Die Bedeutung der Konservativstämme für die Stammesentwicklung der Ammonoideen

Grundlinien für die Erforschung der Entwicklung der Ammonoideen der Jura- und Kreidezeit.

Von

Dr. Hans Salfeld,
a. o. Professor der Geologie und Paläontologie der Universität Göttingen.

Mit 57 Figuren auf 16 Tafeln.

LEIPZIG 1924
VERLAG VON MAX WEG.

Die Bedeutung der Konservativstämme für die Stammesentwicklung der Ammonoideen

Grundlinien für die Erforschung der Entwicklung der Ammonoideen der Jura- und Kreidezeit.

Von

Dr. Hans Salfeld,

a. o. Professor der Geologie und Paläontologie der Universität Göttingen.

LEIPZIG 1924

VERLAG VON MAX WEG.

Mit dieser Studie hoffe ich nicht nur Fachkollegen zur weiteren Mitarbeit zu gewinnen, sondern weitere Kreise mit historisch-geologisch belegtem Tatsachenmaterial über den Ablauf der natürlichen Entwicklung der Ammonoideen der Jura- und Kreidezeit bekannt zu machen. Ähnliche Wege, wie sie hier für die Erforschung der Stammesentwicklung der ausgestorbenen Ammonoideen eingeschlagen sind, haben wir auch für die übrigen Gruppen fossiler Tiere zu wählen. In großen Umrissen habe ich dies bereits in Dürken-Salfeld, die Phylogenese (1921) festgelegt. Hier gilt es an einer Gruppe von Tieren, die uns ein überaus reichhaltiges Material hinterlassen haben, das vergleichend-morphologischen und ontogenetischen Untersuchungen zugänglich ist, zu zeigen, wie die Paläontologie und durch sie damit die Entwicklungsforschung an lebenden Gruppen neuen festen Boden für ihre Forschungen zu gewinnen vermag. Weder die Lamarksche noch die Darwinsche Hypothese in altem oder neuem Gewande sind geeignet, die natürliche Stammesentwicklung uns zu enthüllen, sondern exakt beobachtete Tatsachen sind zu einer Theorie zu vereinigen. (Dürken, Stammesentwicklung.)

Die fortgesetzten paläogeographischen Veränderungen in der geologischen Vergangenheit und die dadurch bedingten Wanderungen von Faunen und Floren oder einzelner ihrer Komponenten, das Aussterben von einseitig differenzierten Entwicklungszweigen, das wiederholte Einwandern von Gruppen der Konservativstämme oder ihrer Derivate in Gebiete, in denen diese vorher nicht gelebt haben, sowie die Weiterentwicklung solcher Gruppen in ihren neuen Lebensbezirken schließt es aus, daß wir in einem eugbegrenzten Gebiete unserer Erde die gesamte Entwicklung der Ammonoideen finden können. Da aber die von mir eingeschlagene Forschungsmethode das voraussetzungslose Neusammeln unter peinlichster Berücksichtigung des relativen geologischen Alters erfordert, und zwar für jede Entwicklungsreihe getrennt, nicht nach dem historisch gewordenen „Zonenschema“ oder petrographischen Einheiten oder Bänken, so ist das hier gesteckte Ziel in Deutschland allein nicht zu erreichen. Was bisher geschaffen ist, sind wohl wertvolle Vorarbeiten, auf denen auch hier gefußt wird, aber das gesammelte Material versagt in dem wichtigsten Punkte, der relativen Altersfolge. Hier liegt ganz besonders die wunde Stelle der privaten Sammlertätigkeit.

Wie notwendig das voraussetzungslose Neusammeln von Fossilien ist, wurde in meinem Vortrage über: Formänderung und Vererbung bei fossilen Evertebraten, Pal. Zeitschr. Bd. IV. 1922, gezeigt. Um zu einwandfreien Resultaten zu gelangen, sind allerdings ganze Serien von Profilen zu untersuchen, und zwar auch aus räumlich weitgetrennten Gebieten. Dabei hat sich für die Ammonoideen gezeigt, daß trotz der größeren oder geringeren „Breitenreichweite“ dem „Zeitgliede“ (Anmerk. am Schluß) ein in der Natur begründeter fester Wert zukommt, der in besonderen Erscheinungen der Lobenlinie, Skulptur oder Gehäuseform seinen Ausdruck findet, und der von Zeitglied zu Zeitglied in der Entwicklung der Stammreihe sich sprunghaft ändert. Wir haben diese immer wieder bei den bisher untersuchten Reihen beobachtete sprunghafte Zeitgliedbildung als Tatsache zu nehmen, wie dies durch die Arbeiten meiner Schüler Hans Frebold, Fiege und Heidorn (Anmerk. 2) bewiesen oder von anderer Seite

als wahrscheinlich angenommen wird. (Dacqué, Vergleich. biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere, und Stieler, Anomale Mündungen bei Inflaticeraten. N. Jahrb. f. Min. etc. Bd. XLVII. 1922.)

Es ist notwendig, daß wir den Mut finden, die immer wieder festgestellte Tatsache auch als solche zu werten, anstatt unter dem Einfluß darwinistischer Ideen eine sprunghafte Abänderung leugnen zu wollen. Es ist nicht richtig, daß sich „der von Cuvier einst so scharf betonte Artbegriff in Variationen und einzelne Entwicklungsreihen auflöst. Wenn alle Übergänge vorhanden wären und alle Zwischenglieder, so könnte man keine Systematik aufstellen“ (v. Seydlitz). Die Beweise liefert uns die Natur und diese zeigt, daß die Entwicklung sich nicht nach den Ideen (Hypothese) Darwins, Lamarks, Cuviers u. a. vollzog, sondern daß es ein wichtiges Attribut des Lebens ist: Ein Zeitglied bildet sich sprunghaft, durch Aufspalten oder durch restloses und gleichzeitiges Übergehen eines vorhergehenden Zeitgliedes an allen Orten, wo dies Zeitglied lebte. Wäre dies nicht der Fall, so müßte altes und neues Zeitglied zusammen vorkommen, was tatsächlich nicht der Fall ist, abgesehen von den Fällen, wo Aufspaltung erfolgt ist und ein Teil phänotypisch das Gewand des alten Zeitgliedes bewahrt (Anmerk. 3). Bei dieser Erscheinung haben sich schon nach den bisherigen Untersuchungen zwei entwicklungsgeschichtlich fundamentale Verschiedenheiten gezeigt: entweder tritt diese Erscheinung bei der Abspaltung vom Konservativstamme auf, dann geht die Zeitgliedbildung von dem phänotypisch gleichgebliebenen Restteil weiter, und zwar in einer anderen Richtung, als diese von dem oder von den übrigen Spaltteilen eingeschlagen ist. Andererseits findet sich diese Erscheinung in Nebenreihen, und hier ist bisher kein Fall beobachtet worden, wo sich an dem nach der Aufspaltung verbliebenen phänotypisch gleichgebliebenen Restteil noch ein Zeitglied anfügte. Es gewinnt daher an Wahrscheinlichkeit, daß dieser Restteil starr geworden ist und damit aus innerer Ursache erlischt.

Seitdem William Smith den Wert der „Leitfossilien“ erkannte, hat man neuerdings versucht, ihren Wert als geologische Zeitmesser für die ganze Welt zu erschüttern (Deninger, Semper u. a.), ohne sich dabei bewußt zu sein, daß man in der aufgestellten Zonenfolge die heterogensten Dinge vor sich hatte, nämlich absolute Lebensdauer von Zeitgliedern mit Bruchteilen der absoluten Lebensdauer von anderen Zeitgliedern als regional faziell-bionomische Erscheinung in wirrem Wechsel zu einer „Zonenfolge“ verschweißt. Hieraus müssen sich natürlich Unstimmigkeiten ergeben im Vergleich zu Zonenfolgen anderer Gebiete. Damit kommt aber nicht das ganze stratigraphische Weltbild ins Wanken, sondern wir sehen uns genötigt, unsere stratigraphischen Vergleiche auf eine andere, exakte Grundlage zu stellen, wie dies hier gefordert wird. Wir können auch v. Seydlitz (Revolution der Erdgesch. 1920) nicht darin folgen, ohne jeden sicheren Boden zu verlieren, den Zeitbegriff vollkommen auszuschalten und in der Gleichartigkeit der Sedimentationsbedingungen und Lebensverhältnisse, die durch die Gleichartigkeit der Schichten zum Ausdruck kommt, als Vergleichsmoment bestehen zu lassen. Beachten müssen wir indessen, daß es unter den als Leitfossilien so überaus brauchbaren Ammonoideen neben Kosmopoliten auch regional oder sogar lokal beschränkte Typen gibt. So ist z. B. zwischen dem obersten Jura des borealen Gebietes (Portland) und dem Tithon des mediterranen Gebietes ein exakter Zeitvergleich nicht möglich mangels gleicher Entwicklungsreihen von Ammonoideen, worauf von mir schon a. O. hingewiesen ist.

Der Charakter der Konservativstämme.

Rein empirisch ist von mir festgestellt, daß der Hauptmasse der bisher aus Jura und Kreide als Phylloceras beschriebenen Formen in der Ausgestaltung ihrer Lobenlinie qualitativ bleibt, was sie im untersten Lias waren (Salfeld, Ausgestaltung der Lobenlinie usw. 1919). Der Internlobus mit anschließendem Sattel ist „lituid“, die Innensättel mono-, mega- oder racophyll, die Außenlobenlinie weist die jugendliche breite Sattelanlage auf, die allen Ammonoideen der Jura- und Kreidezeit zukommt, die sekundären Sattelendigungen sind mono- oder megaphyll ausgebildet. Nehmen wir die triadischen Phylloceraten-Formen hinzu, nämlich Monophyllites und Racophyllites, so weisen diese den gleichen Bauplan und annähernd die gleiche Organisationshöhe auf wie die Phylloceraten der Jura- und Kreidezeit, nur ihre Außenlobenlinie ist primitiver gebaut. Wir sehen also, daß die Innenlobenlinie und besonders

der Internlobus mit anschließendem Sattel das konservativste und damit auch das primitivste Element für den Stamm der Phylloceratida darstellt. Alle jene „Phylloceraten", deren Internlobus durch eintretende Zerschlitzung der Wandungen progressiv ausgestaltet wird, gehören nicht mehr dem Konservativstamme an, sondern bilden Seitenzweige, die als Ausgangspunkte für anders organisierte Entwicklungsreihen wichtig werden. (Tragophylloceras Loscombi, ibex, numismale.)

Rein empirisch läßt sich feststellen, daß für Phylloceras ein weiterer konservativer Charakter die Skulpturlosigkeit der Schale ist, abgesehen von den feineren oder gröberen Zuwachsstreifen, die jeder Ammonoideenschale zukommen. Das Auftreten von Einschnürungen, Varices (Schalenverdickungen auf der Innenseite der Schale, welche auf Steinkernen nicht von Einschnürungen zu unterscheiden sind), Rippen, sowie Kiel und Furchen auf der Externseite des Gehäuses sind Charaktere für abgezweigte Entwicklungsreihen. Inwieweit diese Charaktere geeignet sind, genetisch einheitliche Gruppen auszuscheiden, haben spätere eingehende Untersuchungen darzulegen. Wahrscheinlich haben sich die gleichen Charaktere während der Jura- und Kreidezeit mehrfach unabhängig voneinander herausgebildet, wie sich dies schon jetzt mit voller Entschiedenheit für den zweiten Konservativstamm, für Lytoceras, zeigen läßt.

Rein empirisch läßt sich feststellen, daß die Gehäuseform im Gegensatz zu den meisten übrigen Ammonoideen-Gruppen recht konstant ist, und zwar während der ganzen Zeitspanne vom untersten Jura bis in die oberste Kreide hinein, und auch andererseits nur eine geringe Breitenreichweite den Zeitgliedern zukommt. Auch diese Erscheinung muß als ein Charakteristikum des Konservativstammes angesehen werden.

Zu erforschen ist die Zeitgliedfolge im Konservativstamme der Phylloceraten. Nach allem, was sich aus der Literatur ermitteln läßt, ergibt sich, daß die Zeitglieder in verhältnismäßig sehr langen Zeiträumen (gemessen an den Zeitgliedfolgen anderer Ammonoideen-Entwicklungsreihen) aufeinander folgen und außerdem die quantitative Änderung von Zeitglied zu Zeitglied gering erscheint.

Neumayr stellte für die Phylloceraten des Jura und der Kreide mehrere Entwicklungsreihen auf, die sich als parallele Stämme von dem untersten Lias an verfolgen lassen sollten. Diese bisherigen Untersuchungen genügen keineswegs den Anforderungen in der Fragestellung, die wir heute für solche Forschungen erheben müssen. Zunächst müssen die Untersuchungen von den Lobentypen ausgehen, wie diese ganz besonders die Ausbildung der inneren Lobenlinie uns bietet, d. h. wir müssen durch erneutes eingehendes Studium herausbekommen, wie sich die inneren Sättel in ihrer verschiedenartigen Ausbildung als mono-, mega- und racophyll zeitlich zueinander verhalten. Gleichzeitig sind diese Studien auf die besondere Ausbildung der äußeren Lobenlinie auszudehnen, und endlich ist nach Klärung dieser Verhältnisse das zeitliche bzw. wiederholte Auftreten von besonderen Einschnürungen oder Varicestypen in den Bereich des Studiums zu ziehen. Alles Fragen, die peinlichstes Neusammeln vorraussetzen im mediterranen Jura- und Kreidegebiet. Hier läßt uns die bisherige Literatur völlig im Stich. Von mir ist schon (l. c. 1919) auf eine Reihe von Unstimmigkeiten in den Neumayrschen Ausführungen hingewiesen worden.

Im unteren Lias erscheint ein weiterer Konservativstamm, Lytoceras, der bis in die jüngste Kreidezeit hinein qualitativ bleibt, was er im unteren Jura war, also die gleichen Verhältnisse wie bei Phylloceras. Beide wurzeln in den triadischen Phylloceraten. Heute können wir uns über die bisher noch recht unklare Entstehungsgeschichte der Lytoceraten schon ein deutlicheres Bild machen. Ohne den Untersuchungen meines Schülers Fiege vorgreifen zu wollen, führe ich nur die Tatsache an, daß gewisse Psiloceraten der Planorbis-Gruppe in bezug auf die Organisationshöhe ihrer Lobenlinie praktisch mit Lytoceras ident sind. Beide besitzen neben einem kurzen Externlobus den gleichen kurzen, breiten und nur mäßig zerschlitzten Internlobus (Antisiphonallobus) mit einem tiefliegenden Seitenzackenpaar, wie ihn die ältesten Lytoceraten mit Lyt. articulatum Sow. aufweisen. Es fehlen diesen Planorbis-Formen allerdings noch die Septalzacken, welche allen echten Lytoceraten zukommen.

Rein empirisch läßt sich feststellen, daß, abgesehen von den in die Nähe von Lytoceras zu stellenden Planorbis-Formen, im Konservativstamme schon konstant sekundäre Skulpturelemente vorhanden sind, nämlich periodische, trompetenartig abstehende Mundsäume, mit oder ohne Einschnürungen kombiniert, oder periodische Wulstsäume. Dazwischen

trägt die Schale grobe, lamellenartig vortretende, starke Zuwachsstreifen in mehr oder weniger radialer Richtung. Soweit sich die Verhältnisse heute beurteilen lassen, treten zu verschiedenen Zeiten Entwicklungsreihen mit ungeteilten, radialen Rippen oder von Zeitglied zu Zeitglied dichter gestellten Einschnürungen auf. Diese Reihen sind bereits abgezweigte und gehören nicht mehr dem Konservativstamme an. Sie sind es besonders, welche für die iterative Entstehung von anderen kürzere oder längere geologische Zeiträume lebenden Seitenzweigen von Ammonoideen wichtig sind. (Hierüber später.)

Analog Phylloceras haben wir auch in dem Konservativstamme der Lytoceraten im Gegensatz zu den übrigen Ammonoideen-Gruppen in der Konstanz der Gehäuseform (weitgenabelt, mit niedrigen, gerundeten und wenig umfassenden Windungen) ein weiteres Charakteristikum des Konservativstammes. Das Auftreten von Kiel und Furche auf der Externseite der Schale, sowie weiterer Skulpturelemente wie Knoten oder Fältelung an den lamellenartig vortretenden Zuwachsstreifen (die Spiralskulptur der sog. „Fimbriaten") sind als Charaktere abgezweigter, meist kurzlebiger Entwicklungsreihen zu werten, wie dies andererseits aus der Abänderung der Lobenlinie zu ersehen ist. (Siehe später.)

Soweit sich die Angaben der Literatur auswerten lassen, gilt für den Konservativstamm der Lytoceraten das gleiche wie für Phylloceras in bezug auf die Zeitgliedfolge, die Qualitäten der Zeitgliedstufen und die Breitenreichweite innerhalb der Zeitglieder. Im übrigen sind diese Fragen an Neuaufsammlungen im mediterranen Jura- und Kreide-Gebiete erst folgerichtig zu untersuchen. Dabei wird sich der weitere Fragenkomplex auch lösen, wie sich und wo sich neue Seitenzweige vom eigentlichen Konservativstamme ablösen.

Da bisher Lytoceras nur sehr unvollständig untersucht ist, erscheint es auch leicht verständlich, daß man zur Charakterisierung der „Gattung" entweder überhaupt kein Merkmal hat anführen können, oder aber gänzlich nebensächliche, wie die Neigung zur sekundären Zweiteiligkeit des primären Laterallobus, die sich auch bei anderen Gruppen von Ammonoideen findet, herangezogen hat, oder Einzelerscheinungen von Gruppen, wie die Kreuzform des Internlobus, als charakteristisch für alle Lytoceraten ansah. Im Grunde genommen war die Gestalt des Gehäuses mit radialer Skulptur das Ausschlaggebende für die Zugehörigkeit zur Gattung Lytoceras, ohne es eingestehen zu wollen, Charaktere, die in gewissen Grenzen zwar zutreffen, aber auch oft versagen, wie die späteren Ausführungen zeigen werden. Hier wären zu erwähnen die sog. lineaten Ammoniten Quenstedts des Lias Gamma/Delta, die z. T. echte Lytoceraten mit Septalzacken, z. T. Jugendformen zu anderen Ammoniten-Gruppen sind.

Der Lebensbezirk der beiden Konservativstämme.

