Geol. Jb.	Band 76	S. 469—540, 4 Taf., 30 Abb., 6 Tab.	Hannover / Juli 1959

Zwergwuchs bei Polyptychiten (Ammonoidea)

Von Klaus-Peter Vogel *)

Mit Tafel 25—28, 30 Abbildungen und 6 Tabellen

Inhalt

Einleitender Überblick 470
I. Vorkommen 471
1. Historisches zum Vorkommen der „Polyptychitenbrut" in Norddeutschland 471
2. Der Fundort Bückeburg 472
a) Sediment, Geoden, Fossilführung 472
b) Füllung der Wohn- und Luftkammern der Ammoniten 474
c) Profil 474
3. Über die Möglichkeit weiterer Vorkommen in Norddeutschland 477
II. Methodisches 478
1. Messungen, Terminologie, Meßfehler 478
2. Präparationsmethoden 480
III. Brut oder Zwergformen? 480
1. Allgemeines über das Mengenverhältnis juveniler und ausgewachsener Tiere 480
2. Übliche Kriterien zur Unterscheidung juveniler und ausgewachsener Ammoniten 481
a) (sekundäre) Lobendrängung 481
b) anomale Wohnkammer 482
3. Das Auftreten bezeichnender Alterskriterien bei der „Brut" 483
4. Primäre Lobendrängung 483
a) Schwach berippte und glatte, kleine Polyptychiten 483
b) Deutlich berippte kleine Polyptychiten 486
c) Schlußfolgerungen 487
d) Deutung der primären Lobendrängung 488
5. Entstehung der Zwergpolyptychiten 488
a) Entstehung der primären Lobendrängung 488
b) „Halbzwerge" als vermutliche Bindeglieder zwischen normalwüchsigen und zwerghaften Polyptychiten 490
6. Vorläufige Zusammenfassung der Ergebnisse 492
7. Stratigraphische Ergebnisse 492
IV. Taxionomie 493
1. Zuordnung der Zwergammoniten zur Gattung *Polyptychites* 493
2. *Polyptychites pumilio* n. sp. 494
3. Anhang: „Halbzwerge" 505

*) Anschrift des Autors: Dr. Klaus-Peter Vogel, Geol.-Paläont. Institut d. Univ. Tübingen, Sigwartstr. 10.

V. Wachstum und Bau des Gehäuses 506
1. Wohnkammer 506
2. Lobenlinie 508
3. Sipho 510
4. Ontogenie 512
5. Über die Möglichkeit einer taxionomischen Auswertung des ontogenetischen Ablaufs 515
6. Variationsstatistik 518
VI. Ausländische Vorkommen von „Polyptychitenbrut" 520
1. Historisches 520
2. Die „Polyptychitenbrut" von Speeton 520
a) Sediment, Erhaltung 520
b) Brut oder Zwergformen 521
VII. Mögliche Ursachen des Zwergwuchses 522
1. Das Thema „Zwergformen" in der Literatur 522
2. Die Begleitfauna der Zwergpolyptychiten 523
3. Bio- oder Thanatocoenose? 525
VIII. Allgemeine Schlußbetrachtung 526
Zusammenfassung 527
Schrifttum 528

Einleitender Überblick

Gegenstand der Arbeit ist die sogenannte Polyptychitenbrut, jene erstmals durch v. Koenen (1902) als juvenile Polyptychiten beschriebenen Ammoniten. Auf Grund von teils schon bekannten, teils neuen Kriterien stellt es sich heraus, daß es sich bei den meisten dieser Formen um ausgewachsene Zwergammoniten handelt. Nach variationsstatistischen und ontogenetischen Untersuchungen bilden sie eine Art. Die möglichen Ursachen für den Zwergwuchs werden diskutiert. Abschließend werden die Ergebnisse kurz im Rahmen allgemeiner paläontologischer Fragen beleuchtet.

Die Anregung zum Thema dieser Arbeit ging aus von Herrn Professor Dr. W. Wetzel. Ihm und meinem hochverehrten Lehrer und Doktorvater, Herrn Professor Dr. O. H. Schindewolf, gehört mein aufrichtiger Dank an erster Stelle.

Freundliche Auskünfte und Ratschläge verdanke ich den Herren:

Baurat W. Hapke, Sachsenhagen,
Prof. Dr. H. Hölder, Tübingen,
Dr. E. Kemper, Deilmann A. G.
Prof. Dr. G. Mazenot, Lyon,
Prof. Dr. O. Seitz, Hannover,
Dr. C. W. Wright, London.

Für die leihweise Überlassung von Sammlungsmaterial bin ich folgenden Herren und Instituten zu Dank verpflichtet:

Geol. Inst. d. Univ. Tübingen — Prof. Dr. H. Hölder
Geol. Inst. d. Univ. Göttingen — Prof. Dr. H. Schmidt
Amt für Bodenforschung, Hannover — Prof. Dr. O. Seitz
Geol. Inst. d. Univ. Kiel — Prof. Dr. K. Gripp

Geol. Inst. d. Bergakademie Clausthal — Prof. Dr. W. SIMON
Geol. Inst. d. Humboldt-Univ. Berlin — Prof. Dr. W. GROSS
Geological Survey and Museum London — Dr. C. J. STUBBLEFIELD.

Die photographischen Aufnahmen verdanke ich Herrn W. WETZEL.

Die Originale werden aufbewahrt im Geol.-Paläont. Inst. der Univ. Göttingen, Typ.-Kat.-Nr. 553701—553712, und im Geol.-Paläont. Inst. der Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/1—1119/27.

I. Vorkommen

1. Historisches zum Vorkommen der „Polyptychitenbrut" in Norddeutschland

1902 und 1909 weist v. KOENEN auf kleine Polyptychiten hin, die sich vor allem in der Tongrube zwischen Müsingen und Jetenburg-Bückeburg finden. Er sagt (1909, S. 12), er habe „Hunderte von Exemplaren in harten Geoden gefunden". Er behandelt sie als Jugendexemplare und bedauert, es sei „mißlich, festzustellen, von welchen ausgewachsenen Formen sie die Jugendwindungen sind" (1909, S. 3). „Leider war es bei einer ganzen Anzahl von Exemplaren zur Zeit nicht möglich festzustellen, von welchen Arten sie die Jugendwindungen sind, bzw. von verschiedenen Arten kenne ich die Jugendwindungen nicht mit genügender Sicherheit" (S. 5). Andere schließt er, allerdings meist ohne erläuternde Begründung, an bereits bekannte Arten normalwüchsiger Polyptychiten mit oder ohne den Zusatz „sp. juv." an. Da nur einige von ihnen unter die Synonymieliste fallen, seien sie hier im Zusammenhang aufgeführt (v. KOENEN 1902):

1. S. 85; Taf. 55, Fig. 13, 14:
   Olcostephanus sp. juv. an *gradatus* v. KOENEN ? (? v. KOENEN)
2. S. 118; Taf. 55, Fig. 5, 7:
   Polyptychites euomphalus v. KOENEN
3. S. 119; Taf. 55, Fig. 11:
   Polyptychites juv. cf. *euomphalus* v. KOENEN
4. S. 119; Taf. 55, Fig. 8:
   Olcostephanus juv. aff. *euomphalus* v. KOENEN
5. S. 120; Taf. 55, Fig. 10:
   Olcostephanus juv. n. sp. aff. *euomphalus* v. KOENEN
6. S. 120: *Olcostephanus* n. sp. juv.
7. S. 130; Taf. 55, Fig. 6, 12:
   Polyptychites latissimus NEUMAYR & UHLIG
8. S. 137; Taf. 55, Fig. 9:
   Polyptychites juv. an *brancoi* NEUMAYR & UHLIG
9. S. 412; Taf. 55, Fig. 7, 10:
   Polyptychites juv. an *ascendens* v. KOENEN? (? v. KOENEN)

Darin, daß v. KOENEN bei einigen der aufgezählten Exemplare auf die Gattung *Olcostephanus* NEUMAYR zurückgreift, in die außer *Polyptychites* auch *Simbirskites, Craspedites* und *Astieria, Virgatites* und *Holcodiscus* einbegriffen sind, zeigt sich wohl eine Unsicherheit, ob die betreffenden Stücke überhaupt Polyptychiten seien. Die weit vom Nabel fortverlegte

Entstehung der Externrippen scheint auf *Simbirskites* hinzudeuten. Er vergleicht auch 4. (s. oben) mit dem in Pavlow & Lamplugh (1892) auf Taf. 11, Fig. 1 abgebildeten *Olcostephanus (Simbirskites) payeri* (Toula) und 5. mit *Olcostephanus (Simbirskites) progrediens* (Lahus) (Pavlow & Lamplugh 1892, Taf. 11, Fig. 15). Auch auf die Verwandtschaft der kleinen Polyptychiten mit dem noch zu besprechenden von Speeton beschriebenen *Olcostephanus fragilis* Trautsch. weist von Koenen hin.

Als Fundschichten gibt er an: Zone des *Oxynoticeras gevrili* und Zone des *Olcostephanus keyserlingi.*

1903 schreibt Harbort über die Zone des *Polyptychites keyserlingi* und *brancoi* der Grube der Müller- und Hütingschen Ziegelei östlich Jetenburg (S. 74):

„In Abständen von 1—2 m durchziehen die Schiefertone Lagen von großen Toneisensteinnieren, welche schalig verwittern und meist sehr arm an Fossilien sind, dagegen ganz erfüllt von Jugendexemplaren von Polyptychites."

Stolley (1937) zitiert zur Beschreibung der Polyptychitenschichten von Jetenburg unveröffentlichte Beobachtungen Grabe's (S. 445):

„*Diplotomi* und *marginati* der tiefsten Tone werden von zahlreichen Formen der *Solidus*-Gruppe begleitet; es folgt die *Bullatus*-Gruppe, neben der die *Keyserlingi*-Gruppe beginnt, die dann ihre Höhe erreicht, begleitet von den ersten Formen der *Brancoi*-Gruppe. Letztere erreicht ihre Höhe dicht unter einer bezeichnenden *Exogyra*-Bank mit Polyptychitenbrut; darüber endet die *Brancoi*-Gruppe und die *Clarkei*-Gruppe beginnt. Nach einer Geodenlage mit Krebsresten häufen sich meist verdrückte Formen der *Clarkei*-Gruppe, neben der nun die bei Jetenburg jüngsten Formen der *Ascendens*-Gruppe erscheinen und ansteigen."

Auf dieses Zitat greift Seitz (1949) zurück bei der Aufstellung eines stratigraphischen Profils von Jetenburg. Als Lage e) erscheint die *Exogyra*-Bank mit „Polyptychitenbrut".

Zu diesem wie zu den meisten anderen Profilen, die Seitz lediglich zusammenstellte, um „einen Überblick über die gesicherten stratigraphischen Ergebnisse der Untersuchungen Stolley's zu gewinnen", fehlt bisher die Einordnung in ein petrographisches Profil. Das aber ist unbedingt erforderlich, um zu gesicherten stratigraphischen Ergebnissen zu kommen. Nur so kann jeder neue Fossilfund genau horizontiert entnommen werden, so daß man schließlich ein Bild über die Aufeinanderfolge der Zonen, über ihre scharfen Grenzen gegeneinander oder über ihr gegenseitiges Überschneiden gewinnt. In diesem Sinne erscheinen gerade die Polyptychitenzonen von Koenen's revisionsbedürftig, und nur jahrelange horizontierte Aufsammlungen werden hier Klarheit bringen. Das reichliche Material der einzelnen Sammlungen mit Tausenden von Polyptychiten ist unhorizontiert entnommen und täuscht einen größeren Reichtum der Aufschlüsse an Fossilien vor, als er tatsächlich besteht und als er wegen des jetzt fast allgemein üblichen Baggerbetriebs gewonnen werden kann. Daher wird ein zusammenhängendes Profil jedenfalls von der Tongrube der Ziegelei Pape, Bückeburg-Müsingen, gegeben, obwohl der liegende, die *Platylenticeras*-Schichten umfassende Teil von Kemper (1955) bereits aufgenommen wurde. In dieser Grube wurde die Polyptychitenbrut gewonnen.

2. Der Fundort Bückeburg

a) Sediment, Geoden, Fossilführung

In der Tongrube der Ziegelei Pape, Bückeburg-Müsingen, Blatt Bückeburg Nr. 3720 (Rechtswert: 35 04420, Hochwert: 57 92750), sind die Oberen Platylenticeraten- und die Unteren Polyptychiten-Schichten aufgeschlossen.

Das Sediment ist ein Tonstein, schwarzgrau, feinstsandig, glimmerstaubig, kalkarm bis kalkfrei (Dolomit?). Die Absonderung ist unregelmäßig plattig, bis in feine Lagen von unregelmäßiger Dicke aufspaltend. Schichtung ist nicht zu erkennen.

Gegliedert wird die sehr gleichmäßige Tonfolge lediglich durch Lagen mit Toneisensteingeoden, deren geringster vertikaler Abstand 15—20 cm und deren größter knapp 4 m beträgt. Die Geoden schließen sich nie zu Bänken zusammen, sondern liegen selbständig nebeneinander, meist recht dicht, manchmal aber mit so weitem Abstand, daß der Horizont nur mit Mühe verfolgt werden kann. Sie halten sich nicht streng an eine Schichtebene, sondern schwanken um einen Mittelwert der Lage.

In frischem Zustand sind die fossilleeren, d. h. die meisten Geoden grau; auf der Halde werden sie durch Oxydation des Eisens gelbbraun und schließlich rot. Mit Salzsäure betupft, brausen sie nicht. Sie sind sehr dicht, Schichtung ist nicht zu erkennen. Der Umriß ist meist ellipsoidisch bis brotlaibförmig. Die Höhe beträgt durchschnittlich 10 cm, die Länge etwa bis zum dreifachen Betrag.

Von ihnen unterscheiden sich meist schon äußerlich die fossilreichen Geoden. Sie werden an der Luft nicht so rot, sondern behalten meist eine bräunlich-graue Oberflächenfarbe. Der Kalkgehalt der Grundmasse kann, soweit sich das ohne Analyse sagen läßt, erheblich ansteigen. Pyrit in wolkenhafter Verteilung kommt vor. Sie sind gewöhnlich mürber, ihr Umfang schwankt zwischen Faust- und Kopfgröße.

Die Mehrzahl der eingeschlossenen Fossilien ist verdrückt, meist leicht, gelegentlich stark, immer bruchlos. Die Geoden sind also erst unter gewisser Sedimentlast verfestigt worden. Im übrigen kann zu ihrer Bildung ohne eingehende chemische, mikroskopische und röntgenographische Untersuchung kein neuer Beitrag geliefert werden. Es sei daher auf die Ergebnisse Lippmann's (1955) an Geoden im norddeutschen Barrême verwiesen.

Fossilführende Knollen enthalten manchmal Krebsreste, besonders in bestimmten Horizonten (s. Profil Abb. 3), manchmal nur einzelne Stielglieder von *Pentacrinus* und Wurmröhren oder aber eine reiche Fauna, deren Hauptbestandteil die „Polyptychitenbrut" ist. Auch Exogyrenbänke können Toneisenstein angelagert haben, oft aber besitzen die einzelnen Tiere lediglich einen durch Toneisenstein verfestigten Kern.

Die ammonitenführenden Geoden weisen eine außerordentliche Fossildichte auf. In kindskopfgroßen Knollen lassen sich über 150 kleine Polyptychiten zählen, ganz oder nur als Bruchstücke erhalten. Der Anschliff einer Knolle zeigt auf einer Fläche von 150 qcm ca. 300 Fossilien, davon 70 kleine Ammoniten (s. Taf. 25, Fig. 2). Das entspricht einer Fossildichte von 2 pro qcm.

Außerhalb von Geoden wurden trotz eifrigen Suchens keine „Polyptychitenbrut" und ihre Begleitfauna, sondern im wesentlichen nur große Polyptychiten, Exogyren und Belemniten gefunden. Ausnahme ist ein einziges stark zusammengepreßtes Exemplar eines kleinen Polyptychiten. Dieser Befund kann zwei mögliche Gründe haben: Entweder die „Brut" und ihre Begleitfauna waren nach der Sedimentation auch außerhalb der sich bildenden Geoden vorhanden, wurden dort aber durch die wachsende Sedimentlast zerstört, oder aber die „Brut" und ihre Begleitfauna waren schon bei der Sedimentation an den Stellen angehäuft, wo sie uns von Geoden überliefert werden. In unserm Fall trifft der zweite Grund zu, d. h. das Vorkommen der kleinen Ammoniten stellt keine diagenetisch bedingte Auswahl dar. Das ergibt sich daraus, daß in derselben stratigraphischen Lage, in der „Brut"-Knollen auftreten, in der Mehrzahl fossilfreie Geoden angetroffen werden.

Wenn die „Brut" schon bei der Bildung der Geoden an bestimmten Punkten angereichert war, so ergeben sich wieder zwei mögliche Ursachen: erstens prämortale, zweitens postmortale Anreicherung. Diese Frage wird später diskutiert (s. S. 525).

Große Polyptychiten liegen dagegen meist außerhalb der Geoden im Tonsediment. Dabei kann sich allerdings im Nabel und oft in der Wohnkammer Toneisenstein gebildet haben. In einem Fall wurden in der mit Toneisenstein gefüllten Wohnkammer eines großen Polyptychiten zahlreiche kleine gefunden.

b) Füllung der Wohn- und Luftkammern der Ammoniten

Die Wohnkammern der kleinen Ammoniten sind meist mit derselben Substanz gefüllt, aus der die Geoden bestehen, manchmal kalkarm, manchmal kalkreicher, mit festem oder lockerem Gefüge. Bei kalkreicher Füllung treten Pseudooide auf, kleine Kügelchen von 0,5 bis 1 mm Größe, ellipsoidisch, ohne irgendwelche konzentrische oder radiale Strukturen (s. Abb. 1 und Tafel 28, Fig. 2). Manchmal sind sie erst andeutungsweise umrissen, manchmal sehr deutlich. Sie kommen einzeln in der Wohnkammer vor oder sie liegen dicht beieinander und sind gelegentlich sogar leicht ineinandergedrückt. Im Dünnschliff verwischen die Umrisse der Ooide; die ganze Wohnkammer erscheint fast homogen gefüllt mit feinem Kalksediment, in dem einzelne Quarzkörner auftreten. Das ursprünglich gleichmäßig verteilte Sediment hat sich anscheinend sekundär an bestimmten Konzentrationskernen verdichtet. Auffälligerweise finden sich diese Pseudooide nur in Wohnkammern der Ammoniten und im Innern von Muschelschalen, nicht aber auch außerhalb.

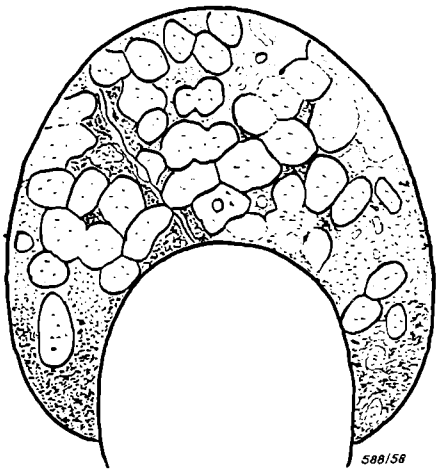


Abb. 1. Pseudooide in der Wohnkammer eines kleinen Polyptychiten. Vergr. 10×.

An den Steinkernen haften oft grobspätig kalzitische Schalenpseudomorphosen.

Das Innere der Luftkammern wie auch kleiner Wohnkammern ist meist mit braunem, selten weißem Kalkspat gefüllt, der trüb oder, besonders im Zentrum der Kammern, klar durchsichtig sein kann. Oft sitzt an den Kammerwänden ein flächig oder fleckig verteilter Pyritbelag. Bei manchen Exemplaren kann dieser Belag sehr mächtig werden, so daß die kalzitische Füllung auf das Zentrum beschränkt oder, besonders in den innersten Windungen, ganz verdrängt wird. Selten bleibt auch ein Hohlraum in der Mitte der Kammer zurück, rings von Pyrit umschlossen. Anscheinend erfolgte also die wesentliche Pyritbildung vor der Kalkabscheidung. Ein Schliff zeigt eine zerbrocheno pyritische Kammer, bei welcher der Riß durch Kalkspat ausgeheilt ist.

c) Profil

Zugänglich ist eine Folge von etwa 25 m, von der 12 m auf die *Platylenticeras*-, die andere Hälfte auf die Polyptychiten-Schichten entfallen. Die hangenden 10 m dieses Profils

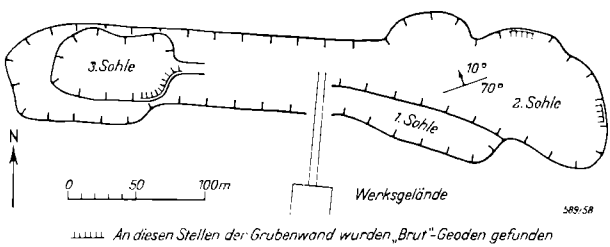


Abb. 2. Grubenskizze der Ziegelei Pape, Bückeburg. Stand 1955.

sind infolge des Schichtfallens gleichzeitig auf Sohle 2 und Sohle 3 erschlossen. Die eigene Profilaufnahme deckt sich recht gut mit der von Kemper, so daß die Übernahme seiner Bankbezeichnungen ohne Schwierigkeit möglich war. Im Anschluß an diese wurden die Geodenlagen der Polyptychiten-Schichten weiterlaufend numeriert. Da der Abbau aber auch im Liegenden von Kemper's Lage I weiter fortgeschritten ist, erhielten die neu aufgeschlossenen Geodenlagen die Bezeichnung A, B usw. (s. Abb. 2 und 3).

Wegen der Gleichförmigkeit des Sediments lassen sich zur petrographischen Gliederung des Profils fast nur die Geodenlagen verwenden. Eine von ihnen, Lage XII, fällt besonders ins Auge. Sie ist an der Ostwand des Ostteils der Ziegeleigrube aufgeschlossen und tritt schon in verhältnismäßig frischem Zustand als weißlich-gelbes, stärker verwitterndes Band hervor. Farbe und Verwitterungsgrad sind wohl auf höheren Sulfidgehalt zurückzuführen. Diese Lage kann daher als Leitbank zum Auffinden der übrigen Teile des Profils benutzt werden. Sie folgt in 1½ m Abstand über der Grenzbank zwischen Platylenticeraten- und Polyptychiten-Schichten und liegt 40 cm über einer Exogyrenlage, dem Oberen *couloni*-Maximum Kemper's. Weiterhin kann zur Orientierung eine 3,70 m mächtige Tonfolge dienen, die keine Geodenlage enthält, sondern nur durch Exogyrenbänke gegliedert wird, welche nur untergeordnet Toneisensteinbildung zeigen. Das ist auffällig, da im übrigen Profil die Geodenlagen höchstens mit einem Abstand von 1½ m aufeinanderfolgen. Aufgeschlossen ist dieses Tonpaket an der Nordwand des Ostteils der Grube und auf Sohle 3 hinter dem Pumpbecken. In seinem unteren Teil wurden die meisten Geoden mit „Polyptychitenbrut" gefunden.

Der im Profil mit KK bezeichnete Horizont XX—XXI dürfte die von Stolley (1937) und Seitz (1949) erwähnte „Geodenlage mit Krebsresten" sein. Es handelt sich eigentlich um 4 Geodenlagen, von denen die beiden mittleren allerdings weniger deutlich zu verfolgen sind. Die reichlich vorhandenen Knollen mit Krebsresten erkennt man meistens schon von außen an einem horizontalen Riß. Weniger reichlich kommen Krebsreste aber auch in anderen Lagen vor (im Profil mit K versehen).

Während Harbort (1903) von „sehr seltenen Geoden" mit „Jugendwindungen von *Polyptychites*" schreibt, spricht Grabe in Stolley (1937) — und ihm folgt Seitz (1949) — von einer „bezeichnenden *Exogyra*-Bank mit Polyptychitenbrut". Unsere Erfahrungen geben nicht Grabe, sondern Harbort recht; die

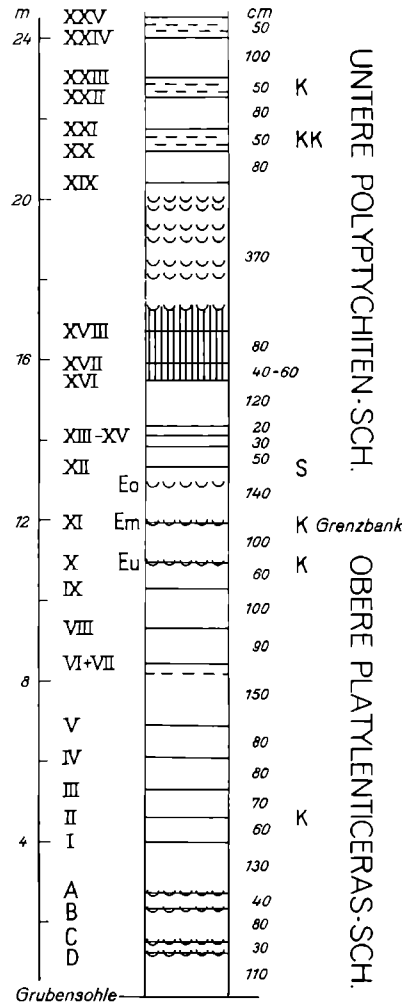


Abb. 3. Profil der Tongrube der Ziegelei Pape, Bückeburg.

„Brut"-Geoden sind im Schichtverband tatsächlich sehr selten. Auch sind sie nicht auf eine einzelne Bank beschränkt, sondern über eine Schichtfolge von ca. 2 m verteilt. Die folgende Tabelle gibt Aufschluß über Zahl, Lage und Begleiterscheinungen der „Brut"-Geoden, die horizontiert entnommen werden konnten.

Tabelle 1

	Lage über der Grenzbank (cm)	Zahl der „Brut"-Geoden	Begleiterscheinungen
5)	540	2	Exogyrenbank
4)	510	3	einzelne Exogyren und kleine fossilleere Geoden
3)	480	2	Geodenlage XVIII
2)	450	1	einzelne Exogyren und kleine fossilleere Geoden
1)	360	2	Geodenlage XVI
Summe:		10	

Außerhalb dieses Schichtpaketes von ca. 2 m Mächtigkeit wurden trotz genauen Suchens keine „Brut"-Geoden gefunden. Die Zusammenstellung zeigt, daß sie in Lagen auftreten können, die im wesentlichen aus fossilleeren Geoden gebildet werden, oder in Exogyrenbänken oder aber vergesellschaftet mit einzelnen fossilleeren Geoden und Exogyren, ohne daß diese sich zu mehr oder weniger geschlossenen Lagen zusammenfinden. Aus dem gleichzeitigen Auftreten von „Brut"-Knollen mit fossilleeren Geoden ergibt sich, daß das Vorkommen der kleinen Polyptychiten keine diagenetisch bedingte Auswahl darstellt, worauf bereits hingewiesen wurde (s. S. 473).

Da die Ausbeute an gut erhaltenen Ammoniten bei einigen der verhältnismäßig wenigen Geoden gering war, stand der Untersuchung nur relativ wenig horizontiertes Material zur Verfügung. Obwohl die Grube dreimal innerhalb von 1½ Jahren für längere Zeit besucht wurde, konnte es nicht vermehrt werden, da tatsächlich nicht mehr zu finden ist. Leider geht der gegenwärtige Abbau hauptsächlich in nicht-höffigen Schichten vor sich. Aber auch eine an einer höffigen Stelle für mich durchgeführte Sprengung und ein eigener Grabungsversuch brachten keinen Erfolg, da die „Brut"-Geoden eben zu spärlich im Sediment verteilt sind.

Über 50 fossilreiche Knollen konnten dagegen auf den Toneisensteinhalden gesammelt werden, vorwiegend auf den alten. Das legt den Gedanken nahe, daß die „Brut"-Geoden in den unterdessen dem Abbau zum Opfer gefallenen Schichten häufiger waren, so daß auch Grabe mit seiner Beobachtung recht gehabt hätte. Während also vorher von einer Anreicherung der „Brut" im kleinen gesprochen wurde, nämlich in den Geoden, so könnte man hier an eine Anreicherung im großen denken. Das führt wieder zu der noch zu behandelnden Frage, ob es sich dabei um einen prä- oder postmortalen Vorgang handelt.

1902 beschreibt v. Koenen die oben aufgezählten juvenilen Polyptychiten aus den Zonen des *Oxynoticeras gevrili* und des *Polyptychites brancoi* und *keyserlingi*, 1909 dagegen erwähnt er sie nur aus der *brancoi*-Zone. Die erste Angabe ist auch sicher falsch. Kemper traf in den *Platylenticeras*-Schichten auf einen einzigen *Polyptychites* juv. sp." (Lage X), ich selbst kann dem keinen hinzufügen.

Im übrigen ist zu der durch v. Koenen und Grabe (in Stolley 1937) behaupteten und die Polyptychiten betreffenden Zonenfolge in Bückeburg folgendes zu sagen:

Die *Diplotomus*-Zone gibt es nicht. Die Kritik Kemper's besteht zu Recht. Es fand sich kein einziger *Polyptychites diplotomus* in der Grube.

Auch die *bullatus*-Zone, die darüber folgen soll, kann gestrichen werden. *Polyptychites bullatus* kommt zusammen mit *Polyptychites brancoi* und *keyserlingi* vor, die ihrerseits Zonenfossilien sind. Dagegen wurde in den untersten Polyptychiten-Schichten tatsächlich kein *Polyptychites ascendens* gefunden.

