AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR

ABHANDLUNGEN DER
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN KLASSE
JAHRGANG 1965 · NR. 3

Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten

von

OTTO H. SCHINDEWOLF

Lieferung IV.

Mit 58 Abbildungen im Text

VERLAG DER
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR IN MAINZ
IN KOMMISSION BEI FRANZ STEINER VERLAG GMBH · WIESBADEN

Vorgelegt in der Plenarsitzung am 24. Oktober 1959,
zum Druck genehmigt am selben Tage, ausgegeben am 25. 10. 1965

© 1965 by Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz

DRUCK: L. C. WITTICH, DARMSTADT

Inhalt

Vorbemerkung 411

5. Stephanocerataceae 413
a) Zur Erforschungsgeschichte und Terminologie der Stephanoceraten-Lobenlinie 413
b) Entwicklungsmodi der Lobenlinie bei den Stephanoceraten (und Perisphincten) 419
c) Otoitidae 431
d) Stephanoceratidae 437
e) Sphaeroceratidae 443
f) Tulitidae 447
g) Macrocephalitidae 449
h) Pachyceratidae 451
i) Oecoptychiidae 454
k) Kosmoceratidae 457
l) Cardioceratidae 461
m) Parkinsoniidae 470
n) Spiroceratidae 494
o) Acuariceratidae 496
p) Morphoceratidae 498
q) Stammesgeschichtliche Schlußfolgerungen 502

Die Seitenzahlen des Inhaltsverzeichnisses und der Verweisungen beziehen sich auf die Paginierung am unteren Seitenrand, welche die der dritten Lieferung fortsetzt.

Vorbemerkung

Die vorliegende Lieferung setzt die Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Ammoniten mit einer kritischen Überprüfung der Stephanocerataceae fort. Meine ursprüngliche Absicht war, gemeinsam mit ihnen im gleichen Hefte auch die Perisphinctaceae zu besprechen. Das hätte sich deshalb empfohlen, weil die Auffassungen der einzelnen Autoren (ARKELL, SCHINDEWOLF, WESTERMANN u. a.) über die Abgrenzung dieser beiden Superfamilien bzw. über die Zurechnung mancher Familien zu der einen oder anderen von ihnen recht weit auseinandergehen und bei getrennter Behandlung der Gesamtüberblick zu leiden droht.

Die Stephanoceraten sind aber eine so umfangreiche und mannigfaltige Gruppe, daß die Hinzunahme der Perisphincten den für die Lieferung vorgesehenen Umfang weit überschritten hätte. So werden also hier lediglich die Stephanocerataceae behandelt im Umfange von ARKELLS Darstellung im „Treatise on Invertebrate Paleontology" (1957b, S. L287ff.), die uns ja allgemein als Diskussionsgrundlage dient, erweitert um einige Familien, die nach meiner Überzeugung unbedingt dazu gehören.

Da die üblicherweise eingesetzten Gehäuse-Merkmale keine scharfe Abgrenzung der Superfamilien ermöglichen, wie die recht verschwommenen Diagnosen ARKELLS lehren, ziehen wir auch hier die bisher nur ungenügend ausgewertete, aber bei anderen Ammonitenstämmen als aufschlußreich bewährte ontogenetische Entwicklung der Lobenlinie als zusätzliches Kriterium heran. Zunächst muß es sich darum handeln, einen möglichst breiten Beobachtungsstoff zu gewinnen. Stichproben nur an wenigen Einzelstücken genügen nicht, und es zeigt sich heute, daß die früher auf diese Weise erlangten Vorstellungen (einschließlich meiner eigenen) nur Teilwahrheiten sind, die weitgespannte Generalisierungen nicht zulassen. Das tatsächliche Bild ist wesentlich verwickelter, als früher angenommen werden konnte.

Daß auch die hier vorgelegten Beobachtungen und Überlegungen bestenfalls nur einen bescheidenen Fortschritt, nicht aber ein abgeschlos-

senes Gesamtbild bringen, braucht nicht besonders betont zu werden. Allein schon durch den verfügbaren Untersuchungsstoff und durch die beschränkte Arbeitskraft eines einzelnen sind Grenzen gesetzt!

5. Stephanocerataceae

a) Zur Erforschungsgeschichte und Terminologie der Stephanoceraten-Lobenlinie

Bereits vor mehreren Jahrzehnten (1923, S. 344ff., Abb. 2), bei meiner ersten Beschäftigung mit der Lobenlinie der Ammoniten, fiel mir bei mehreren Vertretern der Stephanocerataceae eine Besonderheit in der Sutur-Entfaltung auf, die ich als diagnostisch bezeichnend für die gesamte Gruppe ansah. Sie besteht darin, daß in einem quinquelobaten Entwicklungsstadium auf dem Scheitel des Innensattels ein neuer Lobus angelegt wird, d. i. an einer Stelle, von der das bei anderen Ammoniten nicht bekannt ist.

Betrachten wir als Beispiel die Entwicklung der Lobenlinie von *Amoeboceras* (Abb. 244a–e). Die Primärsutur und die folgenden frühesten Entwicklungsstadien der Lobenlinie (a) zeigen völlig das gleiche Bild wie bei anderen Ammoniten: Außer den einwandfrei identifizierbaren Grundelementen E, L und I liegen noch zwei Umbilikalloben vor, von denen der größere, der Innensutur angehörend, dem Lobus U_1 und der kleinere, auf der Naht gelegene dem Lobus U_2 anderer Ammoniten zu entsprechen scheint. In einem etwas späteren Stadium (b) rückt U_2 nach außen neben die Naht, wie es ebenfalls dem normalen Verhalten entspricht.

Auch die Alterslobenlinie bzw. ein fortgeschrittenes Stadium, wie es in e dargestellt ist, ähnelt völlig dem, was wir bei anderen Ammoniten zu sehen gewohnt sind: Neben I befindet sich ein tiefer innerer Seitenlobus, den man bei unbefangener Betrachtung mit U_1 identifizieren würde (aus später zu erörternden Gründen als U_n bezeichnet), und außen neben dem Laterallobus tritt uns ein flacher Umbilikallobus entgegen, der dem U_2 entspricht. Dazwischen liegt ein ungefähr symmetrisch zur Naht angeordneter Lobenkomplex, den man früher ohne Zögern als einen Suturallobus zu deuten pflegte und der in diesem Falle aus dem Lobus U_3 durch alternierende Loben- und Sattelspaltung entstanden wäre.

Die Zwischenstadien c und d lehren uns jedoch, daß irgendetwas an dieser Deutung nicht stimmt. Der vermutete U_1 von e entspricht nicht

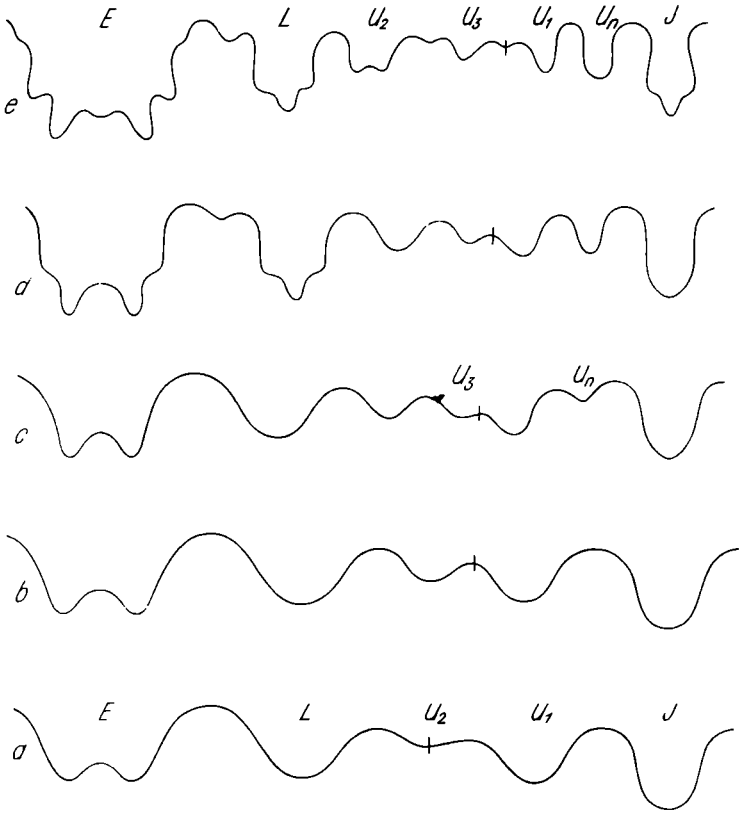

Abb. 244. *Cardioceras* (*Amoeboceras*) *alternans* (v. B.). Ob. Oxford. (bimammatum-Zone), Stuifen. Tübingen Ce 1194/198. — e bei 2,2 mm Wh.

dem analog gelegenen Lobus von a und b, den man ebenfalls, und zwar in Übereinstimmung mit allen übrigen Ammoniten, als U_1 deuten möchte. Er stellt vielmehr eine Neubildung dar. In c ist zu erkennen, daß er als eine zunächst nur kleine Zacke auf dem Scheitel des Innensattels angelegt wird. Das ist hier und bei anderen Stephanoceraten am Ende des ersten oder zu Beginn des zweiten Umganges, etwa in der 11. bis 13. Lobenlinie der Fall. Der neu gebildete Lobus nimmt dann (d) sehr rasch an Tiefe zu und wird schließlich (e) zu dem größten der Umbilikalloben, wie das bei U_1 zu sein pflegt.

Dieses auffallende Verhalten wurde übrigens vor mir auch bereits von H. SALFELD (1915, S. 151, Abb. 1) an *Amoeboceras* bemerkt, aber unzulänglich beobachtet und gedeutet. Nach seinen Angaben soll es darin bestehen, „daß der Innensattel auf dem zweiten Umgange ... eine mediane Inzision erhält, die nach wenigen Lobenlinien wieder verschwindet". Schon seine eigene Abbildung widerspricht

dieser Behauptung, und meine zahlreichen Präparatenserien der verschiedensten Stephanoceraten, die hier vorgelegt werden, lassen keinen Zweifel daran, daß nicht eine vorübergehende Inzision vorliegt, sondern daß aus der anfänglich kleinen Zacke ein umfangreicher Lobus hervorgeht, den SALFELD fälschlich als Teilglied eines Suturallobus in U_1 auffaßte.

Die Frage ist nun, wie dieser Entwicklungsgang zu deuten und am ehesten mit dem normalen Bildungsweg bei anderen Ammoniten in Einklang zu bringen ist. Nochmals muß betont werden, daß diese Besonderheit sich, soweit unsere bisherigen Erfahrungen reichen, nur bei den Stephanoceraten findet und bei ihnen in weiter Verbreitung auftritt (oder gar ein allgemein gültiges diagnostisches Kriterium bildet, was im folgenden zu untersuchen bleibt). Im übrigen liegt hier ein sehr eindringlicher Beleg dafür vor, wie wichtig es ist, den gesamten Entwicklungsgang der Lobenlinie genau zu verfolgen. Die Alterslobenlinie allein oder auch selbst ihr einfacher Vergleich mit den Frühstadien, wie ihn SALFELD flüchtig durchgeführt hatte, würde den tatsächlichen seltsamen Bildungsweg nicht erkennen lassen.

Ich hatte seinerzeit (1923, S. 346) versucht, die Lobenlinie der Stephanoceraten so zu interpretieren, daß mit einem Mindestmaß von Sonderannahmen gegenüber den übrigen Ammoniten auszukommen war. Bei späteren Gelegenheiten (1929, S. 57ff.; 1953, S. 123ff.; 1957, S. 436ff.) habe ich mehrfach die Frage wieder aufgegriffen. Maßgebend war dabei, daß der in e neben I gelegene umfangreiche Lobus im Bauplan der Lobenlinie nach Lage, Ausbildung und Größe die Stellung einnimmt wie der U_1 bei anderen Ammoniten und daß die Bildung eines zusätzlichen, neuen Umbilikallobus aus dem Internsattel, also zwischen U_1 und I, sonst nirgends bekannt ist.

Eine Lösung bot sich an mit der Vorstellung, daß der fragliche Lobus tatsächlich dem Lobus U_1 anderer Ammoniten homolog, aber in seiner Anlage gegenüber den Umbilikalloben U_2 und U_3 verzögert sei. Das würde also bedeuten, daß U_1 in den frühen Lobenlinien noch nicht vorhanden sei und daß die hier vorliegenden Loben entgegen dem Augenschein als U_3 und U_2 zu deuten wären. An der Identifizierung von U_2 kann kein Zweifel bestehen, und für die Deutung des anderen Lobus als U_3 schien zu sprechen, daß er zum Suturallobus ausgestaltet wird, wie es nach damaliger Auffassung bei vielen anderen Jura- und Kreide-Ammoniten der Fall sein sollte. Diese spätere starke Differenzierung ließ entwicklungsmechanisch eine vorzeitige Anlage von U_3 verständlich erscheinen. Kurz, ich nahm eine heterochrone Entstehungsfolge der Umbilikalloben an und sah in dieser Heterochronie das Sondermerkmal der Stephanocerataceae.

Dieser Befund hat von manchen Seiten Bestätigung und Zustimmung gefunden, so von V. BODYLEVSKY (1926), R. BRINKMANN (1929), K. WEISERT (1932), W. WETZEL (1937), G. WESTERMANN (1954; 1956a, b) u. a. Andererseits ist er aber auch, teilweise mit seltsamen Argumenten, abgelehnt worden, insbesondere von solchen Autoren, die niemals selbst eine Stephanoceraten-Lobenlinie untersucht haben.

Am weitesten ging mein ständiger Widersacher L. F. SPATH (1931, S. 280, 397), der die von mir aufgedeckte Besonderheit der Stephanoceraten diktatorisch als „unimportant and variable feature" erklärte, ohne die Tatsache zu beachten, daß sie bei allen typischen Vertretern der *Stephanoceras*-Gruppe nachgewiesen war, also gewiß nicht „variabel" ist.

Dieser Auffassung schloß sich auch W. J. ARKELL (1957a, S. 240; 1957b, S. L111–112) an, der die Verschiedenheiten der frühesten Lobenlinien, die Entwicklung der „minute folds of the umbilical lobe" lediglich als ein Beispiel für die Launenhaftigkeit der unbeständigen Jugendstadien („vagaries of the plastic young") ansah. Alle Stephanoceraten aber folgen, wie bereits gesagt, dieser besonderen „Laune", und zwar unbekümmert um die in ihrem Rahmen auftretende erhebliche Wandlungsfähigkeit der Gehäusegestalt und Skulptur. Ferner stellen die „minute folds" die naturnotwendig zunächst kleinen Anlagen der später voll ausgestalteten Loben dar, und es kann ja wohl – das müßte selbst bei einem Minimum biologischer Betrachtungsweise einleuchten – nicht gleichgültig sein, aus welchen Anlagen die einzelnen Loben hervorgegangen sind und wie sie sich entwickelt haben.

ARKELL unterstellte mir die Absicht, ich hätte die gesamten Ammoniten in Heterochrone und Orthochrone einteilen wollen, und suchte meine Feststellungen ad absurdum zu führen durch den Hinweis, daß die orthochronen Ammoniten eine große Formengruppe von teilweise heterogener Herkunft und Verwandtschaft bilden. Diese Argumentation ist von seltsamer Logik. Ich habe klar zum Ausdruck gebracht, daß ich die Stephanoceraten als eine relativ kleine Gruppe betrachte, die sich durch ihre heterochrone Entwicklung der Umbilikalloben von allen übrigen Ammoniten mit normaler, orthochroner Entstehungsfolge unterscheidet. Wenn man also die Unhaltbarkeit des Kriteriums zeigen wollte, so hätte umgekehrt nachgewiesen werden müssen, daß die heterochron entwickelten Formen, also die Stephanoceraten, kein einheitlicher Formenkreis sind bzw. daß die Heterochronie für sie kein bezeichnendes Merkmal bildet!

ARKELL (1957b, S. L287) hat bei seiner Diagnose der Stephanocerataceae diese Besonderheit der Sutur-Entwicklung nicht einmal erwähnt. Nach einem Hinweis auf die sehr variable Gehäusegestalt gibt er lediglich an, daß die komplizierte Lobenlinie einen dominierenden ersten Lateral-

lobus und einen wohlentwickelten Umbilikallobus zeige. Diese Kennzeichnung paßt wörtlich auch für nahezu alle anderen Superfamilien der Ammoniten, bei denen, ebenso wie hier, die wirklichen Eigenarten der Lobenlinien ausgeklammert werden.

Anders H. SCHMIDT (1925, S. 517), der zwar meiner Deutung widerspricht, aber doch den Tatbestand als solchen durchaus anerkennt. Er meint: bei den breitmündigen Jugendformen von *Macrocephalites* werde die innere Lobenlinie so stark gedehnt, daß durch Spaltung des Innensattels ein neuer Sekundärlobus entstehe, der sich dann auch bei den nicht mehr breitrückigen Nachkommen wie *Cardioceras* wiederfindet. Der fragliche Lobus, den wir als einen heterochron angelegten U_1 ansprachen, wird also hier als eine spezifische Neubildung betrachtet, für die es bei den übrigen Ammoniten keine Entsprechung gibt.

Das ist die gewissermaßen vordergründige, nächstliegende Deutung, die ich früher vermied, um die Stephanoceraten nicht in einen qualitativen Gegensatz zu den übrigen Ammoniten zu bringen. Heute schließe ich mich, wie noch darzulegen sein wird, nach Überprüfung eines wesentlich erweiterten Materials dieser Auffassung an, wenn auch aus anderen Gründen, als H. SCHMIDT sie seinerzeit anführte. Soweit ich richtig verstehe, sieht er in dem breitmündigen Windungsquerschnitt eine Art mechanischer Verursachung für die Neubildung des fraglichen Lobus.

Dagegen sprechen mehrere Einwände: 1. Die frühen Jugendwindungen aller Ammoniten sind übereinstimmend breitmündig. Wenn nur bei einem kleinen Teil der Formen auf dem ersten oder zweiten Umgang ein neuer Lobus durch Spaltung des Innensattels entsteht, bei anderen aber nicht, so kann nicht die Gehäusegestalt dafür maßgebend sein.

2. Die Differenzierung zu breit- oder hochmündigen Gehäusetypen setzt ontogenetisch wesentlich später ein und vermag keinen Einfluß auf den in den frühesten Jugendstadien erfolgenden Entwicklungsablauf der Lobenlinie auszuüben. Außerdem gibt es zahlreiche kuglige, breitmündige Gehäuse, die den betreffenden Lobus nicht herausgestalten.

3. Der Lobus tritt erstmalig bei den ältesten bisher bekannten Vertretern der Stephanoceraten, bei der Gattung *Docidoceras* (vgl. Abb. 247) auf, und deren Arten sind meist von recht schlanker, scheibenförmiger Gestalt.

4. Es ist durchaus nicht so, daß die angeblich einer Dehnung unterworfene innere Lobenlinie um einen zusätzlichen Lobus bereichert würde. Die Zahl und Anordnung der Loben in der inneren Lobenlinie der Stephanoceraten ist die gleiche wie im Normalfalle, aber ihre Entstehungsweise ist verschieden.

Es muß sich hier also um autonome, soll heißen: vom Windungsquerschnitt unabhängige Gestaltungsnormen der Lobenlinie handeln. Die Lobenlinie ihrerseits steht, wie G. WESTERMANN (1956a) uns mit Recht in Erinnerung gerufen hat, in engem Zusammenhang mit der Septenkonstruktion, die aber ebenfalls in ihrer Spezifität nicht von der Gehäusegestalt geprägt ist. Für die Statik ist es entscheidend, daß an der erforderlichen Stelle ein Stützpfeiler, eine Loben- bzw. Sattelfalte, vorhanden, nicht aber aus welchem Ausgangsmaterial er hervorgegangen ist.

Auch von den russischen Paläontologen V. E. RUZHENCEV (1960a, S. 20–21; 1960b, S. 613) und N. V. BESNOSSOV (1960, S. 39) wurde meine Interpretation der Stephanoceraten-Lobenlinie abgelehnt. Sie sei formal, nicht genetisch und unannehmbar, da keinerlei Heterochronie bei der Bildung der Loben festgestellt werden könne (BESNOSSOV).

Mir scheint, daß diese Vorwürfe unberechtigt sind. Das Bemühen, auf Grund der ontogenetischen Entwicklung die Homologien der einzelnen Loben aufzudecken, kann wohl kaum als formal und nicht genetisch bezeichnet werden. Es verdient dieses Prädikat jedenfalls weniger als ein Verfahren, das rein formalistisch allein den Ort und Zeitpunkt der Anlage eines Lobus zum Kriterium seiner Interpretation macht. Zu berücksichtigen ist dabei insbesondere die Stellung, die ein Lobus im Gesamtbauplan der Lobenlinie und im Verhältnis zu seinen Nachbarloben einnimmt.