Seit den Untersuchungen Neumayrs wissen wir, daß Phylloceras und Lytoceras die Charakterfossilien des mediterranen Jura und der mediterranen Kreide sind. Nikitin, Pompeckj u. a. haben sich dahin ausgesprochen, daß wir in Phylloceras und Lytoceras Bewohner des offenen Meeres zu sehen haben. In den neritischen Randgebieten der Thetys, sowie in dem borealen Oberjura- und Unterkreide-Meere treten beide Gruppen als Einwanderer nur sporadisch oder von Zeit zu Zeit in solcher Zahl auf, daß man sich der Annahme nicht entziehen kann, daß sie, wenigstens in den neritischen Randgebieten der Thetys, ein heimischer Faunenbestandteil für kürzere Zeiten geworden sind. Es ist dies unter den Phylloceraten z. B. die Gruppe des Phyll. heterophyllum im Lias Delta, Epsilon und Zeta. Da diese ein beständiger Faunenbestandteil des mediterranen Jura sind, haben sie ihr Verbreitungsgebiet erweitert, d. h. es muß die Organisation des Tieres so verändert sein, daß es auch die Gebiete des mitteleuropäischen Jura als endemischer Faunenbestandteil bewohnen konnte, während alle übrigen Einwanderungen von Phylloceras nur als sporadische anzusprechen sind.

Von ganz besonderem Interesse ist, daß die Gruppe des Tragophylloceras Loscombiibex in der Ausgestaltung ihres Internlobus eine progressive Organisationshöhe erreicht hat, die etwa das Stadium der primitiven Psiloceraten des unteren Lias zeigt. Tragophylloceras gehört ebenfalls zu den Formen, welche ihr Verbreitungsgebiet auf den mitteleuropäischen Lias ausgedehnt haben.

Lytoceras tritt nach der bisherigen Auffassung von dieser Gattung als endemischer Faunenbestandteil im mitteleuropäischen Juragebiet erstmalig im mittleren Lias auf, fehlt

aber (Pompeckj, Die Bedeutung des schwäbischen Jura usw.) im obersten Teile des Lias Delta in der Spinatus-Zone. Zum zweiten Male finden wir im mitteleuropäischen Juragebiet die Lytoceraten als endemischen Faunenbestandteil vom oberen Lias an bis in den untersten Dogger hinein. Aus weiter unten zu erörternden Gründen gehören diese Lytoceraten nicht mehr dem Konservativstamme an. Dies mehrmalige Erweitern der Lebensbezirke für Lytoceras wird uns noch bei der Entstehung der iterativen Seitenzweige ganz besonders beschäftigen. Das Auftreten aller sonstigen Einwanderungen in das Gebiet des mitteleuropäischen Jura ist nur als sporadisches anzusprechen.

Die endemisch im neritischen Randgebiete auftretenden sog. Lytoceraten zeigen nach der Ausbildung ihres Internlobus, der gegenüber älteren und gleichzeitigen Formen des Mediterrangebietes in verschiedenem Maße in seiner Ausgestaltung gehemmt ist, daß diese Gruppen nicht mehr der reinen Konservativreihe der Lytoceraten angehören. Soweit wir uns auf Literaturangaben verlassen können, scheinen diese Gruppen z. T. im Mediterrangebiete zu fehlen, doch sind die Forschungsergebnisse aus diesen Gebieten keineswegs befriedigend. (Anmerk. 8.) Als solche Gruppen nenne ich vorläufig: Amm. lineatus (Prodactylioceras Spath) aus dem Lias Gamma/Delta, Amm. jurensis, Denckmanni, Germaini, torulosus, hircinus aus dem obersten Lias bzw. unteren Dogger. Alle diese zeigen Hemmungen in der Ausbildung der Septalzacken und oberen Seitenzacken und neigen dazu, die jugendliche breite und kurze Form des Internlobus zu bewahren. Besonders zu bemerken ist, daß Amm. adnethicus des unteren mediterranen Lias fast die gleiche Hemmung in der Ausgestaltung des Internlobus zeigt, wie dies bei den vorerwähnten sog. Lytoceraten des neritischen Randgebietes als spätere Abspaltungen festgestellt worden ist.

Ehe wir hier klar sehen können, müssen weitgehende Untersuchungen im mediterranen Lias vorgenommen werden. Das scheinbare teilweise Fehlen der sog. Lytoceraten des neritischen Randgebietes im Mediterrangebiete ist jedenfalls nicht so zu deuten, daß echte Lytoceraten des Konservativstammes in Bezirke mit veränderten Lebensbedingungen einwanderten und aus ihnen durch die Milieuänderungen die sog. Lytoceraten entstanden. Denn erstens fehlen jene echten Lytoceraten konstant in den neritischen Randgebieten, zweitens sehen wir immer wieder in anderen Reihen, daß es sich lediglich zunächst um Vergrößerung der Lebensbezirke für solche Formen handelt, die nach der Ausgestaltung ihrer Lobenlinie auf veränderte Organisation des Tieres schließen lassen.

Die Bedeutung der Konservativstämme für die Entstehung neuer Gruppen von Ammonoideen.

I. Phylloceras.

In meiner Studie über die Ausgestaltung der Lobenlinie usw. (Salfeld, 1919) habe ich schon darauf hingewiesen, daß Phylloceras mit seinen obertriadischen Vorfahren sicher dreimal für die Herausbildung neuer Gruppen in Frage kommt, nämlich für die Ableitung von Psiloceras-Lytoceras an der Grenze Trias-Jura, wie dies von Pompeckj schon hervorgehoben wurde. Weiter für die Herausbildung der Gruppe Amm. Loscombi-ibex (Tragophylloceras), und schließlich sehen wir, daß in höheren Schichten der Unterkreide das von P. Schmith (l. c.) beschriebene Phylloceras onoense Stanton in bezug auf die Zerschlitzung der Wandungen des Internlobus bereits ein weitvorgeschrittenes Stadium in seiner Organisationshöhe aufweist. Erstere beiden Gruppen finden wir, mit Ausnahme von Lytoceras, sowohl im Gebiete der Thetys als auch im mitteleuropäischen Jura. Die letzte Gruppe ist bisher nur aus der nordamerikanischen Kreide bekannt geworden.

Die Ontogenie von Phylloceras onoense Stant. unterscheidet sich sehr wesentlich von allem, was wir von Phylloceras kennen. Die jugendliche breite Sattelanlage der äußeren Lobenlinie ist wie bei allen Jura-Kreide-Ammonoideen gewahrt; es tritt aber auch die bei manchen Phylloceraten vorhandene Gamma-Incision im Scheitel des Sattels eher auf als die Alpha- und Beta-Incision, und die Gamma-Incision bleibt dominierend, so daß ein ähnliches Bild entsteht wie bei Racophyllites. Die Sättel der inneren Lobenlinie sind, soweit überhaupt eine Zerschlitzung eintritt, von racophyllem Typ. Dies zeigt uns an, daß wir Placenticeras, in erster Linie auf die Gruppe des Phyll. onoense Stant. zurückführen müssen. Es

dürfte sich übrigens empfehlen, für Phyll. onoense die Gruppenbezeichnung Hypo-Phylloceras zu wählen, da wir diesen nicht mehr in die eigentlichen Phylloceraten einreihen können.

Nach der Ausbildung der Lobenlinie dürfte Neoptychites mit Hypo-Phylloceras und Placenticeras in näherer Beziehung stehen. Ich habe nachprüfen können, daß bei Neoptychites der Internlobus tatsächlich das dreispitzige Stadium erreicht hat.

II. Lytoceras.

Neben gewissen Merkmalen in der Gehäuseform liegt das ausschlaggebende Charakteristikum dieser Gruppe von Ammonoideen in der einzigartigen Ausgestaltung der Lobenlinie, dessen zweispitziger Internlobus jederseits eine tiefliegende seitliche Zacke aufweist, die sich auf den Internsattel der vorhergehenden Kammerscheidewand auflegt. (Septalzacken oder Septalloben Quenstedts.) Die Kenntnis dieser Eigenheit ist trotz Quenstedts Beobachtungen und der Hinweise von Hyatt nicht durchgedrungen, was wohl darin seinen Grund haben dürfte, daß man sich vor der Präparation dieser Septalzacken gescheut hat, wie die meisten unvollständigen Abbildungen von Lobenlinien beweisen. Wie wichtig gerade die Kenntnis über die Ausgestaltung der Septalzacken von Lytoceras für das Verständnis der stammesgeschichtlichen Entwicklung dieser Gruppe und ihrer Derivate ist, wird im folgenden ausgeführt werden.

Die Untersuchung von mediterranen Formen von Lytoceras zeigt, daß hier eine ganz bestimmte Tendenz in der Ausgestaltung der Lobenlinie vorliegt, nämlich daß der Externlobus kurz ist und vom obersten Jura ab zur tiefen Form übergeht, daß der primäre Lateral-lobus zunächst triänid ist und bei späteren Formen sekundär dikranid wird (pseudo-dikranid), worauf schon von Pompeckj (Revision der Anm. IV) hingewiesen ist. In der etappenweisen Umgestaltung des Internlobus finden wir für die mediterranen Formen eine weitere und sehr viel markantere Entwicklungstendenz, nämlich die schrittweise stärkere Entwicklung der Septalzacken und ihre zunehmende Zerschlitzung, ferner die schrittweise stärkere Verlängerung des oberen Seitenzackenpaares im Internlobus, die zunächst schräg gegen unten, später aber wagerecht stehen, so daß nun die für Lytoceras im allgemeinen als charakteristisch angesehene Kreuzform des Internlobus entsteht.

In der Kreide treten stärkere Ausweitungen in den Septal- und Hauptseitenzacken des Internlobus ein, so daß diese teilweise pinselförmig erscheinen.

Dieser Entwicklungstendenz folgen nur die mediterranen Typen, während die im mitteleuropäischen Jura als endemische Faunenbestandteile erscheinenden sog. Lytoceraten in bezug auf die Ausgestaltung ihrer Lobenlinie, besonders des Internlobus sowohl die langen oberen Hauptseitenzacken wie auch die Septalzacken rückbilden. Diese Erscheinung, welche wir bei den „Lytoceraten“ des mitteleuropäischen Gebietes einmal im mittleren und zum zweiten Male im oberen Lias verfolgen können, bildet, wie weiter unten ausgeführt wird, den Schlüssel für die Ableitung der meisten Ammonoideen-Gruppen der Jura- und Kreidezeit.

Ontogenetisch wie phylogenetisch ist bei Lytoceras die Tendenz zu verfolgen, daß der Internlobus breit und flach angelegt wird, um zur schmalen und tiefen Form überzugehen. Ontogenetisch wie phylogenetisch ist die Entwicklungstendenz zu verfolgen, daß bei den mediterranen Lytoceraten die Septalzacken herausgebildet, stark verlängert und schließlich ausgeweitet werden. Phylogenetisch ist bei den Lytoceraten die Entwicklungstendenz zu verfolgen, daß der Externlobus mit einer kurzen, breiten Form beginnt, um in eine tiefe, schmale überzugehen. Diese drei Entwicklungscharaktere bedürfen der weitgehendsten Beachtung für die Deutung der in den abgespalteten Reihen immer wieder zu verfolgenden Entwicklungstendenz, daß die Reihen mit verhältnismäßig breitem und kurzem Internlobus beginnen und mit einem schmalen und tiefen enden, wobei die Septalzacken rudimentär werden.

Für Lytoceras im weiteren Sinne würden wir demnach folgende Diagnose erhalten:

Gehäusetyp holoid (Schalenaußenseite gerundet, ohne Kiel oder Furche), weit bis eng genabelt und damit wechselnde Zahl von Lobenelementen. Sekundäre Skulpturen fast radial gerichtet (Rippen, Einschnürungen usw.), vorhanden oder fehlend.

Lobenlinie mit zweispitzigem Internlobus, der jederseits eine tiefliegende, seitliche Hauptzacke aufweist, die sich auf den Internsattel der vorhergehenden Kammerscheidewand auflegt (Septalzacken). Ferner jederseits zwei weitere Hauptzacken. Die Endigung

der gespaltenen oder ungespaltenen paarigen Endzacken des Internlobus spitz (mit Ausnahme einiger sog. Lytoceraten des mitteleuropäischen Jura) im Gegensatz zu anderen Jura- und Kreide-Ammonoideen.

Im eigentlichen Konservativstamme des mediterranen Gebietes werden ein Paar obere Hauptseitenzacken schräg gegen unten stark verlängert und später wagerecht gestellt. Bei den Septalzacken tritt in der Phylogenese ebenfalls bald eine starke Verlängerung ein.

Unter Wertung der verschiedenen am Lytoceratengehäuse auftretenden Charaktere lassen sich für die mediterranen Formen folgende Etappen in der Entwicklung erkennen, die hier mit Alpha bis Epsilon bezeichnet sind, ohne damit vorgeben zu wollen, daß es sich hierin um natürliche Gruppen handele. Der Weg ist lediglich beschritten, um eine leichtere Übersicht zu ermöglichen.

1. Alpha-Lytoceras. Unterster Lias. Typ: Lyt. articulatum Sow.

Die äußere Lobenlinie weist den bekannten triäniden Bau des primären Laterallobus auf. Internlobus verhältnismäßig breit, ohne sekundäre Zerteilung der beiden Endspitzen und der Septalzacken. (Vielleicht tritt eine solche an größeren Exemplaren auf, wie dies eine articulatum-Form aus etwas höheren Schichten des Unterlias aufweist, wenn es sich hier nicht schon um ein späteres Zeitglied handelt.) Septalzacken und Hauptzacken II kurz. Internsattel monophyll.

Bis auf die Septalzacken sind gewisse Psiloceraten der Planorbisgruppe mit tiefliegenden- unteren Seitenzacken im Internlobus und dem monophyllen Internsattel in der Ausbildung ihrer Lobenlinie auf der gleichen Organisationshöhe wie Alpha-Lytoceras. Fraglich bleibt z. Z. das gegenseitige phylogenetische Verhältnis, da die Gruppe des Mojsvarites planorboides Gümb. des oberen Rhät in bezug auf die Ausbildung ihres Internlobus nicht bekannt ist. So können diese Psiloceraten Vorläufer oder Nachkommen der älteren Lytoceraten sein. Ist ersteres der Fall, so stellen sie die primitivsten Typen unter allen Lytoceraten dar (Fehlen der Septalzacken, weil noch nicht ausgebildet) und müßten demnach in der Ausbildung des Internlobus Mojsvarites näher stehen als die übrigen Psiloceraten; ist letzteres der Fall, so müßte umgekehrt Mojsvarites den Alpha-Lytoceraten näher stehen, und wir hätten es dann in Psiloceras schon mit einer Gruppe zu tun, die durch Hemmung in der Entwicklung der Septalzacken sich auszeichnete, wie dies bei allen späteren Derivaten von Lytoceras eintritt. Die Entscheidung ist nur rein empirisch an besonders glücklichen Funden aus der oberen Trias zu führen. Da aber Lytoceras sich nach allen bisherigen Feststellungen erst über jenen Psiloceraten zeigt, so besitzt die Wahrscheinlichkeit der Ableitung der Lytoceraten von diesen viel für sich.

2. Beta-Lytoceras. Unterer Lias. Typ: Lyt. sp. cf. Franziscii Oppel.

Der primäre Laterallobus der äußeren Lobenlinie pseudodikranid. Internlobus mit kurzen Septalzacken aber starker Verlängerung der schräg gegen unten stehenden oberen Hauptseitenzacken.

3. Gamma-Lytoceras. Mittlerer Lias bis Malm. Typ: Lyt. sp. cf. sublineatum Oppel.

Vom mittleren Lias ab erweisen sich die Lytoceraten des mediterranen Gebietes in der Ausbildung ihrer Lobenlinie als Typ dessen, was man bisher für die Gattung Lytoceras als charakteristisch ansah, nämlich neben der bekannten äußeren Lobenlinie mit dem pseudodikraniden primären Laterallobus der Besitz des kreuzförmigen Internlobus (mit langen, wagerecht abstehenden oberen Hauptseitenzacken). Außerdem tritt aber als besonders charakteristisch der Besitz von sehr langen Septalzacken hinzu, die etwa die gleiche Länge erreichen, wie die Tiefe des Internlobus, eine Ausbildung, die sich bei den Lytoceraten der Kreide ebenfalls noch vorfindet. Hierin kontrastieren diese Formen ganz besonders zu den gleichzeitig im mitteleuropäischen Jura auftretenden Lytoceraten-Gruppen.

Die allgemeine Entwicklungstendenz geht dahin, die Gestalt des Internlobus zu vertiefen und zu verschmälern, wie dies auch auf den Externlobus zutrifft. Hand in Hand geht damit die Dehnung des Internsattels, so daß sich die dritte und meist auch noch eine vierte obere Hauptseitenzacke verlängern und wagerecht stellen, wie dies z. B. bei Lytoceras Liebigi Oppel aus dem Tithon der Fall ist. Die Septalzacken werden mehr und mehr ausgeweitet

und reich zerschlitzt, eine Tendenz, die bei der folgenden Gruppe sich fortsetzt und auf die oberen Hauptseitenzacken übergreift.

4. Delta-Lytoceras. Malm bis Obersenon. (Gaudryceras, Kosmatella.)

Internlobus verhältnismäßig tief und schmal, Hauptzacken II—III oder II—IV (obere Seitenzacken) wagerecht stehend, am Grunde mehr oder weniger ausgerundet mit zahlreichen, fast gleichwertigen Zähnchen, daher pinselförmig oder prionid. Hauptzacke II verkürzt. Meist mit Suspensivlobenbildung, die bei Beta- und Gamma-Lytoceras wegen starker Ausbildung der oberen Hauptseitenzacke (reicht meist über den Nabel hinaus) nicht möglich ist. Sonst wie Gamma-Lytoceras.

Die Septalzacken sind bei dieser Gruppe außerordentlich stark vergrößert und verbreitert und ihre Ränder weisen die verschiedenartigste Zerschlitzung auf. Zum Teil sind diese Inzisionen der Septalzacken durchgängig dikranid, wie z. B. bei Lyt. sacya Forbes aus dem indischen Cenoman. Bei einer anderen Form, angeblich aus der persischen Kreide (Sammlg. Berlin, Geolog. Institut) tritt zu dieser dikraniden Primärzerschlitzung noch eine komplizierte sekundäre hinzu. Es dürfte daher wohl keinem Zweifel unterliegen, daß mit Hilfe dieser Erscheinungen sich leicht Zeitglieder werden unterscheiden lassen, eventuell auch verschiedene Stammreihen.