Die Polyptychiten, die horizontiert entnommen werden konnten, sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Eine genaue Eingliederung in eine der Koenenschen Arten ist allerdings oft nicht möglich, so daß eigentlich vor den meisten Artnamen „aff." stehen müßte. Die als *Polyptychites* sp. geführten Exemplare waren zu unvollständig erhalten oder zerfielen beim Herausnehmen aus der Wand in kleine Splitter. Sie werden nur der Vollständigkeit halber mit aufgeführt.

Tabelle 2

	Art	Lage zur Grenzbank (cm)
1.	*Polypt.* sp.	+ 1340
2.	*ascendens* v. Koenen	770
3.	*ascendens* v. Koenen	630
4.	*ovatus* v. Koenen	630
5.	*marginatus* (Roemer)	610
6.	*marginatus* (Roemer)	580
7.	*brancoi* (Neum. & Uhl.)	580
8.	*bullatus* v. Koenen	560
9.	*marginatus* (Roemer)	550
10.	sp.	540
11.	*marginatus* (Roemer)	530
12.	*brancoi* (Neum. & Uhl.)	530
13.	sp. inc.	530
14.	sp.	520
15.	*marginatus* (Roemer)	510
16.	*solidus* v. Koenen	480
17.	sp.	480
18.	sp.	480
19.	sp.	360
20.	*keyserlingi* (Neum. & Uhl.)	340
21.	sp.	340
22.	sp. (kein *diplotomus*)	220
23.	sp. (kein *diplotomus*)	200
24.	sp. (kein *diplotomus*)	+ 190
25.	cf. *obtusus* (leg. et det. Kemper)	— 50
26.	sp. (kein *diplotomus*)	— 160

3. Über die Möglichkeit weiterer Vorkommen in Norddeutschland

„Polyptychitenbrut" ist bisher nur aus den Bückeburger Aufschlüssen bekanntgeworden, soweit es sich um Norddeutschland handelt. Das hat seinen Grund darin, daß die untersten Polyptychiten-Schichten nur hier in ausreichendem Maße auf-

geschlossen waren und sind. Seitz (1949) bringt eine Zusammenstellung der Aufschlüsse mit Unteren Polyptychiten-Schichten, in der außer Jetenburg (= Bückeburg) Lindhorst, Wiedenbrügge und Gronau geführt sind. Zu diesen 3 weiteren Aufschlüssen, in denen also „Brut" zu erwarten wäre, ist folgendes zu sagen:

Bei der Zuordnung der Funde von Lindhorst in die Unteren Polyptychiten-Schichten handelt es sich, wie Seitz ausdrücklich vermerkt (S. 140), um eine „nachträgliche stratigraphische Deutung der Fossilbestimmungen". Über diesen Fundort, der nicht mehr zugänglich ist, lassen sich also keine genauen Angaben machen.

In Wiedenbrügge, Zgl. Pape, sind nach einer freundlichen Mitteilung von Herrn Baurat Hapke die Unteren Polyptychiten-Schichten nie durch den Abbau erschlossen worden, sondern lediglich durch einen Schurfgraben. Daß dabei keine „Brut" angetroffen wurde, nimmt bei der in Bückeburg beobachteten spärlichen Verteilung der Knollen nicht wunder, zumal, da nach Seitz überhaupt nur „wenige verdrückte Polyptychiten" gefunden wurden. Aus demselben Grunde dürften die kleinen Polyptychiten auch bei Erdölbohrungen bisher nicht aufgefallen sein. Im Herbst 1955 ging der Abbau im Obervalendis bis Unterhauterive um und schritt im Streichen und ins Hangende fort.

In Gronau, wo der bekannte Aufschluß auch nicht mehr zugänglich ist, liegen sandige Fazies und stark reduzierte Mächtigkeit vor, so daß auch hier „Brut" nicht unbedingt zu erwarten ist.

Der Abbau in Destel-Twiehausen, Krs. Lübbeke (= Hollwede), Zgl. Dröge, ist auch nach 1949, dem Zeitpunkt des Erscheinens der Seitzschen Arbeit, nicht ins Liegende der Oberen Polyptychiten-Schichten vorgestoßen, sondern — jedenfalls bis zum Herbst 1955 — weiter ins Hangende.

Das alleinige Bekanntwerden der „Brut" aus Bückeburg ist also wohl darauf zurückzuführen, daß nur hier die Unteren Polyptychiten-Schichten hinreichend aufgeschlossen sind und nicht unbedingt darauf, daß es sich bei ihr um eine Lokalfauna handelt.

II. Methodisches

1. Messungen, Terminologie, Meßfehler

Die Diametralschnitte und die Septenabstände wurden mit wechselnder Vergrößerung unterm Binokular vermessen. Es wurde stets am Steinkern gemessen. Die übrigen Werte wurden mit der Schieblehre genommen, wobei der Meßfehler wegen der Kleinheit der Formen leider recht hoch ist. Es folgen die vermessenen Merkmale und ihre Fehler:

Dg — Gesamtdurchmesser. Er ist nur bei wenigen Exemplaren richtig festzustellen, da die vollständige Wohnkammer selten erhalten ist. Für die variationsstatistische Behandlung ist daher nur geeignet:

Dv — Der 1/2 Windung vor dem letzten Mediansattel gemessene Durchmesser. Der Meßfehler beträgt ± 3%.

$\frac{Db}{Da}$ — Zuwachsfaktor. Man erhält ihn, indem man den jeweiligen Durchmesser durch den der vorhergehenden Windung teilt. Alle für den Zuwachsfaktor angegebenen Werte beruhen auf Messungen unterm Binokular, der Meßfehler für den Quotienten beträgt daher nur ± 4%.

Wh — Windungshöhe. Gemessen von der Naht bis zur Externseite.
Fehler: a) Schieblehre: ± 5%
b) Binokular: ± 3%.

Wd — Windungsdicke.. Größte Dicke des Umgangs zwischen den Knoten. Fehler wie bei Wh.

$\frac{Wh}{Wd}$ — Querschnittsverhältnis. Gemessen in der vorderen Wohnkammerhälfte, soweit diese gut genug erhalten war, sonst weiter hinten.
Fehler: a) Schieblehre: ± 10%
b) Binokular: ± 6%.

$\frac{Wh}{D}$ — Relative Windungshöhe. In der vorderen Wohnkammerhälfte gemessene Windungshöhe in % des zugehörigen Durchmessers.
Fehler: a) Schieblehre: ± 7%
b) Binokular: ± 5%.

$\frac{Wd}{D}$ — Relative Windungsdicke. Meßort und Meßfehler wie bei $\frac{Wh}{D}$.

$\frac{Nw}{D}$ — Relative Nabelweite. Größe der Nabelöffnung, gemessen an der vorderen Wohnkammerhälfte, in % des zugehörigen Durchmessers.
Fehler: a) Schieblehre: ± 7%
b) Binokular: ± 5%.

Q — Querschnittssumme. Summe Wh + Wd in mm. Gegen Q als Ordinate wird in den Abb. 4—9 und 30 der Lobenabstand La in mm aufgetragen. Die Werte werden mit der Schieblehre gemessen.
Fehler ± 5%.

La — Loben- (Septen-)abstand. Gemessen von Mediansattel zu Mediansattel mit Binokular.
Fehler ± 3%.

$\frac{Q}{La}$ — Das Verhältnis ist wichtig für die Unterscheidung zwischen zwerghaften und normalwüchsigen Polyptychiten.
Fehler ± 8%.

Um zu verhüten, daß die durch die zu messenden kleinen Werte bedingten hohen Meßfehler zu falschen Ausdeutungen der variationsstatistischen Kurven führen, wurden die Ergebnisse der betreffenden oben aufgezählten Quotienten in ähnlicher Weise zusammengefaßt, wie durch Hoeppner (1953) für die Auswertung von Kluftmessungen angegeben wird. Ein Beispiel:

Für 5 Exemplare erhält man die Querschnittszahl $\frac{Wh}{Wd} = 1$. Da der Fehler dieses Ergebnisses ± 10% beträgt, hätte es statt „1" auch „0,9" bzw. „1,1" lauten können. Es wurden daher zu diesen 5 Exemplaren diejenigen addiert, bei denen das Ergebnis der Querschnittszahl $\frac{Wh}{Wd} = 0{,}9$ und $\frac{Wh}{Wd} = 1{,}1$ ist. Die durch 3 dividierte Summe ergibt die theoretische Zahl der Stücke mit $\frac{Wh}{Wd} = 1$, die man bei fehlerfreier Meßmethode bekommen hätte. Genauso wurde mit allen Ergebnissen verfahren; zu den Exemplaren mit $\frac{Wh}{Wd} = 0{,}9$ wurden also die mit $\frac{Wh}{Wd} = 0{,}8$ und $\frac{Wh}{Wd} = 1$ addiert, die Summe durch 3 geteilt usw. [1]). Die derart erhaltenen Kurven dürften zuverlässige Ergebnisse darstellen.

Bei der graphischen Darstellung des Lobenabstands wäre es das einfachste gewesen, ihn jeweils in Bezug zum Durchmesser zu setzen. Jedoch stößt die Anwendung dieser Methode auf Schwierigkeiten. Polyptychiten haben eine Wohnkammer von 7/8 Umgang. Der bei den mit Wohnkammer erhaltenen kleinen Polyptychiten gerade noch zu messende Septenabstand ist erst nach Abpräparieren der letzten Windung zum Durchmesser in Beziehung zu setzen. Zweitens gelingt es auch beim Aufpräparieren oft nicht, wirklich sauber Windung

[1]) Da die Meßwerte alle ziemlich dicht am Wert 1 liegen, kann der prozentuale Anstieg des Meßfehlers unterhalb des Wertes 1 vernachlässigt werden.

für Windung abzutragen. Daher erwies es sich als zweckmäßiger, den Lobenabstand gegen die Querschnittssumme Q darzustellen.

Bei Reihenmessungen, also Vermessung der Abstände mehrerer aufeinanderfolgender Septen, wurde die Querschnittssumme nur jeweils am Anfang und Ende eines Drittels oder einer Hälfte einer Windung gemessen. Zwischen die derart in der graphischen Darstellung festgelegten Punkte wurden die übrigen Werte der Septenabstände in gleichmäßiger Folge verteilt.

Unter Medianschnitten werden Schnitte in der Spiralebene des Ammoniten verstanden. Diametralschnitte dagegen stehen senkrecht auf der Spiralebene. Beide gehen selbstverständlich durch die Anfangskammer.

2. Präparationsmethoden

Die große Härte der Geoden erschwerte, soweit diese nicht durch natürliche Verwitterung vorpräpariert waren, die Fossilausbeute sehr. Mit Hammer und Meißel zerschlug man bei der großen Fossildichte das meiste. Salzsprengung versagte, da die Lösung nirgends Wege zum Eindringen ins Gestein fand. Erhitzen überm Bunsenbrenner und anschließendes Abschrecken führte nicht zu befriedigendem Erfolg.

Besser wirkte das von Wetzel (1953) beschriebene Verfahren mit Sprengkapseln. Mit Isolierband wurde unter mehrere Knollen jeweils eine der mit Knallquecksilber gefüllten Kapseln geklebt, ein Drahtkorb darübergestülpt und elektrisch gezündet. Aus einigen der so bearbeiteten Geoden ließ sich dann ein Maximum an Fossilien isolieren. Wenn die üblichen Präparierwerkzeuge noch zu Hilfe genommen werden mußten, so machte sich die Lockerung des Gesteinsverbands längs der Fossiloberflächen angenehm bemerkbar. Andere Knollen dagegen zerfielen durch das Sprengen in einzelne Stücke, die ihrerseits genauso schwer weiterzubearbeiten waren wie eine nicht gesprengte Geode.

Am wirkungsvollsten und bequemsten erwies es sich, die Geoden in einem Kammerofen innerhalb von 20 bis 30 Minuten auf 400 bis 500° C zu erhitzen und sie dann unter fließendem Wasser abzuschrecken. Die Fossilien lassen sich dann ziemlich leicht aus dem Gestein herausheben. Allerdings muß man bei diesem Verfahren darauf achten, daß die Fossilien selbst nicht auch mürbe werden. Das geschieht dann besonders leicht, wenn reichlich Kalkspat als Kammerfüllung auftritt. Doch hat das Verfahren gerade den Vorteil, daß man Hitzegrade und Dauer des Einwirkens variieren und nach einiger Erfahrung gut auf die zu präparierende Knolle abstimmen kann.

Die Feinpräparation und das Öffnen der Innenwindungen der Ammoniten wurde außer mit den üblichen Werkzeugen mit einer Präparationsmaschine durchgeführt, einer wie ein winziger Preßlufthammer wirkenden, elektrisch getriebenen Apparatur mit einer auf- und abfahrenden Nadel (Grammophonnadel).

Die meisten der gezeichneten Lobenlinien wurden auf Lackfilm vom Original abgezogen, mit Deckglas auf einem Objektträger befestigt und unterm Mikroskop mit durchfallendem Licht nach dem Zeichenspiegel gezeichnet. Die Methode erlaubt eine sehr genaue Darstellung der Lobenlinie.

III. Brut oder Zwergformen?

1. Allgemeines über das Mengenverhältnis juveniler und ausgewachsener Tiere

Die Möglichkeit, daß es sich bei der geschilderten Anhäufung kleiner Polyptychiten um Jugendwindungen handelt, ist zunächst durchaus gegeben, um so mehr, als im allgemeinen mehr oder wenigstens ebensoviel Jugend- wie Altersexemplare einer Art fossil zu erwarten sind. Gewöhnlich kommen mehr Jungtiere als Alttiere um. Die Größenverteilungskurve einer

Art in einer Biocoenose wird also nach einem steilen Anstieg ein Maximum bei kleinen Größenwerten erreichen, um dann schnell zu fallen und sich asymptomisch der Abszisse zu nähern (Boucot 1953).

Proben lebender mariner Invertebraten aus verschiedenen Tiefen bringen 50% oder mehr juvenile Tiere (Tasch 1953). Diese Zahl kann jahreszeitlich und lokal stark steigen.

Percival (1944) untersuchte 711 Exemplare der rezenten *Terebratula inconspicua*. Diese Terebratel wird 4 Jahre alt und läßt sich entsprechend der Größenverteilungskurve in 4 Altersklassen teilen. Eine Populationsprobe ergab:

1. Jahresklasse fast $^2/_3$ der Exemplare,
4. Jahresklasse nur $^1/_{34}$ der Exemplare!

Derartige Ergebnisse lassen sich natürlich nicht verallgemeinern, da die Sterblichkeitsrate und das Alter mit der größten Sterblichkeit bei jeder Art verschieden sind. Außerdem können Biocoenosen dadurch ein überraschendes Bild bieten, daß Tierarten während ihrer Ontogenese Wanderungen durchführen, so daß man hier nur Alters-, dort nur Jugendexemplare findet.

Auffällig aber bleibt angesichts dieser Überlegungen, daß unter manchen Ammonitengruppen nur wenige oder gar keine sicher juvenile Formen gefunden wurden. So schreibt Brinkmann (1929), daß er unter 3000 untersuchten Exemplaren von *Kosmoceras* keines gefunden habe, das mit Sicherheit in unausgewachsenem Zustand eingebettet wurde. Ferner sind von Ammoniten mit typischer Alterswohnkammer wie *Sphaeroceras, Creniceras, Oecoptychius, Scaphites* u. a. nur wenige oder gar keine Jugendexemplare bekanntgeworden, wenn man mit guter Begründung annimmt, daß wirklich erst die letzte Wohnkammer diese besonderen Merkmale trägt.

Trotzdem sind solche Beispiele als Ausnahmefälle zu werten. Das zeigt auch die Beobachtung zahlreicher Jugendexemplare bei Stephanoceraten (Weisert 1932) und bei Taramelliceraten (Hölder 1955). Es muß daher untersucht werden, ob alle oder ein Teil der kleinen Polyptychiten Eigenschaften zeigen, die eine Deutung als Brut ausschließen.

2. Übliche Kriterien zur Unterscheidung juveniler und ausgewachsener Ammoniten

a) (sekundäre) Lobendrängung

Das bekannteste Alterskennzeichen bei Ammoniten dürfte die sogenannte Lobendrängung sein. Dabei handelt es sich um die bei vielen, wenn auch nicht bei allen Ammoniten auftretende Erscheinung, daß die letzten Lobenlinien des Phragmokons einen kleineren Abstand voneinander haben als ihre Vorgänger, während sonst ja der Lobenabstand von den Anfangskammern an immer größer wird. Die Lobendrängung wird gedeutet als ein Zeichen allmählich nachlassender Wachstumsgeschwindigkeit, was schließlich zum Stillstand des Wachstums führt und damit zur Ausbildung einer Alterswohnkammer. Aus noch zu erörternden Gründen soll diese Art der Lobendrängung — um Verwechslungen zu vermeiden — als „sekundäre" Lobendrängung bezeichnet werden.

Bei der Wertung der sekundären Lobendrängung als Altersmerkmal beim einzelnen Ammoniten ist insofern Vorsicht geboten, als Verringerung des Lobenabstands gelegentlich im Laufe der Ontogenie schon vor Erreichen des Altersstadiums vorübergehend auftreten kann, vielleicht als Reaktion auf eine zeitweilige Verschlechterung des Lebensraums. Wenn dagegen die sekundäre Lobendrängung bei einer großen Zahl etwa gleichgroßer Exemplare auftritt, so darf man das wohl als sicheres Zeichen dafür betrachten, daß diese ausgewachsen sind. Daß sie bei ausgewachsenen Ammoniten nicht aufzutreten braucht, zeigte neuerdings Oechsle (1958).

Hier sei eine weitere Erscheinung angeschlossen, die von Westermann (1954) für Otoitidae beschrieben wird und die auch bei Psiloceraten und anderen Ammoniten auftritt: Die Alterslobenlinien können in ihrem Differenzierungsgrad gegenüber den präsenilen wieder primitiver werden.

b) anomale Wohnkammer

Die ganze Wohnkammer oder nur ihr mündungsnaher Teil tragen bei manchen Ammoniten eine Skulptur, die von der Berippung des vorangehenden Windungsteils oder der vorangehenden Umgänge abweicht. Diese senilen Skulpturveränderungen darf man nicht verwechseln mit Berippungswandel, den der Ammonit sowieso im Laufe seiner Ontogenie durchführt. Charakteristisch ist für die Alterswohnkammer eine plötzlich auftretende Unregelmäßigkeit und Unordnung in der Rippenaufspaltung und -einschaltung. Die Skulptur kann dichter, dafür aber feiner werden. Häufiger tritt sie gegenüber vorangehenden Windungsteilen zurück oder erlischt ganz.

Ferner kann die Alterswohnkammer durch eine charakteristische Mündung ausgezeichnet sein: eine plötzliche Verengung des Windungsquerschnitts oder im Gegenteil eine trompetenförmige Erweiterung; eine Einschnürung oder ein glattes Band, das den Mundrand begleitet; oder die Ausbildung von Ohren.

Ein sehr sicheres Kennzeichen für ausgewachsene Ammoniten sind Veränderungen im spiralen Wachstum des Gehäuses, ein mehr oder weniger plötzliches Abweichen von der sonst üblichen streng eingehaltenen Wachstumsrichtung, was einen stärkeren oder schwächeren Grad der Involution zur Folge hat. Manchmal bekommt die Schalenspirale einen nach innen gerichteten Knick wie bei *Sutneria*. Häufiger ist ein stärkeres Evolvieren des Gehäuses, so daß man von Altersevolution sprechen kann.

Auch der Windungsquerschnitt kann sich ändern, zugunsten der Windungshöhe oder der Windungsdicke.

Bei der Beurteilung, ob die erwähnten Ausbildungsformen der Wohnkammer sichere Alterskriterien sind oder nicht, geht es um die Frage, ob das Ammonitentier in der Lage war, einmal ausgeschiedene Schalenteile wieder zu resorbieren. Denn sonst müßten die Merkmale der letzten Wohnkammer auch auf den Innenwindungen des Gehäuses überall dort zu finden sein, wo einst eine Jugendwohnkammer gelegen hat. In Form von Einschnürungen sind sie das zum Teil ja auch.

Die Frage ist bereits von Pompeckj (1894) ausführlich diskutiert worden. Er schreibt dazu:

„Resorptionserscheinungen sind an Ammoniten überhaupt nicht nachgewiesen" (z. B. Resorptionsgrenzen an der Skulptur). „Ammoniten, welche bis zur Mündung regelmäßig wachsen, haben keine Resorption nötig. Bei ganz oder teilweise stabförmig gebauten Ammoniten, welche auch im gestreckten Teil der Schale Scheidewände tragen, gehört Resorption einfach zu den Unmöglichkeiten. Es gibt an Ammoniten alte Mundränder, welche keine Resorptionserscheinungen zeigen. Die Ausbesserung von Schalenbrüchen, welche sich im jetzt gekammerten Teil der Schale finden, konnte nur bestehenbleiben, wenn keine Resorption der Wohnkammer stattfand." (Sie sind nämlich von innen her geheilt worden.)

„Aus diesen Sätzen ist der Schluß berechtigt, daß auch die Ammoniten mit anormalen Wohnkammern diese Wohnkammern nicht resorbierten" (S. 275—276).

„Die ‚anormalen' Wohnkammern der Ammoniten und die mit denselben zusammenhängenden Formveränderungen sind als senile Charaktere aufzufassen" (S. 290).

Wenn die von Schindewolf (1934) beschriebenen Eigenheiten im Gehäusewachstum von *Platyclymenia (Trigonoclymenia)* und das von Kemper (1955) er-

wähnte Vorkommen von Jugendohren bei *Platylenticeras* wirklich die Annahme von Schalenresorptionen nötig machen, so handelt es sich dort nur um Resorptionen an kleinen Wohnkammerteilen. Die Wiederauflösung größerer Teile oder gar der ganzen Wohnkammer durch das Tier erscheint ausgeschlossen.

3. Das Auftreten bezeichnender Alterskriterien bei der „Brut"

Sind die erwähnten Alterskriterien bei den kleinen Polyptychiten zu finden? Die folgende Zusammenstellung gibt darüber Aufschluß:

Von etwa 700 untersuchten Exemplaren zeigen:

1.	Sekundäre Lobendrängung:	54 Expl.
2.	Charakteristische Mündung:	10 Expl.
3.	Skulpturveränderungen auf der Wohnkammer:	52 Expl.
4.	Altersevolution oder Querschnittsveränderungen am Schluß der Wohnkammer:	16 Expl.

17 der aufgeführten Exemplare zeigen zwei dieser Eigenschaften auf einmal. Die Summe der kleinen Polyptychiten mit derartigen Altersmerkmalen beläuft sich auf 115; das ist $^1/_6$ aller vorliegenden Ammoniten und nicht ganz $^1/_5$ derer, die sich durch die im folgenden dargestellten Untersuchungen als Zwergpolyptychiten erwiesen.

Unter die hier als Stücke mit sekundärer Lobendrängung geführten Formen sind sowohl solche einbegriffen worden, bei denen sich die Verkleinerung des Septenabstandes über ca. 6 Loben erstreckt, wie auch solche, bei denen nur der letzte Abstand verringert ist (s. auch Abb. 4).

„Charakteristische Mündung" bedeutet leicht trompetenförmig erweiterte oder — nur bei einem Exemplar — eingezogene oder durch ein glattes Band begleitete Mündung (s. S. 507, ferner Taf. 26, Fig. 5; Taf. 27, Fig. 4, 9).

Skulpturveränderungen auf der Wohnkammer äußern sich in ungeordneter Rippenteilung, starkem Vorbiegen der Rippen auf der Externseite, plötzlichem Zusammen- oder Auseinanderrücken, Runzelbildung, starkem Hervortreten von Anwachsstreifen oder Verlust der Skulptur (s. S. 507, ferner Taf. 27, Fig. 1—3, 5—7, 10).

Vorkommende Altersevolution ist auf Abb. 10 graphisch dargestellt und auf S. 507 erläutert (s. auch Taf. 27, Fig. 8, 9).

Fast alle hier als Altersmerkmale bei den kleinen Polyptychiten angeführten Eigenschaften erwähnt v. Koenen auch als charakteristisch für Endwohnkammern der von ihm beschriebenen normalwüchsigen Polyptychiten! Nur Stücke mit erhaltener Mündung sind ihm außer bei *Polyptychites nucleus* (Roemer) nicht bekanntgeworden.

4. Primäre Lobendrängung

a) Schwach berippte und glatte, kleine Polyptychiten

Die erwähnten Alterskriterien treten nur bei $^1/_6$ der in den Geoden angehäuften Ammoniten auf. An diese aber scheinen sich die nicht mit derartigen Kennzeichen

versehenen Formen eng anzuschließen. Daher wurde nach einem entscheidenden Kriterium gesucht, das zudem auch bei unvollständiger Erhaltung des Ammoniten festzustellen ist, denn Erscheinungen wie Altersevolution oder charakteristische Mündung lassen sich selbstverständlich nur an vollständig erhaltenen Stücken nachweisen.

Zu diesem Zweck wurden gut erhaltene normalwüchsige Polyptychiten Windung um Windung aufpräpariert, so daß einwandfreie Jugendwindungen mit den fraglichen kleinen Ammoniten verglichen werden konnten. Polyptychiten mit erhaltenen Jugendwindungen sind sehr selten. Durch eigene Aufsammlungen und nach Durchsicht der kompetenten Sammlungen waren nicht mehr als 12 mit Durchmessern von 54 bis > 100 mm zu erhalten, deren Innenwindungen vermeßbar bzw. auf ihre Skulptur hin prüfbar waren. Sie gehören zu den Arten *P. bullatus* v. Koenen, *keyserlingi* Neum. & Uhl., *ascendens* v. Koenen. Wieviel von diesen 12 bei bestimmten Durchmessern der Jugendumgänge jeweils vermeßbar waren, geht aus Abb. 4 hervor.

Zunächst einmal zeigte sich, daß die stark berippten der kleinen Ammoniten in der Skulptur überhaupt nicht von den Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten zu unterscheiden sind, außer wenn ihre Wohnkammerberippung Altersmerkmale führt. Dagegen fanden sich für die mit diesen deutlich berippten kleinen Polyptychiten durch Übergänge eng verbundenen und sehr viel zahlreicheren schwach berippten und glatten keine Analoga bei den aufpräparierten Jugendwindungen. Normalwüchsige Polyptychiten sind bei den in Frage kommenden Durchmessern von 1—3 cm bereits deutlich berippt. Näheres über die Skulpturunterschiede bringt die Differentialbeschreibung S. 504.

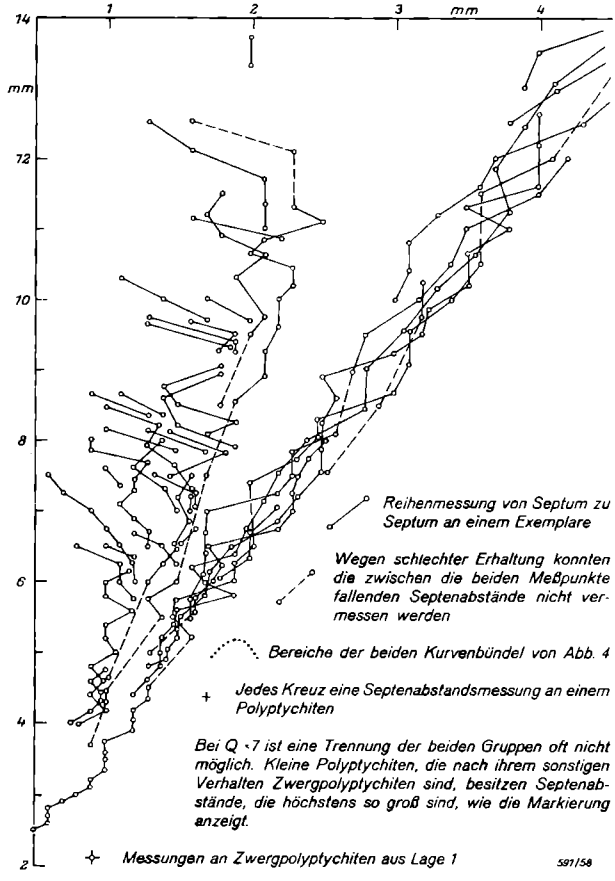


Abb. 4. Abszisse: Septenabstand, Ordinate: Querschnittssumme (s. S. 479).
Rechtes Kurvenbündel: Septenabstände normalwüchsiger Polyptychiten.
Linkes Kurvenbündel: Septenabstände bei Zwergpolyptychiten.

Das entscheidende und auch bei Bruchstücken anwendbare, meist eindeutige und durch Hölder (1952 und 1955) bereits angeführte Kriterium ergab sich bei der systematischen Vermessung der Lobenabstände.

Die Besprechung der Ergebnisse geschieht am besten an Hand der Abbildungen 4 bis 6.

Zu **Abb. 4:** Im rechten Kurvenbündel sind alle meßbaren Septenabstände der aufpräparierten Innenwindungen von 9 normalwüchsigen Polyptychiten als Funktion der Querschnittssumme aufgetragen. Man sieht, daß der Lobenabstand ziemlich regelmäßig und linear mit der Größe des Gehäuses zunimmt. Das ist durchaus nicht selbstverständlich. Jugendwindungen der mit den Polyptychiten verwandten Gattung *Simbirskites* aus dem Hauterive zeigen ein völlig anderes Verhalten. Der Lobenabstand nimmt sehr unregelmäßig zu.