Daß es während der Ontogenese Verschiebungen in der Anlagenfolge einzelner Organe gibt, ist eine allgemein bekannte Tatsache, und mit dem Auftreten solcher Heterochronien ist daher auch bei der Entwicklung der Lobenlinie durchaus zu rechnen. Sie würden sich dann in der Weise manifestieren und „feststellen" lassen, wie ich das für die Stephanoceraten angenommen habe. Tatsächlich wird der fragliche Lobus zu im einzelnen verschiedenen Zeitpunkten angelegt: vor dem außen neben der Naht gelegenen Umbilikallobus (U_3), gleichzeitig mit ihm oder nach ihm. Seine Stellung im Gesamtbild der Lobenlinie wird dadurch nicht berührt! Ein Lobus, der gegenüber seinen Nachbar-Elementen verzögert angelegt wird, bleibt nach seinem Charakter und Symbol das, was er auf Grund seiner Homologie ist. Ein Gegenseptum im Bauplan der paläozoischen Korallen bleibt ein Gegenseptum, auch wenn es etwa bei den Pentaphyllen wesentlich später angelegt wird, als es in der normalen ontogenetischen Entwicklungsfolge der Fall ist. Von der logischen Seite her ist meine Deutung nicht angreifbar.

Eine Bezeichnung des strittigen Lobus als I^1, wie die russischen Paläontologen es vorschlagen, ist für uns unannehmbar, da in ihrer Termino-

logie die Symbole I, U, L, V, D usw. in völlig anderer Weise verwendet werden, als es bisher üblich war (vgl. SCHINDEWOLF 1963). In der alteingebürgerten Terminologie, gegen deren Aufgabe oder Abänderung keinerlei sachliche Gründe sprechen, werden diejenigen Loben, die zwischen dem Lateral- und Internlobus durch eine Aufspaltung des Internsattels entstehen, als Umbilikalloben (U) bezeichnet. Infolgedessen muß der fragliche Lobus das Symbol U erhalten.

Um die Frage erneut und unvoreingenommen prüfen zu können, sehen wir jetzt von der Zuteilung eines bestimmten Zahlenindex ab und nennen den Lobus U_n. Das n mag dabei in einer Doppelbedeutung aufgefaßt werden: als unbestimmter Zahlenwert oder als Abkürzung von novus, da der strittige Lobus seinem Anlageorte nach etwas Neues darstellt, das bei den übrigen Ammoniten nicht seinesgleichen hat.

b) Entwicklungsmodi der Lobenlinie bei den Stephanoceraten (und Perisphincten)

Es geht hier zunächst darum, die Deutung der Stephanoceraten-Lobenlinie endgültig abzuschließen, um die späteren Ausführungen von sonst immer wieder aufzunehmenden Erörterungen darüber entlasten zu können. Wir schicken deshalb – abweichend von unserem bisher geübten Verfahren – den Einzelbeschreibungen eine vergleichende Übersicht über die bei den Stephanocerataceae bisher bekanntgewordenen Typen der Sutur-Gestaltung voraus.

Die Wurzel der Stephanocerataceae wird heute einhellig und, wie es scheint, mit vollem Recht, in den Hammatocerataceae, speziell bei oder in der Nähe der Gattung *Erycites* gesucht, nachdem andere Verknüpfungen, wie etwa mit *Coeloceras* (L. ROLLIER 1911, S. 300), sich als unhaltbar herausgestellt haben. Wir beginnen daher mit der Schilderung der Sutur-Entwicklung von *Erycites*, die bei der seinerzeitigen Besprechung der Hammatocerataceae nicht mehr berücksichtigt werden konnte und hier nachgetragen wird, da mir das erforderliche Material erst jetzt, dank der freundlichen Hilfe von Dr. D. SCHUMANN, Tübingen, zur Verfügung stand. Die Angaben, die jüngst G. E. G. WESTERMANN (1964b, Abb. 24b, S. 401, 403) über die Lobenlinie von *Erycites* gemacht hat, werden dadurch ergänzt und berichtigt

Abb. 245a–h gibt die beobachteten Entwicklungsstadien der Lobenlinie von *Erycites fallifax* ARK. wieder. Die frühesten Lobenbilder (a–c) entsprechen durchaus dem, was wir bei allen übrigen Jura-Ammoniten zu sehen gewohnt sind. Der umfangreiche Lobus U_1 gehört der inneren

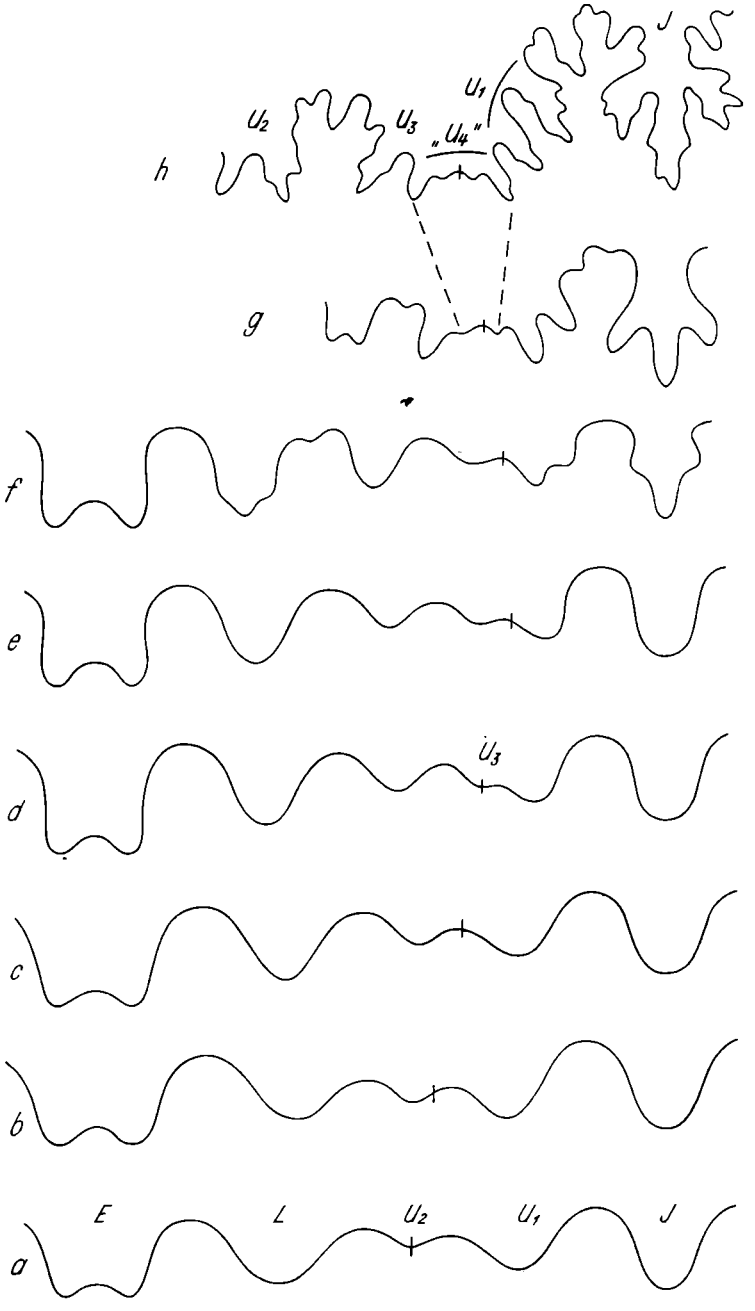

Abb. 245. *Erycites fallifax* ARK. Unt. Bajoc., Cap San Vigilio, Garda-See. Tübingen Ce 1194/199. — h bei 3,4 mm Wh.

Lobenlinie an; U_2 liegt anfangs auf der Naht und wird dann schrittweise nach außen neben die Naht verlagert. In d tritt auf der Naht ein neuer Lobus hinzu, der als U_3 anzusprechen ist. Er liegt recht tief und nur wenig über dem Niveau von U_1. Das ist auch bei anderen Hammatoceraten, beispielsweise bei *Spinammatoceras* (vgl. Abb. 192c) der Fall und hängt damit zusammen, daß bei allen diesen Formen die Lobenlinie stark zur Naht zurückspringt. Vom Stadium e ab ist U_3 nach außen neben die Naht gerückt.

In f wird eine beginnende Zweiteilung von U_1 sichtbar, die sich in g durch höhere Heraushebung des schräg aus der Lobenbasis aufsteigenden Sattels verstärkt und in h zu zwei schräg gestellten verselbständigten Teilästen des Lobus U_1 führt. Oberhalb des U_1-Komplexes erscheint in g am „ventralen"[1] Scheitelabfall des Internsattels eine Inzision, gleichzeitig mit der Zerschlitzung auch der übrigen Sättel und der Loben. In h erreicht diese Inzision eine beachtliche Tiefe. Alle diese Merkmale fügen sich vollkommen dem früher gewonnenen Bilde der *Hammatoceras*-Lobenlinie ein (vgl. beispielsweise Abb. 190 von *H. insigne*).

Abweichend ist das Verhalten des zwischen U_1 und U_3 gelegenen Nahtkomplexes der Lobenlinie. Der Lobus U_3 selbst bleibt, abgesehen von einer schwachen Zerschlitzung, unverändert in seiner Form und Lage. Auf dem Sattel U_{1v}/U_3 aber erscheinen in g zwei symmetrisch zur Naht gelegene flache Einsenkungen. In h haben sie sich stark vertieft, und in dem verbreiterten trennenden Sattel sind abermals, anscheinend gleichzeitig, zwei symmetrische flache Einsenkungen angelegt.

Eine sichere Deutung dieses Verhaltens ist nicht möglich. Für eine wiederholte alternierende Sattelspaltung haben wir keinen Anhalt; ein zeitliches Nacheinander, das für eine Anlage selbständiger Umbilikalloben sprechen würde, scheint nicht vorzuliegen. Die spiegelbildlich-symmetrische Anordnung der Einzelelemente des Komplexes zur Naht erweckt vielmehr den Eindruck eines Suturallobus, der im klassischen Falle durch eine abwechselnde Sattel- und Lobenspaltung zustande kommt. Man würde also erwarten müssen, daß den Stadien g und h je eine Vorstufe mit einem medianen Lobus im Nahtsattel vorausgegangen wäre, aus dem dann durch Aufwölbung eines Sattels die beiden Einsenkungen entstanden wären. Das aber scheint auch nicht der Fall zu sein. Eher möchte man meinen, daß die beiden kleinen initialen Loben

[1] Die abgekürzten und ohne weiteres verständlichen Lagebezeichnungen ventral und dorsal werden hier beibehalten, aber meist in Anführungszeichen gesetzt, da sie nicht ganz der wirklichen Orientierung des Tieres entsprechen.

unmittelbar und gleichzeitig neben dem Scheitel des Sattels angelegt werden. Der Tatbestand eines echten Suturallobus dürfte daher nicht erfüllt sein. Wir müssen den Fall und einige weitere ähnliche, die uns später noch begegnen werden, unentschieden lassen. Rein formal wollen wir den Lobenkomplex als U_4 zusammenfassen, wobei offen bleibt, ob es sich um eine echte Suturalloben-Bildung oder um eine Pseudosuturalloben-Bildung handelt.

Zu den ältesten Vertretern der Stephanocerataceae gehört die Gattung *Otoites*. Die Entwicklung ihrer Lobenlinie ist in Abb. 246 a–i dargestellt. Sie stimmt in den Frühstadien weitgehend mit den entsprechenden Entwicklungsstufen von *Erycites* überein. Bei Verwendung der gleichen Terminologie wie dort stellen wir fest: U_{1v} ist umfangreich und in der inneren Lobenlinie gelegen; U_2 liegt zunächst (a) auf der Naht und rückt dann (b) nach außen; in c wird ein neuer Lobus, U_3, angelegt, und zwar ebenfalls auf der Naht und tief versenkt, in d wandert er dann nach außen neben die Naht; endlich setzt in e eine Zweiteilung von U_1 ein.

Inzwischen hat sich aber noch etwas weiteres ereignet. Auf dem Internsattel (leicht zur „Dorsalseite" verschoben) ist in c eine flache Einsenkung entstanden, die nicht als Inzision aufgefaßt werden kann, da die übrigen Sättel noch völlig unzerschlitzt sind. Diese Zacke vertieft sich sehr schnell und ist in g zu einem umfangreichen, wohlausgebildeten Lobus geworden. Es handelt sich da um den Lobus, den wir vorläufig mit U_n bezeichnet hatten und der die charakteristische Besonderheit der Stephanoceraten-Lobenlinie darstellt.

Die in e angebahnte Zweiteilung des U_1 wird weiter ausgebaut und führt in g–i zu zwei umfangreichen, verselbständigten Teilästen, wie wir sie völlig übereinstimmend bei den Hammatoceraten beobachtet hatten. Auch hier behält ferner der Lobus U_3 unverändert seine Lage außen neben der Naht bei; er erfährt keine weitere Ausgestaltung.

Eine Vermehrung der Loben-Elemente kommt dadurch zustande, daß sich in f auf dem von der Naht halbierten Sattel U_{1v}/U_3 ein Lobus U_4 eintieft; in der Folge (h) wird er offensichtlich nach außen verdrängt, und „dorsal" von ihm legt sich ein zunächst kleiner, dann in i vertiefter weiterer Lobus, U_5, an. Diese Verlagerung von U_4 nach außen und die „dorsale" Entstehung von U_5, die von dem sonst herrschenden Verhalten abweichen, wurden auch bei *Hammatoceras* beobachtet (s. S. 311) und mit der umfangreichen Ausgestaltung von U_1 und des Internsattels in Zusammenhang gebracht. Eine weitere Reminiszenz an gewisse Hammatoceraten könnte ferner vielleicht darin gesehen werden, daß bei *Otoites* vorübergehend (c) ein zweispitziges Stadium des Internlobus auftritt.

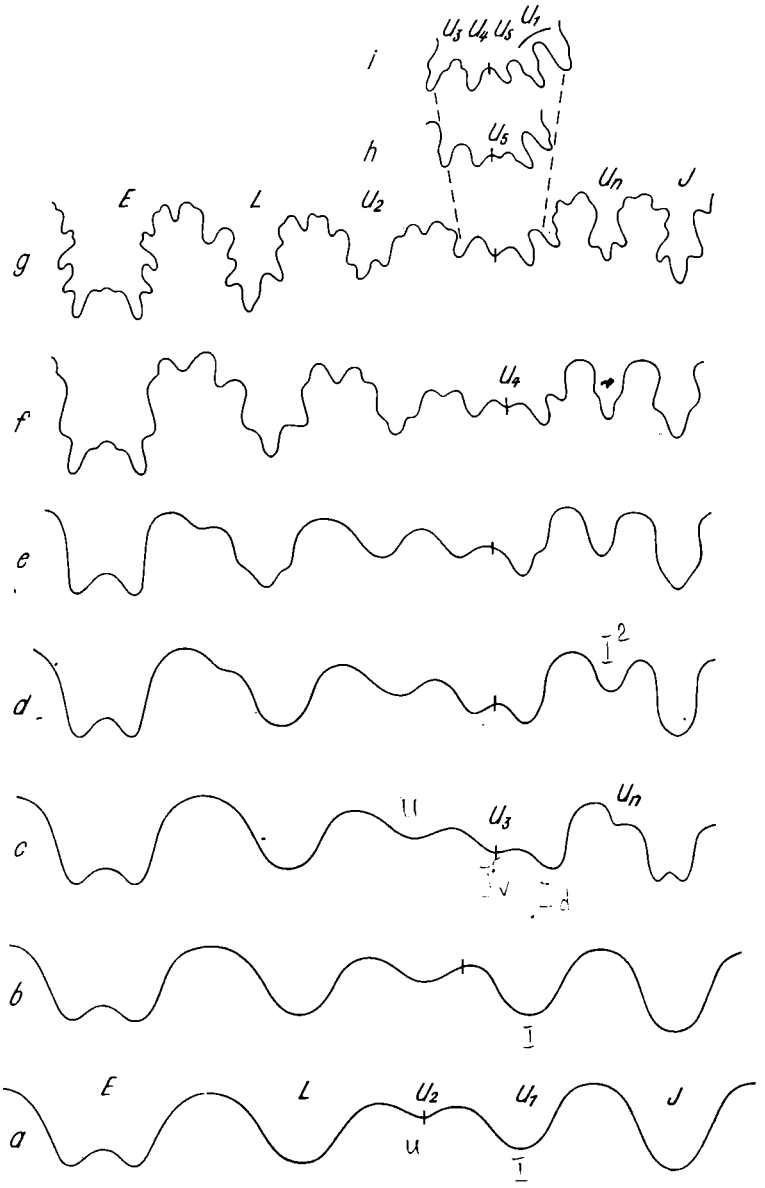

Abb. 246. *Otoites* cf. *tumulosus* West. Mittl. Bajoc. (sauzei-Zone), England (Fundort unbekannt). Tübingen Ce 1194/200. — g bei 2,5 mm, i bei 5,8 mm Wh.

Der geschilderte Entwicklungsgang von *Otoites* und sein Vergleich mit dem von *Erycites* und anderen Hammatoceraten ist außerordentlich aufschlußreich für die Deutung der Stephanoceraten-Lobenlinie. Wir hatten gesehen, daß die gegen meine frühere Deutung erhobenen Einwände nicht stichhaltig und beweiskräftig sind. Hier aber liegen nun neue Beobachtungsbefunde vor, die ein klares Urteil ermöglichen und zu einer Revision meiner einstigen Vorstellungen führen. Es bestätigt sich zunächst die von mir aufgedeckte Besonderheit der Stephanoceraten, daß auf dem Internsattel „dorsal" von zwei bereits in der Primärsutur vorhandenen Umbilikalloben ein neuer Lobus angelegt wird. Aber meine Homologisierung dieses Lobus mit U_1 war offensichtlich falsch.

Zwei neue Tatbestände führen zu dieser Erkenntnis: 1. Der innere Seitenlobus der Primärsutur wird im Laufe der ontogenetischen Entwicklung nicht zum Suturallobus ausgestaltet, worin ich früher ein bezeichnendes Kriterium des Lobus U_3 sah. Zwar könnten auch hier die Stadien c und d den Eindruck erwecken, als ob durch Aufwölbung eines Sattels in dem scheinbar verbreiterten und gegen die Naht verschobenen Lobus eine Suturalloben-Bildung eingeleitet würde. In Wirklichkeit ist es aber so, wie sich aus dem späteren Verhalten während der Ontogenese und aus dem Vergleich mit *Erycites* ergibt, daß der fragliche Lobus unverändert, lediglich etwas eingeengt durch den verbreiterten und differenzierten Internsattel, in der inneren Lobenlinie verbleibt und daß an der Naht ein neuer, unabhängiger Lobus entsteht, der zwar auffallend tief versenkt ist, aber unzweifelhaft dem übereinstimmend ausgebildeten U_3 von *Erycites* entspricht. Er rückt später nach außen, bleibt unverändert und erfährt auch seinerseits keine Ausgestaltung zum Suturallobus.

2. Der ursprüngliche innere Seitenlobus wird bei *Otoites* ebenso wie bei *Erycites* und zahlreichen anderen Jura-Ammoniten in zwei selbständige Teiläste aufgespalten, und dieses Verhalten muß als ein verbreitetes Charakteristikum des Lobus U_1 gelten. Innerhalb der Stephanoceraten aber tritt die Zweiteilung von U_1 nach meiner bisherigen Kenntnis außer bei *Otoites* nur noch bei *Emileia* auf und war mir früher nicht bekannt.

Damit dürfte entgegen meiner damaligen Interpretation wohl eindeutig erwiesen sein, daß der ursprüngliche innere Seitenlobus dem Lobus U_1 anderer Ammoniten entspricht, während der „dorsal" von ihm auf dem Internsattel angelegte Lobus eine Neubildung darstellt, die ohne Gegenstück bei anderen Ammoniten ist. Wegen seiner Entstehung aus dem primären Internsattel muß er als Umbilikallobus gelten, der aber außerhalb der normalen Abfolge der übrigen Umbilikalloben steht. Zeitlich kann er vor oder nach U_3 oder aber auch etwa gleichzeitig mit ihm an-

gelegt werden. Wegen seiner Sonderstellung und auch wegen dieser zeitlichen Schwankungen empfiehlt es sich nicht, ihm einen bestimmten Ziffernindex zu geben; wir behalten daher das zunächst provisorisch vorgeschlagene Symbol U_n bei.

Man gewinnt den Eindruck, daß diese Neubildung des Lobus U_n bei den Hammatoceraten gewissermaßen bereits vorgezeichnet ist. Es besteht eine auffallende Parallele zwischen der tiefen Inzision im Internsattel von *Erycites* (Abb. 245h) und den Frühstadien des Lobus bei *Otoites* (Abb. 246d, e). (Noch größer erscheint die Übereinstimmung in den Fällen, wo der Lobus U_n nicht wie bei *Otoites* „dorsal", sondern wie etwa bei *Amoeboceras* (Abb. 244c), *Normannites* (Abb. 251c) und anderen Gattungen „ventral" vom Scheitel des Innensattels angelegt wird, gleich der „ventralen" Sattelinzision von *Erycites*.)

Damit soll nicht gesagt sein, daß der neugebildete Lobus der Stephanoceraten aus der analogen Inzision der Hammatoceraten hervorgegangen wäre. Inzision und Lobus haben je ihre eigenen Bildungs-Gesetzlichkeiten und werden offensichtlich nicht ineinander übergeführt, so ähnlich und schwer unterscheidbar ihre Frühstadien oft sind. Auch hier bestehen tatsächlich große Unterschiede: Die Zacke bei *Erycites* und den übrigen Hammatoceraten tritt erst auf, nachdem die übrige Lobenlinie ebenfalls bereits von der Zerschlitzung erfaßt ist, und sie behält auch später ihren Charakter als eine lediglich etwas vergrößerte Inzision bei. Die entsprechende Eindellung auf dem Internsattel der Stephanoceraten wird dagegen sehr frühzeitig, vor dem Einsetzen jeglicher Zerschlitzung in der Lobenlinie angelegt, und sie entwickelt sich sehr schnell zu einem selbständigen, vollwertigen Lobus.