Die Ausgestaltung der beiden Endzacken und des diese trennenden Sättelchens ist verschieden; z. T. schließt sich die Form an die übrigen Lytoceraten an. Bei Lyt. sacya ist aber das kleine mediane Sättelchen gerundet und die beiden Endzacken halbmondförmig gegen innen gekrümmt. Diese Form konnte ich außerdem noch bei Puzosia (Tetragonites) latidorsata Mich. aus dem Gault feststellen. Übrigens dürfte Latidorsella in näherer Beziehung zu Epsilon-Lytoceras (Tetragonites) stehen als zu Delta-Lytoceras. Es ist immerhin möglich, daß wir in Tetragonites die gleiche Umgestaltung der beiden Endzacken des Internlobus als Parallelentwicklung antreffen werden, oder aber auf Grund dieser Ausgestaltung die Gruppen ohne Rücksicht auf das Vorhandensein oder Fehlen von selbständigen inneren Seitenloben trennen müssen. Zur Entscheidung dieser Frage müßte das Material erst speziell gesammelt werden, was bekanntlich in Deutschland nicht möglich ist.

5. Epsilon-Lytoceras (Tetragonites). Untere bis obere Kreide.

Die Gruppe zeichnet sich in ihrer bisherigen, sehr wahrscheinlich nicht natürlichen Umgrenzung, durch den Besitz eines oder mehrerer selbständiger innerer Seitenloben aus. Die Form und die Gestalt des Internlobus ist bei dem bisher untersuchten Material so außerordentlich verschieden, so daß man daran denken muß, daß hier verschiedene Gruppen vorliegen. So zeigt Tetr. Timotheum aus dem indischen Cenoman einen verhältnismäßig kurzen und breiten Internlobus mit sehr großen und reich zerschlitzten Septalzacken. Andererseits haben wir in Tetr. sphaeronodus Jimbo aus dem japanischen Senon eine Form mit schmalem und tiefem Internlobus, deren drei obere Hauptzacken alle wagerecht stehen, breit und kurz sind und am Grunde pinselförmige Zerschlitzung aufweisen. Außerdem sind die Septalzacken sehr kurz, dagegen die beiden seitlichen Zacken, welche neben den Endzacken liegen, verhältnismäßig lang. Die Septalzacken treten ontogenetisch erst spät in Erscheinung und sind auf dem vierten Umgang noch nicht vorhanden.

Die Form dieses Internlobus zeigt die weitgehendste Übereinstimmung mit derjenigen von Lyt. Lüneburgense Schlüt. aus dem Obersenon Deutschlands. Doch ist bei dieser Form die Endigung des Internlobus wieder wie bei Lyt. sacya mit zwei halbmondförmigen gegen innen gekrümmten Endzacken versehen, und außerdem die Septalzacken von tiefer, breiter und reich zerschlitzter Gestalt.

Es dürfte nach den angeführten Belegen keinem Zweifel unterliegen, daß der Besitz der Septalzacken das ureigenste Charakteristikum der Lytoceraten ist. Im eigentlichen Konservativstamme des mediterranen Gebietes finden wir die in dem vorhergehenden geschilderte fortschreitende Umgestaltung der Lobenlinie. Mustern wir aber die im mitteleuropäischen Lias und untersten Dogger als endemische Faunenbestandteile auftretenden Lytoceraten, so finden wir hier eine ganz anders gerichtete Entwicklungstendenz.

Charakter der im mitteleuropäischen Lias und Unterdogger als endemische Faunenbestandteile auftretenden Lytoceraten.

Bei diesen Formen findet sich keine weitere Ausbildung der Septalzacken und oberen Hauptseitenzacken im Internlobus, sondern eine schrittweise Rückbildung oder, besser gesagt, Hemmung in der Ausbildung. Auch die äußere Lobenlinie weist gegenüber den mediterranen Formen wesentliche Vereinfachung in der Zerschlitzung auf, oder erreicht das sog. „phyllicincte Stadium“ erst im Alter. (Vgl. Pompeckj l. c.)

Pompeckj hat schon darauf hingewiesen, daß die sog. articulaten Lytoceraten des oberen Lias und untersten Dogger untereinander sehr nahe verwandt sind. Das spiegelt sich auch in der stufenweise erfolgenden Rückbildung der Septalzacken wider, die bei Lyt. jurense noch verhältnismäßig lang sind, bei Lyt. Germaini, Denckmanni und hircinum immer mehr verkümmern, um bei Lyt. torulosum z. T. gar nicht mehr in Erscheinung zu treten. Letztere Form zeigt außerdem nicht mehr die spitzen paarigen Endigungen des Internlobus, sondern eine breit gerundete Form, die für andere Gruppen von Ammonoideen die übliche ist. Wie im einzelnen die Zeitgliedetappen aufeinander folgen, und welche Formen sich zu weiteren Seitenzweigen abtrennen, kann nur die eingehende Untersuchung in Profilen zeigen. Durch die Ausgestaltung der oberen Seitenzacken im Internlobus von Lyt. Germaini wird entschieden eine besondere Entwicklung eingeleitet, von der weiter unten zu sprechen ist.

Zweifellos gehört Lyt. sublineatum Oppel nach der Ausgestaltung der gesamten Lobenlinie nicht in den engeren Verein der vorerwähnten Formen.

Als positives Ergebnis müssen wir festhalten: im oberen Lias erscheinen im mitteleuropäischen Jura Lytoceraten, die im Gegensatz zu den gleichalterigen mediterraner Gebiete in der Ausgestaltung der Lobenlinie stufenweise Hemmungen erkennen lassen. Bei den Formen mit kurzen Septalzacken waren auch ontogenetisch keine längeren vorhanden, während die langen Septalzacken ihren alpinen Vorläufern zukamen.

Auf ganz analoge Verhältnisse stoßen wir bei den Lytoceraten des mittleren Lias Mitteleuropas. Lyt. fimbriatum Sow., die Lineaten Quenstedts aus Gamma/Delta besitzen gegenüber den gleichalterigen mediterranen Formen auffallend kurze oder keine Septalzacken mehr, dagegen sind ihre oberen Seitenzacken noch in erheblichem Maße ausgebildet. Hierin kontrastieren sie gegen die oberliassischen mitteleuropäischen Juragebiete.

Für beide Gruppen mitteleuropäischer Formen tritt gegenüber ihren alpinen Verwandten noch besonders hervor, daß der Internlobus eine verhältnismäßig kurze, breite Form besitzt.

Es ist noch niemals ernstlich daran gezweifelt, daß diese mitteleuropäischen Lytoceraten in die nächste Verwandtschaft von anderen, alpinen Lytoceraten gehören. Die Übereinstimmungen in wichtigen Charakteren sind so zahlreich, aber es sind auch konstante Unterschiede vorhanden, die eine andere Entwicklungsrichtung aufweisen, und gerade hierauf müssen wir bei phylogenetischen Untersuchungen starken Nachdruck legen. Es gibt eben im Jura und der Kreide zahlreiche Gruppen, die in bezug auf die Ausgestaltung ihrer Lobenlinie auf dem Stadium eines Lyt. torulosum oder lineatum stehen, in Gehäuseform und Skulptur Lineaten oder anderen Lytoceraten z. T. sehr nahe kommen und den Ausgangspunkt für andere Entwicklungsreihen bilden. Andere Formen, die in bezug auf die Ausgestaltung ihrer Lobenlinien auf dem gleichen Stadium stehen, zeigen aber z. T. eine Aegoceraten-Berippung, wie sie bei Lytoceras niemals gefunden ist, und doch werden wir uns zu dem Ergebnis durchringen müssen, daß es Derivate von Lytoceraten sind, welche eben in dem Auftreten und der Ausgestaltung einer Berippung eine besondere Entwicklungstendenz aufweisen, wie dies in den nachfolgenden Untersuchungen näher bewiesen werden soll.

Unsere sog. phylogenetischen Untersuchungen werden oft zwangsläufig unter dem Einfluß der Idee betrieben, daß Formähnlichkeit ausschlaggebend sein müßte, trotz zeitlicher Lücken eine stammeseinheitliche Gruppe zu kennzeichnen. Wir werden den Beweis antreten, daß es sich z. B. bei den meisten Ammoniten-Familien oder sogar „Gattungen“ nur um iterative formähnliche Abspaltungen aus ihnen formunähnlichen Vorfahren handelt.

Die iterativen Abspaltungen von Lytoceras.

Rein empirisch ist von meinen Schülern und mir an sehr umfangreichem, profilmäßig gesammeltem Materiale und unter Berücksichtigung der Literatur gefunden, daß bei Psiloceras und den verschiedenen Stammreihen von sog. Arieten des unteren Lias die Tendenz in der Umgestaltung des Internlobus dahin geht, diesen zu vertiefen und zu verschmälern. (Vgl. die drei Zeitglied-Etappen: Psiloceras planorbis Sow., Johnstoni Sow. und laequeolus Schloenb. Die Zeichnungen stellte mir Dr. Fiege aus seiner Dissertation gütigst zur Verfügung.) Analoge Entwicklungsstadien in der Ausgestaltung der Form des Internlobus werden bei den alpinen Lytoceraten erst in jüngeren Zeiten des Unter-Lias und im Mittel-Lias erreicht.

Weitere Untersuchungen meines Schülers Dr. H. Frebold an profilmäßig gesammeltem Material von sog. Aegoceraten des Unter- und Mittel-Lias haben gezeigt, daß hier mehrere Stammreihen vorliegen, die in der Entwicklungstendenz der Form des Internlobus das gleiche Verhalten aufweisen wie die als Beispiel aufgeführte Psiloceras-Stammreihe. Die Gruppe des Aegoceras Birchi-planicosta aus dem älteren Lias Beta besitzt einen verhältnismäßig kurzen und breiten Internlobus, dessen Hauptseitenzacken noch stark ausgeprägt sind. In dieser Beziehung ist die Birchi-planicosta-Gruppe primitiver organisiert als die jüngeren, ihnen aber zeitlich voraufgehenden Psiloceraten, von den Schlotheimien und den sog. Arieten völlig zu schweigen. Auch die jüngere Gruppe des Aegoceras natrix und capricornu im Lias Gamma zeigt den analogen primitiven Internlobus wie die Birchi-Gruppe. Eine unmittelbare genetische Beziehung beider darf jedoch nicht angenommen werden, da die Zeitglieder der letzteren aber älteren Gruppe einen höher organisierten Internlobus aufweisen und deshalb nicht als verbindende Glieder zur jüngeren Natrix-Capricornu-Gruppe herangezogen werden dürfen. Es liegen also die gleichen Verhältnisse vor, wie wir sie zu den Psiloceraten festgestellt hatten.

Andere Ammonoideen mit Aegoceratenskulptur, welche als zeitliche Bindeglieder zwischen den Anfängen der verschiedenen Aegoceraten-Stammreihen in Frage kommen könnten, sind trotz der zahlreichen untersuchten Profile nicht vorhanden, die analogen Verhältnisse treten uns aber in weiteren Reihen entgegen, und ganz besonders diese werden uns verdeutlichen, daß einmal ähnliche Skulpturelemente, z. B. die Aegoceratenrippe mit ihrem zum Dreieck oder Rhombus verbreiterten, abgeplatteten und verstärkten Teile auf der Externseite des Gehäuses oder z. B. die Gabelrippe iterativ gebildet sind. Zum anderen weisen uns einige dieser Stammreihen sehr augenfällig auf ihren Ursprung hin.

Die Ausgestaltung des Internlobus von Amm. Davoei des Lias Gamma verweist diese Form, wie die Untersuchungen von H. Frebold erwiesen haben, in allernächste Nähe von gleichzeitig mit ihnen vorkommenden und im mitteleuropäischen Jura schon kurz vorher auftretenden „gerippten Lytoceraten“, Lytoc. lineatum Qu. aus dem Mittel-Lias. Bei der letzteren Form treten die Septalzacken der Lytoceraten nicht mehr in Erscheinung, sie sind aber (vgl. Abbildung) durch die sehr tief liegenden unteren Seitenzacken noch angedeutet. Es ist schon eingangs darauf hingewiesen worden, daß es bisher noch niemandem gelungen ist, diese Formen aus der Verwandtschaft von Lytoceras herauszulösen. Es dürfte aber auch andererseits schwer fallen, diese Form ihrer vermittelnden Rolle zwischen echten Lytoceraten einerseits und der Gruppe des Amm. Davoei zu entkleiden.

Daß die Gruppe des Amm. Davoei nicht zu den sog. Aegoceraten gehört, sondern als eine besondere Abspaltung von Lytoceras aufzufassen ist, zeigt eine alpine Form (bisher nicht beschrieben), welche ich in der Sammlung des Wiener Naturhistorischen Museums fand. Das Gehäuse ist im allgemeinen Lytoceras ähnlicher, besitzt in der Jugend deutliche, einfache Rippen, die später auf den Flanken breiten Randrippen Platz machen, welche dicht vor der Externseite in einem Knoten sich zu mehreren Einzelrippen auflösen, die die Außenseite queren. Von besonderem Interesse ist die Lobenlinie, die in ihrer gesamten Ausbildung derjenigen alpiner Lytoceraten sehr nahe steht, aber einen stark abweichenden Internlobus besitzt, der schon zu einer extrem schmalen und tiefen Form übergegangen ist, außerdem nur noch kurze und unzerschlitzte Septalzacken aufweist. In gewisser Weise steht die Ausbildung des Internlobus auf der Organisationshöhe, welche die verschiedenen iterativen Stammreihen, welche bisher als Aegoceras zusammengefaßt wurden, in ihren Endgliedern zeigen. Gegenüber

den älteren und gleichalterigen alpinen Lytoceraten zeigt die Lobenlinie dieses Amm. pseudodavoei n. sp. einen verhältnismäßig sehr tiefen Externlobus. Als besonderen Lytoceras-Charakter in seiner weitgehenden Umänderung in einem Seitenzweige mache ich noch auf die schiefe Zweispitzigkeit der paarigen medianen Endzacken im Internlobus aufmerksam, wie dies etwa in gleicherweise bei Lytoc. torulosum des oberen Lias sich findet.

Ein andere Gruppe, die in bezug auf die Ausbildung ihrer Lobenlinie sicherlich gänzlich unverdächtig für die Zuweisung zu den Lytoceraten ist, bilden die alpinen Amm. adnethicus und Foetterlei Hauer aus dem unteren Lias mit ihrer typischen Aegoceraten-Berippung. Der Externlobus ist bei diesen noch kurz, der Internlobus besitzt die für Lytoceras typischen stark entwickelten und schräg gegen unten stehenden oberen Hauptseitenzacken (vgl. die Bilder der gleichalterigen alpinen Formen), sowie noch verhältnismäßig stark entwickelte untere Seitenzacken, wenn auch die extrem verlängerten Septalzacken der gleichalterigen Lytoceraten nicht mehr in Erscheinung treten. Die paarigen Endzacken des Internlobus enden gerundet, nicht mehr spitz wie bei Lytoceras. Daß es sich hier um eine Abspaltung von Lytoceraten alpinen Types handelt, dürfte nicht mehr zu bezweifeln sein.

Schließlich haben wir uns noch mit einer dritten Gruppe alpiner Ammonoideen zu beschäftigen, Ectocentrites des unteren Lias. Trotzdem die äußere Lobenlinie kaum Anklänge an die der Lytoceraten besitzt, hat man diese Gruppe doch meist zu diesen gestellt. Der tiefe Externlobus fehlt den älteren Lytoceraten noch vollständig und erscheint erst im oberen Jura. Der primäre Laterallobus erlangt noch kaum eine sekundäre Zweiteilung. Dagegen zeigt der Internlobus typische Lytoceratencharaktere; die Septalzacken sind zwar nur kurz und unzerschlitzt, aber die paarigen Endzacken tief zweiteilig, wie dies für die meisten Lytoceraten charakteristisch ist (den übrigen Gruppen von Jura- und Kreide-Ammonoideen fehlt diese Erscheinung), in solch extremer Ausbildung jedoch nur als seltene Ausahme in Nebenzweigen erscheint. Vergleiche hierüber noch die Lobenlinie von Puzosia latidorsata d'Orb. unter den Ausführungen über Desmoceras.

Ectocentrites und „Aegoceras" adnethicum bilden übrigens kurzlebige Abspaltungen von Lytoceras, welche auf das alpine Gebiet beschränkt bleiben und nur sporadisch in den neritischen Randgebieten auftauchen. Im Prinzip sind sie aber den zahlreichen Abspaltungen von Lytoceras in bezug auf die Unterdrückung der Septalzackenbildung im Internlobus gleichwertig, Gruppen, die ihren Lebensbezirk auf die neritischen Randgebiete ausgedehnt haben.

Eine andere Gruppe, die stark an die des Amm. Davoei erinnert und sicher in naher Beziehung zu Lytoceras steht, ist Cicatrites Abichi Antb. aus dem Aptien des Kaukasus. Der kurze Externlobus gibt der Lobenlinie ein altertümliches Gepräge unter den Lytoceraten. Ob die von Anthula gegebene Zeichnung des Internlobus den tatsächlichen Verhältnissen gerecht wird, habe ich nicht nachprüfen können. Meistens sind die Internloben unvollständig gezeichnet. Das iterative Auftreten einer „Davoei-Skulptur" verdient jedenfalls ganz besondere Beachtung. (Die Form ist abgebildet: Anthula. Kreide Kaukasus. Beitr. Österr.-Ung. XII. Taf. VII.)

Liparoceras armatum Qu. (= Foetterlei Hauer) eine alpine Gruppe, die nach den Untersuchungen von H. Frebold für den Ausgang der Liparoceraten in Frage kommt, zeigt eine typische Lytoceraten-Lobenlinie mit kurzem Externlobus, einem sekundär zweispitzigen primären Laterallobus und einem Internlobus mit in Reduktion befindlichen Lytoceras-Charakteren. (Die Untersuchungen H. Frebolds werden demnächst erscheinen.)

Die „sogenannten Stephanoceraten".

Ganz besonders summarisch ist bisher die Ableitung und die Stammesentwicklung der sog. Stephanoceraten behandelt worden, beginnend mit den Ausführungen Würtenbergers. Lassen sich nach den Untersuchungen meiner Schüler schon Psiloceras und die verschiedenen Stammreihen der sog. Aegoceraten nicht in genetischen Zusammenhang bringen, so ist noch leichter zu beweisen, daß „Coeloceras aus dem Lias Gamma" in keinem Zusammenhang stehen kann mit „Coeloceras aus dem Lias Epsilon" und auch diese Gruppe wiederum nicht mit den „Stephanoceraten des Unteren Dogger". Es handelt sich hier lediglich um Gruppen von Ammonoideen, die ohne jeden zeitlichen Zusammenhang in bezug auf die Herausbildung ihrer

Berippung und ihrer „coronaten Gehäuseform“ formähnlich geworden sind — also iterative Neubildungen repräsentieren.