Das linke Kurvenbündel: Hierzu wurden aus den kleinen Polyptychiten 29 Exemplare herausgesucht, die eines der oben erwähnten Altersmerkmale zeigen und deren freiliegender oder freigelegter Lobenabstand sich eindeutig messen ließ. Man kommt zu einem vom rechten klar getrennten linken Kurvenbündel. Der Lobenabstand ist jeweils bedeutend kleiner als der von Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten bei gleicher Querschnittssumme. Dieses Näheraneinanderliegen der Septen beruht, wie man aus den Kurven ersieht, nicht nur auf der sekundären Lobendrängung, die ja stets erst kurz vor der Alterswohnkammer eintritt, sondern die Septen liegen bis in die Innenwindungen hinein dichter aneinander als die gleichgroßer Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten.

Um den Wert dieses Ergebnisses nachzuprüfen, wurden für **Abb. 5** alle die vermeßbaren kleinen Polyptychiten ausgewählt, die nur schwache Skulptur besitzen oder völlig glatt sind. Es wurde bereits erwähnt, daß sich für solche Formen keine analogen Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten fanden, da diese bei den betreffenden Durchmessern deutlich berippt sind. Für diese Auswahl kleiner Polyptychiten war also am ehesten zu erwarten, daß es sich um eine selbständige Gruppe handelt.

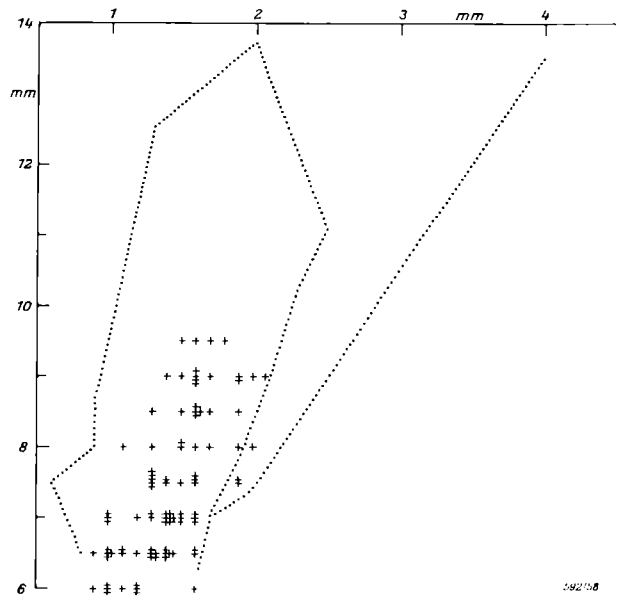


Abb. 5. Verhalten des Septenabstands glatter und schwach berippter kleiner Polyptychiten. Zeichenerklärung siehe Abb. 4.

Für Abb. 5 wurden die äußersten in Abb. 4 fixierten Messungen mit zusammenfassenden Kurven umfahren, um so zu einem Eichdiagramm für die weiteren Untersuchungen zu kommen. Die 29 Exemplare der Abb. 4 erscheinen in den folgenden Abbildungen nicht mehr.

Abb. 5 zeigt also die Abstände freiliegender Septen von 92 schwach skulptierten und glatten kleinen Polyptychiten. Kein einziger Wert fällt in den für normalwüchsige Polyptychiten charakteristischen Bereich des rechten Kurvenbündels von Abb. 4, sondern mit 3 Ausnahmen liegen alle im Bereich des linken Kurvenbündels.

Natürlich darf dabei der Wert der Einzelmessung nicht zu hoch eingeschätzt werden. Der mögliche Fehler für die Querschnittssumme beträgt ± 5 %, der für den Lobenabstand ± 3%. Aber auch in der Annahme, daß bei allen 92 Messungen der wahre Wert für den Lobenabstand größer, der für die Querschnittssumme dagegen kleiner ist, würden bei Berücksichtigung des erwähnten möglichen Fehlers nur 9 Werte in den für normalwüchsige Polyptychiten charakteristischen Bereich fallen. Durch eine möglichst große Zahl von Messungen wurde versucht, diesem Fehler zu begegnen.

b) Deutlich berippte kleine Polyptychiten

In **Abb. 6** wurden sämtliche Messungen an deutlich berippten kleinen Polyptychiten eingetragen. Das sind die, die man äußerlich meist nicht von Jugendwindungen normalwüchsiger Arten der Gattung unterscheiden kann. Erwartungsgemäß wird es sich auch zumindest bei einem Teil von ihnen tatsächlich um juvenile Polyptychiten handeln, so daß also damit zu rechnen ist, daß Septenabstandsmessungen zum Teil in das rechte Bündel fallen.

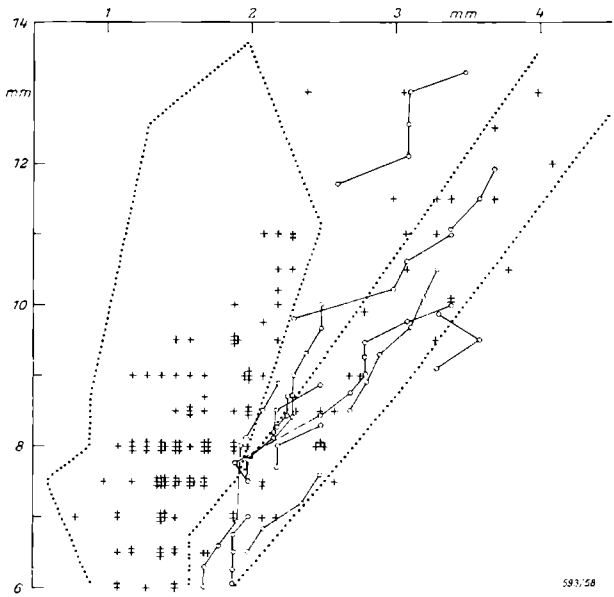


Abb. 6. Verhalten des Septenabstands deutlich berippter kleiner Polyptychiten.
Zeichenerklärung siehe Abb. 4.

Wie sieht es tatsächlich aus? Von 158 Werten fallen 110 in das linke Kurvenbündel oder 111, wenn der eine zwar außerhalb, aber in der Verlängerung des linken Kurvenbündels liegende einbezogen wird. Dem stehen 36 gegenüber, die in den für normalwüchsige Polyptychiten charakteristischen Bereich gehören. Dazu kommen 7 „Pendler", von denen die meisten mit der Mehrzahl ihrer vermessenen

Septenabstände im rechten Kurvenbündel verlaufen. 4 kleine Polyptychiten liegen mit ihren Lobenabständen ganz im Zwischenbereich. Die Frage nach ihnen und den „Pendlern" bleibt zunächst offen. Erst sollen die bisherigen Ergebnisse zusammengefaßt und die Schlußfolgerungen gezogen werden.

c) Schlußfolgerungen

Vermessen wurden auf ihren Septenabstand 250 kleine Polyptychiten. Von ihnen fallen nur 36 in einen Bereich, der durch Messungen an Jugendwindungen von 9 normalwüchsigen Polyptychiten ermittelt wurde. Die große Mehrzahl dagegen, nämlich ca. 200 Exemplare, gehören in einen Bereich, der durch Meßergebnisse an 29 mit Altersmerkmalen versehenen kleinen Polyptychiten bestimmt ist.

Wir schließen daraus, daß es sich auch bei diesen 200 Exemplaren um ausgewachsene, aber zwerghafte Ammoniten handelt. Der Ausdruck „Brut" ist für sie also unzutreffend. Von 279 vermessenen, aus den sogenannten Brut-Geoden gewonnenen Ammoniten sind ca. 230 Exemplare Zwergammoniten. Sie sind ausgezeichnet durch geringe Größe, etwa $^2/_3$ von ihnen durch Abschwächung der Skulptur, $^1/_5$ von ihnen durch Altersmerkmale, alle zusammen durch einen Septenabstand, der nur 50—60 % von dem beträgt, den gleichgroße Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten besitzen. Das letzte Merkmal sei im folgenden noch von einer anderen Seite beleuchtet.

Es wurden von einigen besonders gut erhaltenen kleinen Polyptychiten Medianschnitte angefertigt. Das Ergebnis ihrer Untersuchung bringt Tab. 3. Bei jedem der 4 Medianschnitte wurde vom gleichen (oder annähernd gleichen) Höchstdurchmesser ausgegangen, dann wurden die Septen pro Umgang nach innen hinein ausgezählt (Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/8 u. 10, 11 u. 24).

Tabelle 3

Zwergpolyptychit (Ce 1119/8 u. 1119/10)		normalwüchsiger Polyptychit (Ce 1119/11 u. 1119/24)	
1. Umg. D_1 = 1,3	10 Septen	1. Umg. D_1 = 1,2	10 Septen
2. Umg. D_2 = 2,3	15 Septen	2. Umg. D_2 = 2,3	15 Septen
3. Umg. D_3 = 4,4	18 Septen	3. Umg. D_3 = 4,5	15 Septen
4. Umg. D_4 = 8,1	21 Septen	4. Umg. D_4 = 8,1	16 Septen
Septensumme	64		56
1. Umg. D_1 = 1,3	11 Septen	1. Umg. D_1 = ?	? Septen
2. Umg. D_2 = 2,3	16 Septen	2. Umg. D_2 = 2,4	15 Septen
3. Umg. D_3 = 4,4	17 Septen	3. Umg. D_3 = 4,7	15 Septen
4. Umg. D_4 = 8,1	20 Septen	4. Umg. D_4 = 8,6	16 Septen
Septensumme:	64		

Die Summe der Septen ist also, wie nach den vorhergehenden Ausführungen zu erwarten, bei Zwergpolyptychiten höher als bei gleichgroßen Jugendexemplaren normalwüchsiger Polyptychiten. Die größere Septenzahl macht sich bei den Beispielen bereits von der 3. Windung an bemerkbar (s. auch Taf. 28, Fig. 3). Die Eigenschaft, daß schon von Jugendwindungen an der Septenabstand nur noch sehr langsam oder überhaupt nicht mehr zunimmt, wird im folgenden als primäre

Lobendrängung bezeichnet, im Unterschied zu der erst am Schluß des Phragmokons oft hinzukommenden sekundären Lobendrängung. Primäre und sekundäre Lobendrängung können natürlich nicht scharf voneinander getrennt werden, weil die eine in die andere übergeht, wie auch im folgenden noch gezeigt wird. Die primäre Lobendrängung kennzeichnet die Zwergpolyptychiten und unterscheidet sie von normalwüchsigen Arten der Gattung, bei denen der Septenabstand von innen nach außen kontinuierlich und linear zunimmt.

d) Deutung der primären Lobendrängung

Unter der Voraussetzung, daß das Ammonitentier seine Wohnkammer periodisch vorverlegt, seine Septen also in einem bestimmten zeitlichen Rhythmus eingebaut hat, ähnlich wie der Baum seine Jahresringe, wird die sekundäre Lobendrängung im allgemeinen als Folge verlangsamter Wachstumsgeschwindigkeit gedeutet, die schließlich zum Wachstumsstillstand geführt hat. Dieselbe Erklärung müßte dann auch der primären Lobendrängung gegeben werden. Die Zwergammoniten wären demnach langsamer gewachsen als normalwüchsige Polyptychiten. Mit anderen Worten, ein Polyptychit von 10 cm Durchmesser hätte zum Erreichen seiner Endgröße nicht viel länger gebraucht als ein Zwergpolyptychit von 2 cm Durchmesser.

Zur selben Vermutung kommt Hölder (1952). In einem Diagramm veröffentlicht er einige Messungen an Lobenabständen bei *Oppelia gigas* (Qu.). Auch hier zeigt sich eine Abhängigkeit des Septenabstands vom Enddurchmesser. Bei großen Exemplaren von *Oppelia gigas* wird der Lobenabstand von vornherein weiter angelegt als bei kleinen Exemplaren. Hölder deutet den Befund als Zeichen unterschiedlicher Wachstumsgeschwindigkeit.

Außer bei *Oppelia gigas* beobachtet Hölder (1955) auch bei *Taramelliceras costatum* (Qu.) dieselbe Beziehung zwischen Septenabstand und Enddurchmesser.

5. Entstehung der Zwergpolyptychiten

a) Entstehung der primären Lobendrängung

Bei Reihenmessungen des Lobenabstands kleiner Polyptychiten, von denen Beispiele in Abb. 7 dargestellt sind, fanden sich solche, die zwar zunächst den Septenabstand zeigen, der für Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten kennzeichnend ist. Man würde sie also diesen zuordnen, wenn sie nicht trotzdem kurz vor der Wohnkammer eine deutliche, sich über mehrere Septen erstreckende Lobendrängung zeigten. Die zugehörigen Kurven schwenken also aus dem für normalwüchsige Polyptychiten charakteristischen Bereich in den Bereich der Zwergammoniten um. Das kann sehr plötzlich oder auch allmählich vor sich gehen und führt schließlich zu solchen Kurven, die ganz in dem für die Zwerge charakteristischen Bereich liegen.

Ammoniten, die dieses Umschwenken ihrer Septenabstands-Kurve zeigen, finden sich bezeichnenderweise im untersten Lager der Schichten mit Zwergpolyptychiten, und zwar nur dort. Die höheren Lagen haben derartige Exemplare nicht geliefert. Einschränkend muß dazu gesagt werden, daß wegen der schlechten Erhaltung nur von 20 horizontierten Zwergpolyptychiten jeweils eine Reihe von Septenabständen gemessen werden konnte, davon stammen 9 aus der untersten Lage. Von diesen 9 zeigen 3 das Herumschwenken des Lobenabstands aus dem Bereich normalwüchsiger in den Bereich zwerghafter Polyptychiten. Doch ist aus dem relativ seltenen Auftreten dieser Eigenschaft im unhorizontierten Material

(45 Reihenmessungen, davon 8 mit herumschwenkender Abstandskurve: 5 plötzlich, 3 allmählich) zu schließen, daß sie im wesentlichen doch auf die unterste Lage beschränkt ist.

Immerhin sei die Deutung des Befundes nur mit Vorsicht versucht:

Die phylogenetisch ältesten Zwerge wuchsen zunächst genauso wie ein normalwüchsiger Polyptychit in seinen Jugendwindungen, sie bildeten ihre Septen im gleichen Abstand wie dieser, hatten also dieselbe Wachstumsgeschwindigkeit. Trotzdem hörte das Wachstum dann plötzlich nach Ausbildung einer relativ spät einsetzenden Lobendrängung bei einem Enddurchmesser von ca. 1,5 cm auf. Diese Größe blieb bei den Nachkommen der ältesten Zwerge erblich fixiert, aber sie verlegten die Septendrängung am Ende des Phragmokons immer weiter auf die Innenwindungen zurück, so daß eine primäre Lobendrängung entstand. Das bedeutet wohl, daß sich die Nachkommen zum Erreichen der nunmehr erblich fixierten Zwergengröße immer mehr Zeit ließen. Die Umstellung muß aber recht schnell erfolgt sein, da unter den Zwergammoniten der untersten Lage auch schon solche sind, deren Septenabstandskurven ganz in dem für die Zwerge charakteristischen Bereich liegen.

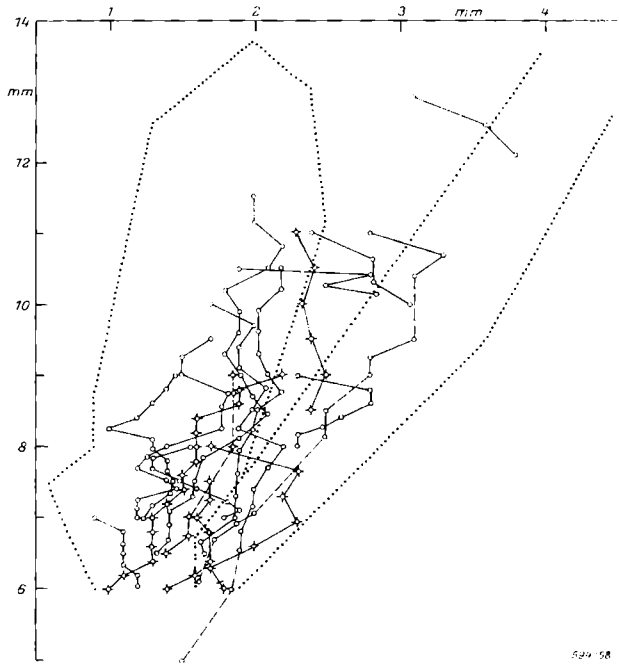


Abb. 7. Reihenmessungen des Septenabstands an einzelnen Exemplaren kleiner Polyptychiten. Zeichenerklärung siehe Abb. 4.

Der geschilderte Entwicklungsgang würde bedeuten, daß die Zwergpolyptychiten aus normalwüchsigen Verwandten entstanden sind. Tatsächlich wurden in den *Platylenticeras*-Schichten, in denen ja auch große Polyptychiten vorkommen, keine Zwergformen gefunden, die als Bindeglied unserer Zwergart und den als Vorfahren möglichen kleinen Perisphincten in Frage kommen. Leider ist aus der russischen Unterkreide über phylogenetische Zusammenhänge zuwenig bekannt.

Das Umschwenken der Septenabstands-Kurve in den Bereich zwerghafter Polyptychiten wurde nur bei den deutlich berippten und dadurch den Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten völlig gleichenden Exemplaren beobachtet, während die Kurven schwach berippter und glatter Formen ganz im Bereich der Zwergart verlaufen. Mit dem Abbau der Skulptur war also der Übergang zur Zwergart restlos vollzogen, die Wachstumskurve verlief wieder ausgeglichen.

Bevor auf die Gruppe von Polyptychiten eingegangen wird, die größenmäßig zwischen normalwüchsigen und zwerghaften Formen der Gattung vermittelt, sei anhangsweise noch eine kleine Beobachtung mitgeteilt:

Eine gewisse Sonderstellung unter den Polyptychiten nehmen die sehr breitrückigen, involuten, tiefnabligen und stets stark berippten Formen der Gruppe des *Polyptychites marginatus* (Roemer) ein. Unter den Zwergpolyptychiten finden sich wohl solche mit breitem und solche mit schmalem Querschnitt, keiner aber besitzt diese charakteristische faßförmige und aufgeblasene (marginate) Gestalt. Nur unter den durch das oben beschriebene Umschwenken der Septenabstands-Kurve charakterisierte Formen findet sich ein einziger, der dieser Gestalt sehr nahe kommt und sich dadurch von allen anderen Zwergpolyptychiten absondert (Geolog.-Paläont. Institut der Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/26). Es sieht daher so aus, als hätte es auch die marginate Gruppe der Polyptychiten „versucht", Zwergformen zu bilden, was aber aus irgendeinem Grunde „mißlang".

b) „Halbzwerge" als vermutliche Bindeglieder zwischen normalwüchsigen und zwerghaften Polyptychiten

Es wurde eine Deutung für die Bildung der primären Lobendrängung versucht. Es bleibt die Frage offen, wie es zu dem verkleinerten Durchmesser der Zwergpolyptychiten kam, ob unvermittelt, oder ob es Formen gibt, die zwischen zwerghaften und normalwüchsigen Polyptychiten auch hinsichtlich ihres Durchmessers eine Zwischenstellung einnehmen.

Diese Zwischenformen gibt es, wenn auch sehr spärlich. Es handelt sich um Polyptychiten mit Durchmessern von 3 bis 5 cm. Daß sie ausgewachsen sind, verraten sie durch sekundäre Lobendrängung und durch Ausbildung von Altersmündungen. Eine Beschreibung der Formen ist S. 505—506 gegeben. Sie werden hier ganz vorläufig und ohne taxionomisch vorgreifen zu wollen, als Gruppe von „Halbzwergen" bezeichnet.

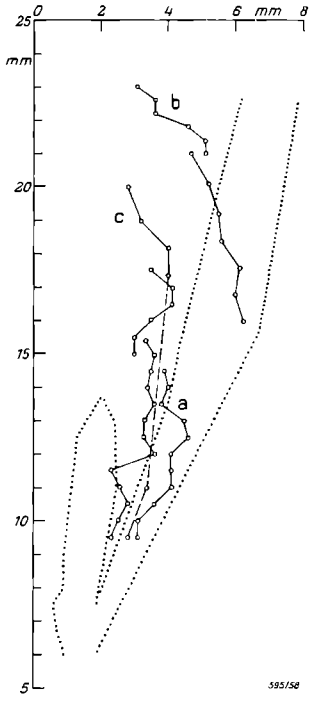


Abb. 8. Septenabstände bei „Halbzwergen".
Die Erweiterung des rechten Kurvenbündels in den Bereich höherer Meßwerte erfolgte auf Grund von Messungen an Jugendwindungen von 9 normalwüchsigen Polyptychiten.
a = Septenabstands-Kurve des kleinsten „Halbzwergs". Fortsetzung siehe Abb. 9. (Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/23.)
b = Exemplar Taf. 28, Fig. 4 (Ce 1119/12).
c = Exemplar Taf. 28, Fig. 5 (Ce 1119/13).
Zeichenerklärung siehe Abb. 4.

Abb. 8 zeigt nicht nur die Intensität der bei den „Halbzwergen" auftretenden sekundären Lobendrängung, sondern aus ihr geht ferner hervor, daß von 6 vermeß-

baren Exemplaren mindestens 2, wenn nicht 3, durch primäre Lobendrängung ausgezeichnet sind. Sie führt zu Kurven, die — entsprechend der Zwischenstellung der „Halbzwerge" im Enddurchmesser — zwischen den für normalwüchsige und zwerghafte Polyptychiten charakteristischen Bereichen verlaufen. Auch hier begegnet einem wieder die Abhängigkeit des Septenabstands vom Enddurchmesser.

Daß es bei der Rückverlegung der Lobendrängung zu ziemlichen Schwankungen in der Wachstumsgeschwindigkeit des Tieres gekommen ist, zeigen die Meßergebnisse von Abb. 9.

Über diese „Halbzwerge" mag der Weg von normalwüchsigen zu zwerghaften Polyptychiten geführt haben. Einer mehr oder weniger schnellen Herabsetzung des Enddurchmessers von etwa 8 cm bei vermuteten Ausgangsformen auf durchschnittlich 1,6 cm der Zwergammoniten lief eine von außen nach innen Platz greifende Lobendrängung parallel, was wohl gleichbedeutend ist mit einer Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit. Nicht immer hielt sie mit der Verringerung des Durchmessers Schritt, so daß es zu dem oben geschilderten plötzlichen Umschwenken der Septenabstandskurve in den Bereich der Zwergpolyptychiten kam. Nach erblicher Fixierung des Enddurchmessers von 1 bis 3 cm blühte die Art aus noch zu erörternden Gründen zu ungeheurer Stückzahl auf.

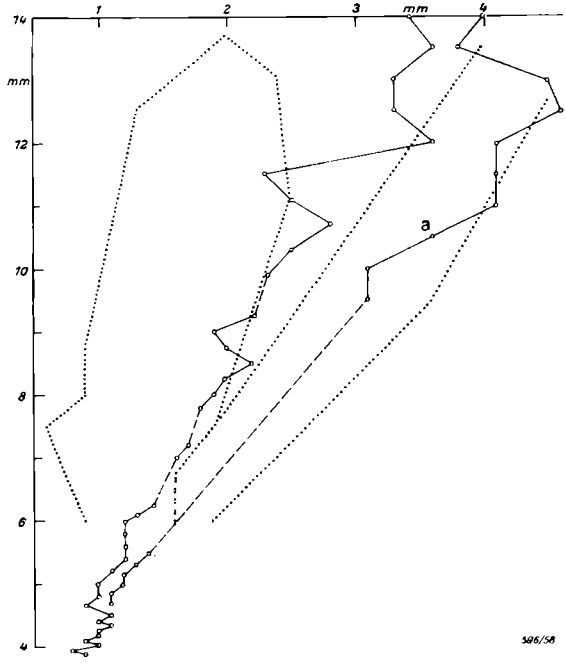


Abb. 9. Septenabstände bei „Halbzwergen".
a = Septenabstands-Kurve des kleinsten „Halbzwergs".
Zeichenerklärung siehe Abb. 4.

Diese Ausführungen seien nur als ein Versuch genommen, die Beobachtungen und Meßergebnisse zu deuten. Als wesentliche Stütze für die Annahme, daß die „Halbzwerge" als Bindeglieder zwischen normalwüchsigen und zwerghaften Polyptychiten zu werten sind, fehlen entsprechende stratigraphische Beobachtungen. Das mag an der Seltenheit dieser Formen liegen. Von 9 uns zur Verfügung stehenden Exemplaren und einem Bruchstück stammen 3 aus Sammlungen, 5 wurden unhorizontiert und nur 2 horizontiert gesammelt. Von Bückeburg, also aus den Unteren Polyptychiten-Schichten, kommen sie alle. Die 2 horizontierten stammen aus Lage 4 (s. Tab. 1, S. 476). Leider aber wurde kein „Halbzwerg" an der Basis der Zwergpolyptychiten-führenden Schichten gefunden, was zur Stütze des obigen Deutungsversuchs nötig

gewesen wäre. Lediglich einen indirekten Hinweis liefert eine unhorizontierte Geode. Aus ihr wurde einer der 10 „Halbzwerge" zusammen mit 2 solchen Zwergpolyptychiten gewonnen, die das plötzliche Umschwenken der Septenabstands-Kurve zeigen. Wahrscheinlich stammt daher diese Geode aus der untersten Lage der Schichten mit Zwergpolyptychiten und mit ihr der „Halbzwerg".

In Anwendung der gewonnenen Ergebnisse können die in Abb. 6 in den Zwischenbereich fallenden Meßwerte einerseits Zwergpolyptychiten mit noch unausgeglichener Septenabstands-Kurve, andererseits „Halbzwergen" angehören.

6. Vorläufige Zusammenfassung der Ergebnisse

Vor allem mit Hilfe von Messungen an Septenabständen konnte gezeigt werden, daß es sich bei der sogenannten Polyptychitenbrut im wesentlichen um ausgewachsene, aber zwerghafte Polyptychiten handelt. Von insgesamt 700 untersuchten Exemplaren sind etwa 600 Zwergpolyptychiten und nur 100 Jugendexemplare oder Innenwindungen normalwüchsiger Polyptychiten. Dazu kommen 10 „Halbzwerge", die sowohl nach dem Verhalten ihres Septenabstands wie nach ihrem Enddurchmesser als Bindeglieder zwischen normalwüchsigen und zwerghaften Polyptychiten in Frage kommen.

7. Stratigraphische Ergebnisse

Die Fundhorizonte der Geoden mit Zwergpolyptychiten sind aus Tab. 1, S. 476 zu entnehmen.

Die 2 Geoden aus Lage 1 lieferten 22 Exemplare, gut oder nur in Bruchstücken erhalten, schmale und breite darunter. Keine Form dagegen ist glatt. Von 9 vermeßbaren Stücken zeigen 3 das Umschwenken der Septenabstands-Kurve aus dem für normalwüchsige in den für zwerghafte Polyptychiten charakteristischen Bereich.

Aus Lage 2 kommt nur 1 schlecht erhaltenes Exemplar, schmal, deutlich berippt.

Aus Lage 3 stammen 40 Stücke, alle schlecht erhalten. Auffallend ist die hohe Zahl größerer Exemplare, von denen oft nur die Mündung erhalten ist. Die ersten skulpturschwachen und glatten Formen treten auf.

Die größte Ausbeute lieferte Lage 4 mit 174 Exemplaren. Alle Berippungsarten sind zu finden. Dazu kommen 2 „Halbzwerge".

Aus Lage 5 kommen nur noch 10 Exemplare, darunter wiederum kein glattes.

Nach diesen Funden erstreckt sich das Vorkommen der Zwergpolyptychiten auf ca. 3,50 bis 5,50 m über der Grenzbank zwischen *Platylenticeras*- und Polyptychiten-Schichten. Bei der Seltenheit der fossilführenden Geoden ist es möglich, daß damit nicht die ganze vertikale Reichweite des Vorkommens erfaßt ist. Allerdings liefert Lage 1 die dem Verhalten ihres Septenabstands nach ältesten Zwerge. Am reichsten ist die Art in Lage 4 vertreten, der daher wohl Grabe's „bezeichnende *Exogyra*-Bank mit Polyptychitenbrut" entsprechen dürfte.

Bezeichnend ist, daß in den Lagen 1 und 2 keine glatten Zwergpolyptychiten gefunden wurden. Sie entwickeln sich erst aus den berippten Formen. Das ist eine Bestätigung der Septenabstands-Messungen, nach denen nur bei berippten Zwergpolyptychiten Übergänge zu Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten gegeben sind.

Auffällig ist das zahlreiche Vorkommen größerer Zwerge in Lage 3. Das mag ein Hinweis auf Strömunganreicherung sein (s. S. 525).

IV. Taxionomie

1. Zuordnung der Zwergammoniten zur Gattung *Polyptychites*

1875 wurde die Gattung *Olcostephanus* von Neumayr aufgestellt. Er trennte sie von *Perisphinctes* ab, zu dem sie Waagen gerechnet hatte, vor allem weil die Teilungsstelle der Rippen näher an die Nabelkante gerückt ist und die Mündung keine Ohren trägt. Von Pavlow wird in Pavlow & Lamplugh (1892) diese Gattung in 6 Gattungen oder Untergattungen aufgeteilt:

1. *Virgatites*
2. *Craspedites*
3. *Polyptychites*
4. *Holcodiscus*
5. *Astieria*
6. *Simbirskites.*

Bereits diese Aufteilung erscheint, jedenfalls was die Gattungen *Polyptychites, Craspedites, Simbirskites* angeht, revisionsbedürftig, worauf bereits Bogoslowsky (1902) hinwies. Sie werden im wesentlichen auf Grund ihrer Berippung unterschieden, was angesichts der großen Variationsbreite in der Skulptur bei diesen Gattungen ungenügend ist. *Craspedites* kann auch deutliche Flankenberippung zeigen *(Craspedites fissuratus* v. Koen.); bei *Polyptychites* andererseits kann die Skulptur auf den Flanken fast verschwinden *(Polyptychites gradatus* v. Koenen). *Simbirskites* kann den bezeichnenden Knoten an der Teilungsstelle verlieren, die vom Nabel weit auf die Flanken gerückte Teilungsstelle der Rippen kann auch bei *Polyptychites,* vor allem bei Jugendwindungen, auftreten.