Es hat jedoch den Anschein, als ob das Prinzip einer weiteren Aufteilung des Internsattels bei den Hammatoceraten bereits angebahnt und zunächst mit anderen Mitteln, durch Herausbildung einer umfangreichen Inzision, durchgeführt würde. Diese Inzision wäre also gleichsam der Platzhalter für die phylogenetisch spätere Lobenbildung.

Als Ergebnis unserer Darlegungen gelangen wir zu einer Interpretation der *Otoites*-Sutur, wie sie durch die in Abb. 246 eingetragenen Symbole zum Ausdruck kommt. Eine völlig abweichende Deutung und Benennung hat jüngst G. WESTERMANN (1964a, Abb. 3a, S. 49) vorgenommen, indem er unseren Lobus U_n als U_3 bezeichnete und den zwischen ihm und U_2 gelegenen Lobenkomplex zu einem mehrgliedrigen U_1 zusammenfaßte. Das wird als die für den bullaten Septentypus bezeichnende Ausbildungsweise angesehen. Ihr stellte er in Abb. 3b die Lobenlinie von *Normannites* als Repräsentanten des planulaten Septums gegenüber.

Hier gibt es keinen „U_3" (= U_n), sondern sein Äquivalent wird in den Suturallobus einbezogen, der „wegen seiner Ursprünglichkeit mit U_1 bezeichnet" wird.

Bei allem guten Willen bin ich nicht imstande, mich diesen Vorschlägen von WESTERMANN anzuschließen; sie vernachlässigen zu sehr die morphogenetischen Gegebenheiten. Der Suturallobus U_1 von *Otoites* bei WESTERMANN setzt sich, wenn wir die Parallelen mit anderen Ammoniten herstellen, zusammen aus einem zweigeteilten U_1, aus U_3 und U_4, deren klare Anlagenfolge ontogenetisch beobachtet werden kann. Der neben I gelegene umfangreiche Lobus kann nicht U_3 genannt werden, da er nach seiner Entstehungsart und späteren Ausgestaltung völlig verschieden ist von dem U_3 anderer Ammoniten. Bei *Normannites* bezieht WESTERMANN (Abb. 3b) auch diesen Lobus mit in U_1 ein, obwohl er nach seinem Bildungsgang (vgl. unsere Abb. 251, 252) dem „U_3" WESTERMANNS, d. i. dem U_n, von *Otoites* entspricht. Der einzige Unterschied, den ich zwischen der Lobenlinie bzw. dem bullaten Septum von *Otoites* und der Sutur bzw. dem planulaten Septum von *Normannites* sehe, besteht darin, daß im ersten Falle der primäre U_1 gespalten wird, im zweiten dagegen nicht.

Zweiteilung des Lobus U_1 und Herausgestaltung eines neuen Lobus U_n durch Aufspaltung des Internsattels wurden von WESTERMANN nicht mit der notwendigen Schärfe auseinander gehalten, wie seine sonst dankenswerten Darlegungen über die Terminologie der Lobenlinie (1964c, S. 996) erkennen lassen. Beide Vorgänge kommen bei *Otoites* zusammen vor, so daß hier klar ihre Verschiedenheit und Unabhängigkeit sichtbar wird. Dadurch ist *Otoites* (zusammen mit *Emileia*, Abb. 250) so besonders aufschlußreich für die Interpretation der Stephanoceraten-Lobenlinie.

*

Damit wäre zunächst wohl die allgemeine Entwicklung und Terminologie der Stephanoceraten-Lobenlinie hinreichend geklärt. Zur Erleichterung unserer späteren Einzelbeschreibungen gehen wir aber noch kurz auf einige Abwandlungen der Sutur-Entfaltung ein, die bei den Stephanoceraten im bisherigen Umfange auftreten, und streifen ferner auch die Lobenlinie der Perisphincten, um Vergleichsmöglichkeiten zu gewinnen.

Abb. 247a–f gibt die Sutur-Entwicklung der Gattung *Docidoceras* wieder, die zur Zeit als ältester Vertreter der Stephanocerataceae gilt und von ARKELL (1952, Tab. 3, S. 75) als gemeinsame Stammform der

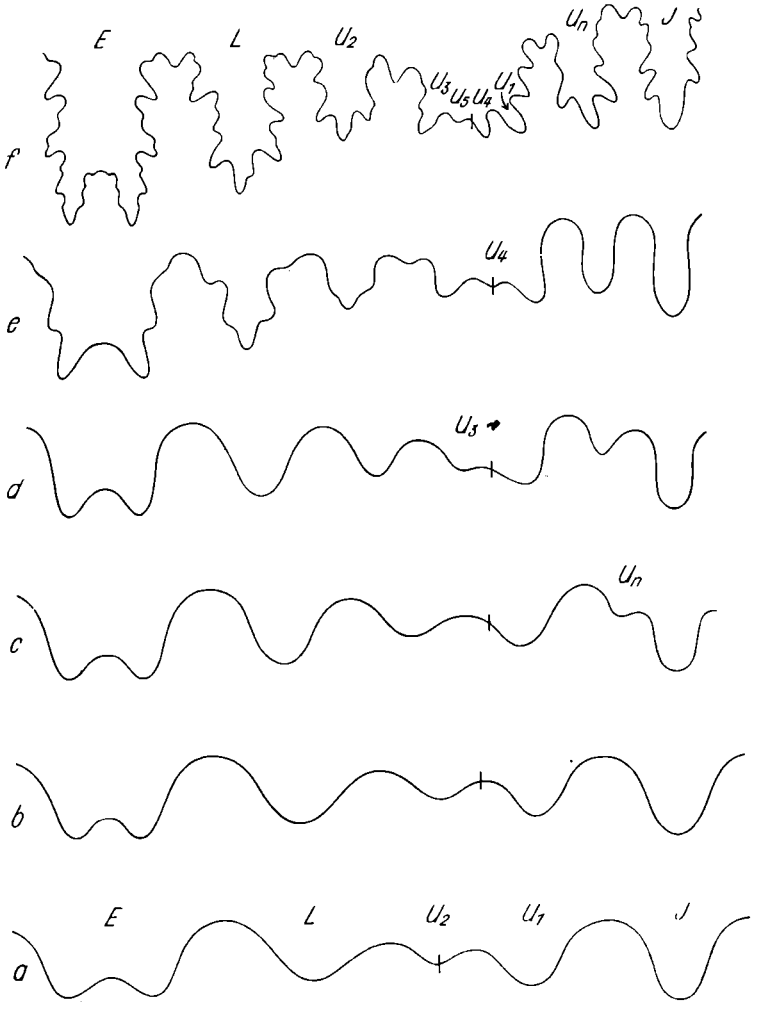

Abb. 247. *Docidoceras* cf. *planulatum* Buckm. Mittl. Bajoc. (unt. sowerbyi-Zone), Sandford Lane, Sherborne (Dorset). Tübingen Ce 1194/201. — f bei 2,7 mm Wh.

(übrigen) Otoitidae, der Stephanoceratidae und der Sphaeroceratidae aufgefaßt wurde. Die Stadien a—d stimmen völlig mit den frühjugendlichen Lobenlinien von *Otoites* (Abb. 246a—d) überein. In Abb. 247c tritt uns die erste Anlage von U_n entgegen, der sich alsdann sehr schnell zu dem umfangreichen und kräftig zerschlitzten Lobus in f entwickelt.

Ein Unterschied besteht aber darin, daß eine Zweiteilung von U_1 unterbleibt, die bei *Otoites* die Identifizierung dieses Lobus mit dem

gleichfalls zweigespaltenen U_1 der Hammatoceraten erleichterte. Diesem *Docidoceras*-Typus der Sutur-Entwicklung folgen *Normannites*, auf den meine frühere verfehlte Deutung der Lobenlinie sich zur Hauptsache gründete, die zuvor bereits behandelte Gattung *Amoeboceras* und die überwiegende Mehrzahl der Stephanoceraten.

Es kann hier tatsächlich leicht der Eindruck entstehen, als ob der innere Seitenlobus der Stadien von Abb. 247a, b nach außen auf die Naht gewandert und durch Suturalloben-Bildung symmetrisch aufgespalten sei. Nachdem der Blick aber durch vergleichende Untersuchungen an einem großen Material geschärft ist, erkennt man, daß statt dessen in d ein selbständiger Lobus U_3 hinzutritt. Man beachtet dann, wie in c der Sattel U_1/U_2 sich als Vorstufe für die Einsenkung von U_3 verbreitert hat, während U_1 ganz in der inneren Lobenlinie verbleibt, nur ein wenig verengt und gegen die Naht gedrängt durch Verbreiterung des Innensattels.

In e tieft sich ferner auf der Naht ein U_4 ein, der in f nach innen gerückt ist, während außen neben der Naht ein neuer, kleiner Lobus U_5 entsteht. Die Lagebeziehungen von U_4 und U_5 sind also hier gegenüber *Otoites* vertauscht. Das dürfte mit der undifferenzierten Kleinheit von U_1 zusammenhängen, die genügend Platz dafür ließ, daß U_4 in die innere Lobenlinie eintreten konnte, während er bei *Otoites* nach außen verdrängt wurde und erst U_5 in der Innensutur Raum fand.

Es gibt dann endlich unter den Stephanocerataceae (in ihrer heutigen Fassung) Formen, deren Lobenlinie, verglichen mit der von *Otoites* und *Docidoceras*, noch weiter vereinfacht worden ist, bei denen weder eine Aufspaltung von U_1 eintritt, noch ein Lobus U_n angelegt wird. *Bullatimorphites* (Abb. 248a–h) ist eine solche Form unter mehreren anderen, wie G. WESTERMANN (1956a, S. 246; Abb. 4, S. 258) bereits festgestellt hat. In ihrer Gehäusegestalt unterscheidet sie sich nicht von anderen Gattungen mit differenzierterer Lobenlinie. Der Windungsquerschnitt kann also nicht etwa die unmittelbare Ursache für den Differenzierungsmodus und -grad der Lobenlinie bilden, ganz abgesehen davon, daß in den Jugendstadien, in denen die verschiedenen Gestaltungswege eingeschlagen werden, Unterschiede in der Gehäusegestalt noch kaum ausgeprägt sind.

Wir werden im folgenden zu untersuchen haben, wieweit diese verschiedenen Typen der Lobenlinie eine gesetzmäßige Verbreitung haben und etwa zu systematischen Abgrenzungen benutzt werden können. Wenn man beispielsweise schwankt, ob *Bullatimorphites* zu den Tulitidae oder Sphaeroceratidae, *Morrisiceras* zu den Macrocephalitidae oder

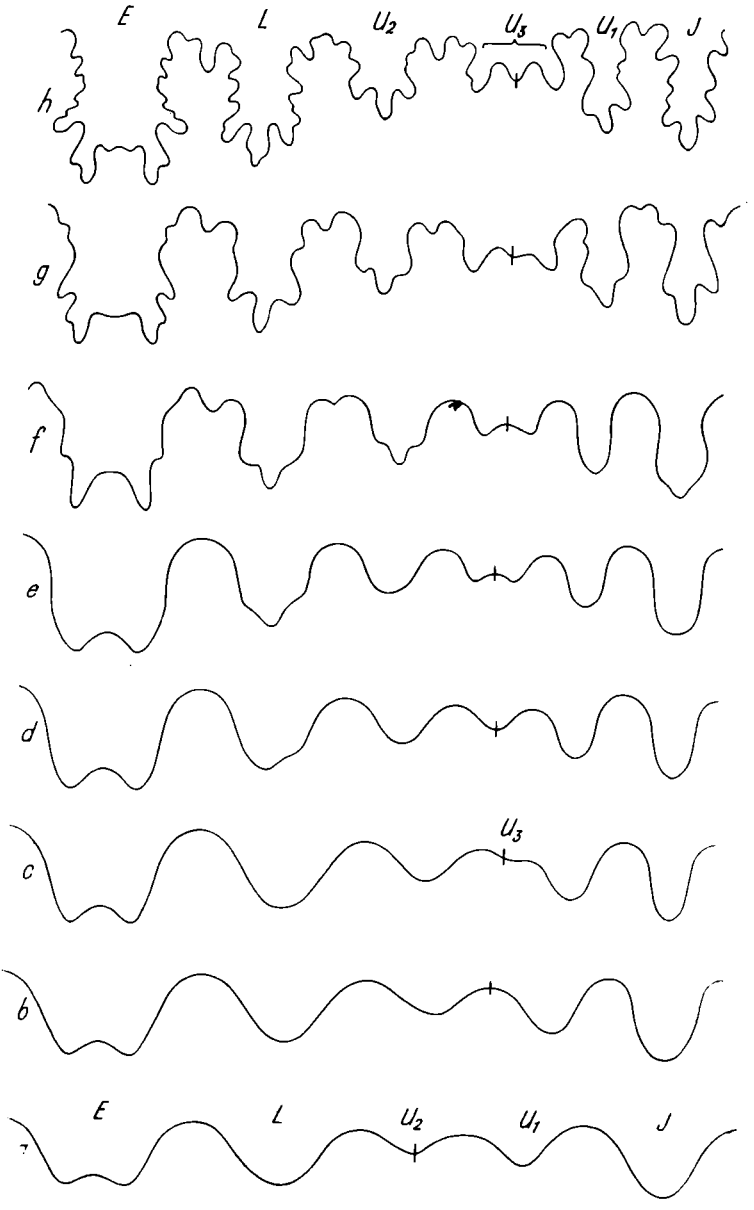

Abb. 248. *Bullatimorphites* cf. *microstoma uhligi* (Pop.-Hatz.). Ob. Bathon., Lechstedt bei Hildesheim. Tübingen Ce 1194/202. – h bei 3 mm Wh.

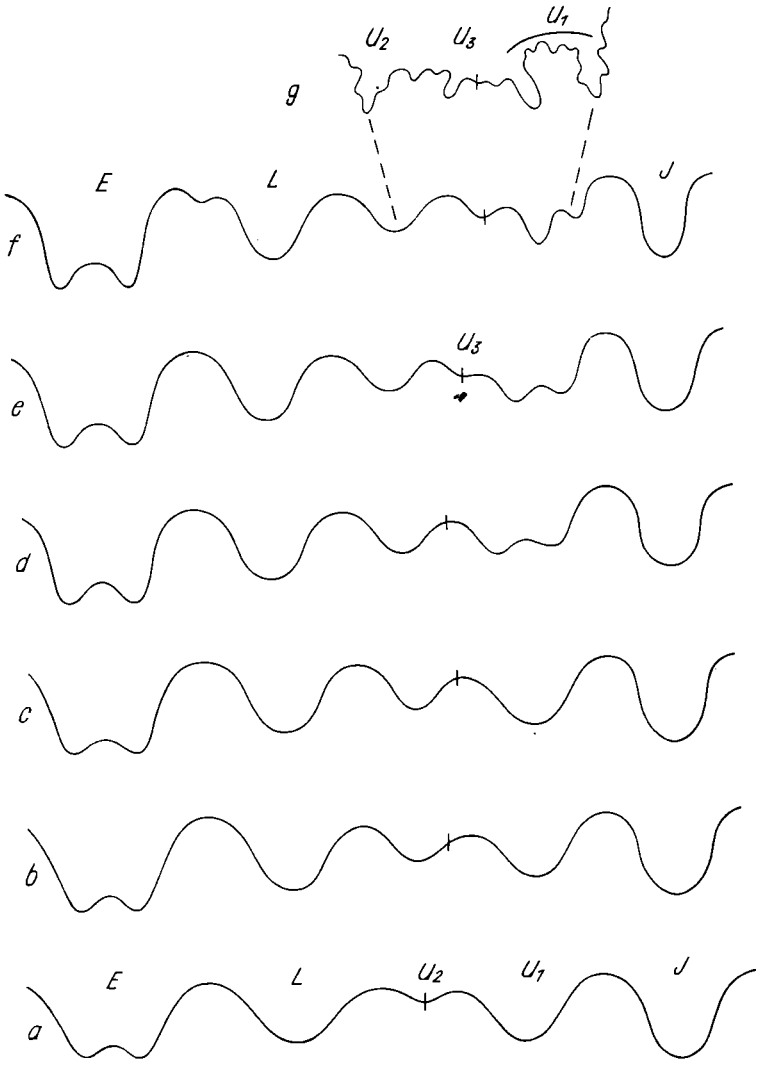

Abb. 249. *Properisphinctes* aff. *bernensis* (LOR.), juv. Unt. Oxford. (renggeri-Schichten), Liesberg (Schweiz). Tübingen Ce 1194/203. — g bei 2 mm Wh.

Tulitidae zu stellen sei, und wenn SPATH (1928, S. 176) das als „matter of personal opinion" bezeichnet, so sind also offensichtlich die gehäusemorphologischen Indizien mehrdeutig. In solchen Fällen suchen wir einen Stichentscheid durch die Lobenlinie zu erzielen.

Der anhangsweise zu erwähnende Grundtypus der Perisphinctaceae ist dadurch ausgezeichnet, daß der Lobus U_1 eine Zweiteilung erfährt, daß dagegen nirgends ein Lobus U_n auftritt. Als Beispiel geben wir in Abb. 249a–g die Entwicklung der Lobenlinie von *Properisphinctes* wieder. In d setzt die basale Aufspaltung von U_1 ein, die dann in den weiteren Stadien (g) zwei umfangreiche, durch einen hohen Sattel gesonderte Spaltäste entstehen läßt. Sie verbleiben beide in der inneren Lobenlinie und nehmen hier beträchtlichen Raum ein. In e tritt auf der Naht der Lobus U_3 hinzu, der in g nach außen abgewandert ist.

Properisphinctes mit seinen Verwandten schließt sich in der Entfaltung der Lobenlinie eng an *Erycites* an. Ganz offensichtlich findet in der Deszendenz von *Erycites* eine Gabelung der Entwicklungswege statt: Die Perisphinctaceae behalten im allgemeinen die Aufspaltung von U_1 bei, während sie bei den Stephanocerataceae sehr bald rückgebildet wird, dafür aber als neues Element der Lobus U_n hinzukommt. Das sind zwei verschiedene Modi, die Internsutur zu differenzieren und bei ihrer Vergrößerung mit neuen Loben-Elementen auszustatten.

c) Otoitidae

Die erste Familie, die Arkell im „Treatise" (1957b, S. L287) bei der Superfamilie Stephanocerataceae einreiht, ist die der Otoitidae. Als ihr wesentliches Kennzeichen betrachtet er offensichtlich die egredierende und mit Ohren versehene Wohnkammer.

Die Entwicklung der Lobenlinie von *Otoites* (Abb. 246) haben wir vorwegnehmend bereits geschildert. Ihre Besonderheit besteht darin, daß in einem sehr frühen Stadium auf dem Sattel U_1/I am inneren („dorsalen") Scheitelabfall ein neuer Lobus angelegt wird, der sich schnell zu einem umfangreichen Element der inneren Lobenlinie entwickelt. Etwas später tritt eine asymmetrische, zur Naht hin abfallende Aufspaltung von U_1 in zwei verselbständigte Teilstücke ein.