Die Untersuchungen von H. Frebold haben gezeigt (mir persönlich aus seinem Manuskript zur Verfügung gestellt), daß die Coeloceraten des Lias Gamma sich als Zeitglieder in eine der Aegoceraten-Stammreihen einfügen. Ihr Internlobus ist schmal und tief. Sie stehen am Ende einer Stammreihe und folgen der allgemeinen Entwicklungstendenz (vgl. auch die Stammreihe der Psiloceraten). Bei den Coeloceraten des Lias Epsilon finden wir dagegen einen kurzen, extrem breiten Internlobus, der dem Grundtyp der älteren Lytoceraten, bzw. was die kurze und extrem breite Form anbetrifft, auch gewissen mitteleuropäischen Fimbriaten unter den Lytoceraten des Mittel-Lias nahesteht. Nach der Ausgestaltung des Internlobus ist es jedenfals völlig ausgeschlossen, die Coeloceraten des Lias Epsilon mit denen des Lias Gamma in direkte genetische Beziehung zu setzen. Nach der Ausbildung des Internlobus gehört aber zu der Gruppe des Coeloceras crassum des Lias Epsilon die der Gruppe der Haugia semilunulata Qu. (Salfeld, l. c. 1919, Abb. S. 15.) Der profilmäßige Nachweis ihrer genetischen Beziehung ist aus faziell-bionomischen Gründen in Deutschland nicht zu führen, dürfte aber in Südfrankreich möglich sein.

Bei Dactylioceras des Lias Epsilon finden wir einen anderen, etwas schmäleren und etwas längeren Typ eines zweispitzigen Internlobus, der in keiner Weise auf der Organisationshöhe der sog. Stephanoceraten des Mittel-Lias steht, sondern bedeutend primitiver ist, somit auch kein Nachkomme des letzteren sein kann. Wenn der Internlobentyp von Dactylioceras große Ähnlichkeit zu zwei Gruppen sog. Harpoceraten, nämlich zu Grammoceras und Dumortieria (Salfeld, l. c. 1919, S. 15) aufweist, so ist der profilmäßige Nachweis ihres direkten genetischen Zusammenhanges aus den faziell-bionomischen Verhältnissen in Deutschland nach den Untersuchungen meines Schülers Heidorn nicht zu erbringen, dürfte vielleicht aber in Südfrankreich möglich sein. Jedenfalls stehen die primitiven Dumortierien ihnen nahe; eventuell haben wir es hier mit einer besonderen Abspaltung von Lytoceras zu tun.

Ein ganz analoger Internlobus, wie ihn die Gruppe des Coeloceras crassum besitzt, begegnet uns bei dem seiner Stellung nach bisher sehr zweifelhaften Tmetoceras scissum aus dem unteren Dogger alpiner Gebiete, der wegen seiner einfachen Rippen schwerlich mit den Coeloceraten des oberen Lias in direkte genetische Beziehung gebracht werden kann. Der Internlobus von Tmetoceras scissum (Salfeld, l. c. 1919) läßt zwar die Septalzacken gänzlich vermissen, weist aber noch die starke Ausbildung der oberen Hauptseitenzacken nach dem Typ der älteren Lytoceraten auf, so daß es sich am wahrscheinlichsten um eine Neuabspaltung von Lytoceras handelt, die außerdem durch den Erwerb einfacher radialer Rippen und einer Externfurche ausgezeichnet ist. Die paarigen Endzacken sind schon deutlich gerundet gegenüber den spitzen der Lytoceraten.

Die Spezialuntersuchungen meiner Schüler, denen hier nur einige Fälle entnommen sind, zeigen, daß außer den beiden Konservativstämmen Phylloceras und Lytoceras alle übrigen Ammonoideen des Lias sich zu kurzlebigen Stammreihen zusammenfügen, die in bezug auf die Ausgestaltung ihrer Lobenlinie im jedesmaligen ältesten Gliede mit der primitivsten Form beginnen und im übrigen der gleichen Entwicklungstendenz folgen. Wegen der sich ergebenden zeitlichen Lücken lassen sich die Anfangsglieder der einzelnen Stammreihen nicht genetisch zusammenfügen. In mehreren Fällen ist es gelungen, solche Stammreihen auf Lytoceras zurückzuführen. Da aber alle Stammreihen mit ihren Anfangsgliedern auf eine ähnliche Gruppe als Ursprung verweisen, und auch sonst keine Gruppe von Ammonoideen vorhanden ist, die die genetisch vermittelnde Rolle übernehmen könnte, so werden wir auch für diese Reihen den Ursprung in den Lytoceraten zu suchen haben. Dies gewinnt um so mehr an Wahrscheinlichkeit, da im Mittel- und Ober-Lias mitteleuropäische und z. T. auch mediterrane Lytoceraten bekannt geworden sind, die in der stufenweisen Rückbildung ihrer Septal- und oberen Hauptseitenzacken im Internlobus einer für die Ableitung der zusammenhanglosen kurzlebigen Stammreihen sich zeigenden Entwicklungstendenz gerecht werden. Zweifellos werden weitere Untersuchungen im mediterranen Jura weiteres Beweismateral liefern. Es ist jedenfalls unmöglich, wie auch ich dies früher annahm, einen Stamm der Psiloceraten oder Stephanoceracea zu konstruieren, der beginnend im unteren Lias mit Psiloceras sich mit konstant in allen Juragebieten, auch in der Tethys

vorhandeneu Unterbrechungen über Aegoceras, Coeloceras des Lias Gamma und Coeloceras des Lias Epsilon nebst Dactylioceras der gleichen Stufe zu Stephanoceras fortsetzen sollte. Die Untersuchungen blieben trotz aller Forschungen rätselhaft. Die vorstehend mitgeteilten Tatsachen geben uns des Rätsels Lösung.

Weitere Forschungen werden uns auch den sicheren Aufschluß über die tatsächliche Entstehung der Stephanoceraten des Dogger geben, Forschungen, die im Gebiete der Tethys zu führen sind. Schwerlich dürfte diese Gruppe auf die Dactylioceraten des oberen Lias zurückgehen, sondern eher eine Gruppe sein, die sich unmittelbar aus Lytoceras abgespalten hat.

Der Internlobus der Stephanoceraten des Dogger und ihrer Derivate ist ausnahmslos dreispitzig, aber die älteren Formen besitzen noch die schiefe asymmetrische Form der Endzacken, welche ein Stadium im Übergang von der Zweispitzigkeit zur Dreispitzigkeit bildet. Vom unteren Dogger an läßt sich der Unterstamm der Stephanoceraten bis in die Unterkreide in ununterbrochener Folge nachweisen, bis er nach einer großen Blüteperiode im Barrêmien mit seinen als Crioceras und Acyloceras bezeichneten Krüppelformen, deren Gehäuse nicht mehr in geschlossener Spirale gewachsen ist, erlischt. Vorher hatte dieser Stamm mit der Bidichotomie (Charakterstamm des mediterranen Oberjura und Unterkreide) und der Virgato-Bidichotomie (Charakterstamm des borealen Oberjura und Unterkreide) seinen höchsten Grad in der Ausgestaltung der Schalenberippung erlangt. Alle jüngeren Ammonoideen, welche nicht Phylloceras oder seine Derivate oder Lytoceras selbst sind, stammen von Lytoceras direkt oder einem Zwischengliede ab. Dies letztere ist in dem weiten Rahmen enthalten, was wir heute als Desmoceras zu bezeichnen pflegen, worüber noch eingehender zu sprechen sein wird.

Vergleichende Lobenstudien veranlassen mich, noch auf die eigenartige Ausgestaltung der oberen Hauptseitenzacken des Internlobus bei Lyt. Germaini aus dem obersten Lias und den Gruppen der Zürcheria pugnax und des Erycites gonionotus, beide aus dem untersten Dogger alpiner Gebiete, näher einzugehen. Der obere Teil der Hauptzacke steht wagerecht, der untere hängt dagegen schräg gegen unten. Dies Bild ist in der extremen Ausbildung recht ungewöhnlich und findet sich in ähnlicher Ausbildung noch bei Costidiscus und Macroscaphites, sicheren Derivaten von Lytoceras der unteren Kreide. Weitere Untersuchungen im Gebiete der Tethys müssen diese Anhaltspunkte verfolgen. Mit diesen Studien wird sich auch wohl die Ableitung der im unteren Dogger beginnenden Stephanoceraten lösen.

Costidiscus und Macroscaphites. Diese im Barrêmien alpiner Facies erscheinende Gruppe ist, wie die Untersuchung der inneren Lobenlinie ergeben hat, sicher als ein Derivat der Lytoceraten anzusprechen. Wenn aber die von Uhlig (Ceph. d. Wernsdorfer Sch. 1883) gegebene Abbildung der Lobenlinie seines striatosulcatus stimmt, so dürfte die Gruppe kaum genetisch einheitlich sein. Nach meinen Untersuchungen besitzt Costidiscus recticostatus und Macroscaphites Yvani schräg herabhängende Septalzacken, die Hauptseitenzacken II sind in ihrem oberen Teile fast wagerecht, in ihrem unteren dagegen schräg herabhängend; die oberen Hauptzacken stehen dagegen wagerecht ab. Der Internlobus selbst ist schmal und tief und endet unpaar, während Uhlig einen oben schmalen und unten stark ausgeweiteten Internlobus abbildet, eine Form, die mir bisher bei keinen Ammonoideen des Jura und der Kreide begegnet ist. Ich glaube, daß hier ein Irrtum vorliegt und zwei aufeinanderfolgende Lobenlinien zusammengezogen sind.

Das von mir festgestellte Lobenbild (vgl. Macroscaphites Yvani) von Costidiscus und Macroscaphites stimmt in seinem Bauplane mit dem der jüngeren Lytoceraten überein, wenn auch Besonderheiten im Loben- und Sattelbau vorhanden sind. Die unpaare Endigung des Internlobus zeigt, daß wir es in Costidiscus und Macroscaphites mit einem Lytoceras gegenüber höher organisierten, und zwar blind endigenden Seitenzweig zu tun haben. Die Weiterbildung des Internlobus gehorcht auch hier dem allgemeinen Gesetz, daß auf die paarige die unpaarige Endigung zeitlich erfolgt. Es ist dies wiederum ein Fall, in dem sich von Lytoceras eine Gruppe löst und in der Herausbildung von echten Rippen auf dem Gehäuse und in der Weiterbildung der Lobenlinie über den Konservativstamm der Lytoceraten erhebt. Aus den eben angeführten Charakteren kann auch keine Rede davon sein, Costidiscus etwa als ein beripptes Lytoceras aufzufassen, wenn auch andere Charaktere wie

die wagerecht abstehenden oberen Hauptzacken des Internlobus auf recht nahe Beziehungen zu den jüngeren Lytoceraten hinweisen. Costidiscus und Macroscaphites bilden einen Seitenzweig, der anderen schon früher besprochenen iterativ gebildeten Derivatgruppen der Lytoceraten gleichwertig gegenübersteht.

Desmoceras. Es ist von mir schon früher (Salfeld, l. c. 1919, S. 16) darauf hingewiesen worden, daß, abgesehen von den beiden Konservativstämmen Phylloceras und Lytoceras aus Dogger, Malm und Unterkreide keine Ammonoideen mit zweispitzigem Internlobus vorhanden sind. Erst im Aptien-Albien finden wir unter den Desmoceraten, Leymeriella, Puzosia und Parahoplites Formen mit dem altertümlichen, zweispitzigen Internlobus wieder. Es ist kein Gegenargument, die größere Anzahl von äußeren und inneren Seitenloben bei diesen Gruppen gegen ihre Ableitung von Lytoceras ins Feld zu führen. Sehen wir doch, daß bei den jüngeren Lytoceraten die Involution des Gehäuses und damit die Zahl der Loben in manchen Gruppen zugenommen hat, z. B. bei Tetragonites, eine Gruppe, die sonst alle für Lytoceras typischen Charaktere aufweist. Auf die Beziehungen zwischen Tetragonites und Gaudryceras einerseits und Puzosia latidorsata andererseits ist schon früher hingewiesen. An profilmäßig gesammeltem Materiale muß erst einmal über Desmoceras Klarheit geschaffen werden, was nur im Gebiete der mediterranen Kreide möglich ist. Heute ist aber schon so viel sicher, daß diese keinerlei einheitliche Gruppe bildet; es ist ausgeschlossen, daß Formen der jüngeren Unterkreide mit zweispitzigem Internlobus auf solche der älteren Unterkreide mit dreispitzigem Internlobus zurückgeführt werden können, dagegen sprechen alle Feststellungen, die über die Entwicklung der Lobenlinie bei den Ammonoideen des Jura und der Kreide gemacht sind.

Die Desmoceraten des Aptien-Albien und Parahoplites sind aber als Neuabspaltungen von Lytoceras diejenigen Gruppen, welche in der obersten Unterkreide und in der Oberkreide das Heer der eigentlichen Hopliten, Schloenbachien und Acanthoceraten mit ihren Nebenformen, wie Turrilites usw., hervorgebracht haben, die ihrerseits nichts anderes sind als konvergente, iterative Seitenzweige.

Der profilmäßige Nachweis der Entwicklung von Leymeriella aus Lytoceras über gewisse „Desmoceraten“ ist von Dr. Brinkmann-Göttingen geführt worden, was demnächst veröffentlicht werden wird. Damit ist an der Tatsache der weiteren Abspaltungen aus dem Konservativstamme der Lytoceraten auch in der Kreide nicht mehr zu zweifeln. Es erweist sich damit der Rückschluß, welcher früher von mir gemacht wurde, als richtig, daß analog den Verhältnissen im Jura auch in der Kreide die paarige Endigung des Internlobus die primitivere ist und auch hier im Jura im Laufe der phylogenetischen Entwicklung in die unpaare dreispitzige übergeht. Weitere Studien sind begonnen, die auch für die anderen Gruppen den profilmäßigen Nachweis erbringen werden.

Phylloceras und Lytoceras als Konservativstämme vermitteln den Fortbestand der Ammonoideen über die „fatale Barrêmienzeit“, wo mit dem Erlöschen der Stephanoceraten eine ähnliche Abdrosselung des vorher weitverzweigten Ammonoideenstammes eintritt, wie dies für die Grenze Trias — Lias von Pompeckj seinerzeit gezeigt wurde. Aber darüber hinaus sind während der ganzen Zeitspanne vom untersten Lias an bis in die oberste Kreide hinein die beiden Konservativstämme Phylloceras und Lytoceras die eigentlichen Träger des stammesgeschichtlichen Lebens der Ammonoideen. Mit dem Erlöschen der beiden Konservativstämme sterben auch die Ammonoideen aus.

Mag auch mancher dieser Studie nur den Wert einer Arbeitshypothese beimessen wollen, so ist mein Zweck doch erreicht, wenn sich weitere Kreise von Forschern auch aus Ländern, in denen wir nicht mehr unsere Untersuchungen anstellen können, diese Probleme aufnehmen würden. Die Arbeiten meiner Schüler werden in einzelnen Bruchstücken zeigen, daß wir für den Lias im weitesten Umfange diese Arbeitshypothese als Tatsache zu nehmen haben.

Eine Zuschrift von Dr. F. L. Spath, London, beweist mir, daß er auf ähnliche Ansichten über die Entwicklung der Ammonoideen gekommen sein muß; wenn wir auch über die Zusammenfassung von genetischen Gruppen innerhalb der Lias-Ammonoideen vorläufig noch stark divergieren, so mag dies seinen Grund darin finden, daß bisher die Ausgestaltung

der inneren Lobenlinie nicht berücksichtigt wurde, und auch in der Methode der Untersuchungen noch Verschiedenheiten zu verzeichnen sind. Jedenfalls sind für weitere Kreise diese Fragen nicht völlig undiskutierbar, wie für Schindewolf (Centralblatt 1923, Über die Ausgestaltung der Lobenlinie).

Zusätze und Erläuterungen.

1. Zeitglied. Ich sehe mich veranlaßt, die Bezeichnung „Kettenmutanten" zugunsten der Bezeichnung „Zeitglied" zu ändern, um alle Mißverständnisse, die in der verschiedenen Anwendung des Wortes „Mutation" liegen, für die Paläontologie auszuschalten. Der Vorgang der Zeitgliedbildung muß als ein Spezialfall der Mutation aufgefaßt werden, hat aber in seinem Effekt mit den am heute lebenden Material nachzuweisenden Verhältnissen nichts gemein, da hier nur Verlustmutanten zur Beobachtung gelangten. Die Verlustmutanten sind außerdem unter dem Einfluß der Domestikation aufgetreten und betreffen immer nur Einzelindividuen, während bei der Zeitgliedbildung alle Individuen gleichzeitig von der sprunghaften Umbildung betroffen werden. Außerdem vollzieht sich die Umbildung in gleicher Richtung.

2. Breitenreichweite und Breitglied. Mit Breitenreichweite kennzeichne ich auftretende Formverschiedenheiten innerhalb eines paläontologischen Zeitgliedes. Hierfür ist nicht etwa eine Variation zu setzen, da die Variation innerhalb einer lebenden „Art" etwas anderes ist. Innerhalb der Breitenreichweite eines Zeitgliedes müssen als „scheinbare Variationen" auch die an lebendem Materiale beobachteten „Mutanten" liegen, nämlich alle diejenigen, welche sich immer wieder iterativ bilden und nach kurzer Dauer wieder verschwinden. Über diesen Gegenstand sind erst eingehende Studien von zoologischer und botanischer Seite anzustellen.

3. Die an allen Orten gleichzeitige Änderung in ein und derselben Stammreihe läßt sich daraus folgern, daß die Zonen- und Subzonenfolge stets in der gleichen zeitlichen geologischen Folge auftritt. Wäre die Zeitgliedbildung nicht an allen Orten gleichzeitig erfolgt, so müßten sich durch Wanderungen Unstimmigkeiten in der Zonen- und Subzonenfolge ergeben, wenn wir diese über räumlich weitgetrennte Gebiete in Vergleich setzen, was nicht der Fall ist, sofern die Zonen- und Subzonenfolge in exakter Weise gebildet wurde. (Vgl. Salfeld, Formänderung und Vererbung bei foss. Evertebraten. Paläontolog. Zeitschr. Bd. IV, 1922, S. 109.)

