioceratid, rasche Zunahme der Windungshöhe. Skulptur zunächst aus einheitlichen feinen Rippen bestehend, die an der Umbilikalkante gebündelt sein können. Im Alter Ausbildung kräftiger beknoteter Einzelrippen.

Verbreitung: Im borealen Bereich vom oberen Hauerive bis mittleren Barreme. *C. (C.) seeleyi* wurde früher als Zonenleitfossil des mittleren Oberhauerive verwendet. *C. (C.) fissicostatus* ist leitend in einer Zone des unteren Barreme.

Wichtige Arten: *C. (C.) fissicostatus* (F. A. Roemer), *C. (C.) aequicostatus* (Koenen), *C. (C.) seeleyi* (Neumayr & Uhlig)?, *C. (C.) rarocinctus* (Koenen)?.

3.7 Gruppe des *Crioceratites (Crioceratites) denckmanni* (Müller)

Merkmale: Aufrollung schwach crioceratid bis ammonitid, Nabel meist weit offen. Skulptur zunächst aus beknoteten Haupt- und unbeknoteten Zwischenrippen bestehend. Im Alter Vereinheitlichung der Rippenstärke, Reduktion der Beknotung, sowie Ausbildung von Schaltrippen.

Verbreitung: Im borealen Bereich auf das mittlere Mittelbarreme beschränkt. *C. (C.) denckmanni* wird hier als Zonenleitfossil verwendet.

Wichtige Arten: *C. (C.) denckmanni* (Müller), *C. (C.) stadtlaenderi* (Müller), *C. (C.) crassispira* (Koenen).

3.8 Gruppe des *Crioceratites (Pseudothurmannia) mortilleti* (Pictet & Loriol)

Merkmale: Aufrollung ammonitid, bei einzelnen Vertretern von *C. (C.) provencalis* kommt es noch zu crioceratider Entrollung. Rippen meist gleichförmig ausgebildet, Differenzierung in Haupt- und Zwischenrippen höchstens schwach entwickelt. Auftreten von Gabel- und Schaltrippen, Beknotung meist fehlend.

Verbreitung: Im Tethysbereich auf eine Zone des Hauerive/Barreme-Grenzbereiches (*angulicostatus*-Zone) beschränkt. Diese kann als höchstes Hauerive bzw. als Basis des Barreme betrachtet werden (vgl. Immel, 1978b).

Wichtige Arten: *C. (P.) mortilleti* (Pictet & Loriol), *C. (P.) provencalis* Wiedmann, *C. (P.) angulicostatus* (D'Orbigny).