Die einzige mir bisher bekannte Form, die sich in der Entfaltung der Lobenlinie eng an *Otoites* anschließt, ist *Emileia*, die ich in mehreren Exemplaren untersucht habe. Die Frühstadien (Abb. 250a, b) stimmen vollkommen mit denen von *Otoites* überein. In c erscheint außen neben der Naht der neue Lobus U_3. Unmittelbar danach (d) wird zwischen U_1 und I der Lobus U_n angelegt. Er ist hier noch weiter als bei *Otoites* „dorsalwärts" vom Scheitel des Sattels U_1/I herabgeglitten, so daß man dessen Innenabfall als Entstehungsort des Lobus bezeichnen oder vielleicht gar an eine Aufspaltung des Innenlobus bzw. an eine seitliche Abgliederung

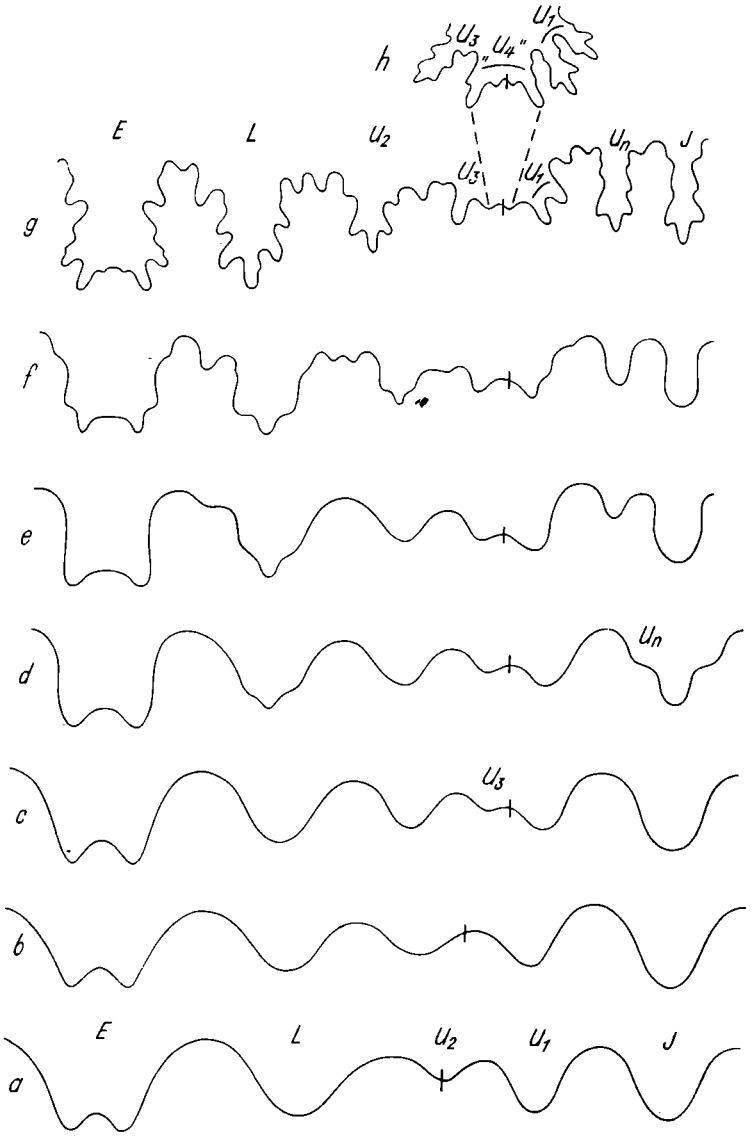

Abb. 250. *Emileia* cf. *polyschides* (WAAG.), juv. Mittl. Bajoc., Autobahn Heersum-Wendhausen. Tübingen Ce 1194/204. – g bei 2,7 mm, h bei 7 mm Wh.

von ihm denken möchte. Ein Vergleich mit den übrigen Stephanoceraten lehrt jedoch, daß der Anlageort von U_n recht variabel ist. Er kann sich genau im Scheitel des Sattels oder „dorsal" oder „ventral" von ihm ein-

tiefen, so daß also der Sattel U_1/I insgesamt als Ausgangsbereich des Lobus U_n anzusprechen ist. In der Folge rückt bei unserer *Emileia* U_n stärker empor und nimmt rasch an Tiefe zu, so daß er im Stadium g neben I den dominierenden Lobus der Innensutur bildet.

In f deutet sich erstmals die beginnende Aufspaltung von U_1 an, die schließlich in h zwei umfangreiche und kräftig zerschlitzte Teilloben entstehen läßt. Sie sind schräg zur Naht gestellt, wie es in h auch bei dem äußeren U_3 der Fall ist.

Der Sattel zwischen U_3 und U_{1v} ist in g symmetrisch zur Naht durch zwei kleine Loben aufgeteilt, die sich in h stark vertieft haben, während im trennenden Sattel abermals zwei kleine Zacken, je eine beiderseits der Naht, auftreten. Es ist kaum möglich, die Entstehungsfolge und damit die Indizes dieser Umbilikalloben exakt zu bestimmen. Vielleicht liegt auch hier, ähnlich wie S. 422 geschildert, eine Suturalloben- bzw. Pseudosuturalloben-Bildung in einem gemeinsamen Lobus U_4 vor, dessen Anlage reell oder potentiell dem Stadium von g vorausgegangen sein müßte. U_3 scheidet als Ursprungsort der Suturalloben-Bildung aus, da er unverändert in der Außensutur verbleibt und nur infolge des Herabhängens der Lobenlinie an der Naht eine schräge Stellung als Gegenbild zu dem „ventralen" Teilast von U_1 eingenommen hat.

Deutlich verschieden ist die Entwicklung der Lobenlinie von *Docidoceras* (Abb. 247), die wir früher (S. 427) bereits kurz besprochen haben. Der Lobus U_n wird in der gleichen Weise angelegt wie bei *Otoites* und *Emileia*, aber es unterbleibt die Aufspaltung von U_1, deren Beginn in den Stadien d und e zu erwarten wäre. Zwar zeigt die Lobenlinie von f einen stark versenkten Nahtkomplex, ähnlich wie bei *Otoites* (Abb. 246g), aber die Zusammensetzung ist eine andere: Die beiden innen neben der Naht gelegenen Loben entsprechen dem ungeteilt bleibenden U_1 und dem selbständigen Lobus U_4; sie sind nicht wie bei *Otoites* aus einer Aufspaltung von U_1 hervorgegangen. *Docidoceras* kann daher nicht mit *Emileia* vereinigt werden, wie SPATH (1936, S. 12) annahm.

Ferner gehört nach G. WESTERMANN (1956a, S. 249) die „Gattung" *Trilobiticeras* BUCKM. „gemäß der Lobenwiedergabe durch WHITEHOUSE (1924) bereits einwandfrei zu den Otoitinae". Die von F. W. WHITEHOUSE (1924, Abb. 4b) dargestellte Lobenlinie mit charakteristischer Ausbildung von U_n gibt den Nahtkomplex nur als gestrichelte Linie wieder, wahrscheinlich wegen mangelhafter Erhaltung, und zeigt gerade nicht die für *Otoites* und *Emileia* bezeichnende Spaltung von U_1, so daß die von SPATH (1936, S. 13) vorgenommene Zusammenlegung von *Trilobiticeras* mit *Otoites* unwahrscheinlich ist. WESTERMANN (1964a, S. 52) deutete jüngst

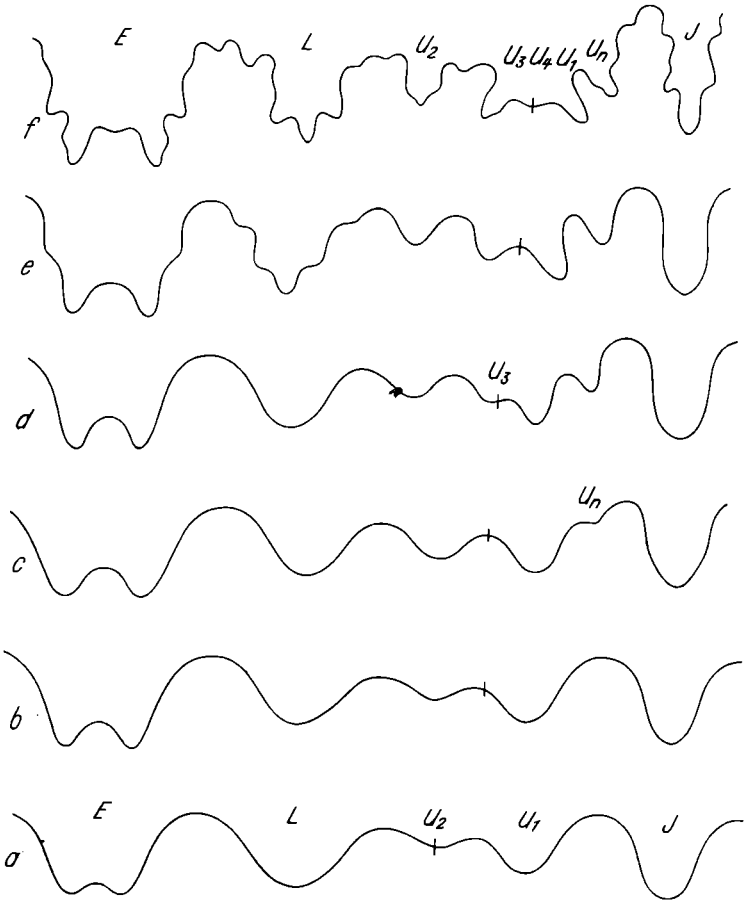

Abb. 251. *Normannites* („*Platystomites*") cf. *aequus* WEST. Mittl. Bajoc., Goslar. Tübingen Ce 1194/205. — f bei 2 mm Wh.

Trilobiticeras als männliche Kleinform von *Docidoceras* mit dem Range eines Subgenus[1] innerhalb der letzteren Gattung.

Auch bei *Normannites* findet keine Aufspaltung von U_1 statt, wie die beiden in Abb. 251a–f und 252a–g dargestellten Serien belegen mögen. Der Lobus U_n wird hier „ventral" vom Scheitel des Sattels U_1/I angelegt (Abb. 251c, 252c), und zwar sehr frühzeitig, schon vor dem Erscheinen

[1] Das ist natürlich nur vertretbar, solange man nicht unbedingt von der Realität des Geschlechtsdimorphismus und der gefolgerten Geschlechtsbeziehungen überzeugt ist. Andernfalls muß selbstverständlich mit H. MAKOWSKI (1963) die Konsequenz einer völligen Zusammenlegung gezogen werden.

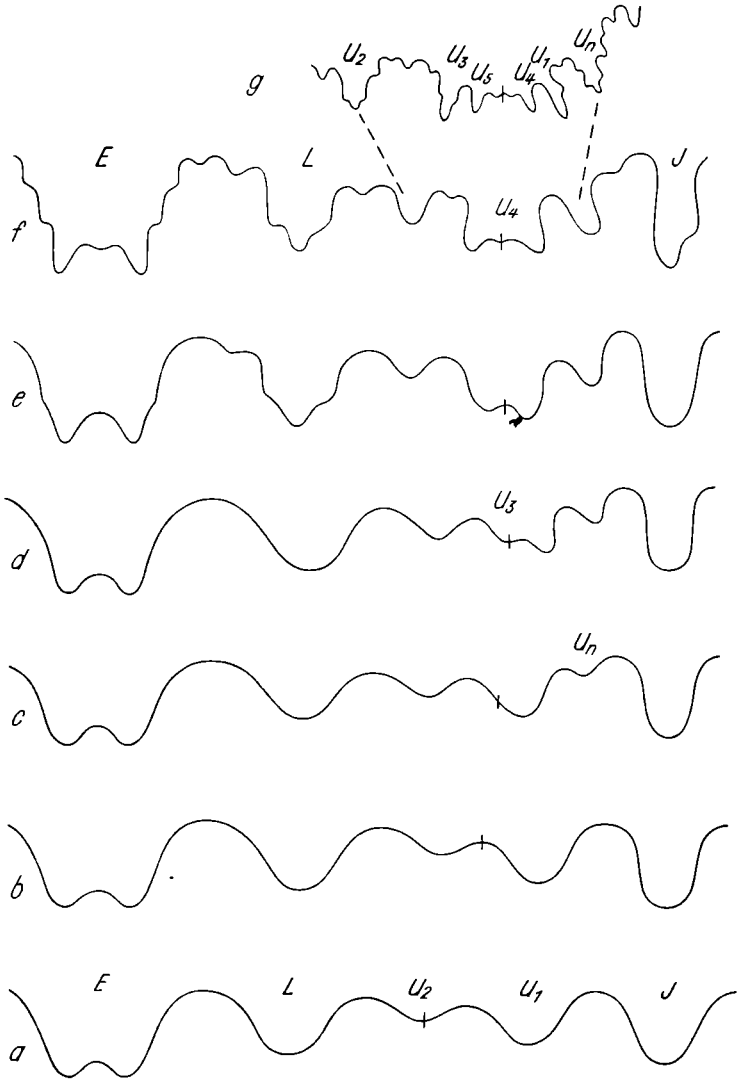

Abb. 252. *Normannites* sp. Mittl. Bajoc., Osterfeld bei Goslar.

von U_3. Er sinkt später noch tiefer am Internsattel herab, der Trennsattel zwischen U_1 und U_n nimmt relativ an Höhe ab, so daß innen neben der Naht ein Lobenpaar entsteht, das man ohne Kenntnis des Entwicklungsganges leicht für einen aufgespaltenen U_1 halten könnte (Abb. 251f, Abb. 252g). Auf der Naht wird ein Lobus U_4 angelegt (Abb. 251f), der in einem späteren, nicht mehr abgebildeten Stadium in die innere Loben-

linie rückt, während außen neben der Naht noch ein U_5 hinzukommt (vgl. Abb. 252g).

Die Sutur-Entwicklung von *Germanites* (Abb. 253a—e), den ARKELL als ein Synonym von *Normannites* betrachtet, schließt sich eng an die von *Normannites* an. U_n wird hier etwa in der 11. Lobenlinie (c) gleichfalls am „Ventralabfall" des Internsattels angelegt und rückt später mit U_1

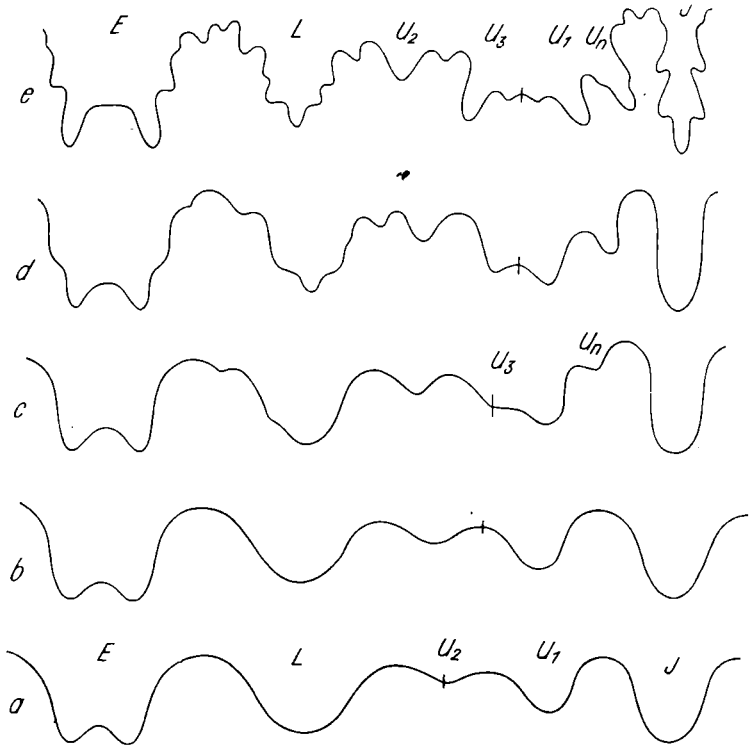

Abb. 253. *Germanites* sp. („parvus" MASCKE mscr.). Mittl. Bajoc., Gerzen bei Alfeld. — e bei 2,5 mm Wh.

zu einem schräg gestellten Lobenpaar zusammen, das nur durch einen niedrigen Sattel voneinander getrennt ist (e). Der Lobus U_3 tritt etwa gleichzeitig mit dem Erscheinen von U_n auf. Auffallend klein und unentwickelt ist bei *Germanites* sowohl als auch bei *Normannites* in größeren Stadien der Lobus U_2, der bisweilen wie eine einfache Sattelinzision erscheint. An der engen Zusammengehörigkeit von *Germanites* mit *Normannites* besteht für mich kein Zweifel, während WESTERMANN (1964a, S. 45) neuerdings auch eine Einreihung von *Germanites* bei den Perisphinctaceae erwägt.

Die Entwicklung der Lobenlinie von *Epalxites* hat WESTERMANN (1954, Abb. 126, S. 296) untersucht; sie stimmt weitgehend mit der von *Normannites* und *Germanites* überein. U_n und U_3 werden hier ungefähr gleichzeitig angelegt; U_n scheint bereits bei seinem ersten Hervortreten etwas tiefer an der „Ventralwand" des Internsattels herabgesunken zu sein als bei den vorigen Gattungen. W. J. ARKELL sah in *Epalxites* ein Synonym von *Normannites* und vereinigte ferner die sämtlichen sieben übrigen Gattungen und Untergattungen, die den Inhalt der Unterfamilie Normannitinae WESTERMANN (1954, S. 124ff.; 1956a, S. 249ff.) bilden, in der einen Gattung *Normannites*. Vielleicht wird man ihm darin zustimmen können, nicht aber in der Einbeziehung von *Normannites* in die Familie Otoitidae, die auf E. MASCKE (1907, S. 23) zurückgeht.

Unter Berücksichtigung der inneren Lobenlinie ist die Familie Otoitidae auf *Otoites* und *Emileia* zu beschränken, die von WESTERMANN (1964a, S. 52) als geschlechtsdimorphes Paar aufgefaßt werden. Der übereinstimmende Sutur-Typus steht damit im Einklang, ohne allerdings den Geschlechtsdimorphismus beweisen zu können.

d) Stephanoceratidae

Die Stephanoceratidae werden von ARKELL (1957b, S. L289) den Otoitidae mit einer völlig nichtssagenden Definition („with sharp ribbing") gegenübergestellt, die implicite dadurch ergänzt werden kann, daß bei den meisten Formen die Wohnkammer normal gestaltet und ohne Seitenohren ist. Dieses Kriterium ist jedoch in der Fassung von ARKELL nicht durchgreifend und außerdem bei der heute stark vertretenen Konzeption des Sexualdimorphismus von zweifelhaftem Wert.

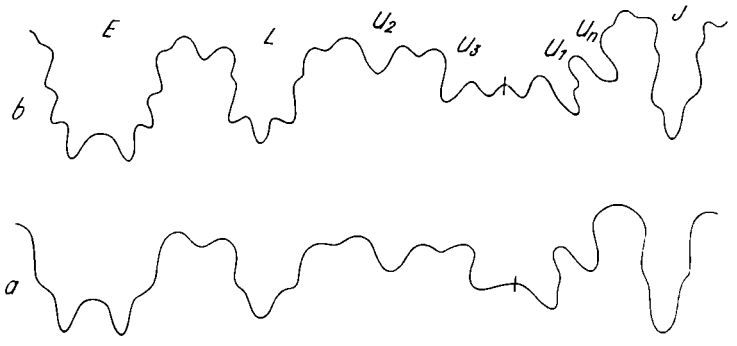

Abb. 254. *Stephanoceras* (*Skirroceras*) cf. *macrum* (QU.). Mittl. Bajoc., Gosheim. Tübingen Ce 1194/206. — b bei 2,8 mm Wh.

Aus einem großen Exemplar von *Stephanoceras* (*Skirroceras*) konnte ich einige Frühstadien der Lobenlinie (Abb. 254a, b) herauspräparieren, die sich in ihrem Aufbau eng an die der soeben besprochenen *Normannites-Germanites*-Gruppe anschließen. Die innere Lobenlinie zeigt in a eine bereits etwas fortgeschrittene Entwicklungsstufe von U_n, der sich in b mit U_1 zu einem schräg stehenden Lobenpaar mit verhältnismäßig niedrigem Trennsattel zusammenschließt. U_3 ist ebenfalls in den

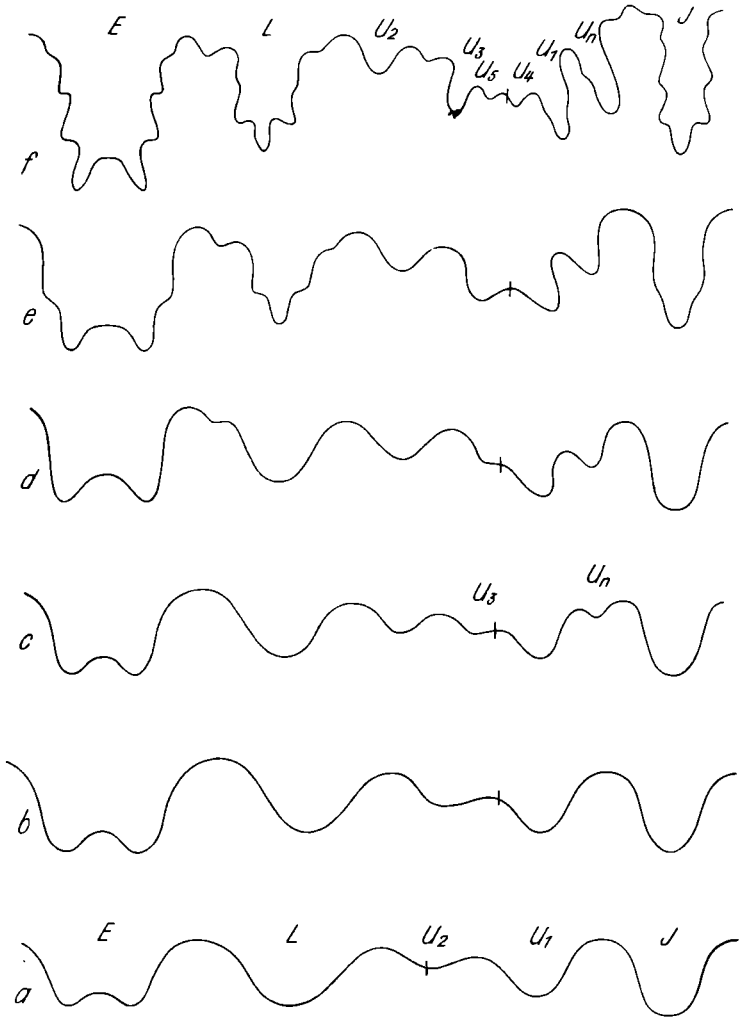

Abb. 255. *Stemmatoceras* sp. Mittl. Bajoc. (humphries.-Zone), Gerzen bei Alfeld. Tübingen Ce 1194/207. – f bei 1,8 mm Wh.

tief versenkten Nahtkomplex einbezogen, während U_2 klein und flach bleibt.