1902 folgte die Bearbeitung der norddeutschen Polyptychiten durch v. Koenen, der sich weitere Veröffentlichungen desselben Autors anschlossen (1907 und 1909). Mit der Aufstellung von ca. 60 Arten versuchte er, Ordnung in die Vielfalt der Formen zu bringen, was aber leider dazu führte, daß Polyptychiten kaum mehr einwandfrei bestimmt werden können.

Obwohl also eine klare Abgrenzung der Gattungen *Polyptychites, Craspedites, Simbirskites* gegeneinander noch aussteht, und obgleich die Zwergpolyptichiten in ihrer großen Variationsbreite der Skulptur Merkmale aller drei Gattungen zu vereinen scheinen, sollen sie zur Gattung *Polyptychites* gestellt werden. Die Entwicklung der Zwerge nimmt nämlich ihren Ausgang mit Formen, die sich überhaupt nicht von Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten unterscheiden lassen, es sei denn durch die primäre Lobendrängung oder durch besondere Altersmerkmale. Die schwach berippten und glatten, an *Craspedites* erinnernden Formen treten stratigraphisch erst später auf, entwickeln sich aus den deutlich berippten und sind phylogenetisch nicht mit den Craspediten verbunden.

Obwohl ferner die Unterteilung der Gattung *Polyptychites* seit der Bearbeitung durch v. Koenen völlig im argen liegt, läßt sich auch in der Artzugehörigkeit der Zwergpolyptychiten eine klare Entscheidung fällen. Die durch v. Koenen beschriebenen „Arten" besitzen Durchmesser von 50 bis 500 mm. Die kleinsten *Polyptychites*-Arten sind *Polyptychites nucleus* (Roemer) und *Polyptychites praelatus* v. Koenen. Der durchschnittliche Durchmesser der Koenenschen „Arten" beträgt 150 mm. Die Zwergpolyptychiten dagegen besitzen Durchmesser zwischen 10 und 30 mm mit einem deutlichen Maximum bei 16 mm, sie sind also größenmäßig von allen bisher beschriebenen Polyptychitenarten deutlich getrennt. Außerdem zeigt der Verlust der Skulptur bei einem Teil der Zwerge, daß es sich hier im Gegensatz zu den meist deutlich, zumindest aber schwach berippten, normalwüchsigen Polyptychiten um eine

eigene Entwicklungsrichtung handelt. Die Aufstellung einer neuen Art scheint demnach berechtigt.

Andererseits blieb der Versuch, die Zwergpolyptychiten in mehrere Arten oder Unterarten zu gliedern, erfolglos. Sowohl genaue Vermessung der ontogenetischen Entwicklung (s. S. 515) wie auch die variationsstatistische Bearbeitung (s. S. 518) zeigen, daß es sich bei den Zwergpolyptychiten um eine einzige Art handelt. Erstaunlich ist nur die Variationsbreite der Skulptur. Ihre extremen Ausbildungen sind aber auch lückenlos durch Übergangsformen miteinander verbunden. Jedoch werden, um die Spezies-Beschreibung zu erleichtern und sie deutlicher werden zu lassen, einzelne Varianten als Paratypoide beschrieben, ohne daß sie in den Rang einer Unterart erhoben werden sollen, da Trennungsstriche nicht zu ziehen sind.

2. *Polyptychites pumilio* n. sp.

Synonymie.

v · 1902 *Polyptychites euomphalus* v. Koenen (partim). — v. Koenen: Amm. nordd. Neokom, S. 118; Taf. 55, Fig. 7a, b. Geol. Inst. Göttingen.

v · 1902 *Polyptychites* juv. cf. *euomphalus* v. Koenen. — v. Koenen: Amm. nordd. Neokom, S. 119; Taf. 55, Fig. 11a, b. Geol. Inst. Göttingen.

v · 1902 *Polyptychites* sp. juv. an *gradatus* v. Koenen ? (? v. Koenen). — v. Koenen: Amm. nordd. Neokom, S. 85; Taf. 55, Fig. 13a, b; 14a, b. Geol. Inst. Göttingen.

Die übrigen durch v. Koenen (1902) als juvenile Exemplare bezeichneten kleinen Polyptychiten sind tatsächlich Jugendformen.

Derivatio nominis: *pumilio* = Zwerg.

Holotyp: Urstück zu Taf. 26, Fig. 1a, b.
Geol.-Paläont. Inst. der Univ. Göttingen, Typ.-Kat.-Nr. 55 37 01.

Paratypoide: Urstücke zu Taf. 26, Fig. 2a, b; 5a, b; 6;
Geol.-Paläont. Inst. der Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/1, Ce 1119/2, Ce 1119/3;
und Taf. 26, Fig. 3a, b; 4a, b; 7a, b; 8;
Geol.-Paläont. Inst. der Univ. Göttingen, Typ.-Kat.-Nr. 55 37 02; 55 37 03; 55 37 04 und 55 37 05.

Locus typicus: Bückeburg.

Stratum typicum: Untere Polyptychiten-Schichten, 3,5—5,5 m über der Grenzbank zwischen Platylenticeraten- und Polyptychiten-Schichten.

Diagnose: Dg[1]) = 10 —30 mm, bzw.
Dv = 8 —24 mm

$\frac{Wh}{Wd}$ = 0,8— 1,4

$\frac{Q}{La}$ = > 4 (primäre Lobendrängung),
im Zweifelsfalle vergleichen mit Abb. 9.

Skulptur: deutlich berippt bis glatt.

[1]) Zur Erläuterung der Abkürzungen siehe S. 478.

Gelegentliches Auftreten von:

a) sekundärer Lobendrängung
b) Mündungssaum
c) Skulpturveränderung am Schluß der letzten Windung
d) Schlußevolution und Querschnittsveränderung der letzten Windung

Speziesbeschreibung:

Zahl der untersuchten Stücke: ca. 600,
davon für jede der folgenden Eigenschaften 243—270 Exemplare vermessen.

Maße: Dg = 10 —30 mm (Maximum: 16 mm)
Dv = 8 —24 mm (Maximum: 13 mm)

$\frac{Wh}{Wd}$ = 0,8— 1,4 mm (Maximum: 1,1 mm)

$\frac{Wh}{D}$ = 35 —53 % (Maximum: 43 %)

$\frac{Wd}{D}$ = 30 —50 % (Maximum: 39 %)

$\frac{Nw}{D}$ = 20 —35 % (Maximum: 26 und 27 %).

Zu diesen Maßen ist ergänzend folgendes zu sagen: Der Querschnitt ist hoch-oval. bis breit-oval. Die Stelle größter Dicke liegt etwas dorsal von der Flankenmitte. Seltener laufen die Flanken fast parallel (s. Abb. 19). Die Nabelwand ist mäßig steil. Die Windungen umgreifen jeweils etwa $^2/_3$ der vorhergehenden.

Der Nabel ist mäßig tief.

Die Wohnkammer nimmt etwa $^7/_8$ Umgang ein, selten weniger, meist etwas mehr (300—350°, gemessen vom letzten Mediansattel bis zur Mündung). Besonderheiten der senilen Wohnkammer in der Skulptur, im Querschnitt, Evolution und Mündungsformen werden S. 507 besprochen.

Zum Verhalten der Lobenlinie sei auf S. 508 verwiesen.

Skulptur: Die wahrscheinliche Grundberippung (s. S. 506) ist folgende: Mehr oder weniger scharfe Nabelrippen spalten sich nach dem ersten Drittel der Flanke in 2 Rippen, von denen sich die hintere ein zweites Mal teilt, so daß im ganzen 3 nur schwach nach vorn geneigte Rippen über die Externseite ziehen. Seltener teilt sich die vordere statt der hinteren. Diese aus einer ersten (primären) und einer zweiten (sekundären) Teilung hervorgegangenen Rippen werden im folgenden den Nabelrippen als Externrippen gegenübergestellt.

Zwergpolyptychiten, deren Skulptur ganz nach diesem Grundtypus aufgebaut ist, kommen vor, sind aber selten. Bei vielen dagegen findet man einzelne Rippenbündel dieser Art neben solchen, die den Grundtypus variieren oder gar nicht mehr erkennen lassen.

Zunächst können Schaltrippen vor und hinter jedem Bündel hinzutreten, die gewöhnlich etwas ventral von der Teilungsstelle beginnen. Manchmal ist nicht deutlich

zu sehen, ob sie sich nicht doch mit der Nabelrippe vereinen. Die Nabelrippe kann auch ungeteilt zur Externseite laufen, während vor und hinter ihr Externrippen auf sie zustreben, ohne sich mit ihr deutlich zu verbinden. Dabei kann die Bündelung der Rippen verlorengehen, so daß man nicht mehr entscheiden kann, welche Externrippen zu welcher Nabelrippe gehören. Die äußeren zu einem Bündel gehörenden Rippen setzen oft der Ventralseite am nächsten ein. Die sekundäre Teilungsstelle kann sich der primären so nähern, daß von einem Punkt ausgehende Rippenbündel entstehen, wie sie für Simbirskiten charakteristisch sind. Gewöhnlich geht dabei aber der Kontakt der Externrippen mit der Nabelrippe verloren, sie setzen als Schaltrippen ein.

Diese Verhältnisse sind nicht nur von Stück zu Stück, sondern auch beim einzelnen Exemplar sehr variabel. Die geschilderten Berippungsmodi sind zudem nur dann auseinanderzuhalten, wenn die Skulptur deutlich genug bleibt. Der größere Teil der Art besteht aber aus noch zu besprechenden schwach oder gar nicht skulptierten Formen.

Die Externrippen sind ventral leicht vorgeneigt. Oft haben sie schwach sichelförmigen Verlauf. Sie können sich auf den beiden Flanken jeweils verschiedenen Rippenbündeln zuordnen.

Die Nabelrippen haben die Gestalt eines wenig oder stärker gekrümmten, nach vorn geöffneten Kommas. Der kürzere Teil beginnt auf oder unmittelbar über der Nabelwand, der längere, gelegentlich ziemlich stark nach vorn geneigte Teil zieht ungeteilt über das erste Drittel der Flanke. Die Nabelrippen können scharfkantig sein oder auch nur schwach hervortreten. Ihre Zahl pro Umgang schwankt zwischen 17 und 26, größte Häufigkeit liegt bei 20. Auf jede von ihnen entfallen 2 bis 6 Externrippen. Die Zahl schwankt selbst beim einzelnen Exemplar. Der Durchschnitt für die Art liegt bei 3 bis 4 Externrippen pro Nabelrippe.

Die bisherige Beschreibung beschäftigte sich nur mit deutlich skulptierten Formen. Zu betrachten bleibt die Mehrzahl der skulpturschwachen Exemplare. Diese Trennung erfolgt hier nur der Anschaulichkeit halber, sie bedeutet keine taxionomische Zweiteilung. Ein Strich zwischen beiden „Gruppen" ist nicht zu ziehen, da eine Fülle von Formen vermittelt.

Die Abschwächung der Skulptur kann verschieden aussehen. Entweder kann die Verbindung zwischen Nabel- und Externrippen unterbrochen werden, die Flankenmitte wird glatt, und es entsteht eine craspeditenähnliche Skulptur. Nur hier und da zieht noch eine Rippe, als schwacher Wulst erkennbar, vom Nabel bis über die Externseite. Oder aber die Externrippen verlieren an Schärfe, ihre Aufteilung und ihr Verlauf erscheinen ungeordnet, sie verschwinden ganz, während die Nabelrippen in alter Stärke bestehenbleiben. Oder aber die Nabelrippen verschwinden, während über die Ventralseite Externrippen ziehen, die nebeneinander auf Flankenmitte oder im ventralen Drittel der Flanke einsetzen.

Schließlich gibt es Formen, die, abgesehen von Anwachsstreifen, völlig glatt sind. Nur eine unruhige Wellung der Flanke oder der Externseite kann hier und dort an Rippen erinnern. Das Mengenverhältnis stark skulptierter zu schwach skulptierten Formen ist etwa 5 : 2.

Im ganzen ist die Variabilität der Art in der Skulptur so groß, daß kaum ein Stück dem andern gleicht. Eine Beziehung zwischen Berippung und Querschnitt besteht insofern, als zwar nicht alle, aber die meisten stark berippten Exemplare eine größere Windungsdicke besitzen. Andrerseits gibt es nur wenige glatte, dicke Zwergpolyptychiten.

Ungewöhnliche und bisher nicht beschriebene Berippung tritt bei wenigen noch kurz zu erwähnenden Exemplaren auf. In einem Fall (Taf. 27, Fig. 13) sind es schwach sichelförmige, runzelartige Rippen, die nach vorn und hinten mehr oder weniger sanft abflachen, vom Nabel über die Externseite laufen, indem sie stellenweise verschwinden und wieder auftauchen. Rippenteilungen sind nicht zu erkennen. Durch Hinzutreten von starken Anwachsstreifen wird der runzelartige Charakter der Rippen noch unterstrichen. Da es sich bei diesem unvollständig erhaltenen Exemplar um Teile der Wohnkammer handelt, wäre dieser Sonderfall als Altersberippung zu erklären, die zusammenhängend für die Art auf S. 507 besprochen wird.

Ein anderes Exemplar führt auf den beiden Seiten seiner Wohnkammer eine völlig verschiedene Skulptur (Taf. 27, Fig. 12). Die eine besitzt den Grundtypus der Dreierberippung mit starken Nabelrippen. Auf der andern Seite dagegen gehen, über der Nabelwand schwach beginnend und ohne dort die übliche Kommaform zu zeigen, Rippen aus, die ungeteilt oder höchstens zweigeteilt über die Externseite laufen.

Ein drittes Exemplar schließlich ist auf der einen Seite fast glatt, während die andere deutliche Nabel- und Externrippen trägt (Geol.-Paläont. Inst. der Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/16).

Feine, sichelförmige und skulpturparallele Anwachsstreifen sind häufig erhalten, meist nur auf Schalenresten. Auf dem Steinkern sind sie gewöhnlich erst in der Nähe der Mündung sichtbar. Hier kann der dorsale, an der Nabelwand gelegene Ansatz der Anwachsstreifen immer weiter hinter dem ventralen Teil zurückbleiben, so daß sie sich stärker nach vorn neigen als auf der übrigen Wohnkammer. Sie verlaufen der Mündung parallel.

Besonderes Interesse verdienen noch die Einschnürungen. Etwa 40 von 600 untersuchten Exemplaren, also 7%, tragen 1 bis 5 Einschnürungen auf der Wohnkammer. Allerdings handelt es sich nur um Steinkern-Einschnürungen bzw. innerliche Schalenverdickungen, denn auf erhaltene Schalenreste pausen sie sich nicht durch. Sie treten bei berippten und glatten, dicken und dünnen Formen auf und sind taxionomisch nicht verwertbar. Sie schneiden die Rippen nicht. Manchmal sind sie nur sehr schwach und kaum zu erkennen.

Auffällig ist, daß sie bei 4 Exemplaren, die 2, 3, 3 und 5 Einschnürungen auf der letzten erhaltenen Windung tragen, in einem Abstand von jeweils 50 bis 60° voneinander stehen. Bei einem anderen Exemplar dagegen besitzen 2 Einschnürungen einen Abstand von 100°.

Bei ausgewachsenen, normalwüchsigen Polyptychiten wurden meines Wissens außer der Mündungseinschnürung von *Polyptychites nucleus* keine Einschnürungen auf der Wohnkammer beobachtet. Wohl aber treten sie, wie die zum Vergleich freipräparierten Jugendwindungen zeigen, auf den Innenwindungen auf. Sie stellen wohl ein Relikt der Perisphincten-Ahnen dar.

Auf Einschnürungen auf Innenwindungen der Zwergart wird S. 513 eingegangen.

Besondere Altersmerkmale wie sekundäre Lobendrängung (s. S. 483), charakteristische Mündungsformen (s. S. 483 und 507), Skulpturveränderungen auf der Wohnkammer (s. S. 483 und 507) oder Altersevolution (s. S. 483 und 507) kommen bei 115 von etwa 600 untersuchten Exemplaren vor. Außerdem zeigt die Lobenlinie oft einen geringeren Differenzierungsgrad als die gleichgroßer Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten (s. Abb. 12, S. 509).

Beschreibung des Holotyps

Fundschicht: Unhorizontiertes Exemplar.

Maße: Dg = ca. 20 mm
Dv = 16 mm

$\frac{Wh}{Wd}$ = 1,2

$\frac{Wh}{D}$ = 44 %

$\frac{Wd}{D}$ = 38 %

$\frac{Nw}{D}$ = 28 %

La (Q = 10) = $\frac{1,7}{1,7}$ $\frac{1,7}{1,7}$ letzte Lobenlinie

$\frac{Q}{La}$ = 5,9

Die Wohnkammer ist nicht vollständig erhalten, so daß sie statt 7/8 nur etwa 3/4 der letzten Windung einnimmt. Die Mündung fehlt also. Der mündungsnächste Teil ist eingedrückt. Trotz dieser Mängel wurde das Exemplar als Holotyp gewählt, da die Abstände der letzten 4 Septen meßbar sind (s. oben) und der Septenabstand zur Unterscheidung der Zwergart von Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten diagnostisch wichtig ist. Außerdem nimmt das Stück skulpturell eine gute Mittelstellung ein.

Der Querschnitt ist hoch-oval. Von der verhältnismäßig schmal gewölbten Externseite senken sich die Flanken zur Internseite, indem sie fast parallel laufen. Die größte Windungsdicke wird etwas dorsal von der Flankenmitte erreicht. Von hier aus fallen die Flanken erst allmählich, dann plötzlich steiler, aber nicht senkrecht in den Nabel.

Der Nabel ist mäßig weit und ziemlich flach.

Die Skulptur ist nicht sehr deutlich ausgebildet. Sie setzt erst kurz vor Beginn der Wohnkammer ein, d. h. bei einem Durchmesser von ca. 11 mm, soweit sich dieser aus dem für die Art charakteristischen Zuwachsfaktor errechnen läßt. Am auffälligsten sind die Nabelrippen. Aber auch sie sind zu Beginn der letzten Windung noch so schwach, daß sich ihre Zahl pro Umgang nur ungefähr mit 20 angeben läßt. Oberhalb der Nabelwand treten sie schärfer hervor und biegen sich nach vorn. Zur Flankenmitte verschwinden die meisten von ihnen. Wenige ziehen, sich etwa in die Diametralrichtung zurücklegend und wenig deutlich, zur Externseite und setzen sich hier in einer der Externrippen fort.

Die Externrippen treten weniger deutlich hervor als die Nabelrippen. Sie beginnen flach auf der Flankenmitte, dort, wo sich die meisten Nabelrippen vollends verflachen, im allgemeinen ohne sich mit ihnen zu vereinen. An wenigen Stellen ist jedoch zu erkennen, wie sich jeweils etwa 4 Externrippen zur Flankenmitte hin locker bündeln, als wollten sie solcherart mit den Nabelrippen zusammenlaufen. Die vorderste Externrippe dieser Gruppe spannt sich jeweils stark, die hinterste schwächer zur Externseite hin nach vorn, um mit leichter Krümmung über sie hinwegzulaufen.

Da Schalenerhaltung vorliegt, sind Anwachslinien zu sehen, feine, leicht sichelförmig gebogene und etwa rippenparallele Streifen, die auf dem mündungsnahen Teil der Schale besonders deutlich werden. Auch auf den skulpturlosen Innenwindungen sind sie zu erkennen.

Einschnürungen sind nicht vorhanden.

Beschreibung des 1. Paratypoids

Fundschicht: Unhorizontiertes Exemplar.

Maße: Dg = 26 mm
Dv = 20 mm

$La\ (Q = 11{,}5) = \frac{2{,}2}{\text{letzte Lobenlinie}}$

$\frac{Wh}{Wd} = 1$

$\frac{Wh}{D} = 40\ \%$

$\frac{Wd}{D} = 40\ \%$

$\frac{Nw}{D} = 30\ \%$ $\qquad \frac{Q}{La} = 5{,}2$

Das Typoid gehört zu den größeren, dickeren und deutlich berippten Formen der Art.

Die Wohnkammer ist fast vollständig erhalten und nimmt gut $^7/_8$ des letzten Umgangs ein. Nur auf einer Seite fehlt ein Stück von ihrem mündungsnahen Teil. Die Innenwindungen dagegen sind durch Anlösen beschädigt.

Der Querschnitt ist breit-oval und dicker als der des Holotyps. Die Flanken verlaufen weniger parallel, sondern etwas gerundet, mit stärker ausgeprägter Nabelwand. Gegen Schluß der Wohnkammer führt eine plötzliche Zunahme der Windungshöhe zu einer meßbaren, anomalen Steigerung des Durchmessers (s. Abb. 10,1).

Die Skulptur tritt deutlich hervor und zeigt die für Polyptychiten typischen Kennzeichen. Wo sie auf den Innenwindungen einsetzt, ist infolge des Erhaltungszustands nicht zu sagen. Aus demselben Grunde läßt sich auf dem letzten Umgang die Zahl der Nabelrippen nur ungefähr mit 20 angeben. Sie sind weniger stark nach vorn geneigt als die des Holotyps. In Richtung der Flankenmitte werden sie eher schärfer statt flacher und spalten sich nach dem ersten Drittel der Flanke zunächst meist in 2 Rippen. Von diesen teilt sich die hintere extern von der Flankenmitte oder auch etwas früher ein weiteres Mal. Die vordere dagegen bleibt gewöhnlich ungeteilt. Doch kann sich vor sie eine Externrippe einschalten, die etwas auf sie zuläuft, ohne sich aber mit ihr zu vereinen. In derselben Weise treten gelegentlich hinter der hinteren Rippe Schaltrippen auf. Jeder Nabelrippe entsprechen 3—4 Externrippen.

So wie die einzelnen Rippenbündel einer Seite verschieden gestaltet sind, so ist auch die Skulptur der beiden Flanken nicht unbedingt symmetrisch. Die Rippen können sich auf beiden Seiten verschiedenen Rippenbündeln beigesellen.

Gegen Schluß der Wohnkammer werden die Nabelrippen schwächer, die Art ihrer Aufteilung in die Externrippen ist kaum erkennbar. Die Externrippen treten in unregelmäßigen Abständen und unregelmäßigen Bündeln auf. Einige wölben sich extern stärker heraus, besonders die vorletzte der erhaltenen Rippen. So unterstreicht die Skulptur das durch die gesteigerte Zunahme der Windungshöhe hervorgerufene anomale Bild des mündungsnahen Wohnkammerteils.

Das Exemplar ist als Steinkern erhalten; Anwachsstreifen sind nicht zu sehen.

Es scheint sekundäre Lobendrängung vorzuliegen, die aber auch nach Abpräparieren des wieder aufgeklebten letzten Teils der Wohnkammer wegen schlechter Erhaltung der Lobenlinie nicht meßbar war.

Einschnürungen sind nicht zu bemerken.

Beschreibung des 2. Paratypoids

Fundschicht: Unhorizontiertes Exemplar.

Maße: Dg = ca. 25 mm
Dv = ca. 20 mm La nicht meßbar

$\frac{Wh}{Wd}$ = 1,3

$\frac{Wh}{D}$ = 43 %

$\frac{Wd}{D}$ = 35 %

$\frac{Nw}{D}$ = ?

Die Wohnkammer ist fast vollkommen vorhanden, wenn auch schlecht erhalten.

Das Exemplar wird als Paratypoid gewählt, weil es zeigt, daß Skulpturabschwächung auch bei größeren Formen auftreten kann. Die Skulptur setzt etwa zu Beginn der Wohnkammer, also bei einem Durchmesser von ca. 14 mm, mit undeutlichen Externrippen ein. Erst nach dem ersten Drittel der Wohnkammer treten Nabelrippen hinzu, die sich mehr herausheben und sich in der Nähe der Mündung stärker nach vorn neigen. Nach dem ersten Drittel der Flanke, der Stelle größter Windungsdicke, verklingen sie oder sie laufen als flacher Wulst auf die Externrippen zu. Die Externrippen setzen etwa auf Flankenmitte ein und verbinden sich selten mit der Nabelrippe. Ventral neigen sie sich stärker nach vorn als bei Paratyp 1. Rippenteilungen kommen unter ihnen nicht vor. 4—5 Externrippen entfallen jeweils auf eine Nabelrippe.

Stellenweise sind Anwachsstreifen zu erkennen, Einschnürungen dagegen nicht.

Beschreibung des 3. Paratypoids

Fundschicht: Unhorizontiertes Exemplar.

Maße: Dg = ca. 20 mm
Dv = 16 mm La (Q = 10) = $\frac{1,6}{1,9}$ letzte Lobenlinie

$\frac{Wh}{Wd}$ = 1,1

$\frac{Wh}{D}$ = 44 %

$\frac{Wd}{D}$ = 42 %

$\frac{Nw}{D}$ = 28 % $\frac{Q}{La}$ = 6,3 bzw. 5,3

Das Typoid 3 ist wesentlich kleiner als 1, gehört aber auch zu den dickeren und deutlich berippten Formen.

Von der Wohnkammer fehlen nur wenige Millimeter. Der mündungsnahe Teil ist leicht eingedrückt.

Der Querschnitt entspricht dem des 1. Paratypoids.

Der Nabel ist mäßig weit und tiefer als beim Holotyp.

Die Skulptur setzt bereits auf der vorletzten Windung ein, und zwar bei einem Durchmesser von etwa 8 mm. Die Zahl der Nabelrippen ist mit 25 nur ungefähr anzugeben, da sie zum Beginn der Wohnkammer vorübergehend ziemlich verschwinden. Sie entsprechen denen des ersten Paratypoids. An der Teilungsstelle nach dem ersten Drittel der Flanke können sie sich leicht verbreitern, so daß oft nicht zu erkennen ist, wo die Externrippen beginnen und wie viele von ihnen sich unmittelbar von der Nabelrippe abspalten. Oft teilen sich zunächst 2 Externrippen ab. Diese spalten sich kurz darauf gewöhnlich ein zweites Mal. Die hinterste dieser 4 Externrippen, die jeweils einer Nabelrippe entsprechen, tritt manchmal allerdings als Schaltrippe hinzu, die hintere der beiden primären Externrippen bleibt dann also ungeteilt. Am Schluß der Wohnkammer ähnelt die Skulptur dem 1. Paratypoid mehr, indem sich die hintere primäre Nabelrippe ein zweites Mal teilt, die vordere dagegen einfach bleibt.

Anwachsstreifen sind besonders gut in der Region der Nabelrippen zu erkennen, wenn Schalenreste vorhanden sind. Erst am Schluß der Wohnkammer prägen sie sich auf den Steinkern durch und verleihen dem mündungsnahen Teil des Gehäuses dadurch ein besonderes Gepräge.

Es liegt sekundäre Lobendrängung vor.

Einschnürungen sind nicht zu bemerken.

Beschreibung des 4. Paratypoids

Fundschicht: 5,5 m über der Grenzbank.

Maße: Dg = 18 mm
Dv = 14 mm La nicht meßbar

$\frac{Wh}{Wd} = 1{,}2$

$\frac{Wh}{D} = 41\ \%$

$\frac{Wd}{D} = 35\ \%$

$\frac{Nw}{D} = 29\ \%$

Das Typoid ist deutlich berippt, aber schmal.

Die Wohnkammer ist vollständig erhalten. Sie nimmt etwa $^7/_8$ des letzten Umgangs ein.

Der Querschnitt unterscheidet sich insofern vom Holotyp, als die Flanken noch flacher sind. Sie bilden einen fast rechteckigen Querschnitt.

Der Nabel gleicht dem des Holotyps.

Im Unterschied zu diesem ist die Skulptur sehr deutlich ausgeprägt. Sie setzt auf den letzten Luftkammern ein, etwa bei einem Durchmesser von 9 mm. Auch bei diesem Exemplar schwächen sich die Nabelrippen wie bei Paratypoid 3 zu Beginn der Wohnkammer ab, um erst dann ihre endgültige Stärke zu bekommen. Sie sind schärfer als bei den anderen beschriebenen Exemplaren. Die Dichte ihrer Aufeinanderfolge entspricht etwa der des Holotyps. Die Externrippen sind weniger deutlich gebündelt als bei Paratypoid 3. Sie laufen auf die Nabelrippen und deren Zwischenräume zu und verschwinden, ohne sich untereinander oder mit den Nabelrippen zu verbinden. Wenn in Ausnahmefällen Externrippen aus Nabelrippen hervorgehen — besonders am Schluß der Wohnkammer — so sind es die mittleren der einzelnen „Bündel". Sekundäre Teilungsstellen sind sehr selten. Trotzdem stehen die Externrippen dichter als bei den anderen beschriebenen Formen, etwa 5 entfallen auf jede Nabelrippe. Erst kurz vor der Mündung erscheinen auf der einen Seite 2 Dreierbündel, wie sie für Paratypoid 1 charakteristisch sind, indem sich die hintere der beiden primären Externrippen ein zweites Mal teilt. Alle Externrippen neigen sich ventral stark nach vorn.

Die Mündung ist ziemlich gut erhalten. Vor einer schwachen Einschnürung treten noch etwa 3 undeutliche Externrippen auf, während die leicht trompetenförmig erweiterten Flanken und der Rand glatt zu sein scheinen.