4. Ontogenie. Abweichend von der Zoologie versteht die Paläontologie unter „Ontogenie" die gesamte Individualentwicklung, während erstere sich daran gewöhnt hat, mit diesem Ausdruck nur das Larvenstadium zu bezeichnen.

5. Konvergenz. Die Anwendung dieser Bezeichnung ist verschieden. Von zoologischer Seite möchte man gern diesen Ausdruck auf die Gruppe von Erscheinungen beschränken, wo Formähnlichkeit in ganz verschiedenen Tierstämmen auftritt. Während hier der Begriff in seiner allgemeinen Bedeutung gefaßt und gebraucht ist: alle Formähnlichkeit, die zeitlich nebeneinander oder zeitlich nacheinander auch innerhalb desselben Stammes und derselben Gruppe auftritt, als im Gegensatz zur genetischen Formeinheit. Da man bisher wenig Kenntnis von dem Auftreten von Formähnlichkeit innerhalb desselben Stammes und derselben Gruppen besaß, so ist leicht verständlich, daß man diese Erscheinung auf den gleichen Ursachen beruhend ansah, d. h. ihnen präformierte Erbfaktoren unterschieben wollte. Daß dies nicht der Fall ist, läßt sich an den verschiedenen Beispielen zeigen.

Aus einer Abspaltung des Konservativstammes Lytoceras bildet sich im Mittel-Lias die Gruppe des Ammonites Davoei Sow. mit einer ganz bestimmten Skulptur und Gehäuseform. Eine sehr ähnliche Form entsteht als Abspaltung von Lytoceras in höheren Schichten der Unterkreide mit Cicatrites, während es zahlreiche Abspaltungen von Lytoceras in der Zwischenzeit nicht zu einer Davoei-Form gebracht haben, wie auch andererseits beide Davoei-Formen in keinerlei genetischer Beziehung zueinander stehen.

Eine andere Gegenprobe bildet die Stammesentwicklung von Amaltheus und Pseudoamaltheus des Mittel-Lias. Auch hier handelt es sich nur um konvergentes Herausbilden des Zopfkieles, nicht um irgendeine Präformation in etwa für die Herausbildung dieser Be-

sonderheit verantwortlich zu machenden Erbfaktoren. Die beiden Stammreihen laufen nach unten nicht zusammen, sondern der Zopfkiel erscheint bei Amaltheus erst, wo er bei Pseudoamaltheus bereits vorhanden ist, und zwar aus der Stammgruppe des Aegoceras capricornu, die sich aufspaltet in einen Teil, der einen Kiel bekommt (Amaltheus angulatus), und einen, der eine Furche auf der Schalenaußenseite trägt (Aegoceras curvicorne); außerdem bleibt noch ein dritter Restteil phänotypisch, was er war, nämlich Aegoceras capricornu. Läge eine erhebliche Präformation vor, so ist unerklärlich, weshalb ein Teil der Capricornu-Formen bei der Aufspaltung anstatt des Zopfkieles eine Außenfurche herausbildet. Die genetischen Fäden zwischen Amaltheus einerseits und Pseudoamaltheus andererseits laufen aber wahrscheinlich erst an der Grenze Trias — Lias zusammen, indem Pseudoamaltheus über Tragophylloceras auf Phylloceras zurückgehen dürfte; auf keinen Fall wurzelt aber Pseudoamaltheus in Aegoceras wie Amaltheus.

6. Iterativen. Mit diesem Ausdruck bezeichnet die Paläontologie das wiederholte Auftreten konvergenter Formen aus gleicher Wurzelgruppe.

7. Aufspaltung und Abspaltung, hier in phylogenetischem Sinne gebraucht, während die Zoologie und Botanik von Aufspaltung bei Bastardgruppen spricht, was nicht mit dem von der Paläontologie festgestellten Verhalten bei der Zeitgliedbildung zu tun hat.

8. Lebensbezirke der Konservativstämme. (Seite 5.) Auf Tafel VI ist der Internlobus eines Lytoc. lineatum interruptum Qu. aus dem Mittel-Lias von La Rochetta im Central-Apennin abgebildet, also aus dem Gebiete des mediterranen Jura. Er zeigt die gleiche Hemmung wie die Formen aus dem mitteleuropäischen Juragebiete. Es besteht demnach die Wahrscheinlichkeit, daß sich auch noch die anderen Hemmungsformen im Mediterrangebiete befinden werden.

9. Lytoc. quadrisulcatum d'Orb. Mit dieser Form, die ihre Verbreitung in den Mediterranen besitzt, haben wir zum dritten Male im unteren Valanginien eine Gruppe mit Hemmung in der Ausbildung der Septalzacken im Internlobus.

10. Die Artbestimmung der hier untersuchten Lytoceraten-Bruchstücke ist oft nicht eindeutig, besonders bei dem mangelhaften Erhaltungszustand der Stücke aus dem alpinen Jura. Sobald besseres Material auch in bezug auf die Ausgestaltung ihrer inneren Lobenlinien untersucht ist, werden sich die sog. Arten besser umgrenzen lassen.

11. Tmetoceras scissum Ben. Diese im untersten Dogger alpiner Gebiete verbreitete Form besitzt, was Gehäuseform und Skulptur anbetrifft, weitgehendste Übereinstimmung mit Lytoc. coarctatum Pomp. (Amm. interruptus striatus Qu. Ammoniten Taf. 48. Fig. 8) aus dem obersten Lias. Eine Untersuchung der inneren Lobenlinie des letzteren konnte noch nicht erfolgen.

12. Literatur.

Pompeckj, Beiträge z. Revision d. Ammoniten d. schwäb. Jura. Lief. II. Abt. IV. Lytoceras 1896.

Pompeckj. Die Bedeutung d. schwäb. Jura f. d. Erdgeschichte. 1914.

Frebold, Hans. Phylogenie u. Biostratigraphie d. Amaltheen. 15. Jahresbericht d. Nieders. Geol. Vereins. Hannover 1922.

Fiege, K. Phylogenie u. Biostratigraphie d. Arieten. Göttinger Dissertation 1923.

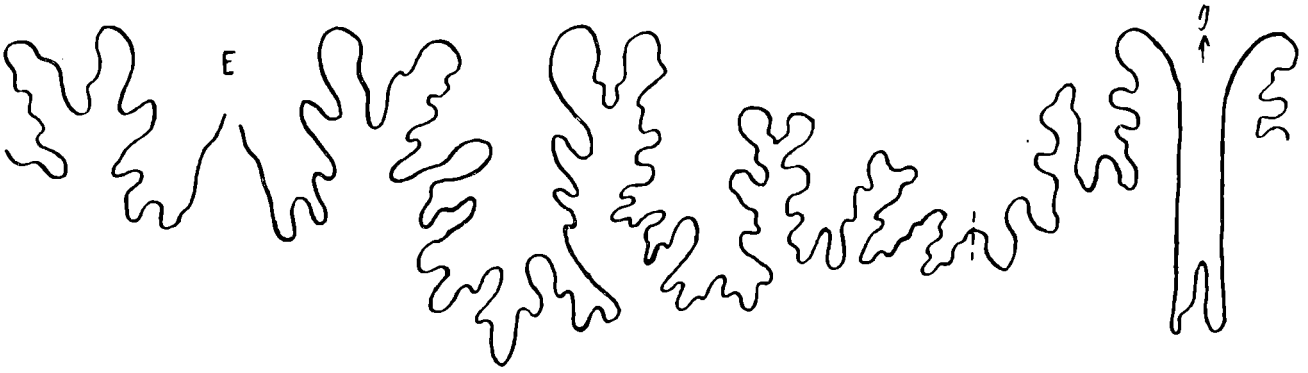
Salfeld H. Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei Jura- und Kreide-Ammonoideen. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen. Math.-phys. Kl. 1919,

Dürken u. Salfeld. Die Phylogenese. Berlin. Bornträger 1921.

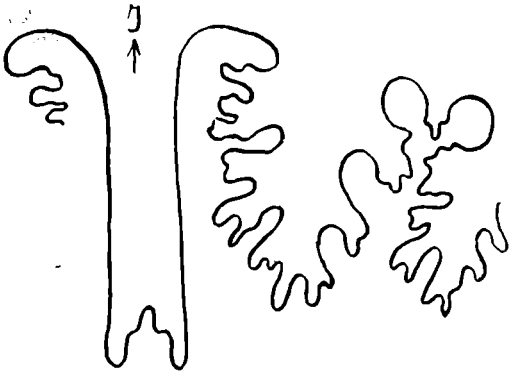
Dürken. Allgemeine Abstammungslehre. Berlin. Bornträger 1923.

August 1923.

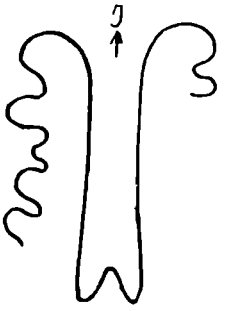
Tafel I.



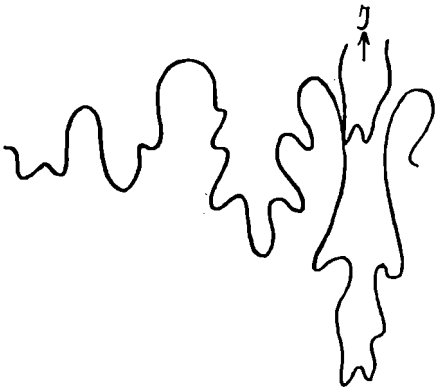
Rhacophyllites eximius Hauer.



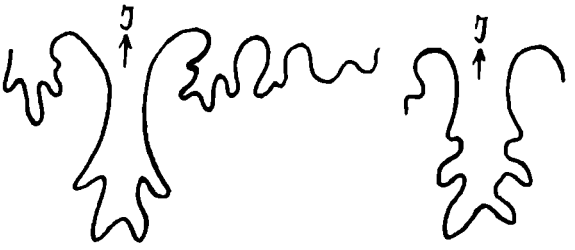
Phylloceras Zignodianum d'Orb.
Oxfordien.



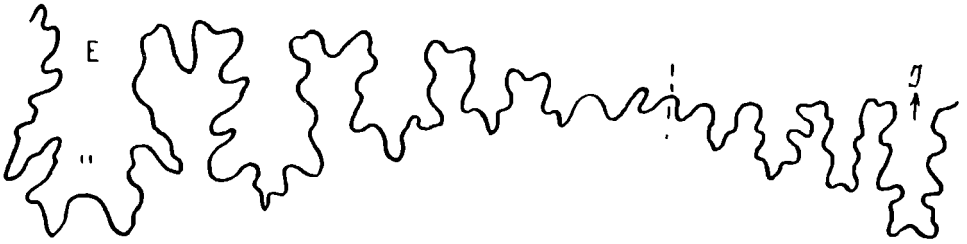
Phylloceras velledaeformis Schlüter
Ober-Senon.



Tragophylloceras numismale Quenstedt
Mittel-Lias.

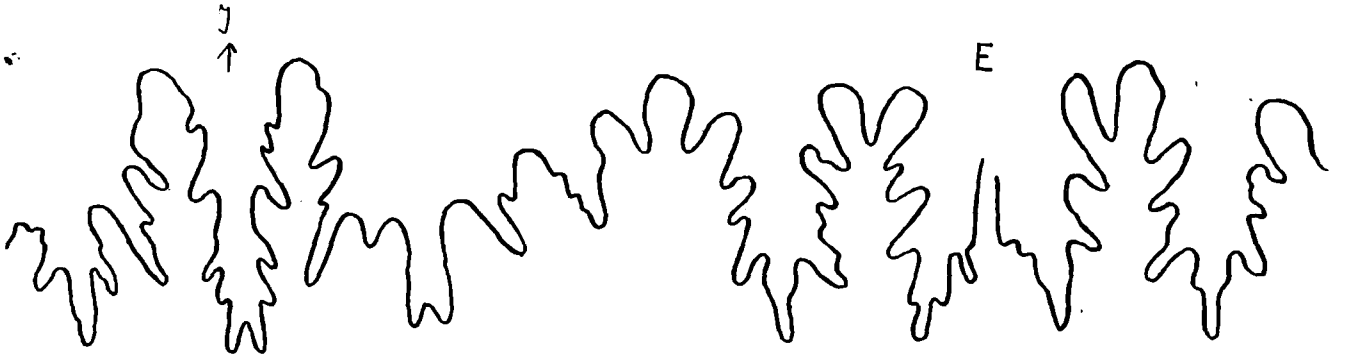


Tragophylloceras ibex Quenstedt
Mittel-Lias.



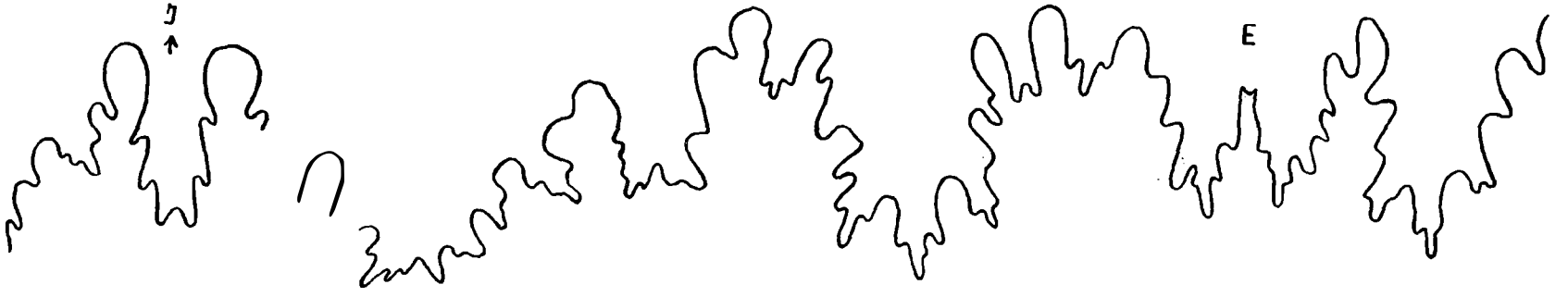
Hypo-Phylloceras onoense Stanton
Obere Kreide.

H. Salfeld, Die Bedeutung der Konservativstämme für die Entwicklung der Ammonoideen.



Arietites laqueolus Schloemb.
Unter-Lias III.

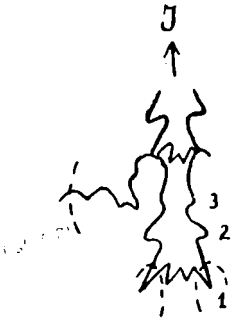
Psiloceras Johnstoni Sow.
Unter-Lias II.



Psiloceras planorbis Sow.
Unter-Lias I.

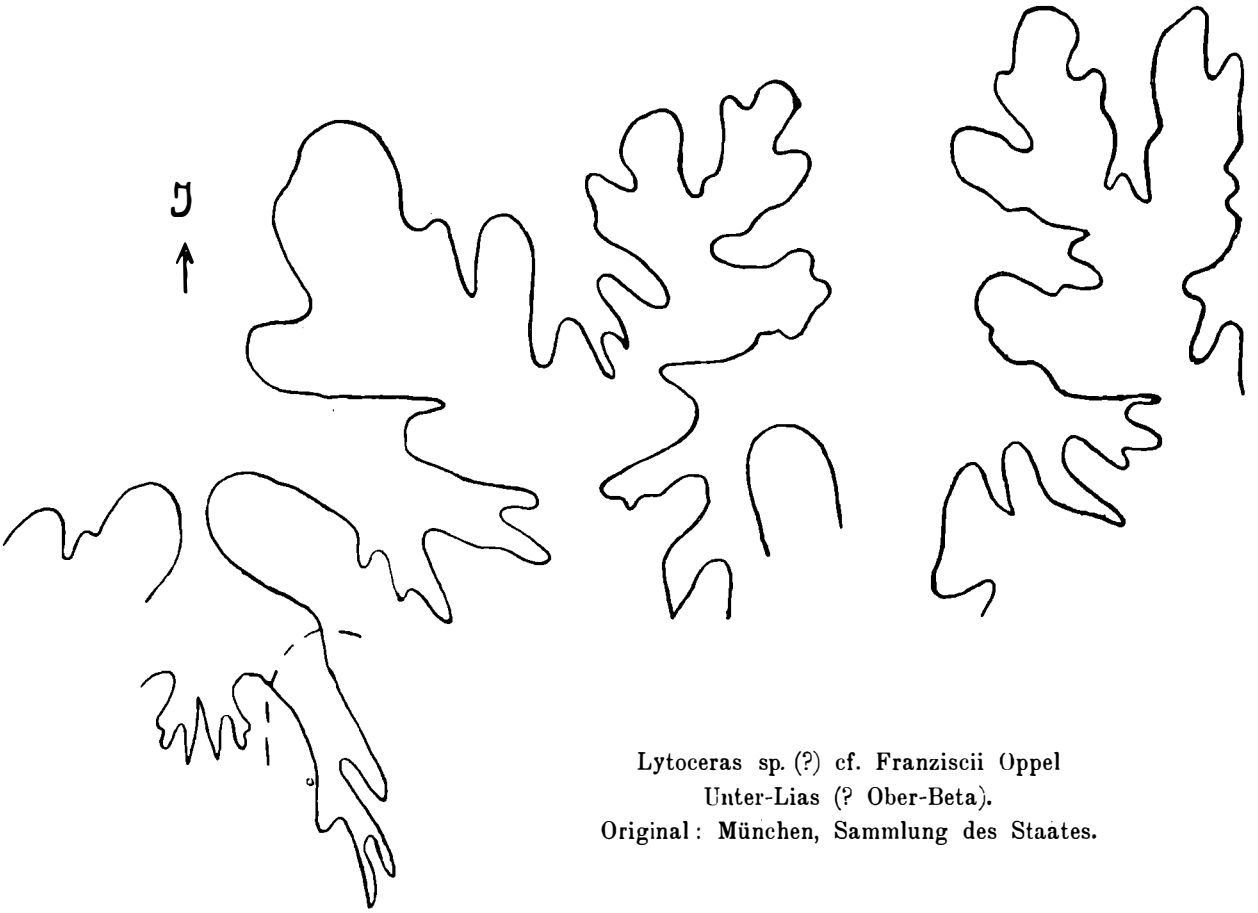
Nach Fiege.
Größen 4 : 1.

Tafel III.