Die Entwicklung der einzelnen Elemente konnte vollständig bei dem nahe verwandten *Stemmatoceras* (Abb. 255a–f) verfolgt werden. Wir sehen hier in c die erste Anlage von U_n, recht hoch, aber ein wenig „ventral" vom Scheitel gelegen, so daß der Sattel U_1/U_n von vornherein etwas niedriger ist als der Sattel U_n/I. Später (d–f) sinkt U_n stärker herab und nimmt die bezeichnende schräg hängende Stellung parallel mit U_1 an. Gleichfalls in c erscheint ferner der Lobus U_3, der in e eine sehr tiefe Lage einnimmt und wie ein Gegenstück zu U_1 wirkt. Der Sattel U_3/U_1 ist in f durch zwei nahezu symmetrisch zur Naht angeordnete Loben zer-

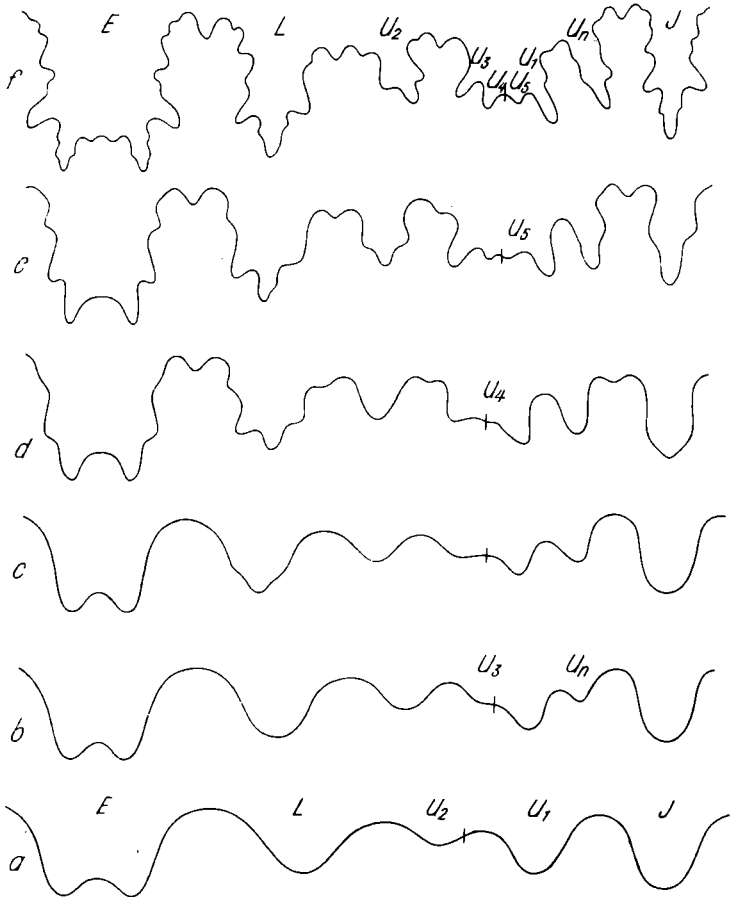

Abb. 256. *Teloceras* sp. Mittl. Bajoc. (humphries.-Zone), Goslar. Tübingen Ce 1194/208. – f bei 2,8 mm Wh.

legt, die als U_4 und U_5 gedeutet werden dürfen. U_2 ist auch hier klein und unterentwickelt.

Grundsätzlich übereinstimmend verläuft die Entwicklung der Lobenlinie bei *Teloceras* (Abb. 256a–f). Der Lobus U_2 ist hier allerdings wesentlich kräftiger ausgeprägt und stärker differenziert als der stark herabgesunkene unscheinbare U_3. Die in Abb. 256 wiedergegebenen Lobenlinien entstammen einem jugendlichen Exemplar, dessen Bestimmung nicht völlig gesichert ist. Um Irrtümer zu vermeiden, habe ich aus einem größeren, eindeutig bestimmbaren Stück von *Teloceras blagdeni* (SOW.) noch einige Frühstadien der Lobenlinie herauspräpariert (Abb. 257a–c). Hier geht in b die Anlage von U_3 der von U_n in c um eine oder zwei Lobenlinien voraus; sonst besteht volle Übereinstimmung.

Alle diese Formen zeigen den gleichen Typus der Sutur-Entfaltung wie die *Normannites*-Gruppe. Die Vorstellung, daß *Normannites* nach CALLOMON (1963, S. 32) die sexuelle Kleinform von *Stephanoceras* s. str., nach WESTERMANN (1964a, S. 67) von *Stephanoceras*, *Skirroceras* und *Stemmatoceras* bilde, erscheint also, von der Lobenlinie aus gesehen, als zulässig. Auf jeden Fall ist die *Normannites-Germanites*-Gruppe hier, und nicht bei den Otoitidae einzureihen.

Mit den Stephanoceratidae werden von ARKELL (1952, Tab. 3, S. 75; 1957b, S. L290) auch *Cadomites* und *Polyplectites* vereinigt, für die G. WESTERMANN (1956a, S. 251) eine eigene Unterfamilie Cadomitinae ausgeschieden hat. Die Sutur-Entwicklung einer *Polyplectites*-Art, von

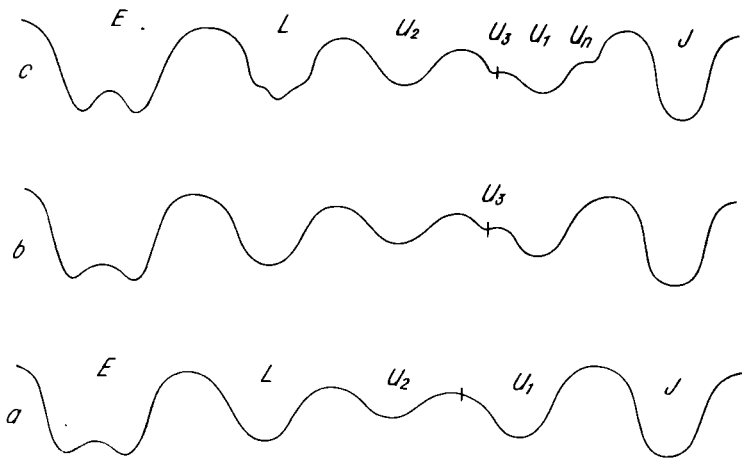

Abb. 257. *Teloceras blagdeni* (Sow.). Mittl. Bajoc. (humphries.-Zone), Gerzen bei Alfeld. Tübingen Ce 1194/209. – c bei 0,6 mm Wh.

mir mit L. ROLLIER als „ex gr. *extinctus* (QU.)" bezeichnet, nach G. WESTERMANN (1954, S. 337) als *P.* sp. ex gr. *globosus* WEST. zu bestimmen, hatte ich früher (1953, Abb. 9, S. 124) bereits abgebildet.

Diese Darstellung wird hier, vermehrt um ein etwas größeres Entwicklungsstadium, in Abb. 258a–f wiederholt. Auch in diesem Falle wird U_n etwas „ventralwärts" verschoben auf dem Sattel U_1/I angelegt (b), aber er rutscht dann in der anschließenden Entwicklung (c–f) nicht weiter am Sattelabfall herab, sondern bildet einen senkrecht stehenden, gut individualisierten Lobus. Der Sattel U_1/U_n erreicht nahezu gleiche Höhe wie U_n/I; der Lobus U_n ist dadurch scharf von U_1 abgesetzt, beide

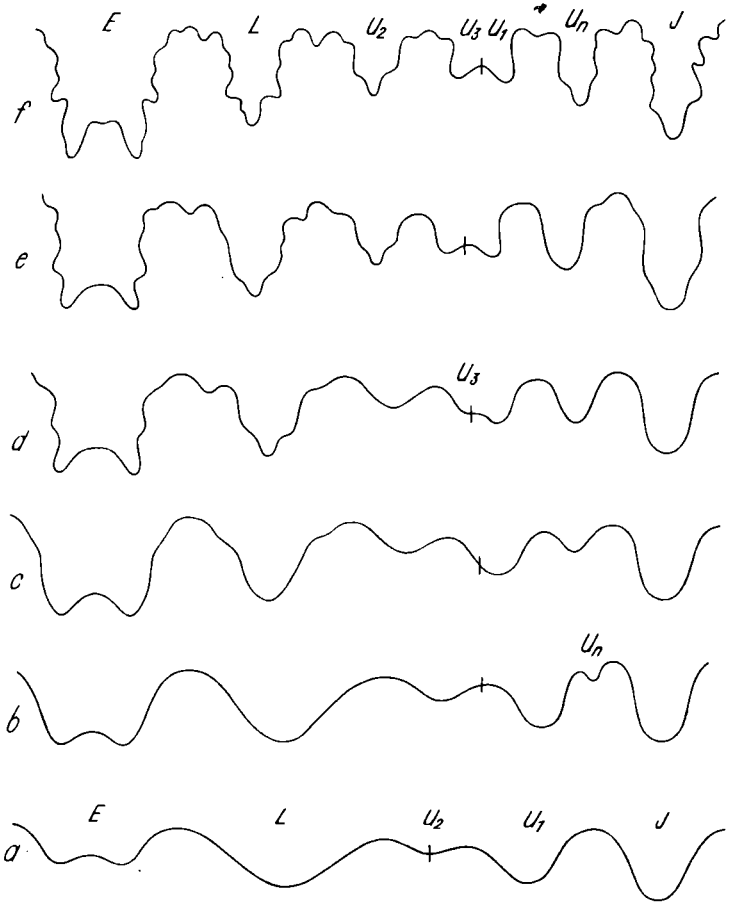

Abb. 258. *Polyplectites* sp. ex gr. *globosus* WEST. Bathon., Eningen bei Reutlingen. Tübingen Ce 1021/57. – f bei 2 mm Wh.

vereinigen sich nicht zu einer schräg herabhängenden Gruppe. U_n wird im Stadium b etwas früher als der erst in d erscheinende U_3 angelegt. U_2 ist in e und f umfangreich entwickelt und greift weiter zurück als die nicht-suspensive Nahtregion der Lobenlinie.

Völlig übereinstimmend ist die Sutur-Entwicklung bei *Polyplectites linguiferus* (D'ORB.), dem Typus der Gattung (Abb. 259a–f). Der Lobus U_n wird auch hier trotz seiner späten Anlage (c) zum tiefsten der Umbilikalloben ausgestaltet (f). Der Nahtsattel ist durch einen kleinen Lobus U_4 geteilt.

Von *Cadomites* habe ich nur einige unvollständige Frühstadien der Lobenlinie gewinnen können. Was sich an ihnen erkennen läßt, fügt sich

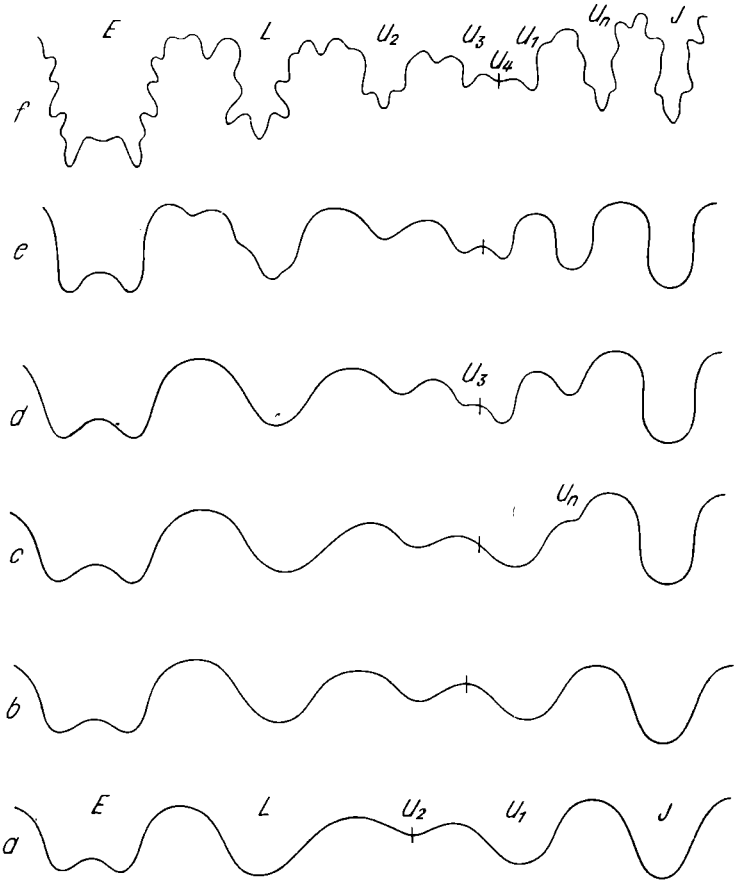

Abb. 259. *Polyplectites linguiferus* (D'ORB.). Ob. Bajoc., Sully bei Bayeux. Tübingen Ce 1194/210. – f bei 3,4 mm Wh.

gut den Beobachtungen an *Polyplectites* ein. Es besteht wohl heute Übereinstimmung zwischen den damit befaßten Forschern (MAKOWSKI, CALLOMON, WESTERMANN), daß *Cadomites* und *Polyplectites* als geschlechtsdimorphe Groß- und Kleinformen zusammengehören. Auch *Ermoceras* (*Telermoceras*) und *Kosmermoceras* sollen nach CALLOMON (1963, S. 32) ein solches Paar bilden.

Polyplectites und *Cadomites* entfernen sich in der Gestaltung der Lobenlinie (U_n, U_2) recht erheblich von den typischen Stephanoceratiden. Wir scheiden sie daher hier aus und rechnen sie zu den Sphaeroceratidae, denen sie hinsichtlich der Lobenlinie weit näher stehen.

Über die von ARKELL hier angeschlossene Familie Thamboceratidae (ARKELL 1952, S. 278) muß ich mich aus Mangel an eigenem Beobachtungsstoff eines Urteils enthalten. Die im System von ARKELL (1957b, S. L291) folgende Familie Clydoniceratidae, die er zunächst (1950, S. 363) bei den „Harpocerataceae", seit 1952 (S. 282) aber bei den Stephanocerataceae eingereiht hatte, wurde in Lieferung III dieser „Studien" (1964, S. 325–326) bereits besprochen. Sie gehört mit Sicherheit nicht hierher, sondern ist an die Sonniniidae anzuschließen.

e) Sphaeroceratidae

Sie wurden von G. WESTERMANN (1956a, S. 254) als Unterfamilie der Otoitidae, von W. J. ARKELL (1957b, S. L292; Abb. 150, S. L107) als eigene, aus den Otoitidae hervorgegangene Familie aufgefaßt; als unmittelbare Stammform hatte ARKELL (1952, Tab. 3, S. 75) *Docidoceras* bezeichnet. Hauptvertreter sind die beiden nahe miteinander verwandten Gattungen *Chondroceras* MASCKE und *Sphaeroceras* BAYLE.

Von *Chondroceras* liegt mir die vor Jahren präparierte Entwicklungsserie eines Stückes vor, das von MASCKES Hand den Manuskriptnamen *tenuistriatum* trug (Abb. 260a–d, in e ergänzt durch eine von WESTERMANN abgebildete Lobenlinie von *Ch.* („*Schmidtoceras*") *schmidti*). Um die Richtigkeit meiner früheren Beobachtungen zu überprüfen, habe ich noch eine zweite Präparatenserie eines anderen *Chondroceras* hergestellt (Abb. 261a–f). Beide stimmen völlig miteinander überein.

Bezeichnend ist, daß der Lobus U_n auf dem Sattel U_1/I etwas gegen die „Dorsalseite" hin verschoben angelegt wird (Abb. 260c, Abb. 261c) und der Sattel U_1/U_n daher von vornherein höher als der Sattel U_n/I ist. Das stimmt mit dem Verhalten bei *Otoites*, *Emileia* und *Docidoceras* überein, weicht aber ab von dem bei *Stephanoceras* und seinen nächsten Verwandten. U_n wächst sehr rasch zu großer Länge an und ist der tiefste

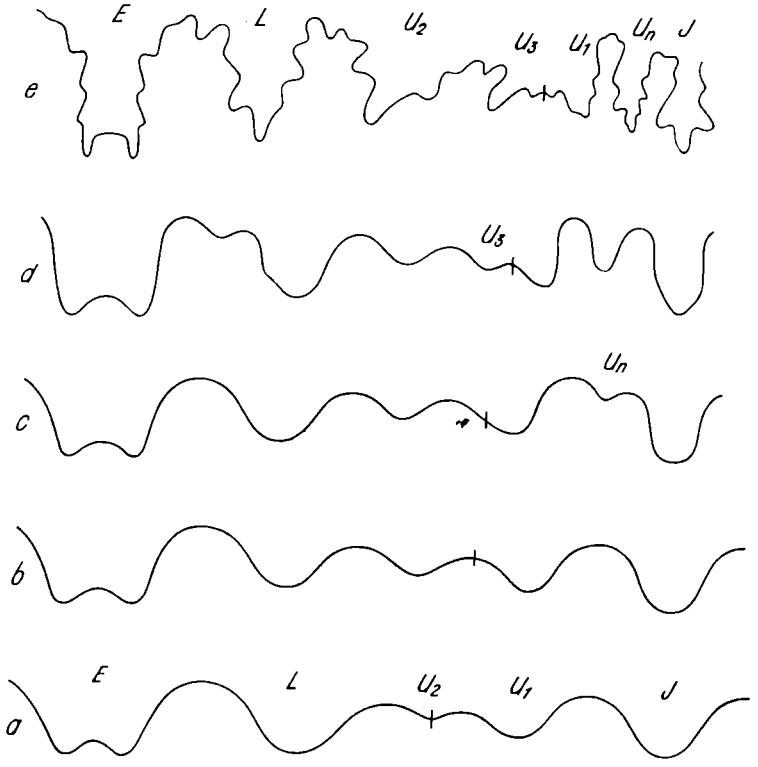

Abb. 260. a–d *Chondroceras* sp. („tenuistriatum" MASCKE mscr.). Mittl. Bajoc. (humphries.-Zone), Gerzen bei Alfeld. — e *Chondroceras* (*Schmidtoceras*) *schmidti* WEST. Ebendaher. Nach G. WESTERMANN 1956 b, Abb. 21e, S. 43.

der Umbilikalloben (Abb. 260e, Abb. 261f). Er steht senkrecht und ist durch den hohen Trennsattel sehr deutlich von dem benachbarten U_1 abgesetzt.

U_3 erscheint in beiden Fällen (Abb. 260d, 261d) erst nach der frühen Anlage von U_n. Später kommen noch die Umbilikalloben U_4 und U_5 hinzu (Abb. 261f). U_2 ist umfangreich entwickelt und greift tiefer zurück als die Nahtregion der Lobenlinie. Nach ARKELL (1957b, S. L292) soll er bifid sein; bei meinen Stücken ist er trifid. Dieser breite, plumpe „second lateral lobe" wurde von ARKELL (1952, S. 82) als ein primitives Merkmal aufgefaßt, das auch bei *Docidoceras* und den Tulitidae auftritt.

Die Entwicklung der Lobenlinie von *Sphaeroceras* (Abb. 262a–f), auch von G. WESTERMANN (1956b, Abb. 6, S. 31) und N. V. BESNOSSOV (1960, Abb. 9, S. 40) bereits untersucht, schließt sich in jeder Hinsicht eng an die

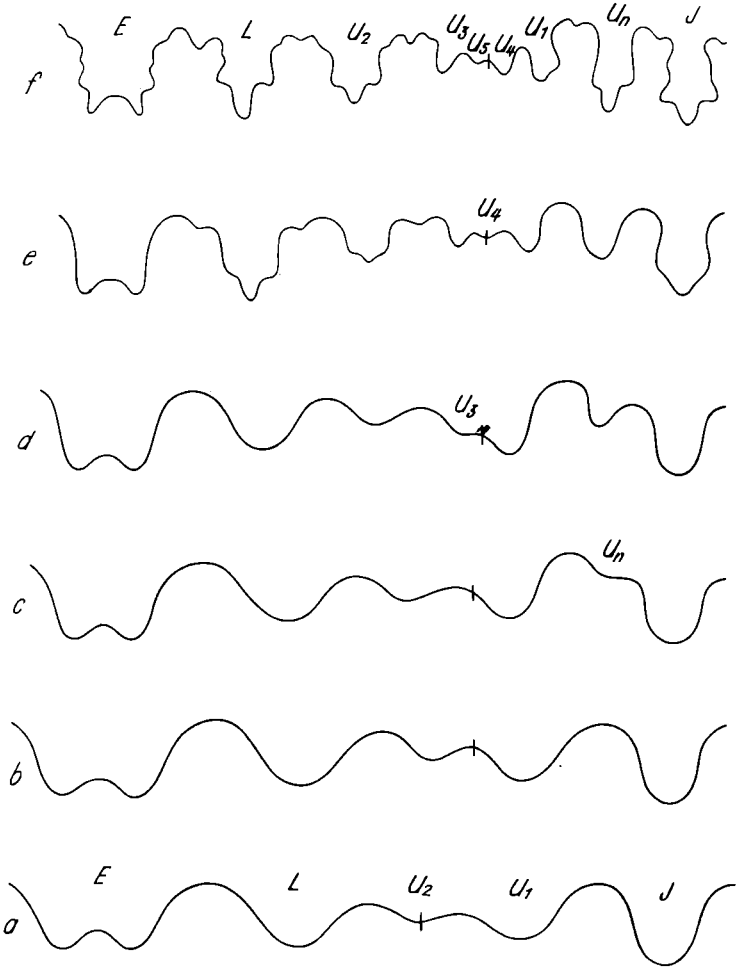

Abb. 261. *Chondroceras* (*Schmidtoceras*) *tenue* West. Mittl. Bajoc. (humphries.-Zone), Gerzen bei Alfeld. Tübingen Ce 1194/211. — f bei 2,2 mm Wh. (Das ist eine der letzten Lobenlinien dieses extrem kleinwüchsigen Exemplars, das bei etwa 11 mm Durchmesser seine Endgröße erreicht hat.)

von *Chondroceras* an. Auch hier fällt der Lobus U_n in seinen Anlagestadien (b, c) zur „Dorsalseite" des primären Internsattels ab und wird zu einem tiefen, durch einen hohen Sattel scharf von U_1 abgesetzten Lobus ausgestaltet (f). U_2 ist ebenfalls umfangreich, tief und dreispitzig. Auffallend ist die starke Zerschlitzung der Lobenlinie in f, auf einem Stadium von nur 1,3 mm Windungshöhe.