Literaturverzeichnis

- Arkell, W.J.; Kummel, B. & Wright, C.W. (1957): Mesozoic Ammonoidea. In Moore, R.C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea: L80-L465, Lawrence (Kansas).
- Breskovski, S.T. (1967): *Eleniceras* - genre nouveau d'Ammonites Haueriviens. *Bull. Geol. Inst., Sér. Paléontol.*, 16: 47-52, Taf. 1-4, Sofia.
- Dimitrova, N. (1967): Les Fossiles de Bulgarie. IV. Crétacé inférieur. Cephalopoda (Nautiloidea et Ammonoidea). *Acad. Bulgare Sci.*, 236 S., 93 Taf., Sofia.
- Immel, H. (1978a): Die Crioceratiten (Ancyloceratina, Ammonoidea) des mediterranen und borealen Hauerive-Barreme (Unterkreide). *Palaeontographica A*, 163: 1-85, Taf. 1-9, Stuttgart.
- (1978b): Die Ammonitengliederung des mediterranen und borealen Hauerive und Barreme unter besonderer Berücksichtigung heteromorpher Ammoniten der Gattung *Crioceratites* Léveillé. *Newsl. Stratigr.*, 7: 121-141, Stuttgart.
- Kemper, E. (1966): Beobachtungen an Unterkreideammoniten im deutsch-holländischen Grenzgebiet zwischen Rheine, Bentheim und Winterswijk. Teil I. *grondboor en hamer*, 5: 224-228, Oldenzaal.
- (1976): Geologischer Führer durch die Grafschaft Bentheim und die angrenzenden Gebiete. 5. Aufl., 206 S., 34 Taf., Nordhorn.
- Koenen, A.v. (1902): Die Ammonitiden des Norddeutschen Neocom. Textbd. 451 S., Tafelbd. 55 Taf., Berlin.
- Michael, E. (1974): Zur Palökologie und Faunenführung im westlichen Bereich des norddeutschen Unterkreide-Meeres. *Geol. Jb.*, A. 19, 68 S., Hannover.
- Neumayr, M. & Uhlig, V. (1881): Ueber Ammonitiden aus den Hilsbildungen Norddeutschlands. *Palaeontographica*, 27: 129-203, Taf. 15-57, Stuttgart.
- Rawson, P.F. (1971): The Hauerivian (Lower Cretaceous) biostratigraphy of the Speeton Clay of Yorkshire, England. *Newsl. Stratigr.*, 1: 61-76, Leiden.
- (1975): Lower Cretaceous Ammonites from north-east England: the Hauerivian Heteromorph *Aegocrioceras*. *Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.) Geol.*, 26: 129-159, Taf. 1-6, London.
- Sarkar, S. (1955): Révision des Ammonites déroulées du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France. *Mém. Soc. géol. France*, N.S. 34, no. 72, 176 S., 11 Taf., Paris.
- Spath, L.F. (1924): On the Ammonites of the Speeton Clay and the Subdivision of the Neocomian. *Geol. Mag.*, 61: 73-89, London.
- Thieuloy, J.-P. (1964): Un Céphalopode remarquable de l'Hauerivien basal de la Drôme: *Himantoceras* nov. gen. *Bull. Soc. géol. France*, 7^e sér., 6: 205-213, Taf. 8, Paris.
- (1973): The occurrence and distribution of boreal ammonites from the Neocomian of southeast France (Tethyan Province). In Casey, R. & Rawson, P.F. (eds.): The Boreal Lower Cretaceous, p. 289-302, Liverpool.
- (1977): La zone à *callidiscus* du Valanginien supérieur vocontien (Sud-Est de la France). Lithostratigraphie, ammonitofaune, limite Valanginien-Hauerivien, corrélations. *Géologie Alpine*, 53: 83-143, Taf. 1-7, Grenoble.
- Wiedmann, J. (1973): Ancyloceratina (Ammonoidea) at the Jurassic/Cretaceous Boundary. In Hallam, A. (ed.): *Atlas of Paleobiogeography*, p. 309-316, Amsterdam.

Tafelerklärungen

Abkürzungen:

BGR Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, Hannover.

GPIG Geologisch-Paläontologisches Institut Göttingen.