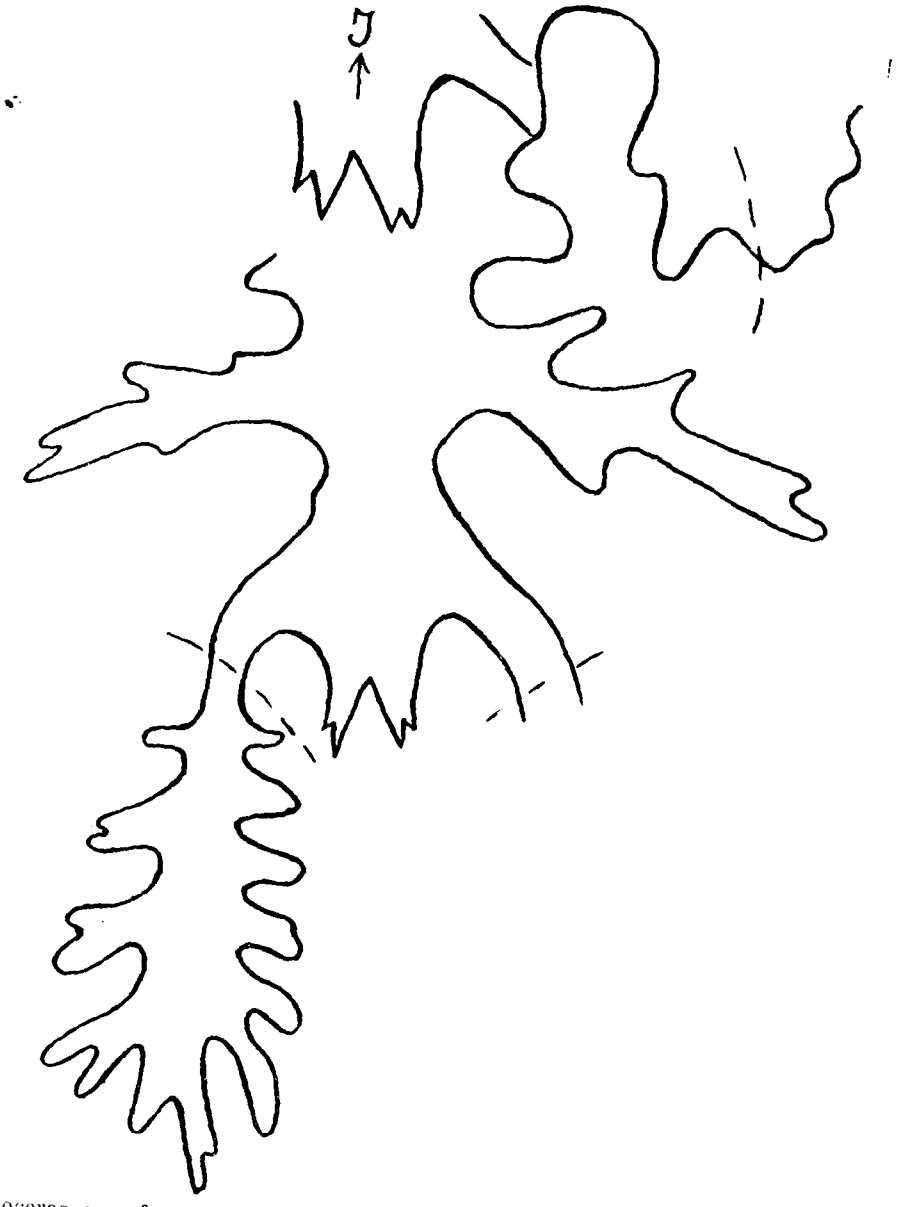
Lytoceras articulatum Sow.
Unter-Lias.
Original: München.

Lytoceras articulatum Sow.
Unter-Lias.
Original: Wien, Naturhistorisches Museum.



Lytoceras sp. (?) cf. Franziscii Oppel
Unter-Lias (? Ober-Beta).
Original: München, Sammlung des Staates.

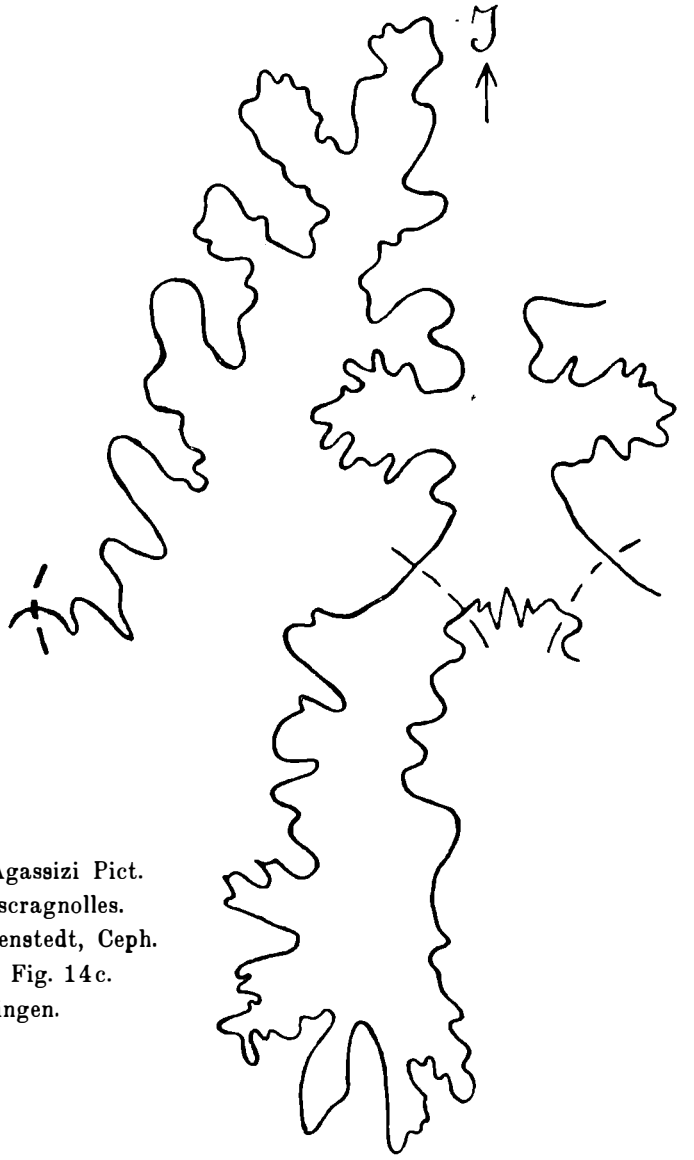
H. Salfeld, Die Bedeutung der Konservativstämme für die Entwicklung der Ammonoideen.



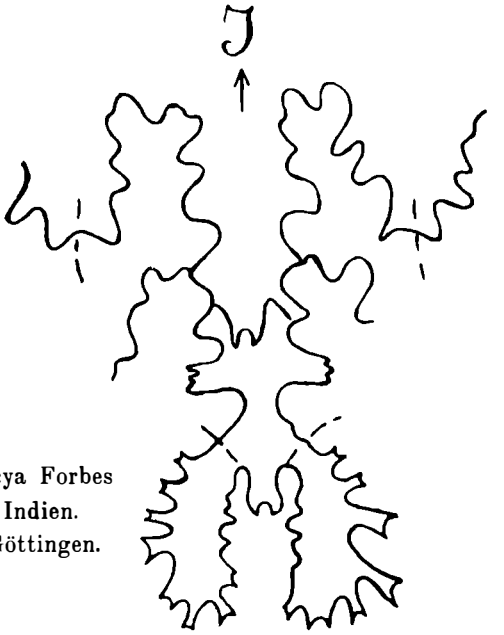
Lytoceras sp. cf. sublineatum Oppel. Ober-Lias, Kammerköhr
Original: München, Sammlung des Staates.

Lytoceras rasile Vaczek. Unter-Dogger, alpin.
Original: München, Sammlung des Staates.

Tafel V.



Lytoceras Agassizi Pict.
Albien, Escragnolles.
Original: Quenstedt, Ceph.
Tab. 17. Fig. 14c.
Tübingen.

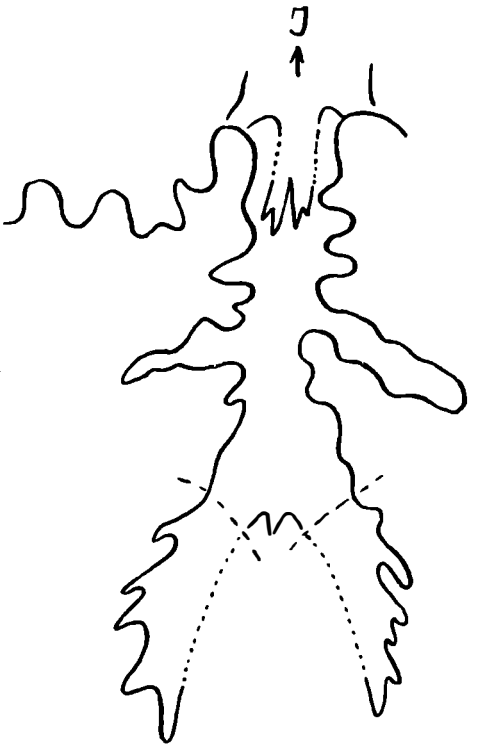


Lytoceras sacya Forbes
Cenoman, Indien.
Original: Göttingen.

II. Salfeld, Die Bedeutung der Konservativstämme für die Entwicklung der Ammonoideen.

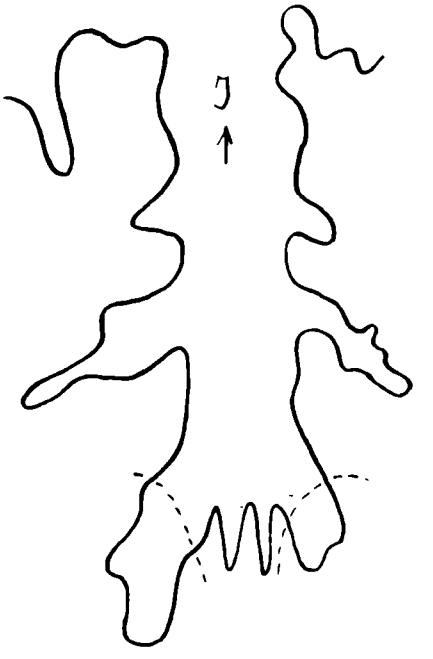
Tafel VI.

Lytoceras rasile Oppel. Tithon.
La Rochetta, Central-Apennin.



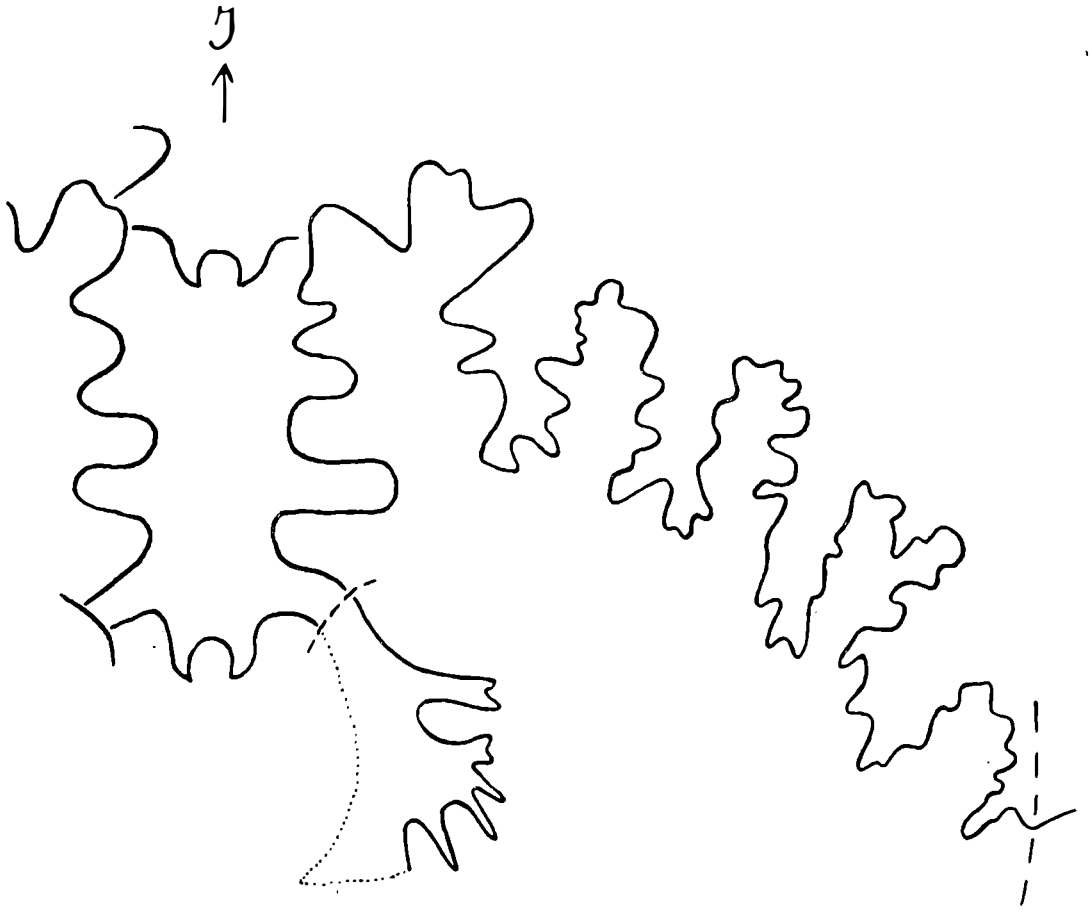
Lytoceras Juilleti d'Orb.
Valanginien inf.

Lytoceras rugiferum Pomp.
Oberster Lias.



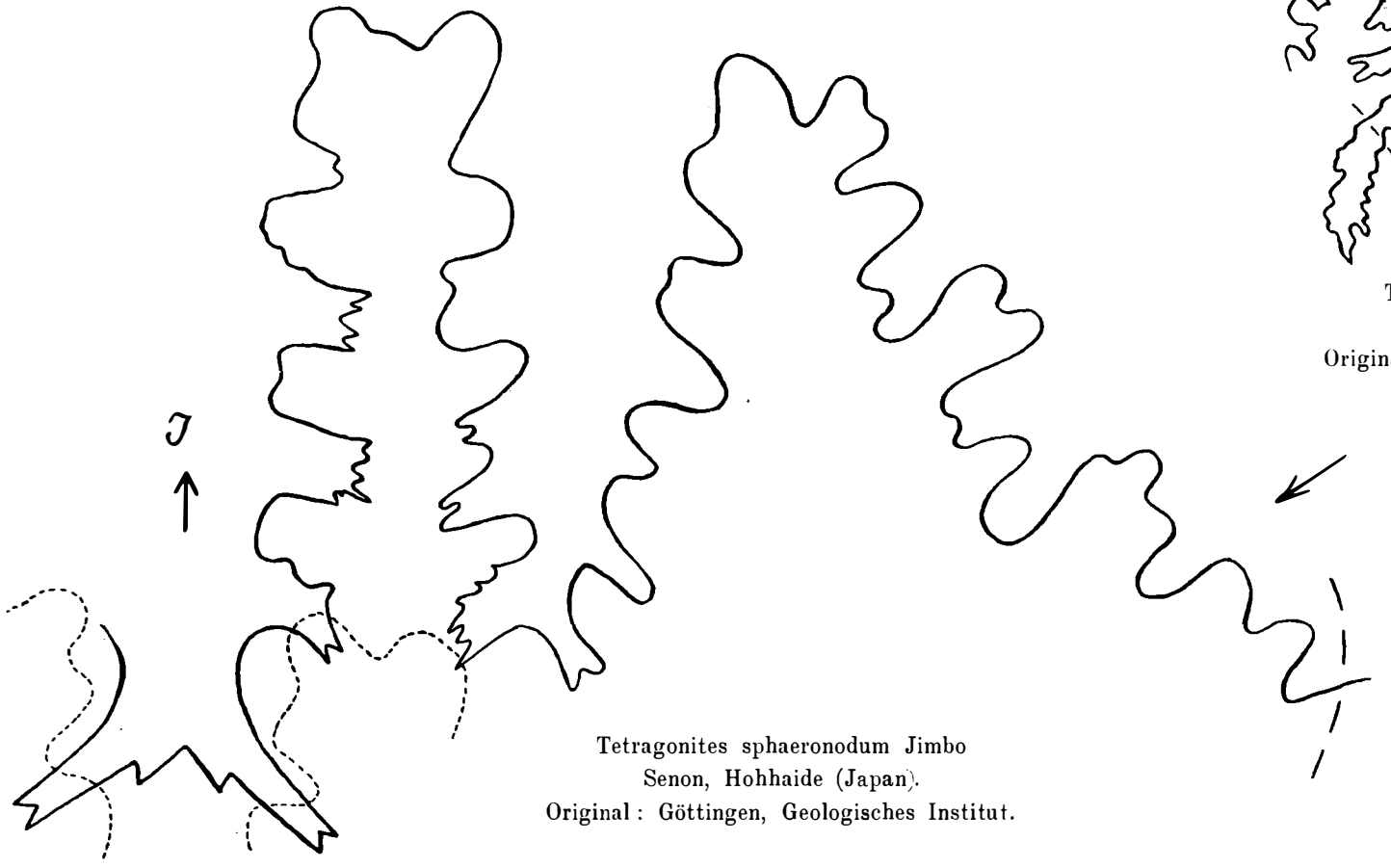
Lytoceras lineatum interruptum Quenst.
Mittel-Lias, La Rochetta, Central-Alpennin.

H. Salfeld, Die Bedeutung der Konservativstämme für die Entwicklung der Ammonoideen.



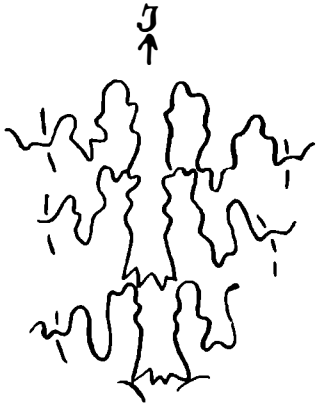
Lytoceras lüneburgense Schlüt.
Ober-Senon, Lüneburg.
Original: Göttingen.

Lytoceras sp.
Kreide, Persien?
Original: Berlin,
Geolog. Institut.