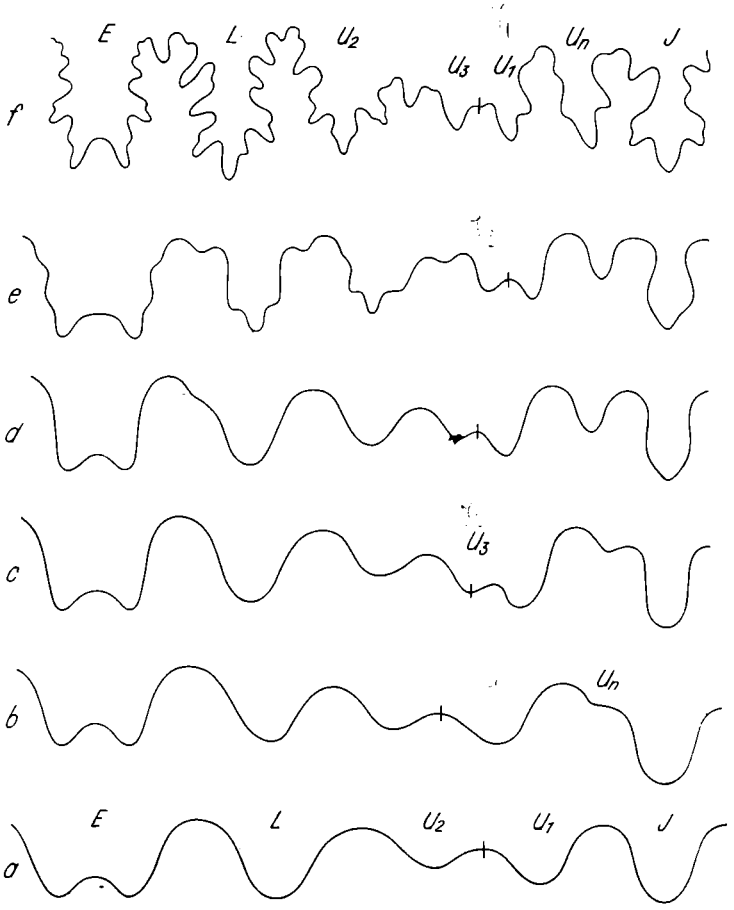

Abb. 262. *Sphaeroceras brongniarti* (Sow.). Ob. Bajoc. (Inferior Oolite), Bradford Abbas (England). Tübingen Ce 1096/1. – f bei 1,3 mm Wh.

Defonticeras und *Saxitoniceras* McLEARN sind von ARKELL wohl mit Recht als Synonyma in *Chondroceras* einbezogen worden. Auch *Labyrinthoceras* BUCKM. dürfte sich kaum scharf von *Chondroceras* abgrenzen lassen.

Von dem gleichfalls hierher gestellten *Oecoptychoceras* liegt mir kein Material vor. Sollte es außer in der Gehäusegestalt auch hinsichtlich der Lobenlinie mit *Oecoptychius* übereinstimmen, so wäre die Gattung hier und wahrscheinlich überhaupt zu streichen.

Andererseits ist die Familie Sphaeroceratidae auf Grund der übereinstimmenden Sutur-Entwicklung zu erweitern um die *Cadomites*-

Polyplectites-Gruppe, die bisher zu den Stephanoceratidae gerechnet wurde, und um *Docidoceras*, das aus den Otoitidae ausgeschieden werden muß.

f) Tulitidae

Die Vertreter dieser Familie, soweit sie bisher untersucht werden konnten, unterscheiden sich von allen zuvor behandelten Formen dadurch, daß bei ihnen kein Lobus U_n ausgebildet wird bzw. keine „heterochrone Anlage von U_1" stattfindet, wie wir das früher nannten. Das wurde erstmalig von G. WESTERMANN (1956a, S. 258, Abb. 4) nachgewiesen und von mir an mehreren Präparatenserien bestätigt.

Bei einem Vertreter von *Bullatimorphites* ließ die Entwicklung der Lobenlinie sich in lückenloser Folge beobachten (Abb. 263a–g). Das älteste zugängliche Stadium (a) zeigt außer den drei Grundelementen E, L und I zwei Umbilikalloben, von denen der größere (U_1) in der üblichen Weise innen, der kleinere (U_2) bereits außen neben der Naht gelegen ist. In b tritt, leicht schräg nach innen abfallend, ein Lobus U_3 hinzu. Im nächstfolgenden Stadium c ist er nahezu symmetrisch zur Naht ausgerichtet und anscheinend durch einen niedrigen, breiten Sattel gespalten; jedenfalls läßt sich keine zeitliche Aufeinanderfolge der beiden kleinen Loben erkennen. Später (e) tieft sich in den Nahtsattel ein neuer Lobus ein, aus dessen Grunde in f und g offensichtlich abermals ein Sattel aufsteigt. Hier scheint also der Sachverhalt einer Suturalloben-Bildung von U_3 erfüllt zu sein.

Der Lobus U_1 wird trifid zerschlitzt (e), aber nicht in zwei verselbständigte Teilloben aufgespalten. Auf dem Sattel U_1/I erfolgt lediglich eine feinzackige Zerschlitzung und sonst nichts (e); ein Lobus U_n wird nicht gebildet. U_2 ist groß, tiefer als der Nahtabschnitt der Lobenlinie, trifid (und nicht bifid, wie er nach ARKELL in angeblicher Übereinstimmung mit *Chondroceras* vielfach sein soll).

In Abb. 248a–h hatten wir ferner bereits die Sutur-Entwicklung einer „*microstoma*"-Form aus dem Oberen Bathon. von Lechstedt abgebildet, die von WESTERMANN (1958b, S. 67) zur Gattung oder Untergattung *Bomburites* ARKELL gestellt wird, nach R. ENAY (1960) aber ein Vertreter von *Bullatimorphites* BUCKM., vielleicht auch von *Rugiferites* BUCKM. oder *Treptoceras* ENAY ist. Hier ließ sich ebenfalls die Lobenlinie von einem sehr frühen Stadium (Primärsutur) ab bis zu einer Größe von 3 mm Windungshöhe kontinuierlich beobachten. Die Entwicklung stimmt in allen Einzelheiten völlig mit der von *Bullatimorphites* in Abb. 263 überein.

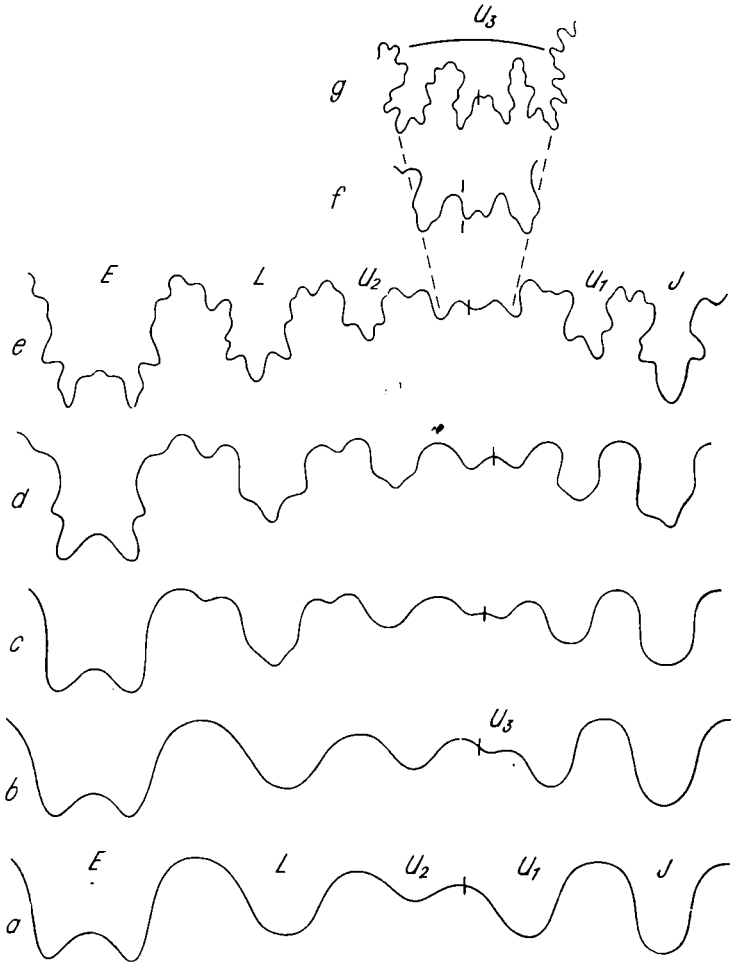

Abb. 263. *Bullatimorphites* cf. *bullatus hannoveranus* (J. RMR.). Ob. Bathon., Lechstedt bei Hildesheim. Tübingen Ce 1194/212. — f bei 3,3, g bei 7,2 mm Wh.

Bei beiden Formen beobachtete ich in frühen Jugendstadien das Auftreten von Parabelohren und Einschnürungen, also von Merkmalen, die man als bezeichnend für die Perisphincten anzusehen gewohnt ist. Wir werden das für die spätere Beurteilung der systematischen und phylogenetischen Stellung dieser Formengruppe im Auge behalten müssen. Auch J. F. POMPECKJ (1910, S. 68, 70) hatte bereits vor Jahrzehnten hervorgehoben, daß die Jugendwindungen der hierher zu zählenden Arten *bullatus* und *microstoma* Parabellinien und -knoten zeigen.

Eine sehr widerspruchsvolle Beurteilung haben die von ARKELL aufgestellten Gattungen *Krumbeckia* und *Schwandorfia* gefunden. G. WESTERMANN (1956a, S. 263) rechnete sie zu einer neuen Unterfamilie Berbericeratinae, die er bei den Macrocephalitidae eingliederte. J. H. CALLOMON (1963, S. 32) sah in ihnen Kleinformen (Microconche) von *Tulites* und *Morrisiceras*. *Schwandorfia* wurde von R. ENAY (1960, S. 255) als Subgenus von *Sphaeroptychius* aufgefaßt, von H. MAKOWSKI (1963, S. 48ff.) als männliche Kleinform mit *Bullatimorphites* vereinigt. *Bomburites* ist in der Deutung von CALLOMON (1963, S. 32), um auch das noch hinzuzufügen, die Kleinform von *Kheraiceras*. Man wird also kaum behaupten können, daß eine befriedigende Einhelligkeit in der systematischen Beurteilung dieser Formen herrscht. Die Aufsplitterung hat offensichtlich jedes vernünftige, ordnungschaffende Maß überschritten.

g) Macrocephalitidae

Diese Familie umfaßt bei ARKELL zahlreiche Gattungen und Untergattungen, die nach meinem Dafürhalten ebenfalls ohne Einbuße an systematischer Einsicht, vielmehr unter Gewinn von Klarheit wesentlich zusammengestrichen werden können.

Die Entwicklung der Lobenlinie von *Macrocephalites* (Abb. 264a–e) zeichnet sich dadurch aus, daß ein Lobus U_n gebildet wird. In seiner Anlage auf dem Internsattel (b) ist er leicht „dorsalwärts" verschoben; der ihn „ventral" begrenzende Sattelast ist höher als der andere. In der Folge (c–e) wird er dann zu einem tiefen, aufrecht stehenden Umbilikallobus ausgestaltet, der durch einen hohen Sattel von U_1 getrennt ist. Gleichzeitig mit U_n erscheint der Lobus U_3; später treten noch ein vierter (d) und ein fünfter Umbilikallobus (e) hinzu, von denen U_4 außen neben der Naht liegt, der andere der Innensutur angehört. Diese etwas ungewöhnliche Folge und Lage von U_4 und U_5 bestätigte sich in einer Kontrollserie.

Bei einem „*Pleurocephalites*" (Abb. 265a, b), der aber m. E. nicht von *Macrocephalites* abgetrennt werden sollte, wurde genau die gleiche Anlage von U_n beobachtet. Es liegt hier ein Typus der Sutur-Entwicklung vor, der sich in allen Einzelheiten an den von *Chondroceras* und *Sphaeroceras* anschließt.

ARKELL (1957b, Abb. 150, S. L107) leitete in Übereinstimmung mit anderen Autoren die Macrocephalitidae von den Tulitidae ab, die ihrerseits als Abkömmlinge der Sphaeroceratidae aufgefaßt wurden. Das erscheint mir völlig ausgeschlossen, wenn man den grundsätzlich ver-

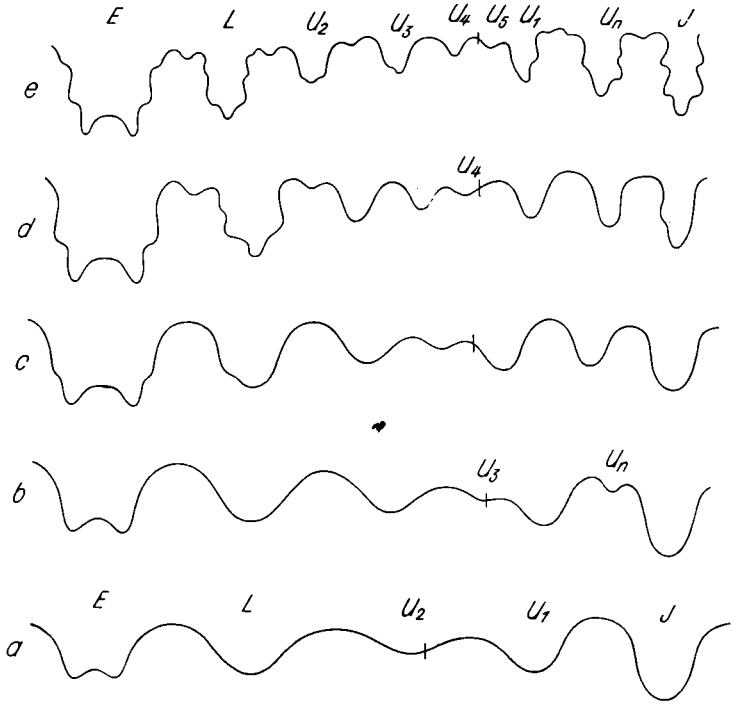

Abb. 264. *Macrocephalites* (*Macrocephalites*) *macrocephalus* (SCHL.). Unt. Callov. (macrocephalus-Zone), Porta.

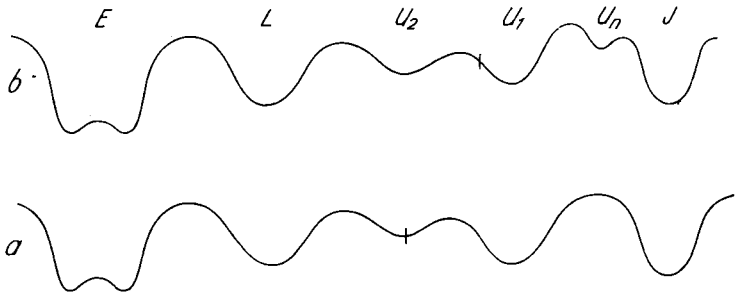

Abb. 265. *Macrocephalites* (*Pleurocephalites*) sp. Unt. Callov., Utzing (Franken). Tübingen Ce 1194/213. — b bei 0,4 mm Wh.

schiedenen Aufbau der Lobenlinie beachtet, der allerdings nur in ihrem „obskuren" inneren Abschnitt zutage tritt. Die Annahme jener Stammreihe würde voraussetzen, daß U_n bei den Tulitidae völlig rückgebildet und dann bei den Macrocephalitidae unverändert wieder in der ursprünglichen Form restituiert worden wäre, was als äußerst unwahrscheinlich

gelten muß. Dabei ist allerdings unterstellt, daß die Tulitidae eine einheitliche Gruppe bilden und nicht auch (von mir nicht untersuchte) Formen vom gleichen Typus der Lobenlinie wie *Chondroceras*, *Sphaeroceras* und *Macrocephalites* enthalten, die dann natürlich abzutrennen wären.

Mayaites SPATH und Verwandte werden von ARKELL (1957b, S. L297) als eigene Familie Mayaitidae behandelt, während G. WESTERMANN (1956a, S. 262) alle diese Formen zu einer einzigen Gattung *Mayaites* zusammengefaßt und seiner Unterfamilie Macrocephalitinae zugerechnet hatte. Ebenso ist J. H. CALLOMON (1963, S. 33) zu einer Zusammenlegung der Kleinformen *Epimayaites*, *Paryphoceras* und *Dhosaites* SPATH mit der Großform *Mayaites* gelangt. Auch hier liegt also wieder eine gewaltige Hypertrophie überflüssiger Namen vor. Ich selbst besitze kein Material, um die Entwicklung der Lobenlinie aufklären zu können. Wenn es richtig sein sollte, daß die Mayaitiden sich von den Pachyceraten ableiten, so wäre zu erwarten, daß sie gleich diesen keinen Lobus U_n entwickeln. Eine engere Verwandtschaft von *Mayaites* mit den Macrocephalitidae würde dann nicht bestehen.

h) Pachyceratidae

Die Lobenlinie von *Pachyceras lalandeanum* (Abb. 266a—e), des Gattungstypus, zeigt einen sehr einfachen Aufbau. Der kleine Lobus U_2 liegt zunächst, wie allgemein üblich, auf der Naht (a) und verlagert sich dann (b) nach außen. An seiner Stelle wird in c auf dem Nahtsattel ein Lobus U_3 angelegt. Weitere Loben-Elemente kommen nicht hinzu; selbst bei einer Größe von 20 mm Windungshöhe und mehr umfaßt die Lobenlinie nur drei Umbilikalloben.

Ein zusätzlicher Lobus U_n wird nicht gebildet. Was in dem Internsattel von Stadium d etwa als dessen Anlage erscheinen könnte, ist eine einfache Inzision, die sich nicht vergrößert, wie aus e zu entnehmen ist. Eine starke Differenzierung erfährt der Lobus U_1. In d ist er an seiner Basis zweispitzig zerschlitzt, und in e beginnen die beiden Zacken sich noch einmal in je zwei Spitzen aufzuteilen. Von einer Aufspaltung in zwei oder vier verselbständigte Teilloben kann nicht gesprochen werden, da alle diese einzelnen Äste einen gemeinsamen Lobenhals haben und durch ihn zusammengehalten werden.

Der Lobus U_3 ist ebenfalls tief zweigeteilt; L und U_2 sind trifid. Diese Entwicklung der Lobenlinie schließt sich ihrem Typus nach eng an die von *Bullatimorphites* und anderen Vertretern der Tulitidae an.

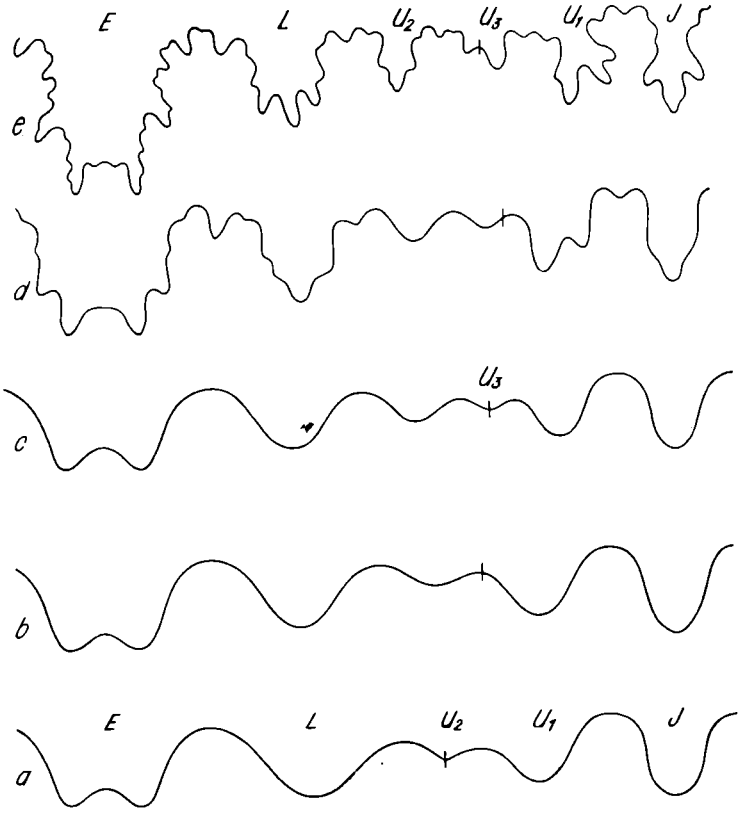

Abb. 266. *Pachyceras lalandeanum* (D'ORB.). Unt. Oxford., Dives (Calvados). Tübingen Ce 1194/214. — e bei 4,8 mm Wh.