Anwachsstreifen sind zwischen den Nabelrippen zu erkennen.

Beschreibung des 5. Paratypoids

Fundschicht: Unhorizontiertes Exemplar.

Maße: Dg = 18 mm
Dv = 14,5 mm

$La\ (Q = 8{,}5) = \frac{\text{letzte}}{1{,}5\ \text{Lobenlinie}}$

$\frac{Wh}{Wd} = 1{,}2$

$\frac{Wh}{D} = 44\ \%$

$\frac{Wd}{D} = 37\ \%$

$\frac{Nw}{D} = 28\ \%$ $\qquad \frac{Q}{La} = 5{,}7$

Das Typoid gehört zu den schmalen und schwach berippten Formen der Art.

Die Wohnkammer dürfte vollständig erhalten sein und nimmt wie üblich $^7/_8$ des Umgangs ein.

Querschnitt und Nabel entsprechen dem Holotyp.

Die Skulptur ist schwächer als die des Holotyps.

Nabelrippen treten überhaupt nur vereinzelt, ganz schwach und in unregelmäßigem Abstand auf. Von der Flankenmitte oder schon etwas mehr dorsal heben sich allmählich Externrippen hervor, die erst auf der Externseite deutlicher werden. Die Dichte ihres Auftretens entspricht der des Holotyps. Einige Millimeter vor der Mündung verschwinden auch sie.

Auf den Schalenresten sind Anwachsstreifen erhalten.

Die letzte Windung trägt 3 deutliche und 2 schwächere Einschnürungen, die sich ventral nach vorn biegen und den Externrippen parallel über die Ventralseite laufen. Sie liegen bei 30°, 110°, 180°, 240° und 310° des Umgangs, haben also einen recht regelmäßigen Abstand voneinander, der jeweils 60 bis 80° beträgt. An Stellen, wo die Einschnürungen teilweise mit Schalenresten bedeckt sind, zeigt sich, daß sie sich nicht auf die Schale durchpausen, sondern daß es sich lediglich um innere Schalenverdickungen handelt.

Beschreibung des 6. Paratypoids

Fundschicht: Unhorizontiertes Exemplar.

Maße: Dg = 17 mm
Dv = 13 mm — La (Q = 8) = ca. $\frac{1,5}{\text{letzte Lobenlinie}}$

$\frac{Wh}{Wd}$ = 1,3

$\frac{Wh}{D}$ = 45 %

$\frac{Wd}{D}$ = 36 %

$\frac{Nw}{D}$ = 26 % — $\frac{Q}{La}$ = 5,3

Das Typoid gehört zu den schmalen und schwach berippten Formen der Art.

Die Wohnkammer ist lediglich an der Mündung etwas beschädigt und nimmt fast einen Umgang ein.

Der Querschnitt erinnert mit seinen flachen Flanken an Paratypoid 4.

Der Nabel ist etwas enger als bei den anderen beschriebenen Formen.

Das Exemplar hat nur schwache Skulptur, aber nicht durch Fehlen der Nabelrippen wie Paratypoid 5, sondern durch Verschwinden der Externrippen. Lediglich eine undeutliche Wellung der Externseite und der ventralen Flankenteile bleibt zurück. Dagegen treten die Nabelrippen deutlich hervor. Sie setzen mit Beginn der Wohnkammer bei ca. 10 mm ein und halten etwa die gleiche Dichte wie die des Holotyps. Über der Nabelwand scharf, verflachen sie zur Flanke hin ganz allmählich und sind oft noch auf Flankenmitte als schwache Erhebungen zu erkennen. Nur zu Beginn der Wohnkammer setzen sie sich in Externrippen fort.

Anwachsstreifen sind besonders auf der 2. Hälfte der Wohnkammer gut erhalten.

Beschreibung des 7. Paratypoids

Fundschicht: Unhorizontiertes Exemplar.

Maße: Dg = 16 mm
Dv = 12 mm — La (Q = 7,5) = 1,3 letzte Lobenlinie

$\frac{Wh}{Wd}$ = 1,2

$\frac{Wh}{D}$ = 43 %

$$\frac{Wd}{D} = 37\ \%$$

$$\frac{Nw}{D} = 27\ \% \qquad \frac{Q}{La} = 5{,}8$$

Das Typoid gehört zu den schmalen, glatten Formen der Art.

Die Wohnkammer ist ziemlich vollständig erhalten.

Das Besondere dieses Exemplars ist, daß die Skulptur bis auf wenige Reste verschwunden ist. Nur eine undeutliche und unbestimmte Wellung der Flanken und gelegentlich auch der Externseite ist zurückgeblieben. Darüber legen sich, deutlicher in der vorderen Hälfte der Wohnkammer, leicht sichelförmig geschwungene Anwachsstreifen. Zur Mündung hin bleibt ihr dorsaler Ansatz immer weiter hinter dem ventralen Teil zurück, so daß sie sich hier stärker nach vorn neigen. Zu Beginn der vorderen Wohnkammerhälfte befindet sich eine schwache, den Anwachsstreifen etwa parallellaufende Einschnürung.

Differentialbeschreibung

Die Zwergart braucht nur gegen die gleichzeitig und in denselben Geoden vorkommenden Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten abgegrenzt zu werden. Andere Ammoniten, mit denen sie sonst zu verwechseln wäre, treten nicht auf.

Als durchgreifender Unterschied ist die primäre Lobendrängung dargestellt. Der Septenabstand beträgt 50—60% des für gleichgroße Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten charakteristischen Lobenabstands. Die Ergebnisse von 280 Messungen sind in Abb. 4—6 aufgezeichnet. Leider kann man ihnen nicht in einem einfachen Zahlenverhältnis genaue Gestalt geben, sondern man müßte auf Funktionen zurückgreifen, da es sich, graphisch gesehen, um Flächen handelt, die von verschiedenen Kurven begrenzt werden.

Zum Bestimmen ist es daher das einfachste, die für La und Q gemessenen Werte mit Abb. 6, 7 oder 9 zu vergleichen. Anderenfalls gilt als Richtschnur das Verhältnis $\frac{Q}{La}$:

Tabelle 4

	$\frac{Q}{La}$
Polyptychites pumilio n. sp.	> 4
Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten	< 4

Da $\frac{Q}{La}$ mit einem Fehler von $\pm$ 8% belastet ist, sind erst Werte unterhalb 3,6 und oberhalb 4,4 eindeutig. Bei Q = 7 sei auf jeden Fall eine der genannten Abbildungen zu Hilfe genommen, soweit dann überhaupt noch eine Entscheidung möglich ist.

Die Trennung von Zwergart und Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten wird zunächst dadurch erleichtert, daß ein Teil der kleinen Ammoniten von vornherein leicht als Jugendwindungen großer Polyptychiten erkannt werden kann. Es handelt sich um Innenumgänge und Jugendexemplare von *Polyptychites marginatus* Roemer und verwandten Arten. (Eine einzige Ausnahme von dieser Regel wurde S. 490 besprochen.) Sie sind außerordentlich breitrückig, involut, mit tiefem Nabel versehen,

stets stark berippt, so daß eine Verwechslung mit *Polyptychites pumilio* ausgeschlossen ist. Die relativen Windungsdicken als zuverlässiges Kriterium verhalten sich wie folgt:

Tabelle 5

	$\frac{Wd}{D}$
Polyptychites pumilio n. sp.	< 51
Jugendwindungen von *Polyptychites marginatus* und verwandten Arten	> 51

Eine weitere Möglichkeit, die Zwergart von Jugendwindungen zu unterscheiden, ergibt sich daraus, daß letztere bei den in Frage kommenden Durchmessern immer deutlich berippt sind. Stets sind Nabel- und Externrippen vorhanden, die Verbindung zwischen beiden auf der Flanke bleibt erhalten. Skulpturarten und Skulpturstärke, wie sie für den Holotyp und die Paratypoide 2, 5, 6 und 7 beschrieben wurden, kommen unter Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten nicht vor.

Schmale Formen gehören auch meist zur Zwergart:

Windungsquerschnitt von $\frac{Wh}{Wd} > 1{,}2$ und Windungsdicken von $\frac{Wd}{D} < 38\,\%$ besitzt nur *Polyptychites pumilio* (s. Abb. 27 u. 29).

Auch die Besonderheiten auf der Wohnkammer (s. S. 507) ermöglichen eine Entscheidung. Leider treten sie nur bei etwa $^1/_5$ der Zwergammoniten auf. Auf Wohnkammern von Jugendexemplaren normalwüchsiger Polyptychiten wurden abnorme Berippung, Skulpturverlust, erweiterte Mündung, Querschnittsveränderungen, Schlußevolution nicht beobachtet.

Die sekundäre Lobendrängung ist ebenfalls ein wichtiger Hinweis darauf, daß das Exemplar ausgewachsen ist.

Schließlich zeigt die Lobenlinie von *Polyptychites pumilio* oft einen geringeren Zerschlitzungsgrad als die Lobenlinie gleichgroßer Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten (s. Abb. 12), ein Merkmal allerdings, das für den praktischen Gebrauch keinen Nutzen hat.

3. Anhang: „Halbzwerge"

Unter dieser Bezeichnung soll eine Gruppe von Polyptychiten vorläufig zusammengefaßt werden, die ausgewachsen sind und in ihrer Größe eine Mittelstellung einnehmen zwischen normalwüchsigen und zwerghaften Polyptychiten. Da auch ihr Septenabstand zwischen beiden Gruppen vermittelt, kommen sie als phylogenetisches Bindeglied in Betracht. Nur deshalb interessieren sie im Rahmen dieser Arbeit. Für eine endgültige Bearbeitung liegt viel zuwenig Material vor. Ob sie sich überhaupt als geschlossene Gruppe gegenüber normalwüchsigen Polyptychiten erweisen werden, ist ungewiß. Die Frage kann wohl nur im Rahmen einer Neuuntersuchung der ganzen Gattung *Polyptychites* geklärt werden. Eine Identifizierung mit einer der bekannten Arten gelingt vorläufig nicht, obwohl zu dieser Gruppe ein Exemplar gerechnet wird, das durch v. Koenen als Jugendform von *Polyptychites euomphalus* v. Koenen, bestimmt wurde (v. Koenen 1902, S. 118; Taf. 55, Fig. 5a, b). Diese Bestimmung erscheint völlig willkürlich.

Die Abgrenzung der Gruppe gegen die Zwergpolyptychiten ist vielleicht auch nur vorläufig: Das kleinste Exemplar zeigt bereits Lobenabstände, die nicht in das von Zwergpolyptychiten gewohnte Bild passen (s. Abb. 9a).

Zahl der vermessenen Exemplare: 9

Maße: Dg = 30—50 mm
Dv = 25—40 mm

$\frac{Wh}{Wd}$ = 0,9— 1,2

$\frac{Wh}{D}$ = 38—45 %

$\frac{Wd}{D}$ = 36—44 %

$\frac{Nw}{D}$ = 26—39 %

Verglichen mit den Maßen der Zwergpolyptychiten, ist lediglich die Variationsbreite der relativen Nabelweite nach größeren Werten verschoben.

Abweichend von den Zwergpolyptychiten besitzen 2 Exemplare eine Wohnkammer von nur $^2/_3$ Umgang, wobei allerdings nicht mit völliger Sicherheit festzustellen ist, ob es sich bei dem jüngsten Wohnkammerteil wirklich um die Mündung handelt.

Die Altersmerkmale der Wohnkammer äußern sich verschieden. Die Rippen werden schwächer oder sie teilen sich ungeordnet. Extern biegen sie sich stärker vor. Anwachsstreifen treten deutlich heraus. Die Externseite kann sich abflachen, so daß ein fast rechteckiger Mündungsquerschnitt entsteht. — Der Rand der Mündung ist leicht sichelförmig geschwungen (s. Taf. 28, Fig. 6).

Zum Verhalten der Lobenlinie sei auf S. 490 und 491 und die Abbildungen 8 und 9 verwiesen.

Besonders auffällig ist die Skulptur (Taf. 28, Fig. 4; 5). Die Nabelrippe spaltet sich auf oder nach dem 1. Drittel der Flanke in 2 Externrippen, von denen die vordere stets einfach bleibt, während sich die hintere noch einmal teilt, so daß 3 Externrippen über die Ventralseite verlaufen. Diese dreigeteilte Skulptur mit stark hervortretenden Rippen ist bei 4 „Halbzwergen" mit großer Regelmäßigkeit vertreten. An sie schließen sich 3 Polyptychiten eng an, die ihrer Größe wegen (6—8 cm Durchmesser) nicht mehr als „Halbzwerge" bezeichnet werden können; alle 3 aus den Bückeburger Unteren Polyptychiten-Schichten, einer aus Lage 4 (s. S. 476). Sie zeigen die gleiche regelmäßige und scharfe Dreierberippung. Unter den durch v. Koenen beschriebenen Arten tritt diese Dreierberippung etwa bei *Polyptychites karpinskii* v. Koenen und *Polyptychites stillei* v. Koenen auf. Bei den Zwergpolyptichiten kommt sie nur noch vereinzelt vor (s. S. 495).

Diese Berippung ist wahrscheinlich der Grundtyp der Polyptychitenskulptur. Er ähnelt außerordentlich der Berippung von *Dorsoplanites dorsoplanus* (Michalski). Arkell (1950) leitet die Holcostephanidae und damit die Polyptychiten auch von Dorsoplanitinae ab.

Bei 2 Exemplaren mit schlechter Skulpturerhaltung scheint die Zahl der Rippen etwas zahlreicher zu sein. Auch bei den „Halbzwergen" ist die Neigung zu Skulpturverlust vorhanden. Bei einem Exemplar wird die Verbindung zwischen Nabel- und Externrippen undeutlich, ein anderes, ohne Wohnkammer erhaltenes ist bei einem Durchmesser von 23 mm noch völlig glatt.

V. Wachstum und Bau des Gehäuses

1. Wohnkammer

Wie bei normalwüchsigen Polyptychiten nimmt die Wohnkammer etwa $^7/_8$ des letzten Umgangs ein, selten weniger, meist etwas mehr (300—350°, gemessen vom letzten Mediansattel bis zur Mündung).

Bei der größeren Zahl der zur Zwergart gehörenden Ammoniten setzt die Wohnkammer in Skulptur, Querschnitt, Nabelweite und Windungsspirale die von den Luftkammern eingeleitete Entwicklung fort. Bei etwa 70 von den 600 untersuchten Exemplaren weist sie in diesen Eigenschaften mehr oder weniger auffällige Besonderheiten auf.

Zunächst einmal erfährt bei 16 der untersuchten Ammoniten die Zunahme des Durchmessers zur Mündung des Gehäuses hin eine abnorme Steigerung. Es wurde versucht, diese Verhältnisse graphisch darzustellen (s. Abb. 10). Teilweise beruht das plötzliche Anwachsen des Durchmessers darauf, daß die Wohnkammer evolviert, d. h. die durch die Innenwindungen gegebene Spirale verläßt; teilweise aber nimmt nur die Windungshöhe am Schluß der Wohnkammer ungewöhnlich zu.

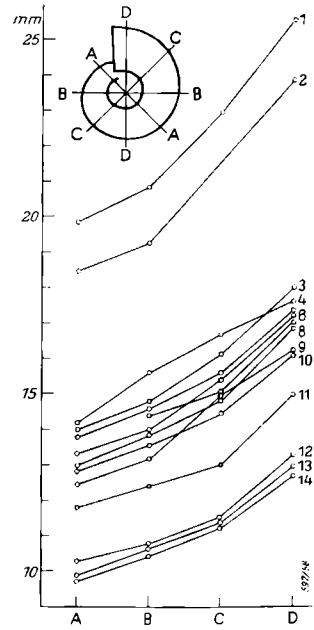


Abb. 10. Altersevolution bei Zwergpolyptychiten.
Das Einzelexemplar wurde gemäß der Zeichnung in 8 Teile unterteilt und die Durchmesser AA, BB usw. gemessen. Bei normalem Wachstum müßten sich knickfreie Kurven ergeben. Stattdessen nimmt der Durchmesser jeweils am Schluß abnorm zu.

1 = 1. Paratypoid (Taf. 26, Fig. 2).
4 = Exemplar Taf. 27, Fig. 10.
11 = Exemplar Taf. 27, Fig. 8.
12 = Exemplar Taf. 27, Fig. 9.

Auffällig sind ferner Skulpturveränderungen. Die Rippenaufteilung wird ungeordnet, die Rippen stehen enger, biegen sich extern weit nach vorn, fallen vorn steiler ab als hinten, werden schwächer und gehen in Wellen oder Runzeln über, die von starken Anwachsstreifen überprägt werden. Andere Exemplare werden am Schluß der Wohnkammer völlig glatt. Derartige Veränderungen treten selten schon zu Beginn der Wohnkammer auf, meist machen sie sich erst auf ihrem letzten Drittel oder wenige Millimeter vor der Mündung bemerkbar (s. dazu auch Taf. 27, Fig. 1—3, 5—7, 10).

Die Mündung kann leicht trompetenförmig erweitert sein oder aber — nur bei einem Exemplar — ein wenig eingezogen. Ihr Rand biegt überm Nabel nach vorn, schwingt sich auf Flankenmitte leicht zurück und wölbt sich zur Externseite am weitesten vor (s. Taf. 27, Fig. 4, 7, 9). Unter normalwüchsigen Polyptychiten sind Mündungen bisher nur von *Polyptychites nucleus* (Roemer) bekanntgeworden.

Zu einer taxionomischen Gliederung sind die Verhältnisse an Wohnkammer und Mündung nicht zu gebrauchen. Die mündungsnahen Wohnkammerteile sind viel zu selten erhalten, und ihre Ausbildung läuft anderen etwa zur Aufteilung verwendbaren Eigenschaften nicht parallel.

Dagegen sind die erwähnten Besonderheiten der Wohnkammer wichtig als Hinweis darauf, daß diese Ammoniten ausgewachsen sind (s. S. 483).

Einschnürungen s. S. 497.

2. Lobenlinie

Auf die angustisellate Prosutur folgt eine quinquelobate Primärsutur, deren 5. Lobus, U_{II}, allerdings sehr schwach ausgebildet ist (s. Abb. 11). Am tiefsten ist der Externlobus, der bereits einen schwachen Mediansattel trägt. Im Laufe des ersten Umgangs erfolgt lediglich eine Vertiefung der bereits vorhandenen Lobenelemente. Im 2. Umgang, beim Durchmesser von 2 mm, ist ein deutlicher U_{III} vorhanden, der kurz darauf durch Lobenspaltung aufgegliedert wird. Während der 3. Windung beginnen Sättel und Loben sich zu differenzieren. Der endgültige Differenzierungsgrad ist weniger kompliziert als der gleichgroßer Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten (s. Abb. 12). Der Lateral-lobus ist triaenid oder dicranid, oder aber er besitzt zahlreichere kleine Zacken, die eine Klassierung nicht erlauben. Die Sättel sind gewöhnlich bipartit.

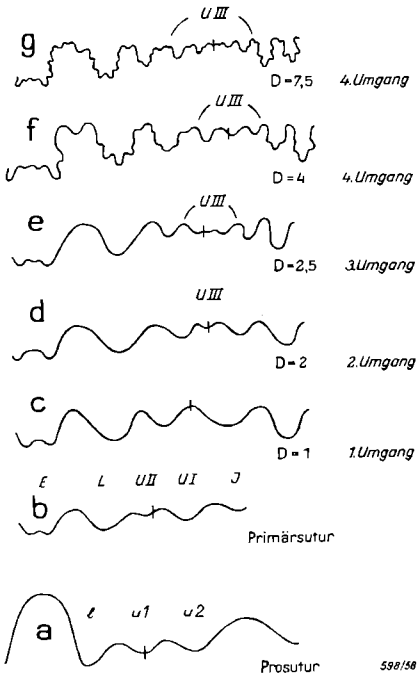


Abb. 11. Ontogenie der Lobenlinie bei *Polyptychites pumilio*.
Lobenbezeichnung nach Schindewolf.
D = Durchmesser (in mm) des Polyptychiten an der Stelle der betreffenden Lobenlinie.

Im ganzen ist die Ausbildung der Lobenlinie ziemlichen Schwankungen unterworfen, wie ein Vergleich der auf Abb. 13 dargestellten Loben zeigt. Taxionomisch zu weiterer Aufteilung der Zwergart ist sie nicht zu verwenden.

Die Lobenlinie ist gewöhnlich leicht aszendent, eine Eigenschaft, die sowieso nicht auf *Polyptychites ascendens* v. Koenen beschränkt ist, sondern auch bei anderen Arten der Gattung vorkommt.

Bei einem Exemplar tritt eine Unregelmäßigkeit in der Lage des Externlobus auf (Geol.-Paläont. Inst. der Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/25). Dieser rückt etwa von der neuntletzten Lobenlinie an ganz allmählich etwas auf die eine Seite, wodurch der Externsattel der anderen Seite gedehnt wird. Bei der viertletzten Lobenlinie liegt dann die eine der beiden den Mediansattel begrenzenden Spitzen des Externlobus fast auf der Mitte der Externseite. Die drittletzte Lobenlinie rückt plötzlich wieder in die Normallage zurück, die von den letzten Lobenlinien beibehalten wird. Diese Erscheinung bleibt eine Ausnahme und wird nicht zur Regel wie bei der Gattung *Platylenticeras* (s. Kemper 1955).

Die Septen sind von Anfang an nach vorn gewölbt.

Bei einigen pyritisierten Steinkernen läuft ein schwarzes Band über die Externseite. Es ist etwas breiter als der Mediansattel und zieht manchmal ohne Unter-

brechung über die Externloben hin. In andern Fällen aber setzt es jeweils in einiger Entfernung vom letzten Externlobus neu ein und zieht dann an den nächsten heran (s. Abb. 14). Bei jedem Neueinsetzen werden anscheinend die beiden seitlich des Mediansattels gelegenen Hauptzacken des Externlobus vereinfacht und näher aneinanderliegend nachgezeichnet. Daher möchte ich das schwarze Band nicht auf ein besonderes Organ zurückführen, wie es Kessler (1923) auf Grund von Beobachtungen an jurassischen Ammoniten tut, sondern der Gedanke an „Schleppstreifen" im Sinne John's (1909) liegt näher. Auch auf den Flanken laufen auf die einzelnen Zacken der Loben und

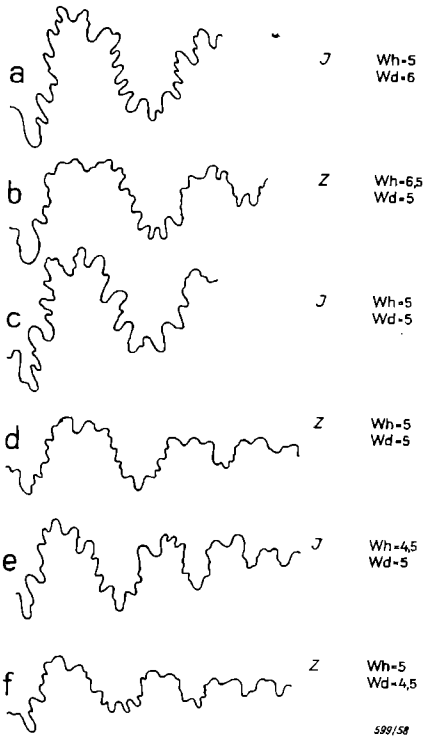


Abb. 12. Vergleich der Lobenlinien jeweils gleichgroßer Exemplare von Zwergpolyptychiten und Jugendexemplaren normalwüchsiger Polyptychiten.
J = Jugendwindung.
Z = Zwergpolyptychit.

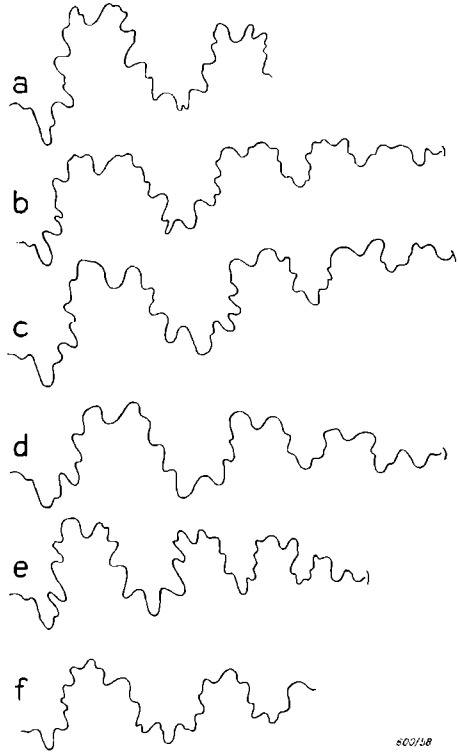


Abb. 13. Variabilität der Lobenlinie bei *Polyptychites pumilio.*

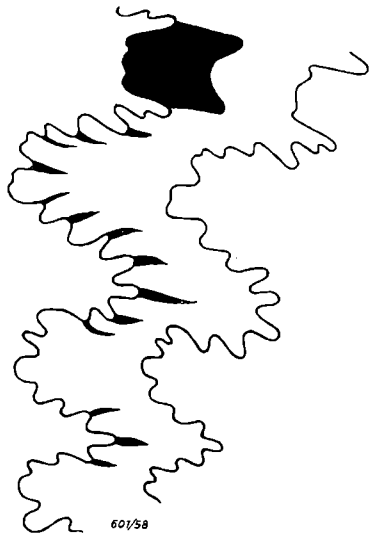


Abb. 14. „Schleppstreifen" der Lobenlinie. Vergr. 20 ×.
(Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/17.)

Sättel schwarze Streifen zu. In den Sätteln biegen sie, mehr von der Mitte kommend, nach außen auf die Zacken zu. Oft zeigen sie sich sogar als Vertiefungen des Steinkerns, deren Tiefe zu den einzelnen Zacken hin zunimmt. Sie sind sicher beim Vorrücken des Tieres in der Wohnkammer und beim Einbau eines neuen Septums entstanden. Sie stellen vielleicht Spuren des immer langsamer vorrückenden Haftmuskels dar, der dann schließlich nach Bildung eines neuen Septums vorläufig an Ort und Stelle stehen-

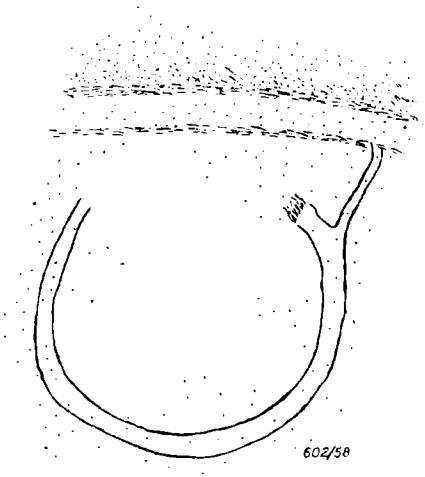


Abb. 15. Haltelamelle des Siphos zur Anheftung an der Externseite. Vergr. 160 ×. Der Sipho ist extern leider nicht vollständig erhalten. (Geol.-Paläont. Inst. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/18.)

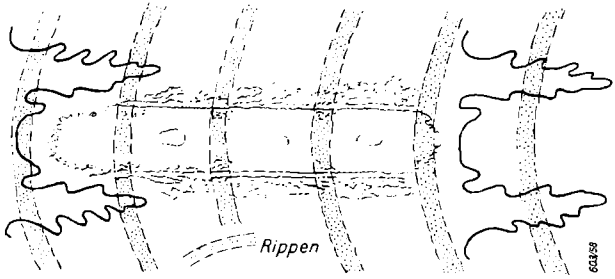


Abb. 16. Eindrücke der Halteorgane des Siphos auf dem Steinkern eines normalwüchsigen Polyptychiten. Vergr. 10 ×. (Geol.-Paläont. Inst. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/19.)

bleibt. Darauf deutet auch hin, daß die von den einzelnen Loben umfahrenen Flächen gerade der letzten Lobenlinie völlig schwarz sein können.

3. Sipho

Das obere Viertel der Anfangskammer wird durchschnitten vom 0,3 mm langen, sehr schlanken Prosipho. Seine Ansatzstelle am Blindsack des Siphos verdickt sich leicht wurzelartig. Der Hohlraum des Siphos schließt sich gegen den Prosipho ab (s. auch Abb. 18).

In der ersten Kammer verengt sich der Blindsack auf den Durchmesser des eigentlichen Siphos, der in den ersten Kammern $^1/_3$ der Mündungshöhe beansprucht. Da der Sipho später langsamer an Umfang zunimmt als die Kammern wachsen, reduziert sich das Verhältnis allmählich auf $^1/_5$. Eine Windung lang behält der Sipho seine mediane Lage. Dabei erweitert er sich jeweils beim Durchtritt durch ein Septum

ein wenig, während er sich später an diesen Stellen leicht einschnürt. In der 2. Windung nähert er sich der Externseite. Seine endgültige Stellung erreicht er erst am Anfang der 3. Windung (s. Taf. 28, Fig. 1).