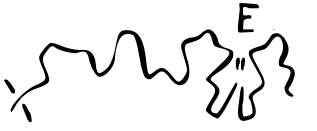


Tetragonites sphaeronodum Jimbo
Senon, Hohhaide (Japan).
Original: Göttingen, Geologisches Institut.

Tetragonites Timotheum Forbes
Cenoman, Moravitor.
Original: Göttingen, Geologisches Institut.

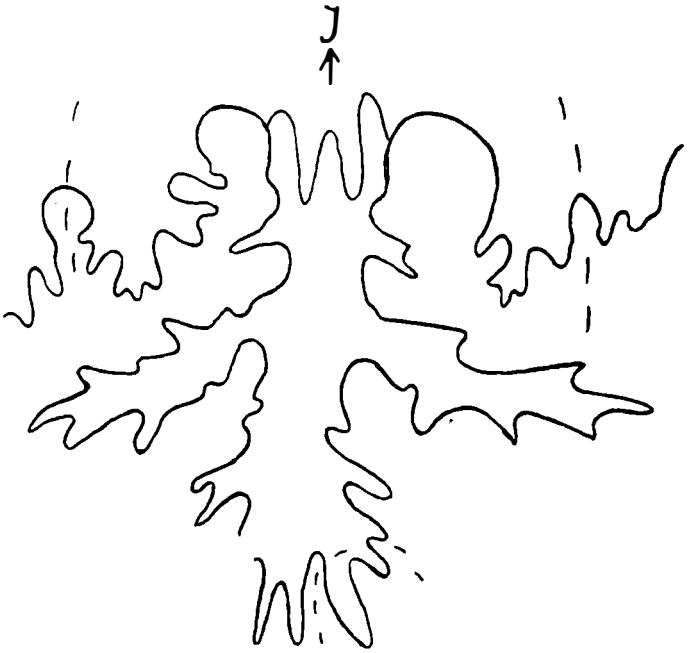


4ter Umgang. 8 : 1.

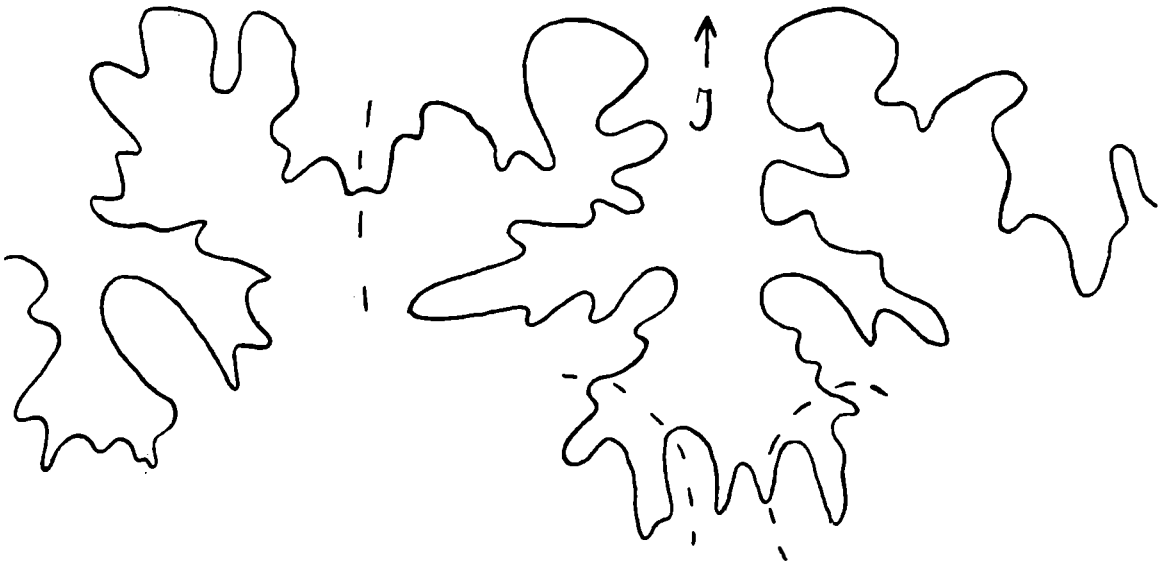


3ter Umgang. 8 : 1.

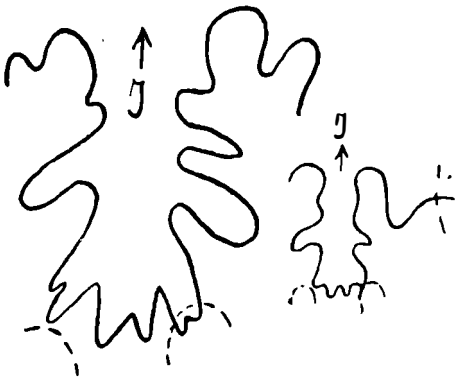
Tafel IX.



Lytoceras fimbriatum Sow.
Lias Gamma/Delta.
Original: Göttingen, Geologisches Institut.

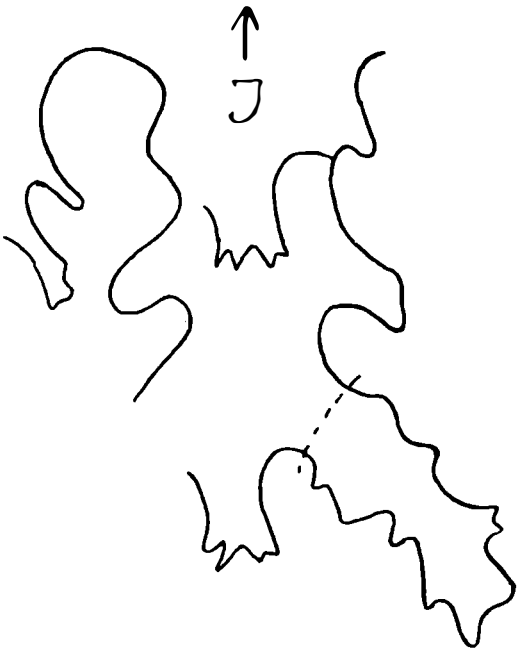


Lytoceras lineatum interruptum Quenstedt
Lias Gamma (Numismalis-Mergel), Pliensbach.
Original: Göttingen, Geologisches Institut.



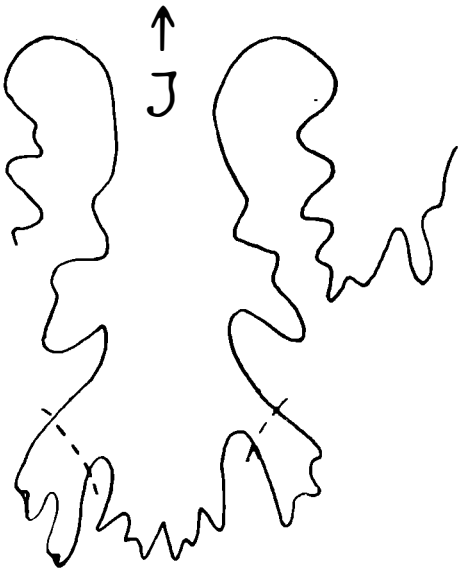
Lytoceras lineatum Quenstedt
Lias Gamma/Delta.
Original: Göttingen, Geologisches Institut.

Tafel X.

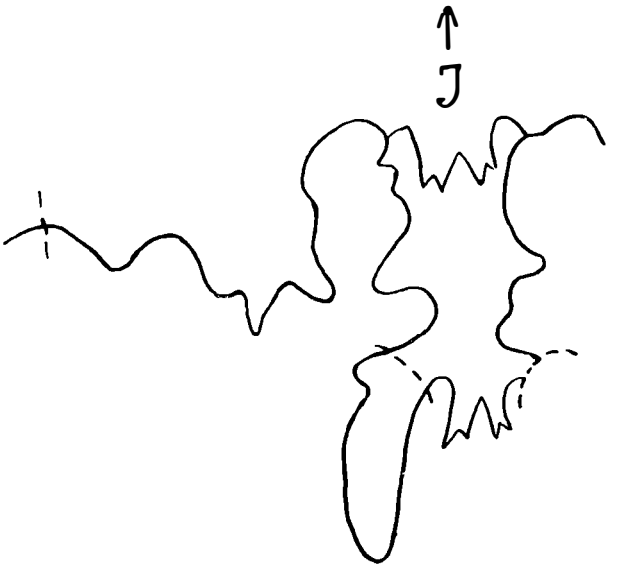


Lytoceras jurense Zieten
Fallaciosus-Sch. Schlewecke.
Original: Göttingen, Geologisches Institut.

Lytoceras Denckmanni Ernst
Aalensis-Sch. Grube Georg-Friedrich.
Original: Göttingen, Geologisches Institut.

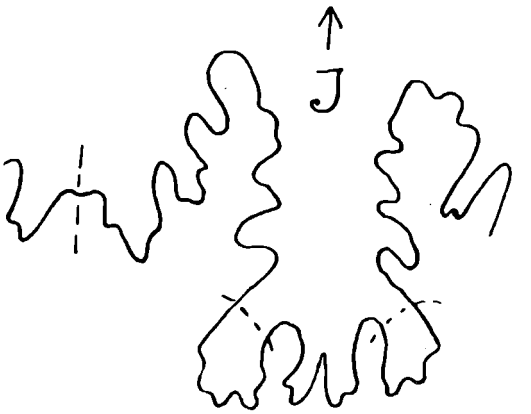


Lytoceras Germaini d'Orb.
Lias Zeta, Heiningen.
Original: Göttingen, Geologisches Institut.

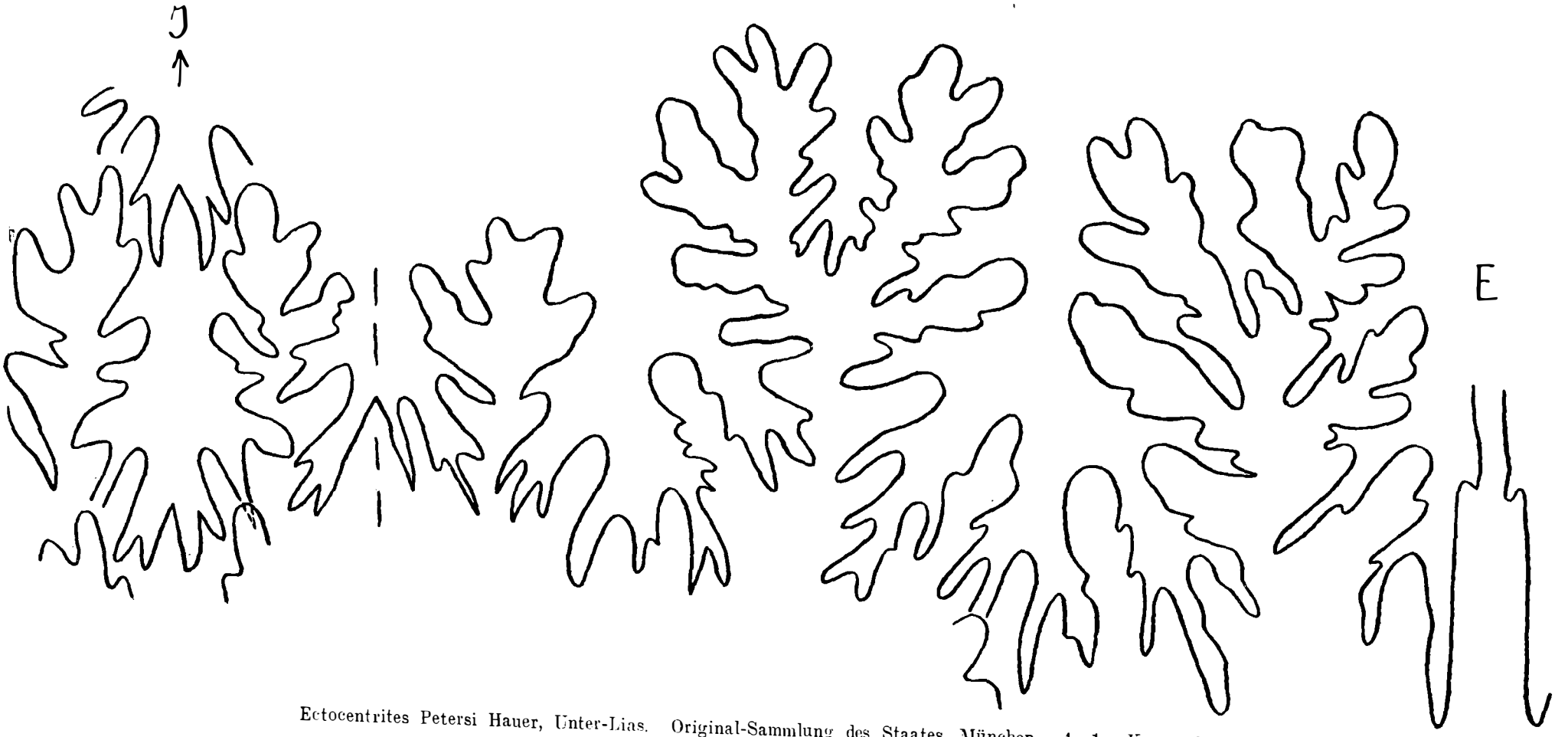


Lytoceras sublineatum Oppel
Lias Zeta, Dörnten.
Original: Göttingen, Geologisches Institut.

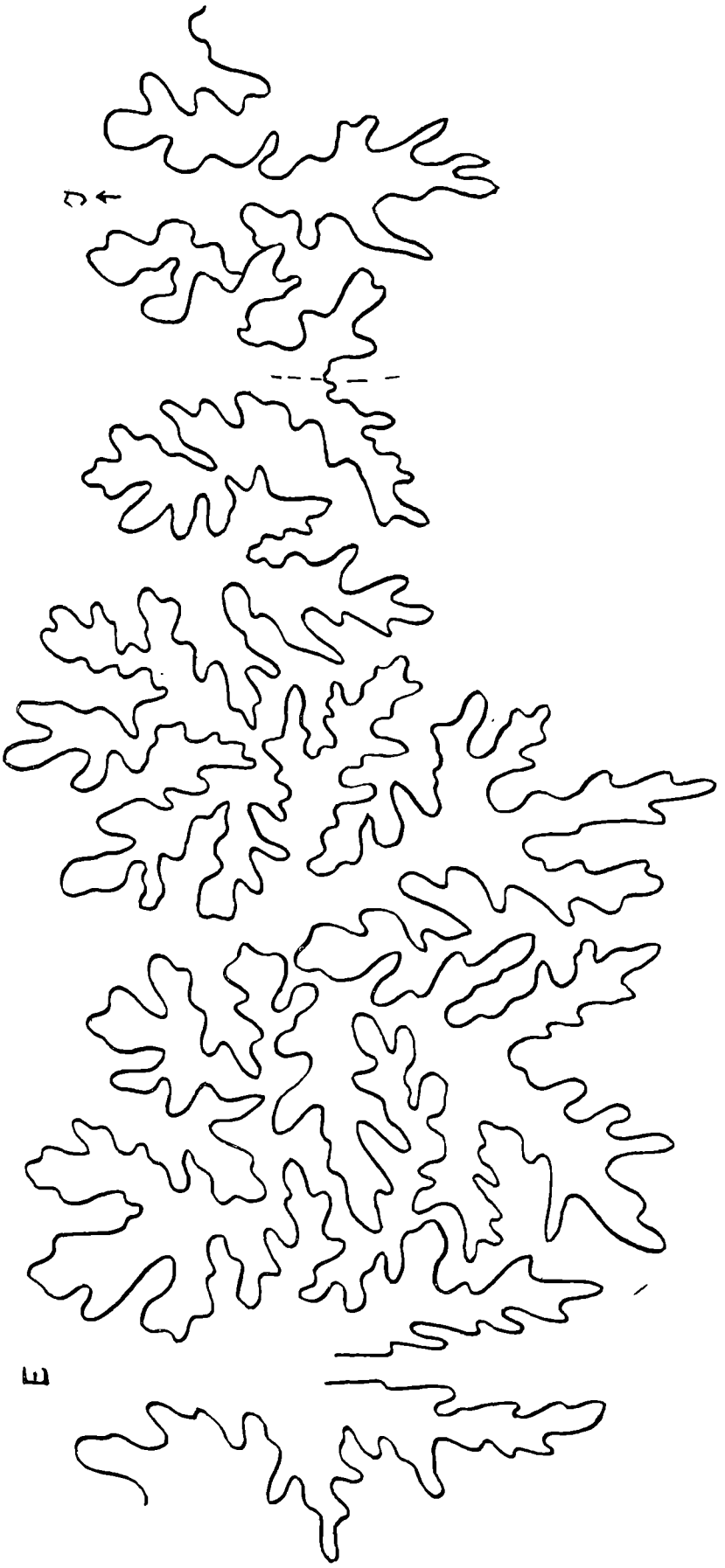
Lytoceras hircinum Schl.
Original: Göttingen, Geolog. Institut.



Lytoceras torulosum Schübl.
Original: Stuttgart, Natural.-Kab.

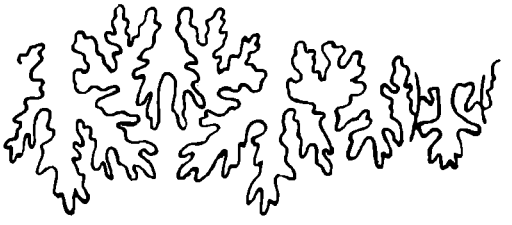


Ectocentrites Petersi Hauer, Unter-Lias. Original-Sammlung des Staates, München. 4 : 1. Kammerröhr.

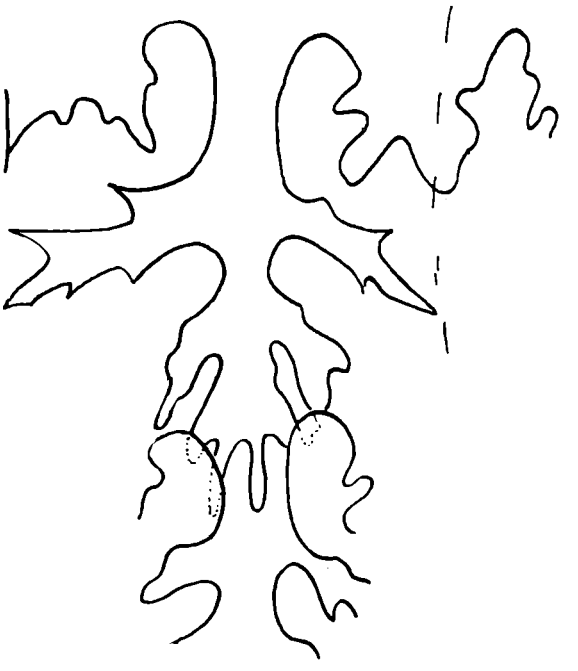


Amm. pseudo - Davoei n. sp. Mittel-Lias, alpin. Original: Wien, Naturhistorisches Museum. 4 : 1.