Bei einer weiteren von mir untersuchten Form (*Pachyceras crassum*, Abb. 267a—d) ist die Lobenlinie sogar noch stärker vereinfacht; es unterbleibt hier auch die Anlage eines U_3. In den Stadien a und b ist der Sattel U_1/I sehr breit gedehnt und leicht abgeplattet, so als ob hier die Anlage eines U_n vorbereitet würde, aber es werden, wie d zeigt, lediglich einige kleine Inzisionen gebildet. U_1 ist hier ebenfalls breit und mit zwei Spitzen an seiner Basis, von denen die „dorsale" abermals zweigeteilt wird.

Auch die Lobenlinie von *Erymnoceras* (*Pachyerymnoceras*) (Abb. 268a, b) fügt sich völlig dem bisher gewonnenen Bilde ein. Wir haben hier in b einen breiten, tief vierästig geteilten U_1 neben dem im Alter sehr schmalen I, einen ähnlich wie bei *Pachyceras lalandeanum* tief gegliederten, breiten U_3, dessen „dorsaler" Spaltast noch einmal zweigeteilt ist, und einen schmaleren, trifiden U_2. Auf dem Sattel U_1/I befinden sich nur einige

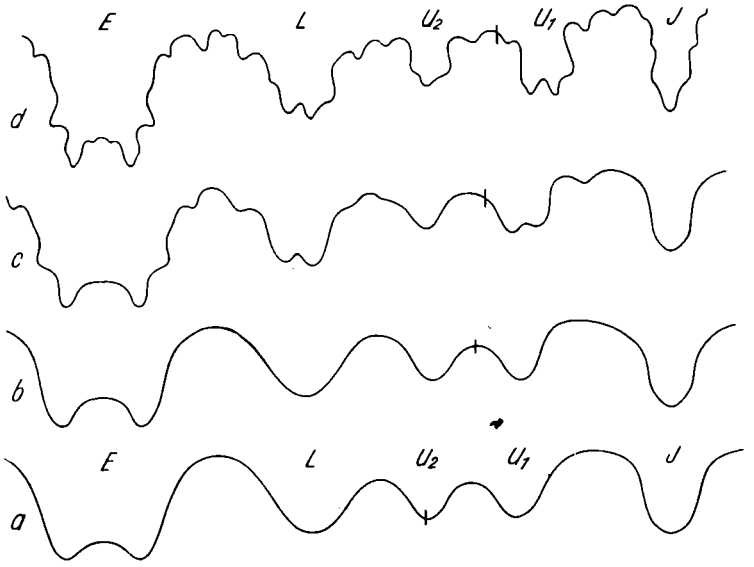

Abb. 267. *Pachyceras crassum* R. Douv. Unt. Oxford., Vaches noires. Tübingen Ce 1194/215. -- d bei 2,5 mm Wh.

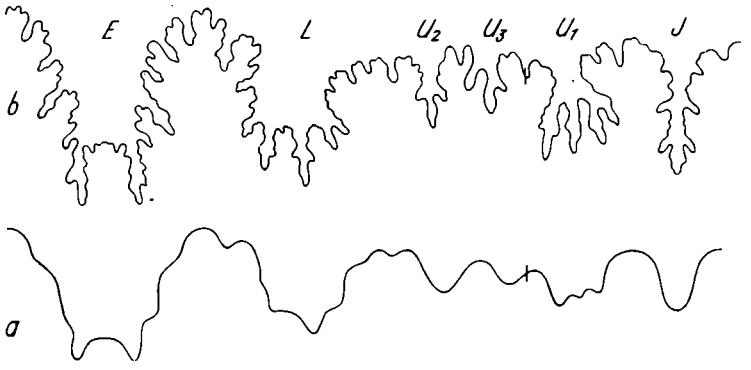

Abb. 268. *Erymnoceras* (*Pachyerymnoceras*) cf. *jarryi* (R. Douv.). Ob. Callov., Dives (Calvados). Tübingen Ce 1194/216. — a bei 1,5 mm, b bei 10 mm Wh.

mäßig tiefe Inzisionen; ein überzähliger U_n wird hier nicht angelegt. Die Sutur ist arm an selbständigen Elementen, aber die einzelnen Loben (mit Ausnahme von U_2 und I) und Sättel sind sehr breit und stark zerschlitzt.

Einige Stadien dieses Exemplars lassen zwischen den Septen eine Art Zugstreifung erkennen. Sie stellt sich auf dem Pyrit-Steinkern in Form schwach eingetiefter spiraler Linien dar, welche die Inzisionen der einen

Lobenlinie, insbesondere des Externsattels, mit denen der vorhergehenden verbinden (Abb. 269). Ähnliche Schleppstreifen sind von R. JOHN (1909, S. 37ff.) und wohl auch von anderen Autoren bereits beobachtet worden, neuerdings, wenngleich in etwas abweichender Ausbildungsweise, von K.-P. VOGEL (1959, Abb. 14, S. 509).

Abb. 269. *Erymnoceras* (*Pachyerymnoceras*) cf. *jarryi* (R. DOUV.). Ob. Callov., Dives (Calvados). Tübingen Ce 1194/216. Zugstreifen der Lobenlinie, insbesondere zwischen den Inzisionen der Externsättel. 10 x.

Nach ARKELL ist *Pachyerymnoceras* ein Subgenus von *Erymnoceras*, nach CALLOMON (1963, S. 32) die Kleinform von *Pachyceras*, während er in *Rollierites* JEANN. den Sexualpartner von *Erymnoceras* sieht.

Die Pachyceratidae leiten sich nach ARKELL (1957b, S. L107) und CALLOMON (1963, S. 32) von den Tulitidae ab. Aufbau und Entwicklung der Lobenlinie stimmen gut mit dieser Vorstellung überein, ja, es kann fraglich erscheinen, ob eine Abgrenzung überhaupt notwendig ist. G. WESTERMANN (1956a, S. 264) bewertete die Pachyceraten als eine Subfamilie, die er, ebenso wie auch schon R. DOUVILLÉ (1912, S. 11, 33) mit *Pachyceras* verfuhr, bei den Cardioceratidae einreihte. Die Lobenlinie spricht gegen einen derartigen Zusammenhang und ebenso auch gegen die ältere Vorstellung von L. ROLLIER (1911, S. 287), der *Pachyceras* von *Sphaeroceras* ableiten wollte.

i) Oecoptychiidae

Diese Familie wurde von ARKELL im „Treatise" (1957b, S. L296) als vermeintlich neu aufgestellt. Ihm war aber G. WESTERMANN (1956a, S. 273) mit der Ausscheidung einer Subfamilie Oecoptychiinae vorausgegangen. ARKELL hat zusammenfassend geschildert, daß die Gattung *Oecoptychius* NEUM., der einzige sichere Vertreter der Familie, bisher ruhelos im System hin- und hergeschoben und bald zu den Stephanoceratidae (NEUMAYR u. a.), bald zu den Reineckeiidae (HYATT), den Morphoceratidae

(BUCKMAN), den Macrocephalitidae (SPATH) oder den „Cadoceratidae" (WETZEL) gerechnet wurde.

SPATH vermutete, daß die weiterhin hierher gestellte Gattung *Protophites* EBRAY (= *Christolia* ROLL.) zu den Pachyceratidae gehören möchte. WESTERMANN (1956a, S. 273) hat, ebenso wie BUCKMAN, *Oecoptychius* (bzw. die Unterfamilie Oecoptychiinae) zu den Morphoceratidae gestellt und angenommen, daß wohl auch *Oecoptychoceras* BUCKM. und *Sphaeroptychius* LISS. dem gleichen Stamme angehören.

ARKELL sah sich außerstande, eine Entscheidung zwischen den so weit divergierenden Vorstellungen zu treffen, und das bildete wohl den Grund, weshalb er für die winzig kleine Gruppe eine unabhängige Familie errichtete. Die Entscheidung ist jedoch keineswegs schwer, wenn man es nicht wie ARKELL kategorisch ablehnt, die Lobenlinie genauer zu betrachten.

In Abb. 270a–f ist der Werdegang der Sutur von *Oecoptychius refractus* dargestellt, wie er an mehreren Präparatenserien völlig übereinstimmend beobachtet wurde. U_2 liegt in der Primärsutur (a) auf der Naht und wird dann (b) in der üblichen Weise nach außen neben die Naht verlagert. Danach (c) legt sich auf der Naht der Lobus U_3 an, der ebenfalls in die äußere Lobenlinie abwandert (d). An seiner Stelle entsteht in e an der Naht ein weiterer Lobus, U_4, der in f ein wenig nach außen abrückt. Das ist alles, was, abgesehen von dem Hinzutreten der Zerschlitzung, geschieht. Ein Lobus U_n wird nicht angelegt; der Sattel U_1/I ist lediglich mäßig zerschlitzt. U_1 erfährt eine kräftige trifide Zerschlitzung (e, f), aber keine Aufspaltung in selbständige Teilloben.

Recht auffallend ist, daß in den jugendlichen Stadien a–c der Externlobus noch nicht durch einen Mediansattel geteilt ist, was, von ganz seltenen Ausnahmen (*Paroniceras*, *Pavloviceras*) abgesehen, sonst stets schon in der Primärsutur der Fall zu sein pflegt. In d tritt erstmalig ein Mediansattel in dem sehr schmalen E auf. In den letzten Stadien (e, f) verbreitert sich der Außenlobus, insbesondere in seinem oberen Abschnitt.

Die Lobenlinie von *Oecoptychius* schließt sich in ihrem Aufbau und Entwicklungsmodus eng an die der Tulitidae und Pachyceratidae an. Hier dürften demgemäß die Verwandtschafts-Beziehungen von *Oecoptychius* liegen. Seine Lobenlinie hat dagegen nichts gemein mit der Ausbildungsweise, wie sie für die Familien Stephanoceratidae, Reineckeiidae, Morphoceratidae, Macrocephalitidae und „Cadoceratidae" bezeichnend ist. Wir können daher alle die entsprechenden Ableitungsversuche mit ziemlicher Sicherheit ausschließen.

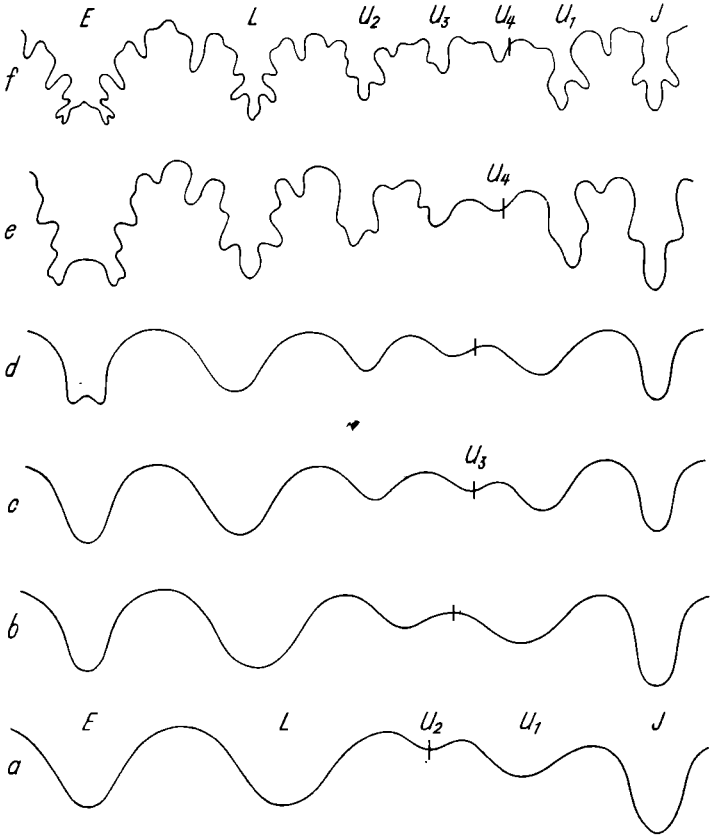

Abb. 270. *Oecoptychius refractus* (REIN.). Mittl. Callov., Franken (Fundort unbekannt). Tübingen Ce 1194/217. — f bei 3,4 mm Wh.

Eine eigene Familie Oecoptychiidae dürfte sich erübrigen; ich würde *Oecoptychius* unmittelbar mit den Tulitidae vereinigen. Ob *Oecoptychoceras* und *Sphaeroptychius*, die bisher auf zwei weitere Familien (neben den Oecoptychiidae) verteilt sind, dazu gehören, wird eine Untersuchung ihrer Lobenlinien lehren müssen. Leider hat W. WETZEL (1937, Abb. 13, S. 137) von *Oecoptychoceras* nur die äußere Lobenlinie dargestellt. Sie ist offensichtlich verschieden von der *Oecoptychius*-Sutur, so daß es sich nach WETZEL um homöomorphe Formen aus verschiedenen Wurzeln handeln mag. Vielleicht liegt hier aber auch ein ähnlicher Fall vor wie bei den ebenfalls verzwergten Cymbiten, die man früher auf nicht weniger als vier Familien verzettelte, während sie in Wirklichkeit nach Ausweis der Lobenlinie eine einzige langlebige Gattung repräsentieren (vgl. SCHINDEWOLF 1961b).

k) Kosmoceratidae

Diese Familie, und mehr noch die folgende der Cardioceratidae, ist durch BUCKMANS unverantwortliche philologische Wirksamkeit in unerhörter Weise aufgebläht worden. Die Riesenfülle der Gattungsnamen täuscht darüber hinweg, daß in beiden Fällen nur relativ kleine und in sich sehr geschlossene Gruppen vorliegen, die sich um wenige „gute" Gattungen scharen. Hinsichtlich der Entwicklung der Lobenlinie verhalten sie sich völlig einheitlich und geradezu eintönig.

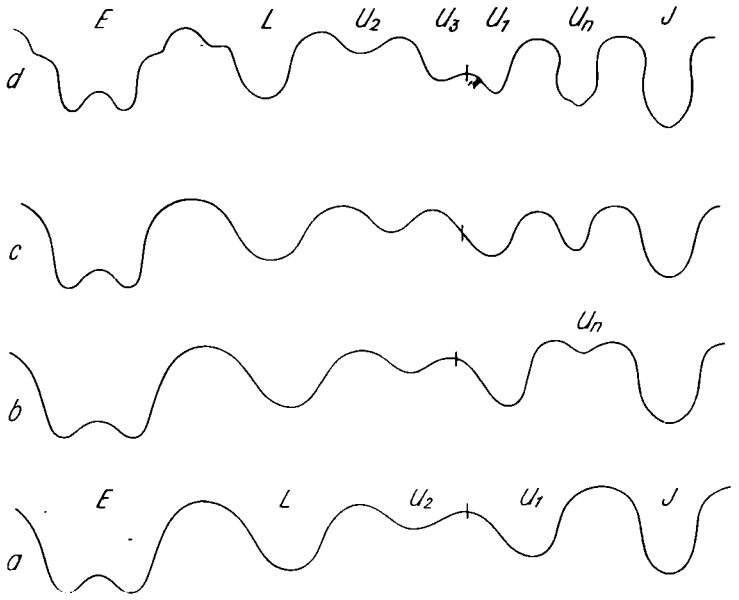

Abb. 271. *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *spinosum* (J. DE C. SOW.). Ob. Callov., Reutlingen. Tübingen Ce 1194/218. — d bei 1 mm Wh.

In Abb. 271a—d geben wir zunächst die Frühentwicklung der Lobenlinie von *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) *spinosum* (J. DE C. SOW.), des Gattungstypus, wieder. In einem sehr frühen Stadium (b) legt sich ein Lobus U_n an, und zwar etwa symmetrisch auf dem Scheitel des Internsattels. Die flache Eindellung vertieft sich sehr schnell und hat in c schon nahezu die gleiche Länge wie der Lobus U_1 erreicht. Ein U_3 ist hier noch nicht vorhanden. Im folgenden Stadium d ist U_n zu dem tiefsten der Umbilikalloben ausgestaltet. Er steht senkrecht und ist durch einen hohen Sattel von U_1 getrennt. Ferner ist hier ein Lobus U_3 hinzugekommen, und zwar in einer sehr tiefen Lage, nahezu niveaugleich mit dem Lobus U_1, dessen

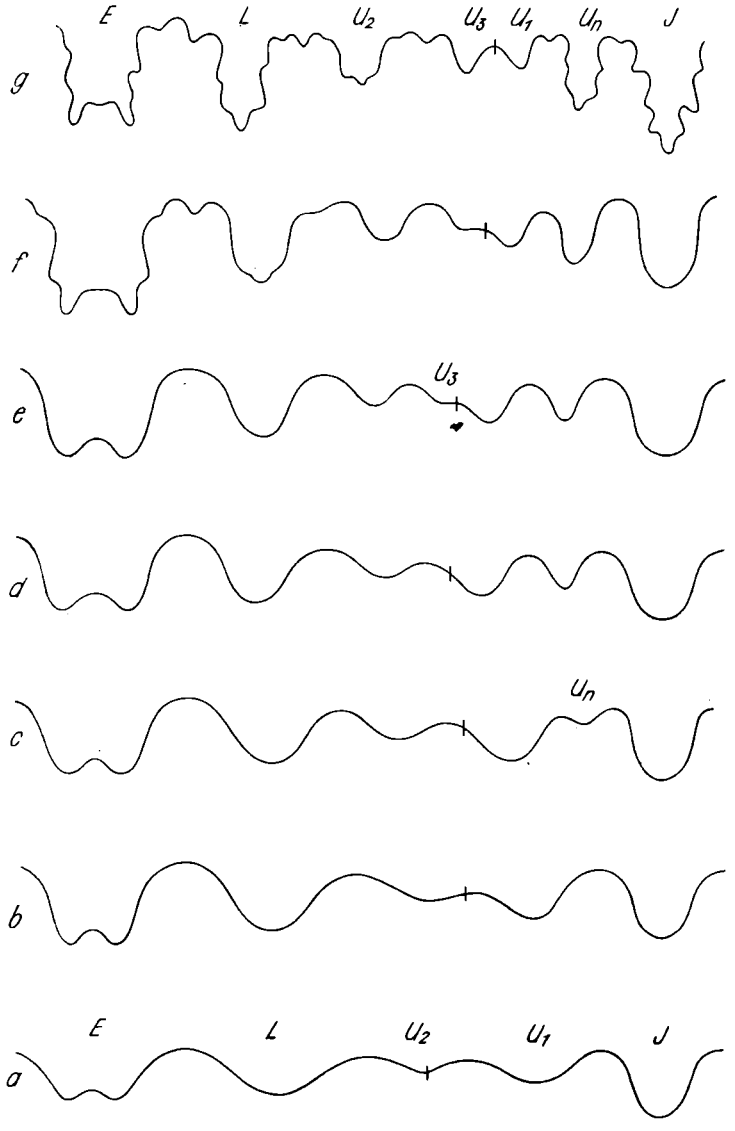

Abb. 272. *Kosmoceras* (*Kosmoceras*) cf. *spinosum* (J. DE C. SOW.). Ob. Callov., Reutlingen. Tübingen Ce 1021/53. – g bei 3 mm Wh.

Gegenstück er außen neben der Naht zu bilden scheint. Diese Gestaltung und Entfaltung der Lobenlinie schließt sich auf das engste an die der Sphaeroceratidae und Macrocephalitidae an.

Zur gleichen Art gehört wahrscheinlich auch das jugendliche Exemplar von Reutlingen, das ich früher (1953, Abb. 5, S. 124–125) als cf. *ornatum*

bestimmt hatte. Wegen des Auftretens von Zwischenrippen, die sich vom Nabel bis auf die äußeren Flanken erstrecken, ist es aber wohl zu *Kosmoceras* (*K.*) *spinosum* zu stellen. Die seinerzeit von mir gegebene Abbildung der Sutur-Entwicklung wird hier, in einigen Punkten ergänzt, in Abb. 272a–g wiederholt. U_n legt sich in diesem Falle etwas asymmetrisch auf dem Internsattel an (c), so daß der „Ventralast" ein wenig niedriger als der „Dorsalast" ist. Später (g) gleichen sich die Höhen-Unterschiede aus. Auch hier wird U_n zum tiefsten der Umbilikalloben, während U_1 relativ an Länge abnimmt und selbst von dem erst spät (e) angelegten Lobus U_3 überflügelt wird. U_2 ist breit und tiefer als U_3. Weitere Umbilikalloben über U_3 hinaus wurden auch auf größeren Wachstumsstadien nicht beobachtet.

Bei einem *Kosmoceras* (*Spinikosmoceras*) cf. *aculeatum* (EICHW.) (Abb. 273a–g) fällt auf, daß U_n noch etwas weiter vom Scheitel des Internsattels auf dessen „Ventralabfall" herabgeglitten ist (b). Auf die weitere Entwicklung ist das jedoch ohne Einfluß; im Stadium g erreicht der Sattel U_1/U_n mindestens die gleiche Höhe wie der Sattel U_n/I. Übereinstimmend mit dem vorigen Falle findet auch hier eine Verkürzung und Verkümmerung von U_1 statt. U_3 wird ebenfalls sehr spät angelegt (f), nachdem U_n bereits voll ausgebildet ist; er bleibt auch später erheblich an Tiefe hinter U_2 zurück. Im Stadium g ist auf der Naht noch ein kleiner Lobus U_4 entwickelt. *Spinikosmoceras* soll nach MAKOWSKI und CALLOMON die sexuellen Kleinformen von *Kosmoceras* und *Lobokosmoceras* umfassen.