Der Sipho wird durch Haftlamellen an der Externseite festgehalten, wie es vor allem von Grandjean (1910) und Hölder (1954) dargestellt wurde (s. Abb. 15). Diese Halteorgane können Spuren auf dem Steinkern hinterlassen, denn als solche sind wohl die auf Innenwindungen eines normalwüchsigen Polyptychiten angetroffenen Strukturen auf der Externseite zu deuten (s. Abb. 16). Sie unterscheiden sich etwas von den durch Hölder angegebenen Möglichkeiten der Siphoanheftung. Es handelt sich um ein Band, das nicht ganz so breit ist wie die Mediansättel und stets vor diesen aufhört. Es wird auf jeder Seite eingefaßt durch eine verhältnismäßig scharf begrenzte, wie geritzt erscheinende Furche, der stellenweise nach außen hin eine zweite parallel läuft. An sie schließen sich außerordentlich unregelmäßig geformte, sich hin- und herschlängelnde, sich verbreiternde und wieder verengende, aufhörende und wieder neu einsetzende Rillen an, die im ganzen aber ebenfalls der Richtung des Bandes folgen, nach rückwärts oft leicht divergierend. In den Bereich des Bandes dringen diese Strukturen nur an bestimmten Stellen, und zwar erstens dort, wo Rippen das Band kreuzen und zweitens dort, wo das Band vor dem Mediansattel aufhört. Hier nähern sich die feinen Rillen einander in U- oder V-Form, deren geschlossene Seite dem Mediansattel zugekehrt ist und auch nicht an die Lobenlinie heranreicht. Die Ovale, die zwischen den Rippen im Innern des Bandes auftreten können, werden durch das Durchscheinen des Siphos hervorgerufen.

An anderen Exemplaren veranlaßt der Sipho eine schmale, leistenartige Erhebung auf der Externseite. Da diese in die Wohnkammer hineinreichen kann, bis zu 1/4 ihrer Länge, ist auch vom Sipho zu vermuten, daß er erst in der Wohnkammer sein Ende gefunden hat. Dasselbe vermutet Hölder (1954) auf Grund seiner Beobachtungen an Perisphincten.

Ein auffallendes Verhalten zeigen die Siphonaltrichter, da sie ontogenetisch erst sehr spät ihren retrosiphonaten Charakter verlieren. Noch am Anfang der 4. Windung, d. h. bei einem Durchmesser von 4 mm, kann der nach rückwärts gerichtete Teil des Trichters größer sein als der nach vorn gerichtete. Im Laufe der 4. Windung verschiebt sich das Verhältnis zugunsten eines prosiphonaten Charakters des Trichters. Immerhin ist bis zu einem Durchmesser von 6 bis 7 mm ein rückwärts gerichtetes Häkchen zu beobachten. Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten verhalten sich ebenso.

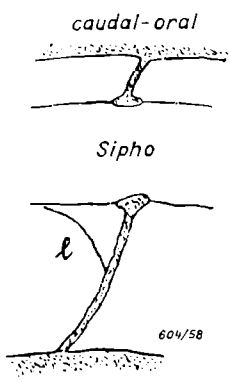


Abb. 17. Verbindungsligament l zwischen Sipho und Septum. Das betreffende Exemplar hat hier den Durchmesser von ca. 2 mm. Vergr. 130 ×. (Geol.-Paläont. Inst. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/8.)

Diese Beobachtung, die an Medianschnitten von 3 Zwergpolyptychiten und Jugendwindungen von 3 normalwüchsigen Polyptychiten gemacht wurde, steht im Widerspruch zu allen sonstigen daraufhin untersuchten Jura- und Kreideammoniten,

bei denen das retrosiphonate Stadium gar nicht erst angelegt wird, sondern wo sich der prosiphonate Charakter der Siphonaltrichter schon im Laufe der ersten Windung aus einem Übergangsstadium entwickelt (s. Branco 1879/1880 und Schindewolf 1920, 1950).

An zahlreichen Septen ist das bereits von Grandjean (1910) beschriebene Ligament zu sehen, das als weitere Verbindung zwischen Septum und Sipho dient (s. Abb. 17). Es spaltet sich oft bereits erheblich unterhalb des Siphonaltrichters von der Rückseite des Septums ab und zieht, sich nach rückwärts biegend, auf den Sipho zu.

4. Ontogenie

Die Anfangskammer besitzt plump-spindelförmige Gestalt. Messungen an 4 Diametralschnitten ergaben folgende Maße (in mm):

Tabelle 6. Maße der Anfangskammer

	1. Expl.	2. Expl.	3. Expl.	4. Expl.
Höhe	0,5	0,4	0,4	0,4
Breite	0,6	0,5	0,6	0,5

Der mediane Durchmesser beträgt 0,5 mm.

Die erste Windung legt sich mit bananenförmigem Querschnitt um die Anfangskammer, deren Breite sie kaum übertrifft. Die Windungshöhe beträgt weniger als die halbe Windungsdicke.

Am Schluß des ersten Umgangs liegt eine Einschnürung, die bei allen 5 der daraufhin untersuchten Exemplare an derselben Stelle auftritt. Diese Beobachtung hat auch Grandjean (1910) an zahlreichen Gattungen von Ammoniten und Goniatiten

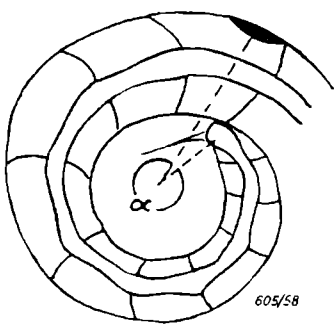


Abb. 18. Einschnürung am Schluß der ersten Windung bei einem Polyptychiten. $\alpha = 340°$. Auch der Prosipho ist erhalten. Vergr. 40 ×.
(Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/8.)

gemacht. Er deutet sie als Mündungsspur aus demjenigen ontogenetischen Entwicklungsstadium des Tieres, wo das ursprünglich luftkammerlose Gehäuse in das septentragende Gehäuse übergeht. Die Lage der Einschnürung bezeichnet er durch den Winkel α, d. h. den Winkel zwischen der Mitte der Berührungsfläche der Siphoanfangsblase mit der Anfangskammer und der Mitte der Einschnürung (s. Abb 18).

Grandjean schreibt, daß die Größe dieses Winkels vom Paläozoikum bis zur Kreide abnimmt. Er mißt bei:

Goniatites listeri W. Martin:
$\alpha = 375°$

Hildoceras bifrons (Brug.):
$\alpha = 270°$.

Der Befund an einem Medianschnitt bei *Polyptychites pumilio* widerspricht der Behauptung:

Polyptychites pumilio n. sp.:
$\alpha = 340°$.

Auf den übrigen Windungen können weitere Einschnürungen auftreten, ohne daß eine gesetzmäßige Abfolge festzustellen ist. Die auf der Wohnkammer vorkommenden Einschnürungen wurden auf S. 497 beschrieben.

Die weitere Entwicklung wird veranschaulicht durch die Abbildungen 19—24.

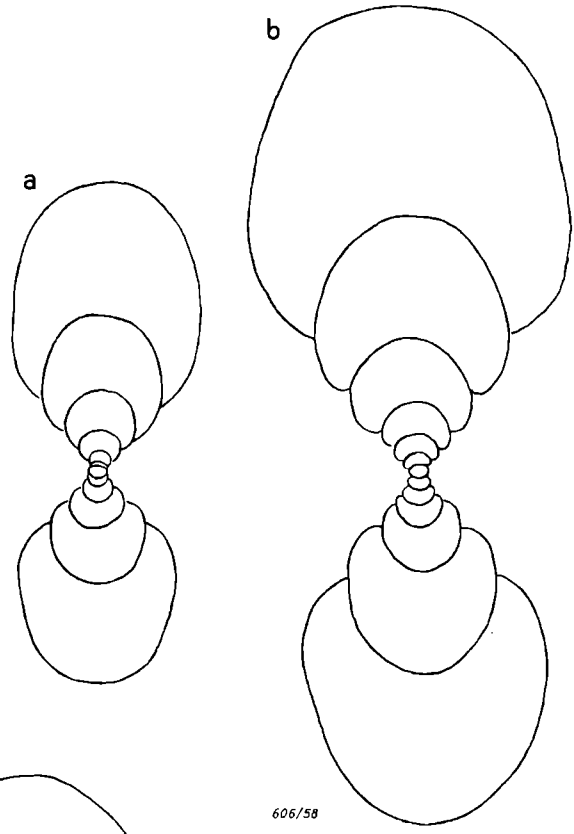


Abb. 19. Querschnitt a) eines schmalen, glatten, b) eines dicken, deutlich berippten Zwergpolyptychiten. Vergr. 10×.
(Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/20 und Ce 1119/21.)

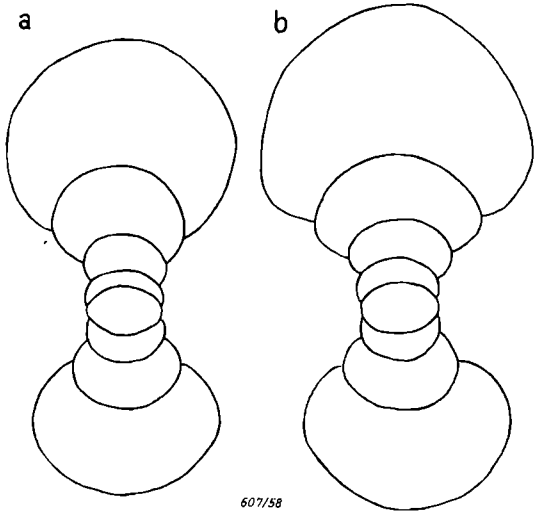


Abb. 20. Querschnitt der Innenwindungen a) eines schmalen, glatten, b) eines dicken, deutlich berippten Zwergpolyptychiten. Vergr. 40×.
(Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/20 und Ce 1119/22.)

Der anfangs bananenförmige Querschnitt wird in der 2.—4. Windung rund, später breit- oder hoch-oval, wobei sich die Stelle größter Dicke von der Flankenmitte nach dorsal verschiebt. Das Verhältnis $\frac{Wh}{Wd}$ vergrößert sich also, und zwar von 0,4 auf der 1. Windung erst schnell, dann lang-

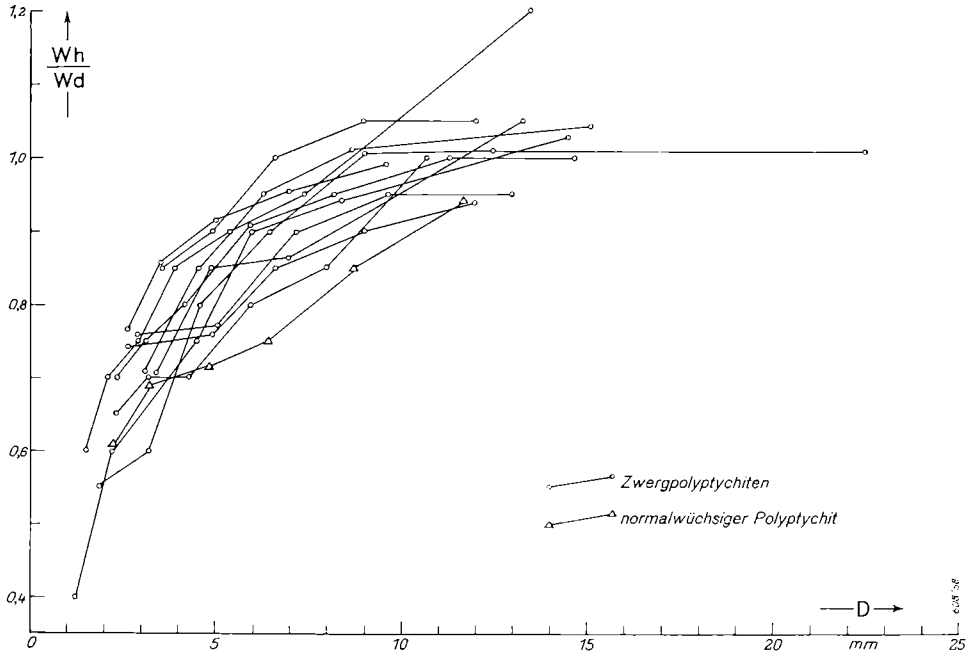


Abb. 21. Entwicklung des Querschnittsverhältnisses.

sam in den für ausgewachsene Exemplare der Art charakteristischen Spielraum von 0,8 bis 1,4.

Die Nabelweite besitzt ihr Maximum gleich bei den ersten Windungen mit über 80 %. Sie nimmt dann ziemlich schnell ab und steigt ab 8—9 mm Durchmesser auf den Durchschnitt von 26 bis 27 % langsam wieder an.

Der Zuwachsfaktor des Durchmessers beträgt für die 2. Windung 1,7 bis 1,8. Der Faktor steigt auf 1,9 bis 2 zwischen etwa 4 und 12 mm Durchmesser und fällt dann auf den durchschnittlichen Zuwachsfaktor der letzten Windung von 1,8.

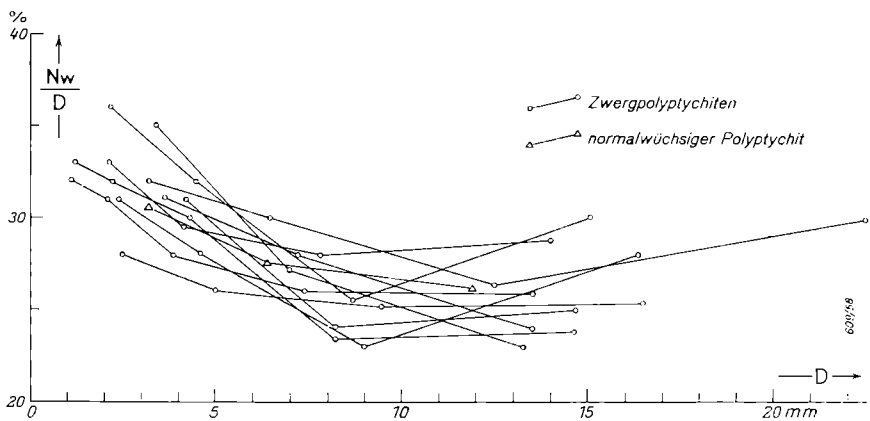


Abb. 22. Entwicklung der relativen Nabelweite.

Die Entwicklung dieser Eigenschaften erfolgt kontinuierlich. Abrupte Änderungen in den Dimensionen, wie sie z. B. von Westermann (1954) für Otoitidae geschildert werden, treten nicht auf.

Bis zum Durchmesser von mindestens etwa 7 mm, d. h. bis zur 4. Windung, bleibt das Gehäuse glatt, wenn es nicht überhaupt skulpturlos bleibt. Durchschnittlich tritt die Berippung bei 10 mm Durchmesser auf, also auf der 5. Windung, bei

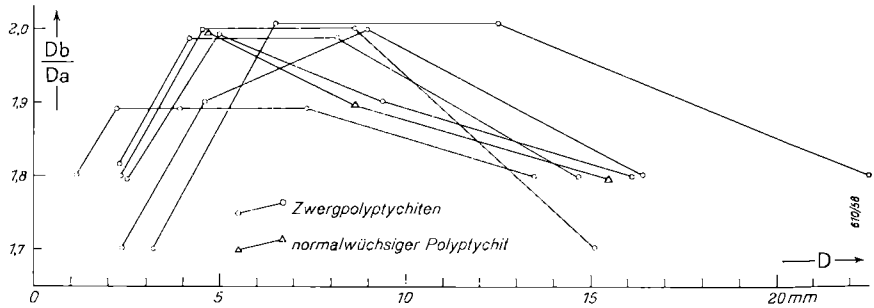


Abb. 23. Entwicklung des Zuwachsfaktors.

skulpturschwachen Formen noch wesentlich später. Nabel- und Externrippen können gleichzeitig oder nacheinander beginnen, wobei die Flanken zunächst glatt bleiben oder nur einzelne Rippen über sie hinwegsetzen. Eine halbe Windung später ist die Verzweigung der Nabel- in die Externrippen deutlich, wenn nicht die Skulptur wieder abgebaut wird, um zu den in der Speziesbeschreibung geschilderten Berippungsmodi zu führen.

5. Über die Möglichkeit einer taxionomischen Auswertung des ontogenetischen Ablaufs

Besonders die große Variationsbreite der Skulptur der Zwergpolyptychiten legt den Gedanken nahe, daß es sich hier um mehrere Arten oder wenigstens Unterarten handelt. Da die Berippungsformen und die Ausbildung der Wohnkammer keine Handhabe boten, irgendwo klare Trennungsstriche zu ziehen, wurde auf 2 anderen Wegen eine taxionomische Aufgliederung versucht, nämlich durch Variationsstatistik (s. S. 518) und durch Vermessung der ontogenetischen Entwicklung.

Zum Studium der Ontogenie wurden etwa 100 Diametralschnitte angefertigt. Von ihnen erwiesen sich nur 41 als wenigstens teilweise vermeßbar. Exemplare, die bis zur Anfangskammer einwandfrei erhalten sind, kommen nur äußerst selten vor. Die bereits genannten Maßverhältnisse der Anfangskammern wurden in die Abb. 21—24 daher nicht mehr eingetragen.

Gemessen wurde mit dem Meßokular, soweit möglich jede halbe Windung. Die den Gehäusebau des Ammoniten bestimmenden Maßverhältnisse sind das Querschnittsverhältnis und die relative Nabelweite. Für die vorliegenden Diagramme wurde der Zuwachsfaktor hinzugenommen, ferner die relative Windungsdicke, weil sie ein beachtenswertes Verhalten zeigt. Die zur Darstellung gebrachten Kurven bringen der Übersichtlichkeit halber eine charakteristische Auswahl, die jeweils auch die Formen enthält, die sich in ihrem äußeren Habitus extrem gegenüberstehen.

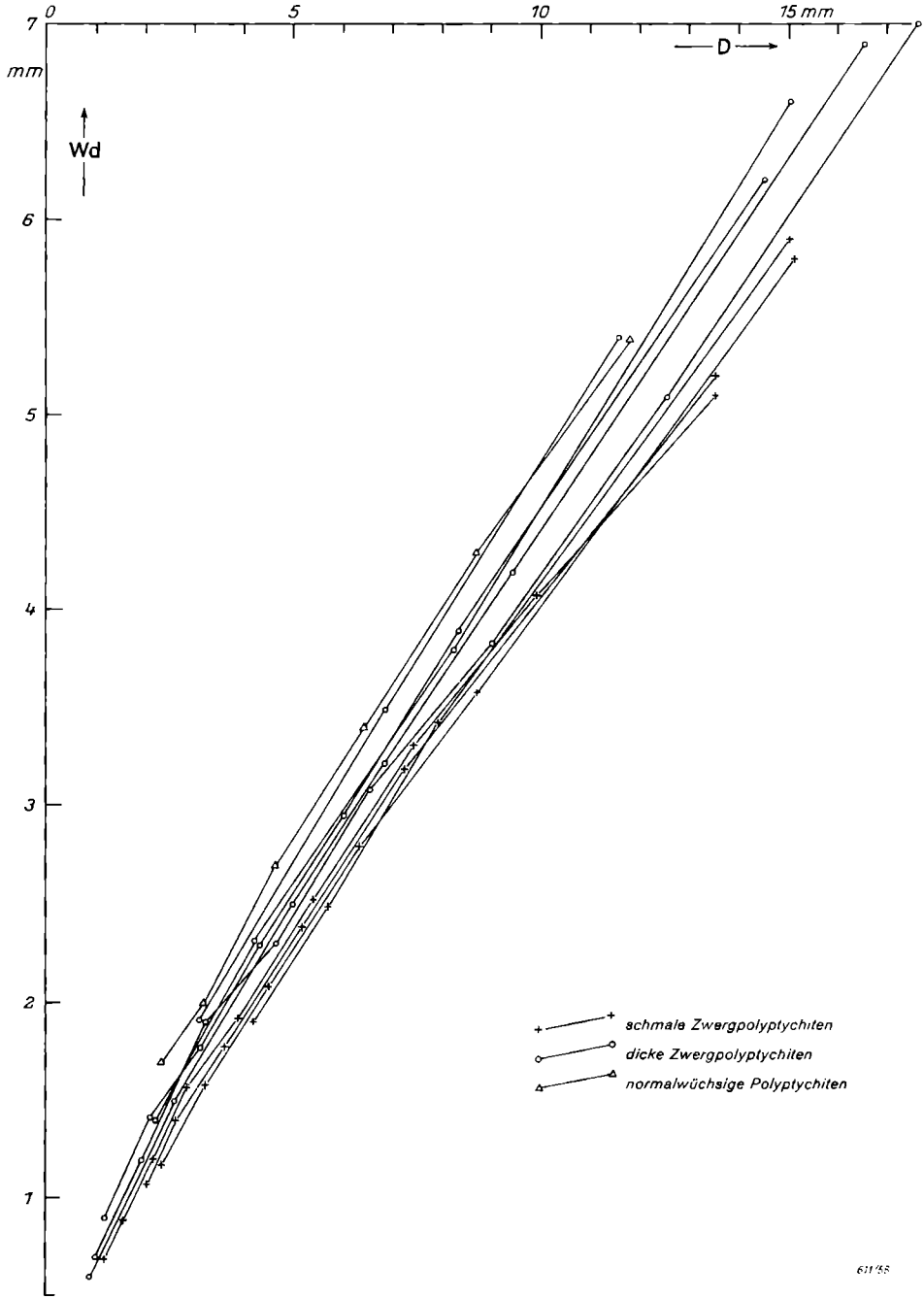


Abb. 24. Entwicklung der Windungsdicke.

Es ergeben sich für $\frac{Wh}{Wd}$: D, $\frac{Nw}{D}$: D und $\frac{Db}{Da}$: D geschlossene Kurvenbündel, ohne daß sich Gruppen herauskristallisieren, geschweige denn solche, die zur äußeren Gestalt, Endgröße, Berippung usw. in Beziehung ständen.

Die Darstellung von Wd : D (s. Abb. 24) dagegen verdient Aufmerksamkeit. Es zeigt sich nämlich, daß Exemplare, die sich auf dem letzten Umgang durch größere Windungsdicke auszeichnen, bereits auf einem Durchmesser von ca. 4 mm dicker sind als solche, die einen schmalen Querschnitt besitzen. Dabei entsprechen die dickeren Formen gewöhnlich den stärker berippten, während die schmalen meist schwach berippt und glatt sind. Von den 41 vermeßbaren Exemplaren wechseln nur wenige von einem Bereich in den anderen. Wohl aber verwischen die Grenzen der beiden Kurvenbündel, da sie eng aneinander verlaufen und sich gegenseitig etwas überlappen. Ein Trennungsstrich zwischen ihnen ist nicht zu ziehen. Dazu kommt, daß man bei Betrachtung der Kurven den Meßfehler nicht vergessen darf. Er beträgt für das Verhältnis $\frac{Wd}{D} = \pm 5\,\%$.

Eine taxionomische Aufgliederung auf Grund des Verhaltens der Windungsdicke wäre daher unzweckmäßig. Wohl aber läßt diese schon auf ontogenetisch frühem Stadium erfolgende Herausbildung einer für die Altersform charakteristischen Eigenschaft vielleicht den Schluß zu, daß sich bei längerem Fortleben der Zwergpolyptychiten 2 Arten herausgebildet hätten, eine dickere, gut skulptierte und eine schmale, schwach berippte oder glatte.

Currie (1943) untersucht den ontogenetischen Ablauf bei Arten von *Promicroceras*. Die gegen den Durchmesser aufgetragenen Kurven für Windungshöhe und Windungsdicke weisen an bestimmten Stellen Knicke auf, Stellen, an denen der Zuwachsfaktor der beiden Eigenschaften plötzlich zu- oder abnimmt. Die Lage bestimmter Knicke erweist sich als gattungscharakteristisch für *Promicroceras* gegenüber anderen Gattungen. Zum Teil sollen sie auch artlich verschieden sein.

Bei *Polyptychites pumilio* treten derartige bezeichnende und bei verschiedenen Exemplaren übereinstimmende Kurvenknicke nicht auf (s. Abb. 21 und 24, in denen Messungen fast durchweg pro Halbwindung aufgetragen wurden).

Da Currie bei 4 untersuchten Gattungen *(Promicroceras, Emileia, Sphaeroceras, Chondroceras)* einen Kurvenknick zwischen der 2. und 3. Halbwindung, also am Schluß der ersten Windung, beobachtet, schließt sie mit Trueman (1941), daß diese Änderung im Entwicklungsverlauf mit dem Übergang vom embryonalen zum postembryonalen Wachstum verknüpft ist. Diese Feststellung verdient auch Interesse im Hinblick auf die bei *Polyptychites pumilio* beobachtete und schon von Grandjean (1910) von anderen Gattungen beschriebene Einschnürung am Ende des ersten Umgangs (s. S. 512). An dieser Stelle scheint tatsächlich ein Einschnitt in der Entwicklung des Ammonitentieres gelegen zu haben.

Zum Schluß noch weniges zur ontogenetischen Entwicklung normalwüchsiger, nicht marginater Polyptychiten. Leider weist nur ein einziger Schliff einen Erhaltungszustand auf, der eine Vermessung berechtigt erscheinen läßt (Geol.-Paläont. Inst. der Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/24). Was den Zuwachsfaktor des Durchmessers und die relative Nabelweite betrifft, unterscheidet sich der Entwicklungsablauf dieses Exemplars nicht von dem der Zwergart. Die Kurve für den Querschnitt $\frac{Wh}{Wd}$ fällt aus dem Rahmen der Zwergart heraus. Noch auffälliger liegt die Entwicklung der Windungsdicke bereits auf ontogenetischem Frühstadium außerhalb

des durch 41 Schnitte der Zwergart gesteckten Variationsbereichs (s. Abb. 24). Die Windungsdicke ist noch größer als die der dickeren Formen von *Polyptychites pumilio*.

6. Variationsstatistik

Außer der Vermessung der Ontogenie sollte auch die variationsstatistische Behandlung möglichst vieler gut erhaltener Exemplare von Zwergpolyptychiten zeigen, ob sich unter dieser Gruppe mehrere taxionomische Einheiten verbergen. Außerdem sollte die Variationsbreite der einzelnen Eigenschaften festgestellt werden.

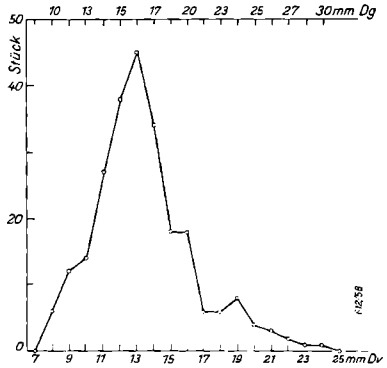


Abb. 25. Variationskurve des Durchmessers bei *Polyptychites pumilio*.

a) Dv (s. Abb. 25).

Vermessene Exemplare: 243.

Die Kurve überspannt den Bereich von 8 bis 24 mm mit einem eindeutigen Maximum bei 13 mm. Wenn auch dem kleinen Gipfel bei 19 mm sicher keine Bedeutung zukommt, so ist doch die Asymmetrie der Kurve auffällig. Sie dürfte dadurch zu erklären sein, daß die Übergangsformen, die zu der Zwergart führten, auch nach deren Entstehung fortgelebt haben.

Der kleinste der „Halbzwerge" würde mit seiner Größe von Dv = 25 mm an diese Kurve anschließen. Die bei ihm auftretenden Lobenabstände passen aber nicht mehr in das für die Zwergart charakteristische Bild (s. Abb. 9, a). (Geol.-Paläont. Inst. der Univ. Tübingen, Typ.-Kat.Nr. Ce 1119/23).

Über die Werte für Dv wurden an die Abszisse die Werte für Dg geschrieben, denen sie durchschnittlich entsprechen. Daraus ergibt sich, daß die Gesamtgröße der Zwergart zwischen 10 und 30 mm schwankt, das Maximum liegt bei 16 mm.

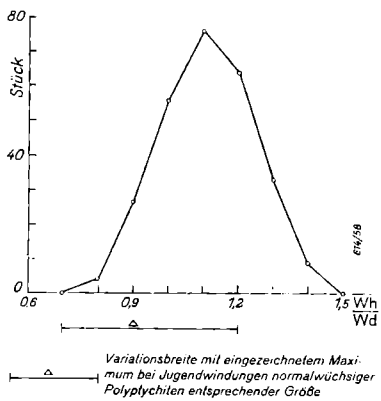


Abb. 27. Variationskurve des Querschnittsverhältnisses.

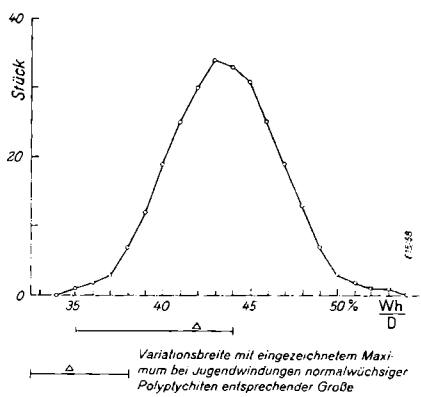


Abb. 28. Variationskurve der relativen Windungshöhe.

b) $\frac{Wh}{Wd}$ (s. Abb. 27).

Vermessene Exemplare: 270.

Die Querschnittszahl schwankt zwischen 0,8 und 1,4 mit steilem Maximum bei 1,1. Die zum Vergleich eingezeichnete Variationsbreite bei nicht marginaten Jugendwindungen entsprechender Größe von normalwüchsigen Polyptychiten (39 Expl.) ist etwas zu niedrigeren Werten verschoben. Sie erstreckt sich von 0,7 bis 1,2 mit Maximum bei 0,9.

c) $\frac{Wh}{D}$ (s. Abb. 28).

Vermessene Exemplare: 268.

Das Ergebnis ist eine fast ideale Verteilungskurve über dem Bereich von 35 bis 53 % mit Maximum bei 43 %.

Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten (37 Expl.) besitzen relative Windungshöhen von 35 bis 44 %, Maximum bei 42 %.

d) $\frac{Wd}{D}$ (s. Abb. 29).