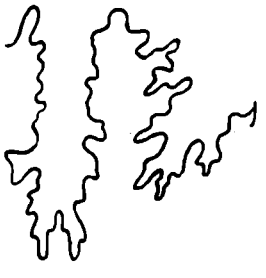
Tafel XIII.



Amm. adnethicus Hauer.
Nach Hauer.

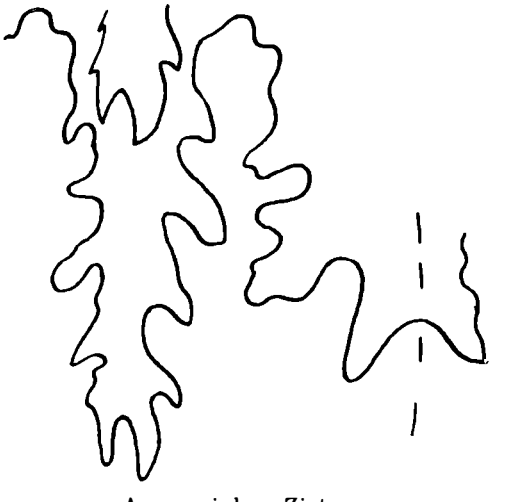


Amm. adnethicus Hauer.
Original: Göttingen.

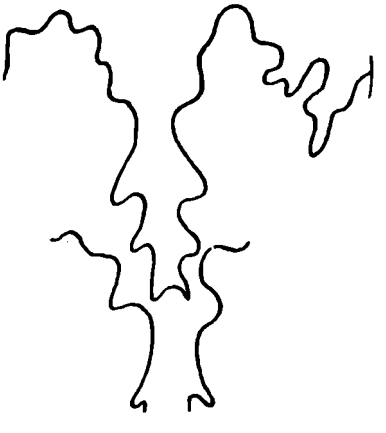


Amm. Birchi Lyme Regis.
Lias α/β.
Nach H. Frebold.

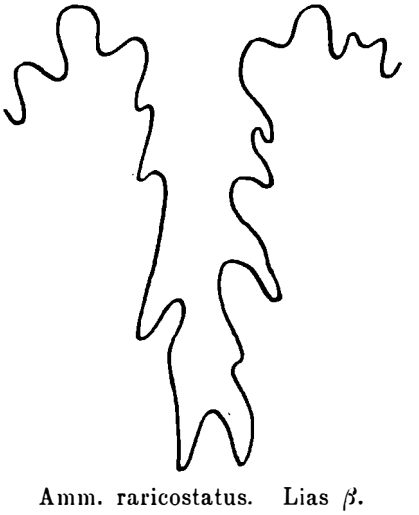
Amm. planicosta Betzgenried.
Lias β.
Nach H. Frebold.



Amm. ziphus Zieten.
Lias β.
Nach H. Frebold.

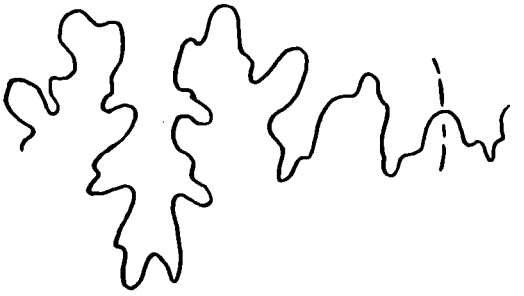


Amm. bifer Qu. Lias β.
Nach H. Frebold.

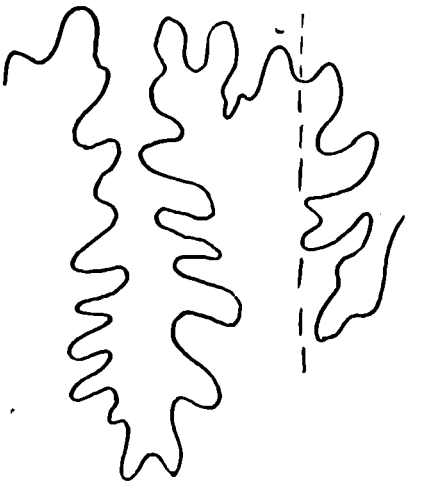


Amm. raricostatus. Lias β.
Nach H. Frebold.

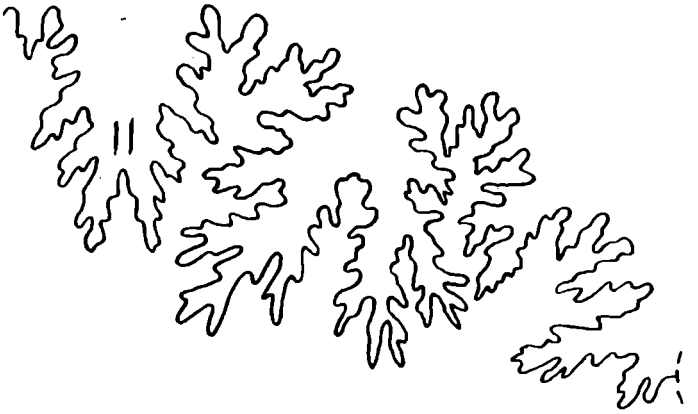
Tafel XIV.



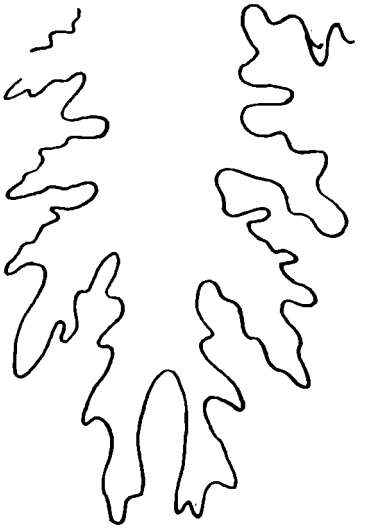
Amm. armatus densinodus Qu.
Jüngere Umgänge. Lias β. Frommern.
Nach H. Frebold.



Amm. armatus densinodus Qu.
Ältere Umgänge. Lias β. Ofterdingen.
Nach H. Frebold.



Amm. Foetterlei Hauer (= armatus var. lina Qu.).
Nach Hauer.

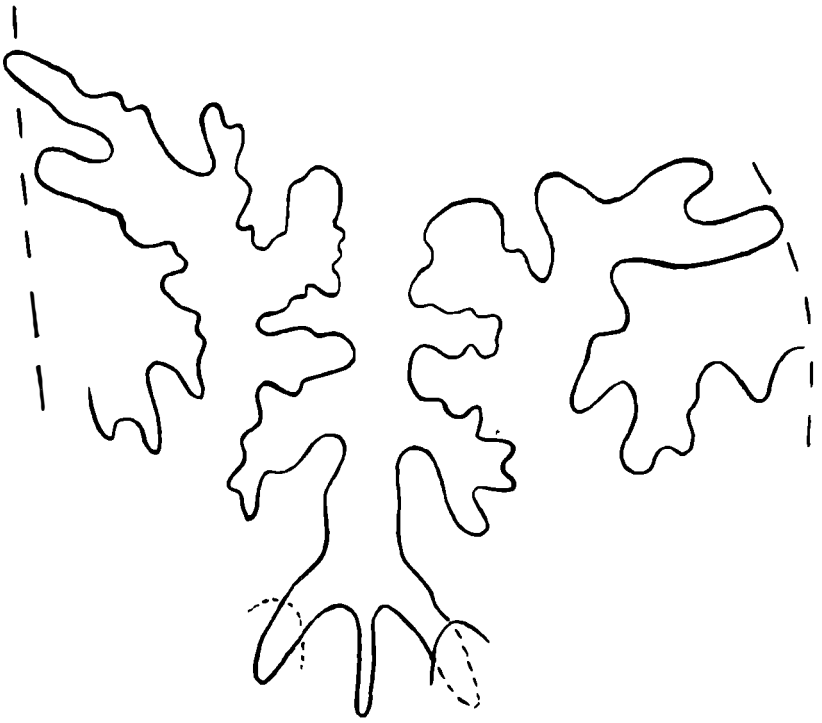


Amm. armatus var. lina Qu.
Hinterweiler. Lias γ.
Nach H. Frebold.

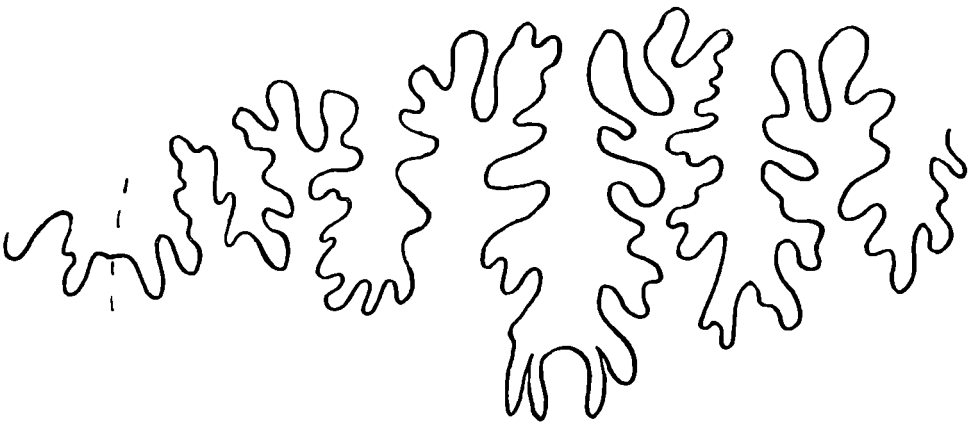
Lytoceras Germaini d'Orb.
Lias Zeta, Heiningen.

Zurcheria pugnax Vaczek
Unter-Dogger. San Vigilio.
Original: Göttingen.

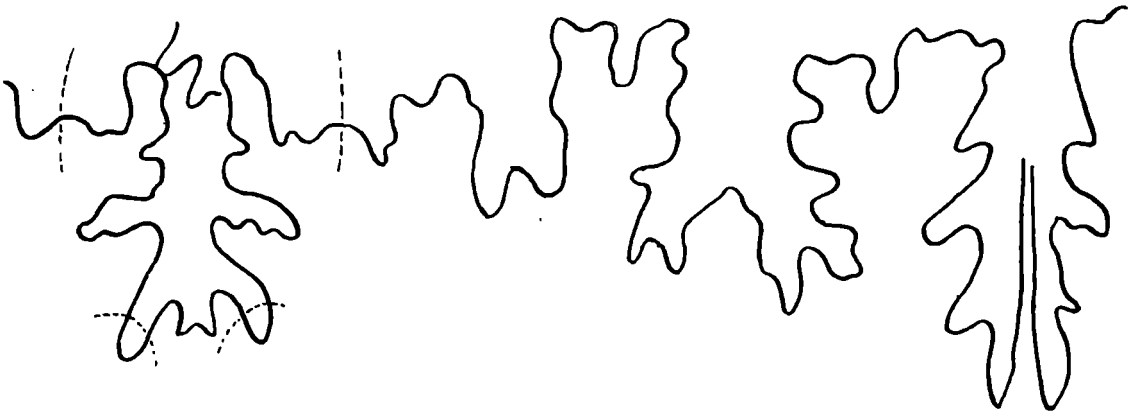
Tafel XV.



Macroscaphites Yvani d'Orb.
Barrêmien.
Original: Göttingen, Geologisches Institut.

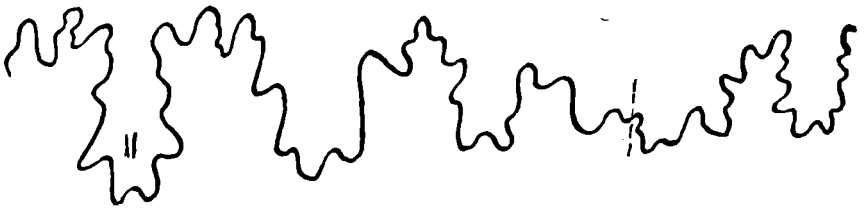


Puzosia latidorsata Mich.
Gault.
Original: Göttingen, Geologisches Institut.

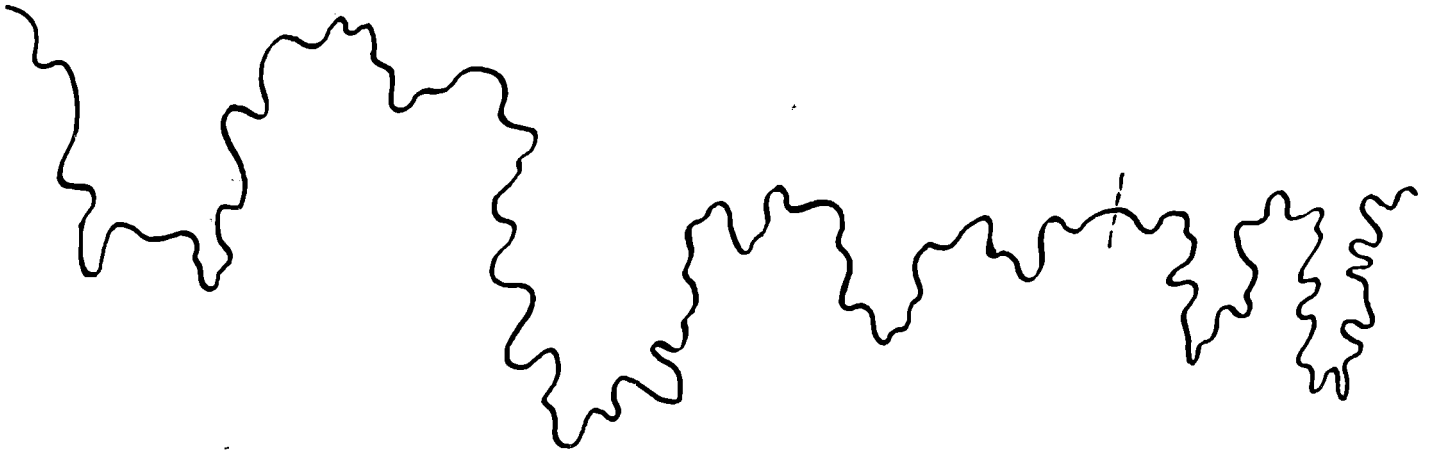


Lytoceras quadrisulcatum d'Orb.
Valanginien inf. Bellegarde.
Original: Göttingen, Geologisches Institut.

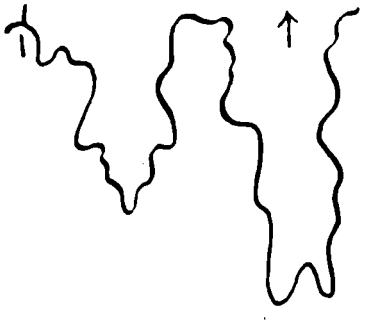
Tafel XVI.



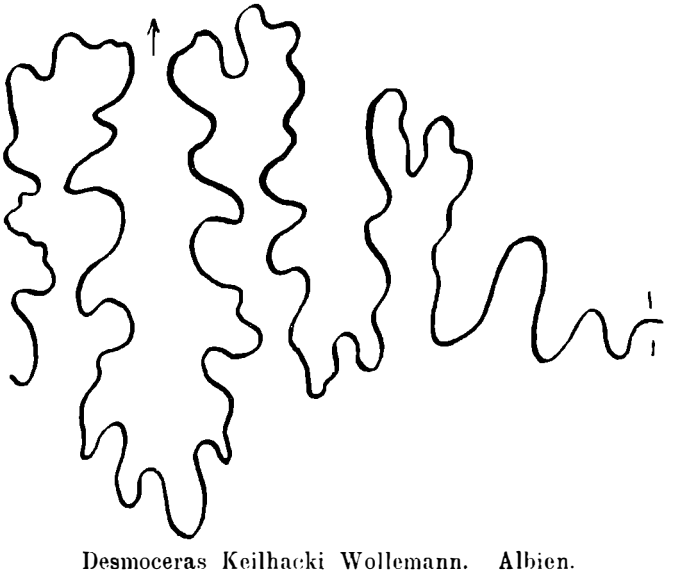
Lytoceras alamedense P. Smith. Obere Kreide.



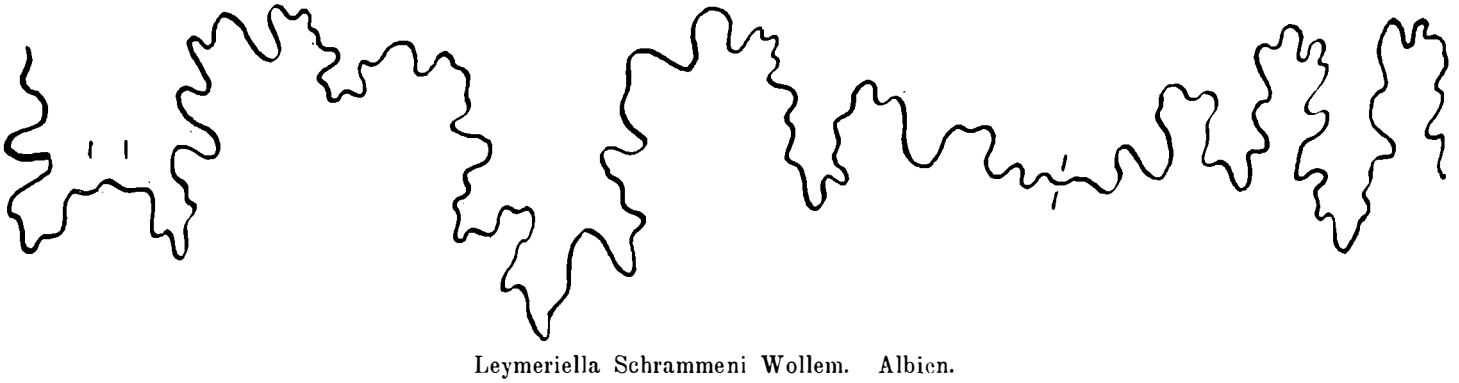
Parahoplites nodosocostatus d'Orb. Albien.



Parahoplites Milleti d'Orb. Albien.



Desmoceras Keilhacki Wollemann. Albien.



Leymeriella Schrammeni Wollem. Albien.

Druck von Oskar Bonde, Altenburg.