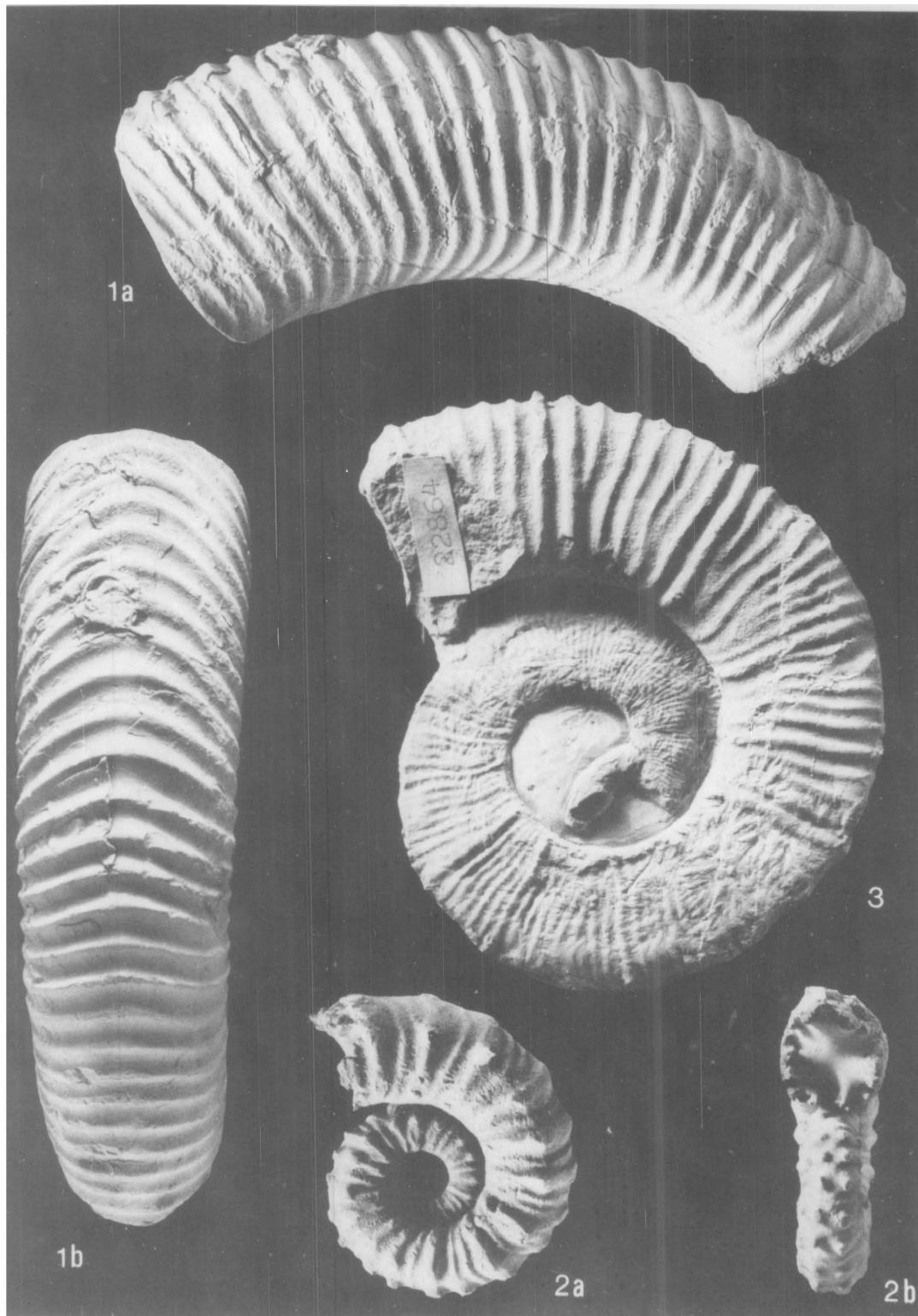
SMNSt Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart.