Vermessene Exemplare: 270.

Die Variationsbreite dieses Merkmals ist erstaunlich groß, nämlich 30 bis 50 %, mit Maximum bei 39 %.

Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten (35 Expl.) variieren zwischen 38 und 55 % mit Maximum bei etwa 45 %.

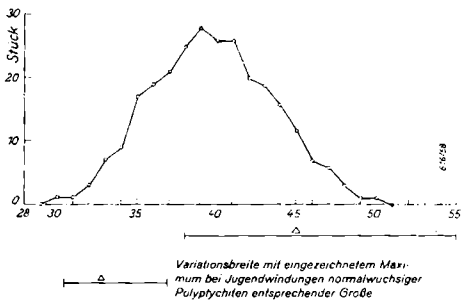


Abb. 29. Variationskurve der relativen Windungsdicke.

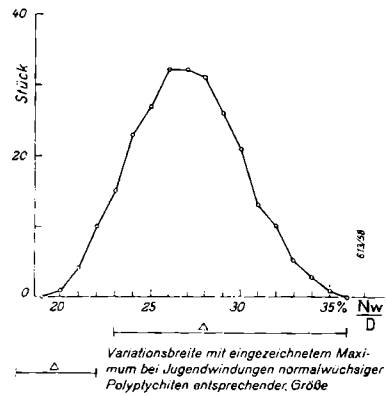


Abb. 26. Variationskurve der relativen Nabelweite.

e) $\frac{Nw}{D}$ (s. Abb. 26).

Vermessene Exemplare: 255.

Es ergibt sich wieder eine ziemlich gleichmäßig gebaute Kurve über 20 bis 35 % mit Maximum bei 26 bis 27 %.

Die Nabelweite von Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten (33 Expl.) ist etwa dieselbe, 23 bis 36 %, Maximum bei 28 %.

VI. Ausländische Vorkommen von „Polyptychitenbrut"

1. Historisches

Erstmalig beschreibt Pavlow (1889) aus den unteren Schichten der Zone des *Belemnites lateralis* in Speeton (Yorkshire, England) kleine Ammoniten, die schwer zu unterscheiden seien von Innenwindungen von *Oxynoticeras catenulatum* Fisch. und *Olcostephanus subditus* Trautsch. aus der Moskauer Umgebung.

Im gleichen Jahre werden diese Formen von Lamplugh (1889) aus der Schicht D_4 seiner Gliederung des Profils von Speeton erwähnt.

Pavlow & Lamplugh (1892) gehen ebenfalls auf die kleinen Ammoniten von Speeton ein und stellen sie zu *Craspedites fragilis* (Trautsch.) und *Craspedites subditus* (Trautsch.), soweit ihre Kleinheit überhaupt eine Bestimmung zulasse (S. 476). Es wird auf ihre große Ähnlichkeit mit etwa gleichgroßen Exemplaren aus der Moskauer Umgebung hingewiesen.

Nach der Zusammenstellung von Spath (1924) entspricht die Schichtserie D den norddeutschen Schichten mit *Polyptychites, Dichotomites, Astieria* und mit *Neocomites noricus* (Schloth.). Ausgewachsene Exemplare von *Craspedites fragilis* und *subditus* und „Oxynoticeraten", d. h. Platylenticeraten, kommen hier gar nicht vor. In seiner Fossilliste über die Unterkreide-Ammoniten von Speeton erwähnt Spath kleine Formen, vor allem aus D_4 und D_3, als:

P. [Polyptychites] (Dichotomites?) sp. n.? (*„Craspedites fragilis"* Pavlow non Trautsch. sp.).
P. (*D*?) sp. n.? (*„Craspedites fragilis"* Danford, XI, 1).
P. (*D.*?) sp.ind. aff. id.
P. (*D.*?) sp. juv.
P. spp. juv. ind.

Spath sagt dazu (s. 81): „The specimens from bed D_4, generally misidentified with *Craspedites* and *Garnericeras*, are young *Polyptychites* (and *Dichotomites*?) as suggested by v. Koenen more than twenty years ago ...." „At Speeton they are associated with forms referable to the comparatively late *ascendens* zone".

Spath setzt also die kleinen Formen ausdrücklich gleich mit der Polyptychitenbrut der deutschen Autoren. Doch stellt er sie in die Zone des *Polyptychites ascendens*, während die „Polyptychitenbrut" von Bückeburg tiefer liegt und bisher nicht mit *Polyptychites ascendens* zusammen gefunden wurde, dagegen nur mit Formen der *brancoi-, keyserlingi*-Gruppe. Die Einordnung von Spath wird durch eine persönliche Mitteilung, die ich Herrn Dr. Wright, London, verdanke, als aller Wahrscheinlichkeit nach richtig bestätigt.

Bei den von Pavlow & Lamplugh (1892) erwähnten russischen Ammoniten handelt es sich wohl wirklich um Craspediten. Der vorliegenden Untersuchung stand nur englisches Material zur Verfügung, das von den Unterkreide-Aufschlüssen des Speeton-Kliffs an der Küste von Yorkshire stammt.

2. Die „Polyptychitenbrut" von Speeton

a) Sediment, Erhaltung

Die Schichten mit „Polyptychitenbrut" zeigen in Speeton einen anderen petrographischen Charakter als die in Bückeburg. In D_4 liegt nach Lamplugh (1889) ein splitteriger, bräunlicher Ton vor, in dem Mengen von FeS_2 als kleine Kristalle oder als Kristallhäufungen vorkommen. Toneisensteine treten nicht auf. Der Fossilreichtum dieser Schichten ist infolge der schnellen Zersetzung des FeS_2 nur in ganz frischem Zustand zu erkennen. Die Ammoniten sind mit opalisierender Schale erhalten. Leider fehlt die Wohnkammer gewöhnlich. Die Luftkammern sind großenteils hohl, nur ihre Wände mit den Septen sind mit FeS_2 belegt.

b) Brut oder Zwergformen

Zur Untersuchung lagen 35 Exemplare vor, die eine Größe von 7 bis 30 mm besitzen. Sie stammen aus den Schichten D_4 bis D_2. Sie sind stark berippt bis glatt und darin den kleinen Polyptychiten von Bückeburg sehr ähnlich. Ihnen gleichen sie auch in den Maßen für die relative Nabelweite

($\frac{Nw}{D}$ = 21 bis 33 %) und die relative Windungshöhe

($\frac{Wh}{D}$ = 40 bis 50 %), jedoch sind die englischen Formen durchschnittlich dicker:

$\frac{Wh}{Wd}$ = 0,7 bis 1,1 und $\frac{Wd}{D}$ = 38 bis 50 % bzw. 60 % (1 Expl.).

Die letzten erhaltenen Septen zeigen bei 3 Exemplaren Lobendrängung. Wegen Fehlens der Wohnkammer läßt sich aber nicht sagen, ob es sich um die letzten Septen handelt. In Abb. 30 sind alle vermeßbaren Lobenabstände eingetragen. Die Verteilung der erhaltenen Werte erlaubt keine Antwort auf die Frage, ob es sich um Brut oder Zwergformen handelt. Das Maximum fällt zwar in den für die norddeutschen Zwergpolyptychiten charakteristischen Bereich, wozu vor allem die 9 schmalen und völlig gatten, nur mit Anwachsstreifen gezierten Stücke gehören. Sie erinnern auch äußerlich besonders an die norddeutschen Formen. Dazu kommen einige dicke und deutlich berippte. Aber die Septenabstände eines größeren Exemplars machen stutzig (s. Abb. 30, a). Sein Gesamtdurchmesser könnte nach dem, was von dem Stück erhalten ist, 5 cm und nicht mehr betragen haben, doch ist es unwahrscheinlich, daß sich unter so wenigen Exemplaren gleich ein „Halbzwerg" befindet.

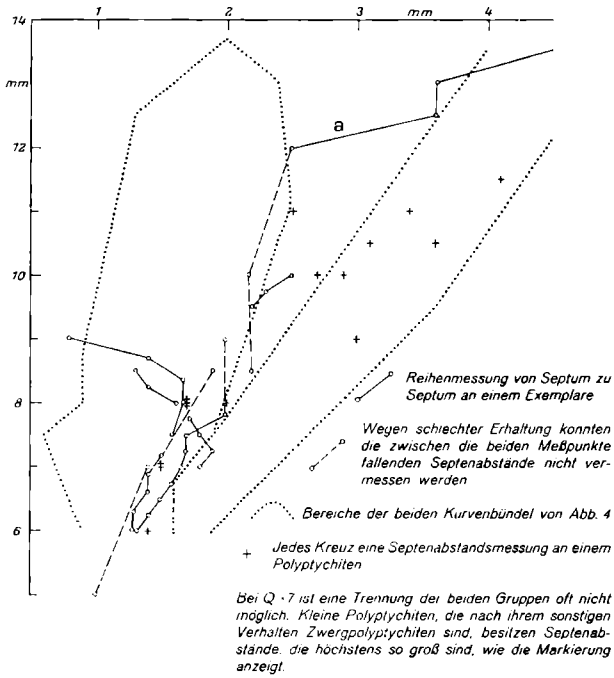


Abb. 30. Septenabstände bei der „Polyptychitenbrut" von Speeton.
a = größerer Polyptychit.

Vor allem aber wäre man nicht berechtigt, ungeprüft die an den norddeutschen Polyptychiten gewonnenen Ergebnisse auf die in anderer Fazies lebenden englischen zu übertragen, solange man nicht den Einfluß der Fazies auf den Septenabstand

kennt. Die Beantwortung der Frage „Brut oder Zwergform?" muß also ausgesetzt werden, bis genügend in ihren Innenwindungen vermeßbare Polyptychiten von Speeton zur Verfügung stehen, was durch die Erhaltungsart der dortigen Fossilien sehr erschwert ist.

VII. Mögliche Ursachen des Zwergwuchses

1. Das Thema „Zwergformen" in der Literatur

Zu den ältesten Arbeiten, die eine Zwergfauna beschreiben und ihr Entstehen zu erklären suchen, gehört die Stellungnahme Laube's (1870) zu dem an kleinen Invertebraten so reichen Vorkommen in der Trias von St. Cassian. Er glaubt, daß all diese Echinodermen, Brachiopoden und Gastropoden in einer durch Korallenbänke geschützten Bucht gelebt haben und dort durch den höheren Salzgehalt des Wassers in ihrem Wachstum behindert worden seien. Daher erkläre sich auch der lokale Charakter des Vorkommens.

Fuchs (1871) beschäftigt sich mit demselben Vorkommen und schreibt mit Recht, daß ungünstige äußere Verhältnisse stets eine artenarme Fauna erzeugen, während in St. Cassian gerade der Formenreichtum auffällt. Er verweist dagegen auf die vorwiegend kleinen Bewohner der Algendickichte der Bucht von Messina und nimmt ähnliche Verhältnisse auch für St. Cassian an.

Auch Kutassy (1930) denkt bei einer aus Bryozoen, Anthozoen, Echinodermen, Muscheln und Gastropoden bestehenden mittelmiozänen Zwergfauna in Ungarn an die Lebewelt eines Algenwaldes. Als Bewohner des zwischen den Pflanzen einer Seegraswiese befindlichen Stillwasserraums glaubt Kühn (1936) verzwergte Korallen und Bryozoen erklären zu können. Derartige Seegraswiesen wurden von Bauer (1928) aus dem Mittelmeer beschrieben. Ferner weist Kühn auf die Bedeutung der Lichtqualität für das Wachstum der Organismen hin und auf den schädigenden Einfluß der grünen Lichtwellen. Diese Beziehungen zwischen Licht und Tierorganismen wurden von Wilser (1931) behandelt.

Eine große Anzahl weiterer Begründungen für Zwergwuchs wurde herangezogen. Reuter (1908) erklärt das Vorkommen kleiner Macrocephalen mit „Pyrit-Fazies". Dacqué (1915) schreibt (S. 236): „Wohl wegen der feinen Höhlungen, Gänge und Schlupfwinkel in den Kalkalgen- und Spongienrasen können die dort sich aufhaltenden Mollusken keine große Körpergestalt gebrauchen" Zwerghafte Inselbewohner weisen auf die Bedeutung geographischer Isolation (Hesse 1924).

Auch experimentell wurde das Problem angegriffen. Goetsch (1924) macht Versuche mit Planarien und Amphibienlarven und erkennt als Grund für die Wachstumshemmung auf engem Lebensraum bei den einen die Anreicherung von Exkrementen der Artgenossen, bei den anderen die dauernde gegenseitige Störung durch Aufeinanderstoßen und den dadurch bedingten Kräfteverlust. Ford (1928—1929) experimentiert mit *Gammarus*. Er findet dabei 2 Ursachen für Zwergwuchs, erstens eine umweltbedingte, nämlich bakterielle Infektion, zweitens eine genetische, die allerdings nur zu einer Verlangsamung des Wachstums führt.

Eine kritische Durchsicht der über das Thema „Zwergformen" erschienenen Literatur, vor allem auch der zahlreichen amerikanischen, bringt Tasch (1953). Nach Besprechung von etwa 30 Arbeiten, einschließlich der oben erwähnten von Reuter, Kühn und Kutassy, kommt er zu dem Schluß, daß es sich in keinem Fall um wirklich

bewiesene Zwergformen handelt, da keine Vergleichsdaten oder nicht einmal Maße gegeben werden und in den meisten Arbeiten nicht einmal der Versuch unternommen wird, die behaupteten Zwerge von gleichgroßen Jugendexemplaren abzugrenzen. Statt dessen weist Tasch auf die Möglichkeit, daß es sich um strömungsbedingte Totengemeinschaften juveniler Tiere handeln kann. Durch sortierende Wasserbewegung kann eine nur aus juvenilen Exemplaren bestehende Fauna zusammengeschwemmt werden.

Auch Cloud (1948) gibt für das Vorkommen ausschließlich kleiner Brachiopoden drei Gründe an, die ebenso für andere Tiergruppen gültig sind:

1. Zwergtum infolge physiologischer Wachstumshemmung.
2. Anhäufung von Jugendformen und ausgewachsenen Kleinformen, zusammengetragen durch Wasserbewegung.
3. Anhäufung von Jugendformen, verursacht durch für die Tiere ungünstige ökologische Verhältnisse oder durch hohe Sterblichkeitsquote der Jungtiere.

Daß es sich in unserm Fall tatsächlich um Zwergformen handelt, wurde bereits gezeigt. Bevor mögliche Ursachen für die Wachstumshemmung diskutiert werden, sei noch auf einige weitere von Tasch zusammengestellte und bisher nicht erwähnte Faktoren hingewiesen, die das Wachstum beeinflussen.

Das Polymer Trihydrol ($3H_2O$) des Wassers, das am stärksten im Eis angereichert ist, wirkt wachstumsfördernd und soll zum Teil für den in Polarmeeren auftretenden Riesenwuchs verantwortlich sein. Wachstumsfördernd wirkt ferner Sulfhydryl (SH), seine vollständig oxydierten Derivate (Sulfoxyde) dagegen wachstumshemmend. Die Sulfhydryl-Gruppe ist im Plasma aller lebenden Zellen vorhanden. Schon wenig Fe-Ionen fördern die Sulfoxyd-Bildung und hemmen somit das Wachstum. Hier wurde eine Beziehung gefunden, die vielleicht Licht auf das häufige Vorkommen kleiner Formen in Fe-reichen Sedimenten wirft.

Auch Kationen von Kupfer, Blei, Zinn, Quecksilber, Silber wirken negativ auf das Wachstum.

Wie schwierig, wenn nicht unmöglich, bei dieser Fülle von möglichen Ursachen für Zwergtum erscheint da für den Paläontologen die Suche nach der jeweils zutreffenden. Goetsch (1924) mahnt selbst Zoologen zur Vorsicht (S. 555): „Welche Faktoren im Spezialfall die wirksamsten sind, kann immer nur das Experiment in Verbindung mit einer genauen Kenntnis der normalen biologischen Verhältnisse entscheiden.“ (S. 559): Man muß sich hüten, „Ursachen, die in dem einen Fall ein bestimmtes Resultat zeitigen, auch für andere Objekte ohne weiteres anzunehmen, wenn das gleiche Endergebnis vorliegt. Es stehen der Natur stets viele Mittel zur Verfügung, wenn es gilt, ein bestimmtes Ziel zu erreichen“.

Während der Zoologe aber mit seiner Materie experimentieren kann, wird der Paläontologe nie über alle biologischen Verhältnisse bei seinem Untersuchungsobjekt Auskunft gewinnen können, und er muß seine Deutungsversuche mit desto größerer Vorsicht unternehmen.

2. Die Begleitfauna der Zwergpolyptychiten

Auf die Ökologie der Zwergpolyptychiten und damit vielleicht auf die Gründe ihrer Entstehung vermag die Begleitfauna Licht zu werfen.

Aus den Zwergpolyptychiten-führenden Schichten, 350—550 cm über der Grenzbank gelegen, stammen die normalwüchsigen Polyptychiten 9—19 der Tab. 2,

S. 477. Ihre Durchmesser betragen 60—250 mm, der aus den Funden berechnete durchschnittliche Durchmesser beträgt 130 mm. Ferner treten, mit der Zwergart in denselben Geoden vergesellschaftet, außer Jugendexemplaren und Innenwindungen normalwüchsiger Polyptychiten folgende Gattungen auf:

Annelida:
1. *Serpula*

Mollusca:

Gastropoda:
2. *Trochus*
3. *Helcion*

Lamellibranchiata:
4. *Aucella*
5. *Pteria* a) *vulgaris* (Harb.)
   b) *(Oxytoma) pectinata* (Sow.)
6. *Pinna*
7. *Inoceramus* ?
8. *Lima*
9. *Pecten* a) *(Camptonectus) cinctus* (Sow.)
   b) sp.
10. *Anomia laevigata* Sow.
11. *Exogyra couloni* Defr.
12. *Nucula*
13. *Leda*
14. *Astarte*
15. *Cardium peregrinum* d'Orb.
16. *Tellina*
17. *Panopaea*
18. *Corbula angulata* Phil.
19. *Thetis* ?

Ferner 2 unbestimmte Gattungen.

Brachiopoda
20. *Lingula*

Echinodermata:
21. *Pentacrinus*

Cephalopoda:
22. *Acroteuthis*

Ferner Holzreste.

Unter der Voraussetzung, daß die in den Geoden eingebetteten Fossilien etwa demselben Lebensraum entstammen (s. S. 526), läßt diese aus 24 Gattungen bestehende Begleitfauna zumindest einen Schluß zu: Es können keine Kümmerbedingungen geherrscht haben. Bei einem Versuch, die Entstehung einer Zwergart von *Polyptychites* zu deuten, hätte es nahegelegen, an ein Nachwirken der bis in die *Platylenticeras*-Schichten hineinreichenden Brackwasserfazies zu denken. Jedoch führt eine Aussüßung des Lebensraums immer zu einer Reduktion der Artenzahl. Zudem wäre zu erwarten, daß schlechte Lebensbedingungen auch auf die mit der Zwergart vorkommenden Jugendexemplare normalwüchsiger Polyptychiten eingewirkt und ein Entstehen großwüchsiger Arten der Gattung verhindert hätten.

Dieselben Einwände sind gegen alle Erklärungsversuche zu erheben, die schlechte ökologische Bedingungen, wie zu hohen Salzgehalt, H_2S-Vergiftung, Eisenreichtum oder Kalkarmut des Wassers usw., zu Hilfe nehmen. Die Muscheln der Begleitfauna sind nicht kleiner als ihre aus der Unterkreide beschriebenen Art- und Gattungsgenossen (Wollemann 1900, Harbort 1905, Woods 1905, 1908). In einer Geode mit Zwergpolyptychiten treten Exogyren von 12 cm Länge auf, die Exemplare von *Panopaea* sind 15—45 mm lang, die von *Nucula* durchschnittlich 14, von *Pteria (Oxytoma) pectinata* 12 mm. Im Sediment wurde ein *Pecten (Camptonectes) cinctus* mit 13 cm Durchmesser beobachtet.

Auch durch geographische Isolation kann der Zwergwuchs nicht bedingt sein. Ebenso versagen Algenwälder als Erklärungsversuch, da mit ihnen gewöhnlich ein Heer von Gehäuseschnecken verbunden ist. Doch bevor weitere Möglichkeiten zur Lösung der Frage diskutiert werden, muß erst geklärt werden, ob es sich bei den in den Geoden angehäuften Fossilien überhaupt um Bio- oder Thanatocoenosen handelt.

3. Bio- oder Thanatocoenose?

In den fossilführenden Geoden liegen Anhäufungen von organischem Material vor, die im Gegensatz stehen zu den umliegenden fossilarmen Schichten und fossilfreien Geoden derselben stratigraphischen Lage (s. S. 473); die Zwergpolyptychiten und ihre Begleitfauna waren also schon bei der Bildung der Geoden an bestimmten Punkten angereichert. Es bleibt die Frage, ob es sich um eine prä- oder postmortale Anreicherung handelt, ob Zusammenschwemmungen vorliegen oder ob die Organismen an dieser Stelle ihrer späteren Einbettung etwa günstige Futterplätze fanden.

Panopaea kommt nicht in Lebendstellung vor, die ja der von *Mya* ähnlich gewesen sein muß. *Exogyra* findet sich in den Geoden viel häufiger in Form von großen und kleinen Bruchstücken als in vollständig erhaltenen Exemplaren. Der Befund ließe sich mit grabenden Tieren und als Tierfraß deuten. Jedoch kommt man ohne die Annahme von wenigstens geringer Wasserbewegung nicht aus. Bei vielen Muschelgattungen sind nur wenige Exemplare zweiklappig erhalten. Das Verhältnis linker zu rechter Schalenhälfte ist nur in noch zu besprechenden Ausnahmefällen annähernd 1:1. Die Geoden mit ihrer turbulenten und konzentrierten Fossilanhäufung — in kindskopfgroßen Geoden über 150 kleine Ammoniten und schätzungsweise insgesamt mindestens 600 Fossilreste (s. Taf. 25, Fig. 1, 2) — geben sicher nicht das Bild einer ursprünglichen Bevölkerungsdichte. Alle 3 Kriterien: zweiklappige Muscheln, das Verhältnis der Schalenhälften und die Bevölkerungsdichte gibt Boucot (1953) als wichtig an für die Unterscheidung von Bio- und Thanatocoenosen.

Jedoch kann die Wasserbewegung nicht sortierend gewirkt haben. Auf die Möglichkeit, daß seigernde Strömungen eine nur scheinbare Zwergfauna anhäufen können, haben unter anderen Cloud (1948) und Tasch (1953) hingewiesen. In unserem Falle schwankt die Größe der Muscheln zwischen 7 und 45 mm, wenn man von den seteneren über 100 mm großen Exemplaren von *Pecten* und *Exogyra* absieht. Die durchschnittliche Größe aller Muschelgattungen liegt bei 9 mm, während der durchschnittliche Durchmesser der Zwergpolyptychiten 16 mm beträgt. Von einer strömungsbedingten Auslese kann daher nicht die Rede sein. Lediglich eine einzige Geode mit Resten von besonders vielen größeren Zwergpolyptychiten, Lage 3 (s. S. 492), weist auf eine gewisse Sortierung hin.

Schließlich ergibt sich, wenn man die Biotope rezenter Arten unserer Gattungen zusammenstellt (hauptsächlich nach Remane 1940, ferner nach Buchner 1913 und

S. H. Jaeckel 1952), daß der große Teil der in den Geoden angehäuften Muscheln etwa den gleichen Lebensraum bewohnt hat, nämlich einen sandigen Schlamm- oder detritusreichen Sandboden. Das stimmt auch mit dem vorliegenden Sediment überein. Die große Zahl der angeheftet lebenden *Pteria* und die spärlichen Exemplare der Pflanzenfresser *Trochus* und *Helcion* mögen auf schwimmenden Algenfetzen dahergetragen worden sein. Durch leichte Wasserbewegung wurden dann die Organismen an ruhigen Stellen angereichert. Wir haben also zwar eine Thanatocoenose vor uns, die aber im wesentlichen nur eine verdichtete Biocoenose darstellt.

Da gerade bei *Nucula* und *Corbula*, die beide Aasfresser sind, das Verhältnis der Schalenhälften 1:1 beträgt und $^2/_3$ bzw. die Hälfte der untersuchten Exemplare zweiklappig erhalten ist, besteht die Möglichkeit, daß beide aktiv in die Anreicherung von Organismen eingedrungen sind, um sich Nahrung zu suchen.

Wo die ganze übrige Fauna etwa demselben Lebensraum entstammt und Anzeichen für stärkere Strömungen nicht vorliegen, ist es zwar nicht ausgeschlossen, aber doch ziemlich unwahrscheinlich, daß ausgerechnet die Zwergpolyptychiten durch Wassertransport aus einem anderen, etwa unter irgendwelchen Kümmerbedingungen stehenden Lebensraum herantransportiert wurden. Das bedeutet aber nach allem vorher Gesagten, daß sich über äußere Ursachen, die zur Entstehung des Zwergwuchses geführt hätten, nichts sagen läßt. Es mag sein, daß nur die Spuren derartiger von außen kommender Einwirkung nicht erhalten sind, es mag aber auch sein, daß der Zwergwuchs auf innere Ursachen zurückgeht, die für den Paläontologen noch viel weniger faßbar sind.

Der Grund für die Entstehung der Zwergpolyptychiten liegt also vorläufig noch im Dunkeln. Nur für das Aufblühen der Art zu einer so großen Stückzahl sei jedenfalls der Versuch einer Deutung unternommen.

Es ist zu vermuten, daß sie in eine Lücke des ökologischen Zusammenspiels stießen und zu einer Lebensweise übergingen, wo sie die Konkurrenz ihrer großen Verwandten nicht zu fürchten hatten, sondern wo sie im Gegenteil ihnen durch ihre Kleinheit überlegen waren. Sie könnten zum benthonischen Leben übergegangen sein. Ihre Erhaltung mit sonst bei Polyptychiten nicht beobachteten Mündungen ist teilweise so gut, vor allem im Gegensatz zu den starkschaligen Exogyren, daß sie vielleicht ähnlich der *Nucula* und *Corbula* als Aasfresser in die späteren Geoden eingedrungen sind.

Diese Auffassung läßt sich nicht beweisen. Ein morphologischer Hinweis auf benthonisches Leben wäre höchstens in dem geringen Differenzierungsgrad der Lobenlinie zu sehen. Der Einbau zahlreicherer Septen wird nicht dazu gedient haben, das Gehäuse zu beschweren. Nach den Berechnungen Trueman's (1941) beträgt das Gewicht der Septen bei einem *Promicroceras* von 16 mm Durchmesser nur 6% von dem der Schale. Dieses Ziel wäre durch Verstärkung des Gehäuses und der Septen auch leichter zu erreichen gewesen. Davon ist jedoch nichts zu beobachten. Eher wäre denkbar, daß der Einbau zahlreicherer Septen zu einer Verringerung des Luftraums in den Kammern und damit des Auftriebs führen sollte.

VIII. Allgemeine Schlußbetrachtung

Beim Versuch, das Ergebnis der Arbeit hinsichtlich der Unterscheidung von Zwergpolyptychiten und Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten auf andere Ammonitengruppen zu übertragen, muß man Vorsicht walten lassen. Schon bei den zur gleichen Gattung gehörenden Exemplaren von Speeton scheinen der Anwendung

der an norddeutschem Material gewonnenen Erfahrungen Schwierigkeiten im Wege zu stehen. Die Fazies vermag den Septenabstand zu beeinflussen, seine Zunahme wird nicht überall so gleichmäßig linear verlaufen wie bei den norddeutschen Polyptychiten. Daß andererseits ein Gesetz der Abhängigkeit des Lobenabstands von der Endgröße des Ammoniten nicht auf die Polyptychiten beschränkt ist, zeigen die Untersuchungen Hölder's (1952 und 1955): Sowohl bei *Oppelia gigas* (Qu.) als auch bei *Taramelliceras costatum* (Qu.) ist der Septenabstand der Innenwindungen ein Maßstab für die Endgröße.

Ferner steht die Frage offen, mit welchem Begriff der Zwergwuchs bei Polyptychiten zu charakterisieren ist. Die ältesten Zwergpolyptychiten unterscheiden sich lediglich durch die plötzlich auftretende Lobendrängung, die mit einem vorzeitigen Abschluß des Wachstums im Zusammenhang steht, von Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten. Die Geschlechtsreife wird bei ihnen auf sonst jugendlichem Zustand erreicht. Sie sind durch Endabkürzung der Ontogenie aus normalwüchsigen Polyptychiten entstanden. Dieser Befund fällt unter den Begriff Neotenie i. w. S. Die ältesten Zwergpolyptychiten sind neotenisch entstanden.

Jedoch wird bei den Nachfahren durch Rückverlegung der Lobendrängung, d. h. durch Wachstumsverlangsamung, durch Verlust der Skulptur und weitere weniger bedeutsame Merkmalsänderungen der anfangs nur zwischen den Altersstadien bestehende Unterschied auch auf die Ontogenie vorverlegt. Damit sind aber die Zwergpolyptychiten nicht mehr einfach als auf jugendlichem Zustand steckengebliebene Polyptychiten anzusehen, sondern sie erweisen sich als eine durch Ontogenie und Alterszustand von den anderen Arten getrennte Gruppe. Sie können daher nicht mehr als neotenisch bezeichnet werden.

Stattdessen kann man auf den von H. Schmidt (1926) erwogenen und von Hölder (1952) für derartige Fälle angewandten Begriff Mikrogerontie zurückgreifen, der nichts weiter besagt als „Eintreten von Reifemerkmalen bei geringer Gehäusegröße".