Tafel 1

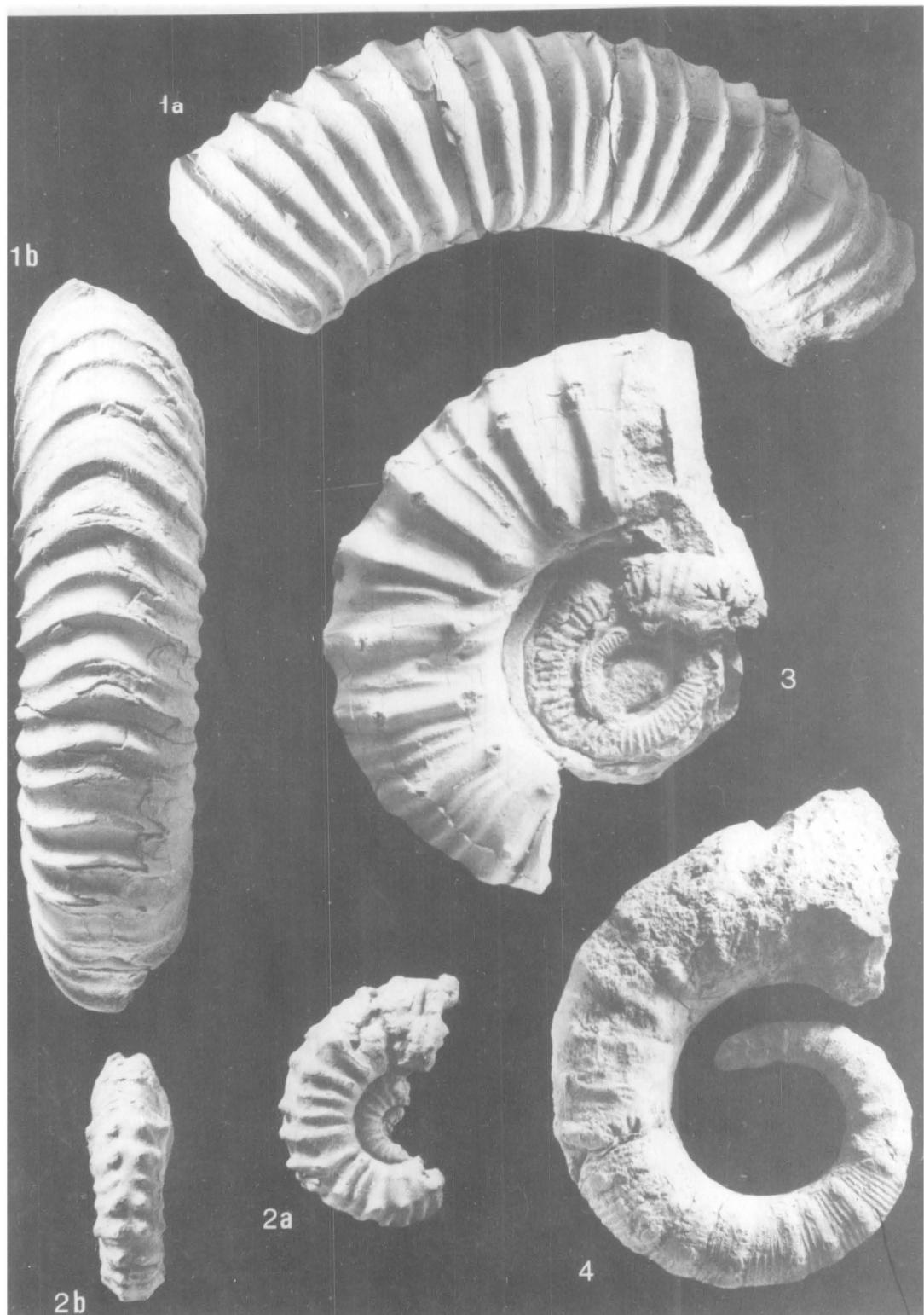
- Fig. 1: *Juddiceras curvicosta* (Koenen). – a: Lateralansicht, b: Externansicht. – Obervalangin; Stadthagen, Tongrube Möller (N-Deutschland). – BGR kh 77, x 2/3.
- Fig. 2: „*Distoloceras*“ *roemerri* (Neumayr & Uhlig). – a: Lateralansicht, b: Externansicht. – Unterhauterive; Hasede (N-Deutschland). – BGR kh 79, x 1.
- Fig. 3: *Crioceratites* (*Crioceratites*) *loryi* (Sarkar). – Hauterive; Chalandon (SE-Frankreich). – SMNSt 22864, x 1.

Tafel 2

- Fig. 1: *Juddiceras curvicosta* (Koenen). – a: Lateralansicht, b: Externansicht. – Obervalangin; Stadthagen, Tongrube Möller (N-Deutschland). – BGR kh 78, x 2/3.
- Fig. 2: „*Distoloceras*“ *roemerri* (Neumayr & Uhlig). – a: Lateralansicht, b: Externansicht. – Unterhauterive; Hasede (N-Deutschland). – Von der innersten Windung dieses Exemplares stammt die Zeichnung der Septalfläche auf Abb. 2. – BGR kh 70, x 1.
- Fig. 3: *Crioceratites* (*Crioceratites*) *elegans* (Koenen). – Barreme; Hildesheim (N-Deutschland). – GPIG, x 1.
- Fig. 4: *Crioceratites* (*Crioceratites*) *thiollierei* (Astier). – Hauterive?; La Chapelle (SE-Frankreich). – SMNSt 6078, x 2/3.



Über den Ursprung der borealen Crioceratiten



Über den Ursprung der borealen Crioceratiten