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß — die Richtigkeit der Deutung des Befundes vorausgesetzt — die Entstehung der zwerghaften aus normalwüchsigen Polyptychiten ein Beispiel gegen die Allgemeingültigkeit der Regel von der phylogenetischen Größensteigerung darstellt (Cope 1896, Beurlen 1937, Newell 1949, Schindewolf 1950 u. a.). Da die Polyptychiten mit einiger Sicherheit als ein Endglied an die Stammreihe der Perisphincten anzuschließen sind (Schindewolf 1925, Arkell 1950 u. 1957) tritt hier Zwergwuchs mit großer Variabilität vor dem Aussterben einer Stammreihe auf, während das Ende sonst oft durch Riesenwuchs charakterisiert ist.

IX. Zusammenfassung

Die vorstehende Untersuchung beschäftigt sich mit der Frage, ob es sich bei den erstmals durch v. Koenen (1902, 1909) beschriebenen und von Stolley (1937) als Polyptychitenbrut bezeichneten kleinen Polyptychiten wirklich um juvenile oder aber um ausgewachsene Zwergpolyptychiten handelt.

Ihrer Erörterung ist eine Beschreibung der Fundschicht in Bückeburg vorausgeschickt und eine Diskussion der Frage, warum die kleinen Polyptychiten bisher nur dort gefunden wurden. Das ausschließliche Vorkommen in Toneisensteingeoden, das Fehlen ringsum im Sediment wird auf prä- und postmortale Anreicherung, nicht auf diagenetische Vorgänge zurückgeführt.

Ein Sechstel der 700 untersuchten kleinen Polyptychiten zeigt die von anderen Ammoniten bekannten Alterskriterien. Als untrügliches Kennzeichen ausgewachsener Zwergpolyptychiten erweist sich die „primäre Lobendrängung". Unter ihr wird ein Septenabstand verstanden, der schon in den Innenwindungen geringer ist als bei gleichgroßen Jugendwindungen normalwüchsiger Polyptychiten. Von 700 untersuchten Exemplaren erweisen sich mit Hilfe dieses Merkmals 600 als Zwergpolyptychiten, nur 100 sind Innenwindungen oder Jugendformen normalwüchsiger Vertreter der Gattung.

Das stratigraphische Vorkommen dieser Zwergammoniten erstreckt sich von 3,50 m bis 5,50 m über der Grenzbank zwischen Platylenticeraten- und Polyptychitenschichten.

Die Messungen an Septenabständen werfen ferner Licht auf die Entstehung der Zwergpolyptychiten. Sie scheinen aus normalwüchsigen Formen hervorgegangen zu sein.

Variationsstatistische und ontogenetische Untersuchungen ergeben die Zugehörigkeit dieser Ammoniten zu einer Art, die als *Polyptychites pumilio* n. sp. beschrieben wird.

Auf eine Erläuterung des Wachstums und Baues des Gehäuses folgt eine Diskussion der englischen „Polyptychitenbrut".

Die Untersuchung der aus 24 Gattungen bestehenden Begleitfauna läßt keinen der bisher in der Literatur für die Entstehung von Zwergformen herangezogenen Erklärungsversuche als ausreichend erscheinen, da günstige ökologische Bedingungen vorgelegen haben müssen. Die Ursache für die Entstehung der Zwergpolyptychiten bleibt offen, nur für das Aufblühen der Art zu so großer Stückzahl wird eine Deutung erwogen, wonach sie benthonisch als Aasfresser gelebt hätten.

Es wird besprochen, wie weit sich die Ergebnisse auf andere Ammonitengruppen anwenden lassen und wie weit sich die dargelegten Befunde mit den Begriffen Neotenie und Mikrogerontie decken. Die Entstehung der Zwergpolyptychiten ist ein Beispiel gegen die Allgemeingültigkeit der Regel von der phylogenetischen Größensteigerung.

Schrifttum

Arkell, W. J.: A classification of the Jurassic Ammonites. — J. Paleont., **24**, 3, Tulsa/Oklahoma 1950.

— & Wright, C. W.: In: Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt. L, Mollusca 4. — 490 S., Geol. Soc. Amer., New York — Univ. Kansas Press, Lawrence/Kansas 1957. — [ed. by Moore.]

Bauer, V.: Über das Tierleben auf den Seegraswiesen des Mittelmeers. — Zool. Jb., Abt. Systematik Ökologie, **56**, S. 1—42, Taf. 1—6, Jena 1928.

Beurlen, K.: Die stammesgeschichtlichen Grundlagen der Abstammungslehre. — 264 S., Jena (Fischer) 1937.

Boas, J. E. V.: Über Neotenie. — Festschrift zum 70. Geburtstag von C. Gegenbaur, 2. Bd., S. 1—20, Leipzig 1896.

Bogoslowsky, N.: Materialien zur Kenntnis der unterkretazischen Ammonitenfauna von Zentral- und Nordrußland. — Mém. Com. géol., N. S., Lfg. 2, S. 111—161, St. Petersbourg 1902.

Boucot, A. J.: Life and death assemblages among fossils. — Amer. J. Sci., **251**, S. 25—40, New Haven 1953.

Branco, W.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. 1 u. 2. — Palaeontographica, **26**, 50 S., 13 Taf., u. **27**, 69 S., 11 Taf., Kassel 1879/1880.

Brinkmann, R.: Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten. — Abh. Ges. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., N. F., **13**, Göttingen 1929.

Buchner, O.: Einführung in die europäische Meeresmollusken-Fauna an der Hand ihrer Hauptrepräsentanten. — Schr. Dt. Lehrer-Ver. Naturkde., **29**, 166 S., 26 Taf.; Stuttgart 1913.

Cloud, P. E. Jr.: Assemblages of diminutive brachiopods and their paleoecological significance. — J. Sed. Petrology, **18**, S. 56—60, Tulsa/Oklahoma 1948.

Cope, E.: Primary factors of organic evolution. — 547 S., Chicago (Open Court Publ. Comp.) 1896.

Curry, E. D.: Growth stages in some species of *Promicroceras*. — Geol. Mag., **80**, S. 15—22, Hertford 1943.

Daqué, E.: Grundlagen und Methoden der Paläogeographie. — 499 S., 1 Kt., Jena (Fischer) 1915.

Ford, E. B.: The inheritance of dwarfing in Gammarus chevreuxi. — J. Genetics, **20**, S. 93—102, Cambridge 1928—1929.

Fuchs, T.: Über die lokale Anhäufung kleiner Organismen und insbesondere über die Fauna von St. Cassian. — Verh. k. k. geol. Reichsanst., 1871, S. 204—206, Wien 1871.

Goetsch, W.: Lebensraum und Körpergröße. — Biol. Zbl., **44**, S. 529—560, Leipzig 1924.

Grandjean, F.: Le siphon des Ammonites et des Bélemnites. — Bull. Soc. géol. France, (4) **10**, S. 496—519, Paris 1910.

Harbort, E.: Die Schaumburg-Lippische Kreidemulde. — N. Jb. Miner. usw., 1903, **1**, S. 59—90, Stuttgart 1903.

— : Die Fauna der Schaumburg-Lippischen Kreidemulde. — Abh. preuß. geol. L.-A., **45**, 112 S., 12 Taf., Berlin 1905.

Hesse, R.: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. — 613 S., Jena 1924.

Hoeppener, R.: Faltung und Klüftung im Nordteil des Rheinischen Schiefergebirges. — Geol. Rdsch., **41**, S. 128—144, Stuttgart 1953.

Hölder, H.: Über Gehäusebau, insbesondere Hohlkiel jurassischer Ammoniten. — Palaeontographica, **102**, (A), S. 18—48, Taf. 3—7, Stuttgart 1952.

— : Über die Siphoanheftung bei Ammoniten. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **8**, S. 372 bis 379, Stuttgart 1954.

— : Die Ammonitengattung *Taramelliceras* im südwestdeutschen Unter- und Mittelmalm. — Palaeontographica (A), **106**, S. 37—153, 20 Beil., Taf. 16—19, Stuttgart 1955.

Jaeckel, S. H.: Die Muscheln und Schnecken der deutschen Meeresküsten. — 67 S., 7 Taf., Leipzig (Neue Brehm-Bücherei) 1952.

John, R.: Über die Lebensweise und Organisation der Ammoniten. — 53 S., 1 Taf., Stuttgart 1909. — [Diss. Tübingen.]

Kemper, E.: Die Ammonitengattung *Platylenticeras*. — 286 S., 13 Taf., 4 Tab., Tübingen 1955. — [Diss.]

Kessler, P.: „Konchinbänder", „Haftlinie", „Hohlkiel" und „Streifenbüschel" bei Ammoniten. — Zbl. Miner. usw., 1923, S. 499—511, Stuttgart 1923.

Keyserling, A. & Krusenstern, P. v.: Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora-Land im Jahre 1843. — St. Petersbourg 1846.

Kieslinger, A.: Neotenie, Persistenz, Degeneration. — Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam, **27**, S. 761—771, Amsterdam 1924.

Koenen, A. von: Die Ammonitiden des norddeutschen Neokom. — Abh. preuß. geol. L.-A., N. F., **24**, Text und Atlas, 451 S., 60 Taf., Berlin 1902.

Koenen, A. von: Über das Auftreten der Gattungen und Gruppen von Ammonitiden in den einzelnen Zonen der unteren Kreide Norddeutschlands. — Nachr. k. Ges. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., 1907, S. 50—59, Berlin, Göttingen 1907.

— : Die *Polyptychites*-Arten des Unteren Valanginian. — Abh. preuß. geol. L.-A., N. F., **59**, 89 S., 33 Taf., Berlin 1909.

Kühn, O.: Eine mittelmiocäne Zwergfauna aus Kreta und die Entstehung mariner Zwergfaunen. — Zbl. Miner. usw., 1936 B, S. 255—270, 3 Abb., Stuttgart 1936.

Kummel, B.: Environmental significance of dwarfed cephalopods. — J. Sed. Petrology, **18**, S. 61—64, Tulsa/Oklahoma 1948.

Kutassy, A.: Eine mittelmiozäne Zwergfauna aus Ungarn und ihre Entstehungsbedingungen. — Zbl. Miner. usw., 1930 B, S. 194—205, Stuttgart 1930.

Lamplugh, G. W.: On the subdivision of the Specton-Clay. — Quart. J. geol. Soc., **45**, S. 575—618, London 1889.

Laube, C.: Die Fauna der Schichten von St. Cassian. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien, **30**, 2. Abt., S. 49—106, Taf. 36—43, Wien 1870.

Lippmann, F.: Ton, Geoden und Minerale des Barrême von Hoheneggelsen. — Geol. Rdsch., **43**, S. 475—502, Stuttgart 1955.

Michalski, A.: Die Ammoniten der unteren Wolgastufe. — Mém. com. géol., **8** (2), St. Petersbourg 1898.

Neumayr, M.: Die Ammoniten der Kreide und die Systematik der Ammonitiden. — Z. deutsch. geol. Ges., **27**, S. 854—942, Berlin 1875.

— & Uhlig, V.: Über Ammonitiden aus den Hilsbildungen Norddeutschlands. — Palaeontographica, **27**, S. 129—203, Taf. 15—57, Kassel 1881.

Newell, N. D.: Phyletic size increase an important trend illustrated by fossil invertebrates. — Evolution, **3**, S. 103—123, Lancaster 1949.

Oechsle, E.: Stratigraphie und Ammonitenfauna der Sonninien-Schichten des Filsgebiets unter besonderer Berücksichtigung der Sowerbyi-Zone (Mittlerer Dogger, Württemberg). — Palaeontographica (A), **111**, S. 47—129, Taf. 10—20, Stuttgart 1958.

Pavlow, A.: Etudes sur les couches jurassiques et crétacées de la Russie. — 69 S., 4 Taf., Moscou 1889.

— & Lamplugh, G. W.: Argiles de Specton et leurs équivalentes. — Bull. Soc. Imp. Natur., N. S., **5**, (1891), S. 181—276, 455—570, Taf. 4—8, 13—18, Moscou 1892.

Percival, E.: A contribution to the life history of the brachiopod *Terebratella inconspicua* Sow. — Roy. Soc. New Zealand, Trans., **74**, P. 1, S. 1—23, Wellington 1944.

Pompeckj, J. F.: Über Ammonoideen mit „anormaler Wohnkammer". — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, **50**, S. 220—290, Stuttgart 1894.

Remane, A.: Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. — In: Grimpe & Wagler, Die Tierwelt der Nord- u. Ostsee, **1**, S. 1—238, Leipzig 1940.

— : Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. — 400 S., Leipzig (Akad. Verlagsges. Geest & Portig K. G.) 1952.

Reuter, L.: Die Ausbildung des oberen Braunen Jura im nördlichen Teile der Fränkischen Alb. — Geogn. Jh., **20**, (1907), S. 19—134, München 1908.

Roman, F.: Les Ammonites jurassiques et crétacées. Essay de genera. — 554 S., 53 Taf., Paris (Masson & Cie.) 1938.

Schindewolf, O. H.: Über die Siphonalbildung der Ammonoidea. — S.-Ber. Ges. Förderung ges. Wiss., Marburg, Nr. 2, S. 32—42, 1920.

— : Entwurf einer Systematik der Perisphincten. — N. Jb. Miner. usw., **52**, B.-Bd. B, S. 309—343, Stuttgart 1925.

Schindewolf, O. H.: Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie. — Abh. preuß. geol. L.-A., N. F., **115**, 102 S., 1 Taf., Berlin 1929.

— : Über eine oberdevonische Ammoneen-Fauna aus den Rocky Mountains. — N. Jb. Miner. usw., B.-Bd., **72**, B, S. 331—350, Stuttgart 1934.

— : Grundfragen der Paläontologie. — 506 S., 32 Taf., Stuttgart (Schweizerbart) 1950.

Schmidt, H.: Neotenie und beschleunigte Entwicklung bei Ammoneen. — Paläont. Z., **7**, S. 197—205, Stuttgart 1926.

Seitz, O.: Über die Gliederung des Ober- und Mittelvalendis in Nordwestdeutschland. — Z. deutsch. geol. Ges., **101**, S. 137—145, Stuttgart 1949.

Smith, J. P.: Acceleration of Development in fossil Cephalopoda. — Leland Stanford jun., Univ. publ., Univ. ser. 1914.

Spath, L. F.: On the Ammonites of the Speeton Clay and the subdivision of the Neocomian. — Geol. Mag., **61**, S. 73—89, London 1924.

Stolley, E.: Die Gliederung des norddeutschen marinen Unterneokoms. — Zbl. Miner. usw., 1937 B, S. 434—456, 497—506, Stuttgart 1937.

Tasch, P.: Causes and paleoecological significance of dwarfed fossil marine invertebrates. — J. Paleont., **27**, S. 356—444, Tulsa/Oklahoma 1953.

Trueman, A. E.: The Ammonite Body-chamber with special reference to the Buoyoncy and Mode of Life of the living Ammonite. — Quart. J. geol. Soc., **96**, S. 339—383, London 1941.

Weisert, K.: Stephanoceraten im Schwäbischen Braunen Jura. — Palaeontographica, **76**, S. 121—195, Taf. 15—19, Stuttgart 1932.

Westermann, G.: Monographie der Otoitidae (Ammonoidea). — Beih. Geol. Jb., **15**, 364 S., 5 Tab., Hannover 1954.

Wetzel, W.: Die Bielefelder Garantianenknollen als paläobiologisches Objekt. — Z. deutsch. geol. Ges., **104**, S. 499—505, Hannover 1953.

Wilser, J. L.: Lichtreaktionen in der fossilen Tierwelt. — 192 S., Berlin (Bornträger) 1931.

Wollemann, A.: Bivalven und Gastropoden des deutschen und holländischen Neokoms. — Abh. preuß. geol. L.-A., N. F., **31**, 180 S., 8 Taf., Berlin 1900.

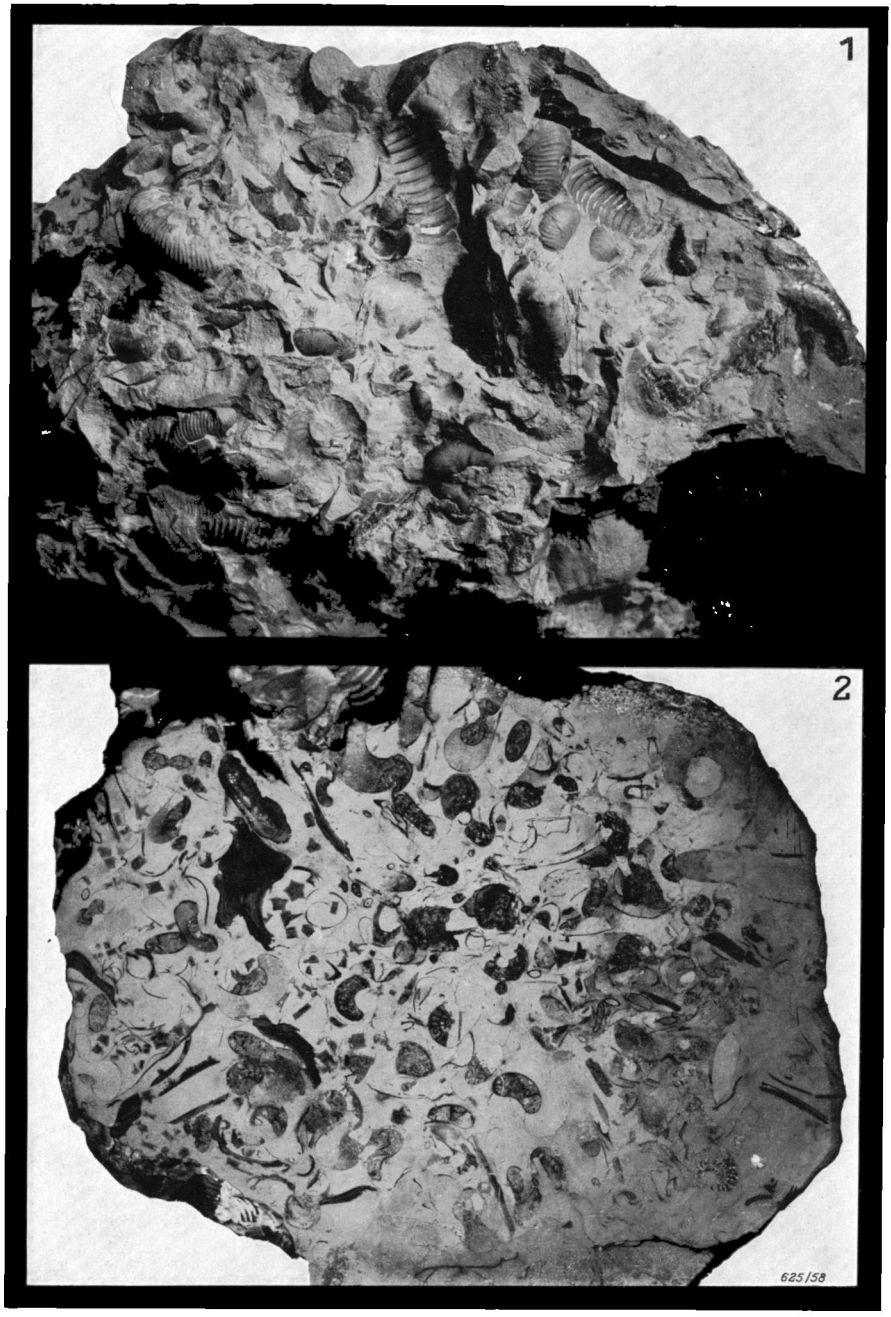
Woods, H.: A Monograph of the Cretaceous Lamellibranchia of England. — Palaeontogr. Soc., **59**, S. 67—90, **62**, S. 181—216, London 1905 u. 1908.

Wright, C. W.: A Classification of the Cretaceous Ammonites. — J. Paleont., **26**, S. 213 — 222, Tulsa/Oklahoma 1952.

Tafel 25

Fig. 1. Geode mit Zwergpolyptychiten. Vergr. 1 ×. Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/27. S. 473

Fig. 2. Geode mit Zwergpolyptychiten. Anschliff. Vergr. 0,8 ×. Die Fläche (150 qcm) zeigt mindestens 300 Fossilreste davon etwa 40 kleine Polyptychiten. Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/27. S. 473

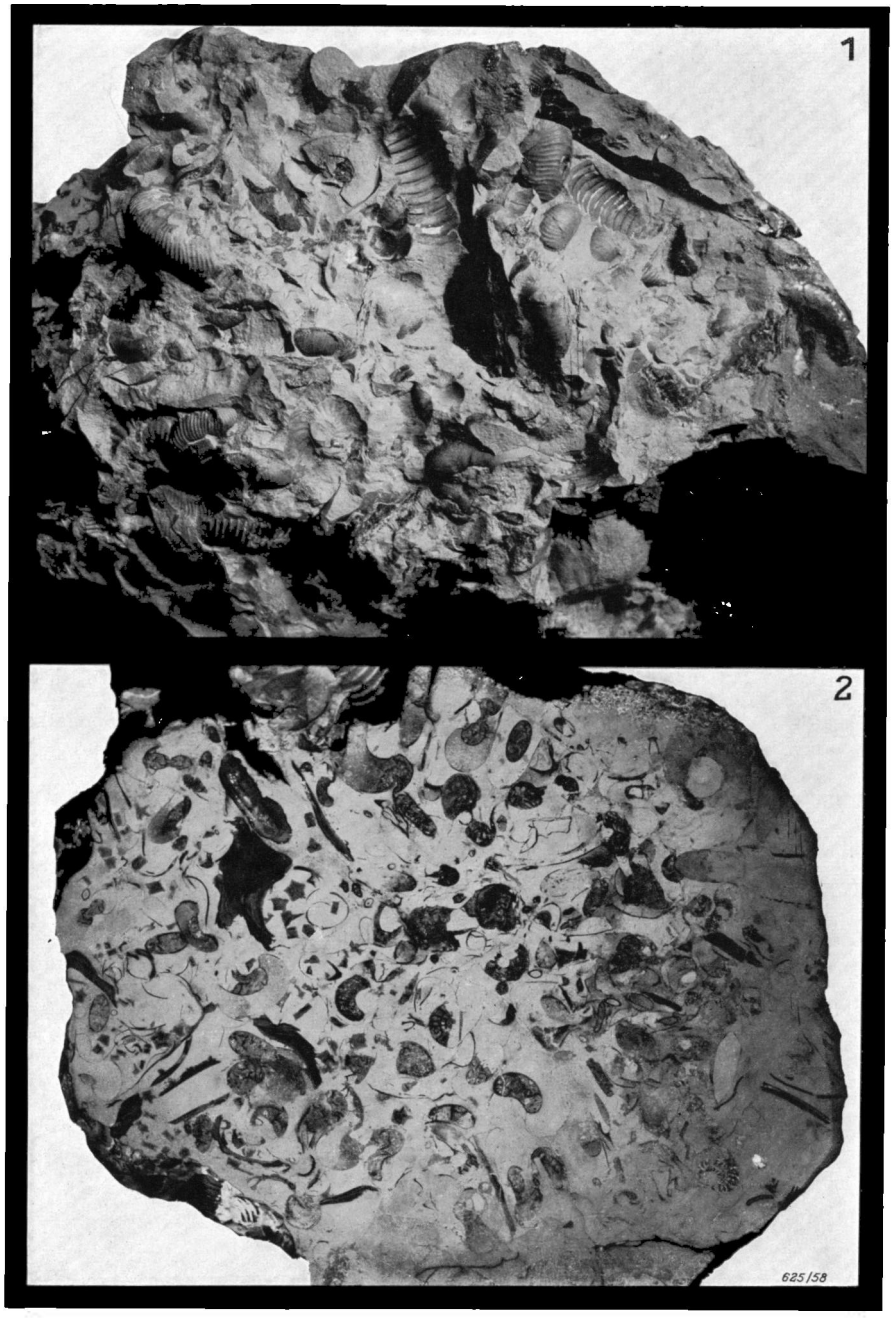


Tafel 25

Tafel 25

Fig. 1. Geode mit Zwergpolyptychiten. Vergr. 1 ×. Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/27. S. 473

Fig. 2. Geode mit Zwergpolyptychiten. Anschliff. Vergr. 0,8 ×. Die Fläche (150 qcm) zeigt mindestens 300 Fossilreste davon etwa 40 kleine Polyptychiten. Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/27. S. 473



Tafel 25

Tafel 28

Fig. 1. Medianschliff durch einen kleinen Polyptychiten. Vergr. 30 ×.
Der Prosipho ist schwach zu erkennen. Zu Beginn der 3. Windung legt sich der Sipho an die Externseite. Am Schluß der 1. Windung ist eine Einschnürung als leichte Eindellung der Externseite zu sehen. Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/8. S. 510

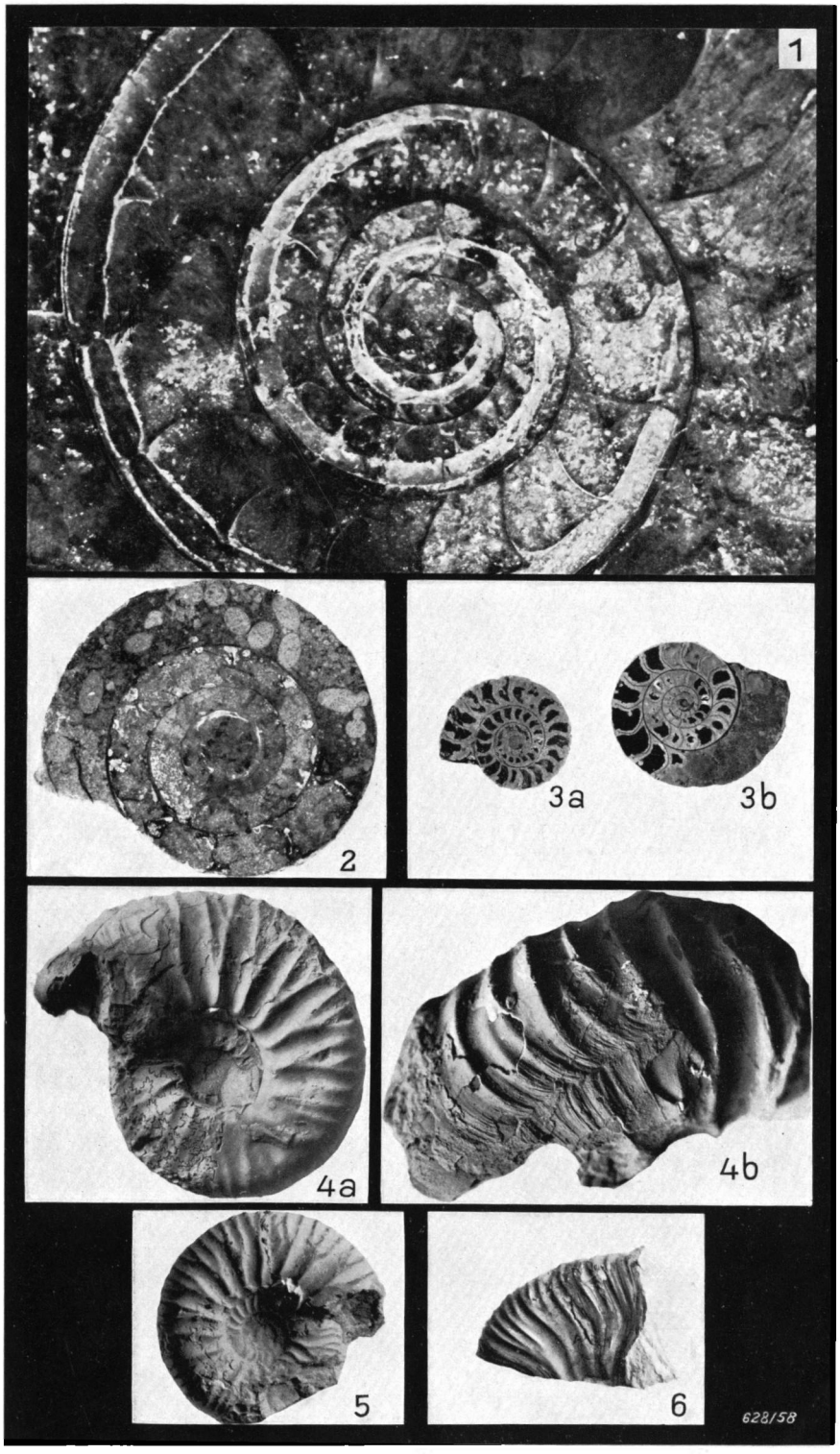
Fig. 2. Anschliff. Vergr. 4 ×.
Pseudooide in der Wohnkammer eines kleinen Polyptychiten. Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/9. S. 474

Fig. 3. Medianschliff. Vergr. 2 ×.
a) *Polyptychites pumilio.*
b) Jugendwindung eines normalwüchsigen Polypt. Der Unterschied in der Septenzahl der beiden Exemplare ist gut zu erkennen. Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/10 u. Ce 1119/11. S. 487

Fig. 4 a. „Halbzwerg". Natürl. Größe. Dreierberippung. Sekundäre Lobendrängung (s. Abb. 8, b).
b. Schalenverletzung am selben Exemplar. Vergr. 2 ×. Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/12. S. 506

Fig. 5. „Halbzwerg". Natürl. Größe. Dreierberippung (s. auch Abb. 8, c). Geol. Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/13. S. 506

Fig. 6. „Halbzwerg". Natürl. Größe. Mündung. Geol.-Paläont. Inst. d. Univ. Tübingen, Typ.-Kat.-Nr. Ce 1119/14. S. 506



Tafel 28