Die Entwicklungsabläufe der Lobenlinien von *Zugokosmoceras*, *Gulielmites* und *Gulielmiceras* entsprechen völlig denen der bisher besprochenen Formen. Diese Gattungen BUCKMANS können wohl unbedenklich miteinander und mit *Lobokosmoceras* vereinigt werden. Ich würde ihnen mitsamt den von ARKELL schon eingezogenen Synonymen nicht einmal den Rang von Subgenera zugestehen.

Meine Präparate von Vertretern der Gattungen *Kepplerites* NEUM. & UHLIG und *Sigaloceras* HYATT sind für eine Wiedergabe zu unvollständig. Sie lassen jedoch zur Genüge erkennen, daß der Entfaltungsmodus der Lobenlinie vollkommen dem bei *Kosmoceras* gleicht. U_n wird auf dem Scheitel des Internsattels angelegt; der Sattel U_1/U_n kann bei *Kepplerites* den Sattel U_n/I beträchtlich überragen. U_1 ist auch hier stark rückgebildet und greift weniger weit zurück als der spät angelegte Lobus U_3 und der tiefe U_2. Im übrigen kann hier auf die Bilder verwiesen werden, die A. A. SHEVYREV (1960, Abb. 2,3) von der Sutur-Entfaltung bei *Kepplerites* und ferner auch von *Kosmoceras* (*Gulielmites*) gegeben hat.

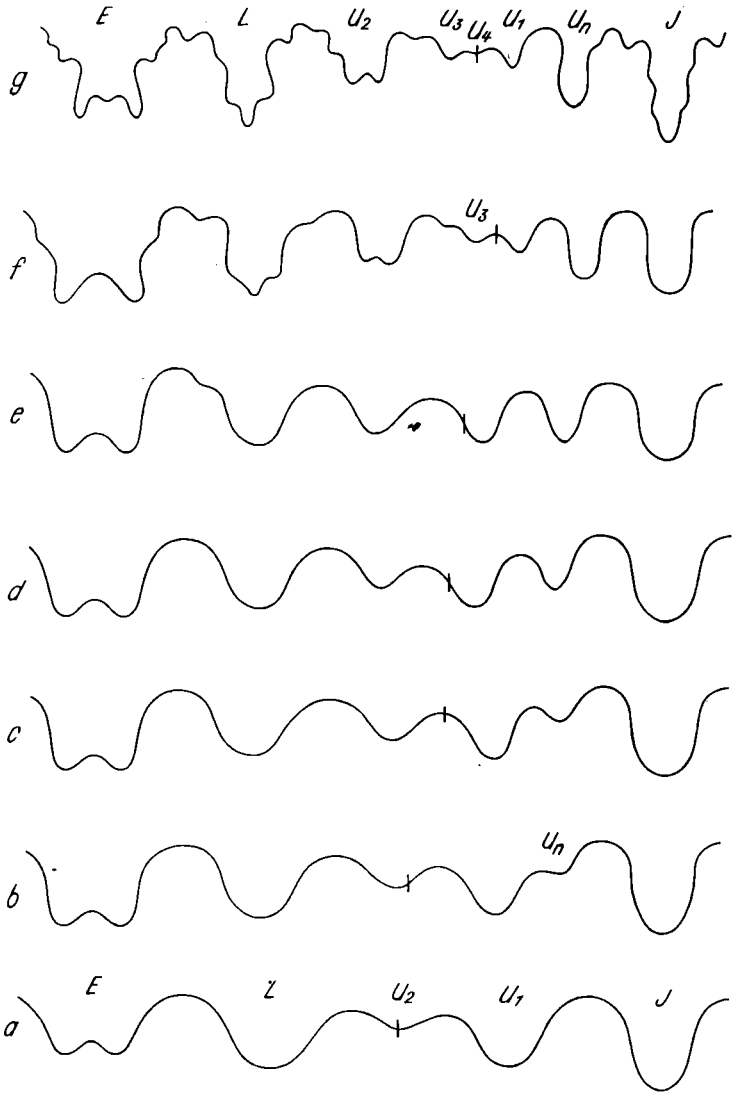

Abb. 273. *Kosmoceras* (*Spinikosmoceras*) cf. *aculeatum* (EICHW.). Ob. Callov., Popilany. Tübingen Ce 1194/219. — g bei 2,5 mm Wh.

Nach J. H. CALLOMON (1963, S. 36) soll die im „Treatise" und früher auch von mir vertretene Auffassung einer Herleitung der Kosmoceratidae aus den Macrocephalitidae falsch sein; morphologische und paläogeographische Gründe sprächen dagegen. Nun, ich kann nur noch einmal betonen, daß der Entwicklungsmodus der Lobenlinie, die man ja wohl

auch zur Morphologie rechnen muß, bei den Kosmoceratidae völlig mit dem übereinstimmt, den wir bei der *Sphaeroceras-Macrocephalites*-Gruppe antreffen. Dagegen unterscheidet sich ihr Baustil durchgreifend von dem der Stephanoceratidae. Ich muß daher meinerseits die von CALLOMON vertretene Zurückführung der Kosmoceratidae auf die Stephanoceratidae als höchst unwahrscheinlich ablehnen. Es sei denn, CALLOMON hätte ausgerechnet an die *Cadomites-Polyplectites*-Gruppe gedacht, die meist zu den Stephanoceratidae gerechnet wird, nach meiner Auffassung aber auf Grund der Lobenlinie den Sphaeroceratidae anzugliedern ist.

Die Vorstellungen von L. ROLLIER (1911, S. 286; ebenso 1922, Taf. 21), der *Kosmoceras* auf *Schlotheimia* und weiter auf *Trachyceras* zurückführen wollte, waren schon damals ein Anachronismus und brauchen hier nicht weiter erörtert zu werden.

l) Cardioceratidae

Die Cardioceratidae werden gewöhnlich, so auch im „Treatise" (ARKELL 1957b, S. L301–L308) in zwei Unterfamilien, Cadoceratinae und Cardioceratinae, gegliedert. Die Ausbildung der Lobenlinie stimmt bei beiden Gruppen vollkommen überein, und in der Gehäusegestalt gibt es so mannigfaltige Übergänge und Überschneidungen, daß die Aufteilung wenig berechtigt erscheint. Im Hinblick auf die Cardioceratinae spielen die Cadoceratinae eine ähnliche Rolle wie im Bereiche der Kosmoceratidae die Keppleriten gegenüber der engeren *Kosmoceras*-Gruppe, die nicht als Unterfamilien bewertet werden. Nach einer vernünftigen Reduktion der Gattungen auf das wirklich notwendige Maß werden die Cardioceratidae gewiß nicht mehr so umfangreich sein, daß sie einer Unterteilung bedürften.

Von *Cadoceras* FISCH. besitze ich nur ungenügendes Material. Immerhin ließ sich bei *C. elatmae* feststellen, daß U_n in einem frühen Entwicklungsstadium auf dem Scheitel des Internsattels, etwas zum „Dorsalabfall" verschoben, angelegt wird und sich dann zu einem sehr tiefen, senkrecht stehenden Element entwickelt, das durch einen hoch herausgehobenen Sattel von dem Lobus U_1 getrennt ist. U_3 tritt erst später auf, und schließlich kommen an der Naht noch ein paar kleine weitere Umbilikalloben (U_4 innen, U_5 außen) hinzu. V. BODYLEVSKY (1926, Taf. 4, Fig. 8) hat übrigens schon früher die Entwicklung der Lobenlinie von *Cadoceras* in sehr sorgfältiger Weise untersucht; auch A. A. SHEVYREV (1962, Abb. 7, S. 30) hat sie noch einmal dargestellt. Soweit meine

Beobachtungen reichen, stimmen sie völlig mit den genannten überein.

Wesentlich umfangreicherer Stoff liegt mir aus der Gruppe der Cardioceratinae vor. Eine dicke, nicht sicher identifizierbare *Quenstedtoceras*-Art (Abb. 274a–e) zeigt bereits in sehr frühen Stadien der Lobenlinie (a, b)

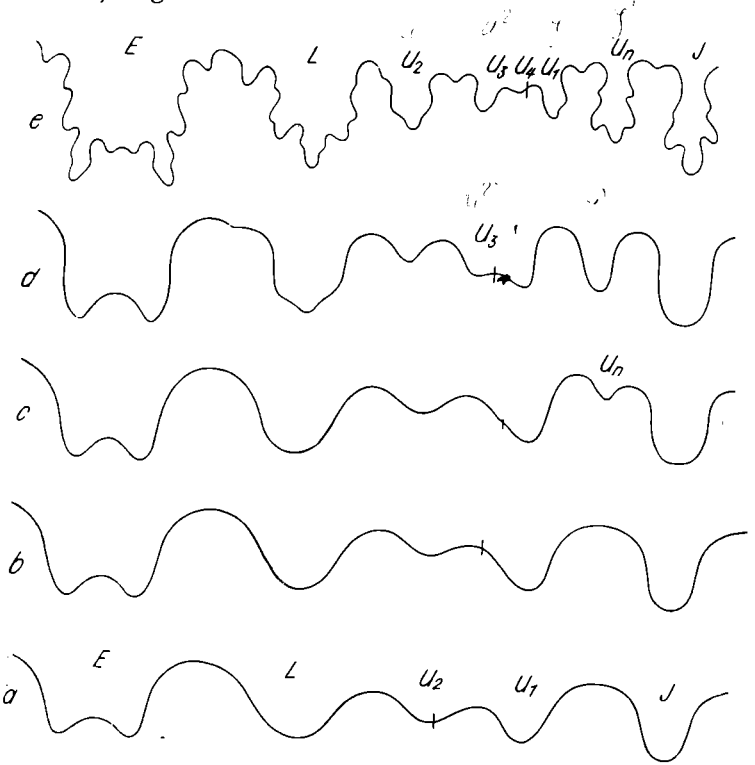

Abb. 274. *Quenstedtoceras* (*Quenstedtoceras*) cf. *leachi* (J. Sow.). Ob. Callov., Oeschingen. Tübingen Ce 1194/220. – e bei 3 mm Wh.

einen breit gedehnten Internsattel mit abgeflachtem Scheitel. In c senkt sich auf ihm, leicht „dorsalwärts" verlagert, der Lobus U_n ein. Nachdem er bereits eine beträchtliche Tiefe erreicht hat (d), wird in sehr tiefer Lage, nur wenig über der Basis von U_1, der Lobus U_3 angelegt. Im Stadium e ist U_n der tiefste aller Umbilikalloben; er steht aufrecht und ist durch einen hohen Sattel von U_1 getrennt. U_1 und U_3 bilden ein nahezu symmetrisch zur Naht angeordnetes Paar, das in fortgeschrittenen Entwicklungsstadien an Tiefe hinter dem umfangreich entwickelten U_2 zurückbleibt. Außen, unmittelbar neben der Naht ist noch ein Lobus U_4 hinzugekommen. Dieser Entwicklungsmodus der Lobenlinie entspricht

völlig dem, den wir bei den Sphaeroceratidae, Macrocephalitidae und Kosmoceratidae kennengelernt haben. Er wiederholt sich in stereotyper Einförmigkeit bei allen Vertretern der Cardioceratidae.

Bei *Quenstedtoceras* (*Qu.*) *leachi* (Sow.), dem Gattungstypus, wurde die gleiche Anlage und Weiterentwicklung von U_n beobachtet. Eine geringfügige Abweichung besteht darin, daß U_3 sich auf der Naht anlegt und erst anschließend nach außen rückt, während innen ein U_4 hinzukommt.

Die Entfaltung der Lobenlinie von *Quenstedtoceras* (*Lamberticeras*) *lamberti* (Sow.) stimmt in jeder Einzelheit mit der von *Quenstedtoceras* s. str. überein. Die in Abb. 275 a–f dargestellte Stadienfolge bedarf daher keiner eingehenden Besprechung. Der Lobus U_1 ist in f ausge-

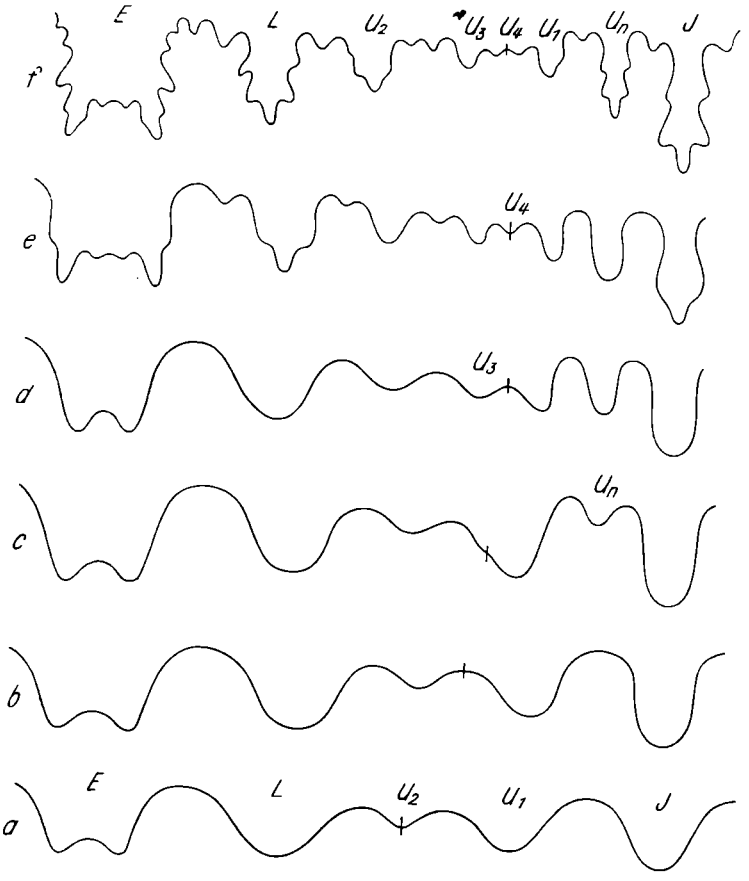

Abb. 275. *Quenstedtoceras* (*Lamberticeras*) *lamberti* (Sow.). Ob. Callov. (lamberti-Zone), Dives (Calvados). – f bei 3,8 mm Wh.

sprochen verkümmert und zeigt nur etwa die halbe Länge von U_n. U_2 ist erheblich tiefer als U_3. Im Stadium e wird auf der Naht ein Lobus U_4 angelegt, der in f durch Aufwölbung eines kleinen Sattels gespalten zu sein scheint. — Eine weitere, in Abb. 276a—e dargestellte Entwicklungsserie läßt wiederum einen völlig gleichartigen Gestaltungsmodus erkennen.

Ferner zeigen *Eboraciceras*, *Pavloviceras*, *Goliathiceras* und *Goliathites* in der Sutur-Entwicklung völlig den gleichen Typus wie die übrigen Formen. Ich verstehe nicht ganz, inwiefern diese im Alter sehr dicken Formen sich von den Cadoceratinae unterscheiden sollen bzw. weshalb die Cadoceratinae sich nicht vom Callov. bis ins Oxford. erstrecken dürfen. Bei dem untersuchten *Pavloviceras* (Abb. 277a—f) fiel auf, daß in den ersten beiden Lobenlinien noch kein Mediansattel ausgebildet ist (a). Der Lobus U_n erscheint erstmalig etwa in der 12. Lobenlinie (d), leicht „dorsal" von der Mitte des Internsattels. U_3 wird in e außen neben der Naht angelegt. U_1 ist in f kürzer als U_n und bildet zusammen mit U_3

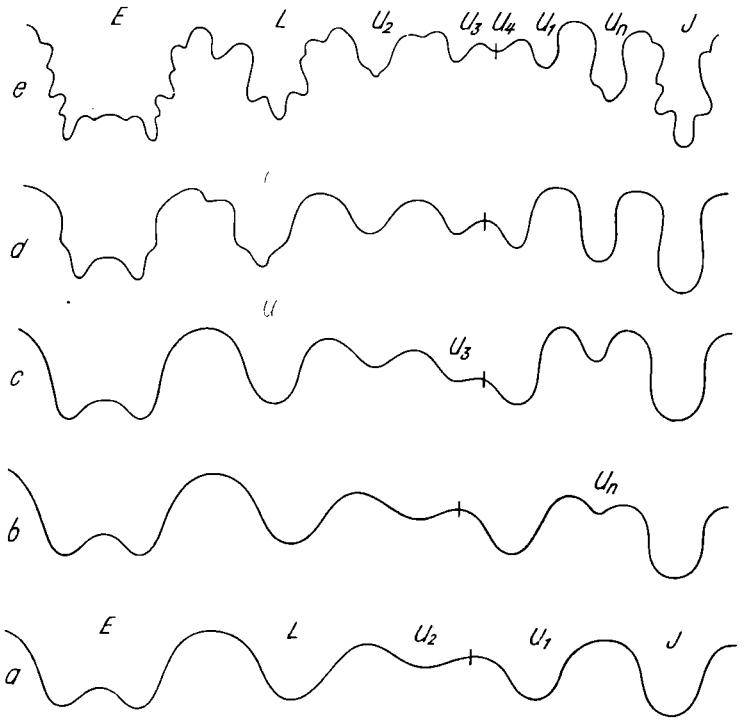

Abb. 276. *Quenstedtoceras* (*Lamberticeras*) *lamberti* (Sow.). Ob. Callov. (lamberti-Zone), Villers-sur-Mer (Calvados). Tübingen Ce 1194/221. — e bei 2,6 mm Wh.

in der üblichen Weise ein symmetrisches Paar mit Bezug auf die Naht.

Die Frühstadien der Sutur-Entwicklung von *Goliathiceras* (*Pachycardioceras*) cf. *globulus* Ark. sind in Abb. 278a–d wiedergegeben; sie zeigen keinerlei Abweichungen von dem hinreichend geschilderten typischen Verhalten. Bei *Goliathiceras titan* Ark. kommen in späteren Stadien über U_3 hinaus noch zwei weitere Umbilikalloben hinzu, von denen U_4 innen, U_5 außen liegt.

Bei einem *Goliathiceras* (*Pachycardioceras*) cf. *crateriforme* (Maire) (Abb. 279a–e) ist die Anlage von U_n auffallend stark „dorsalwärts" auf den Innenabfall des Internsattels verschoben (c). In der weiteren Ent-

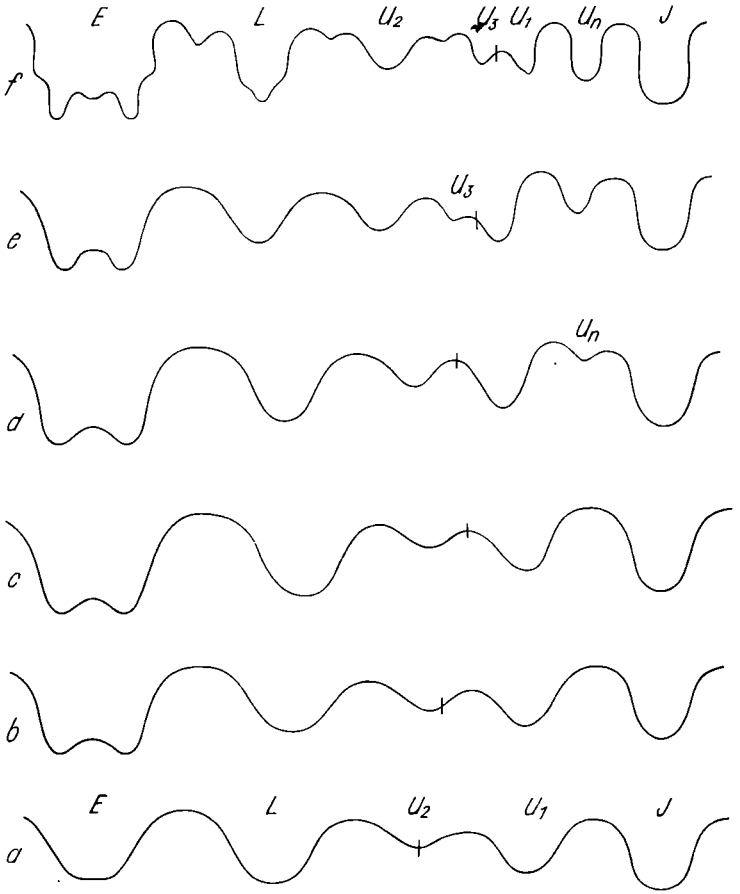

Abb. 277. *Quenstedtoceras* (*Pavloviceras*) cf. *pavlovi* (R. Douv.). Unt. Oxford., Fundort unbekannt. Tübingen Ce 1194/222. – f bei 1,4 mm Wh.

wicklung aber zeigen sich keine Unterschiede gegenüber den anderen Formen; die beiden Teilsättel des aufgespaltenen Internsattels erreichen später gleiche Höhe und Breite (d, e).

Auch bei *Cardioceras* (*Scarburgiceras*) von Abb. 280a–g wurde eine übereinstimmende starke Verschiebung der Anlage von U_n zum „Dorsalabfall" des Innensattels beobachtet (c), die aber später weitgehend ausgeglichen wird (f, g). U_1 erreicht in g nur knapp die halbe Länge von U_n;

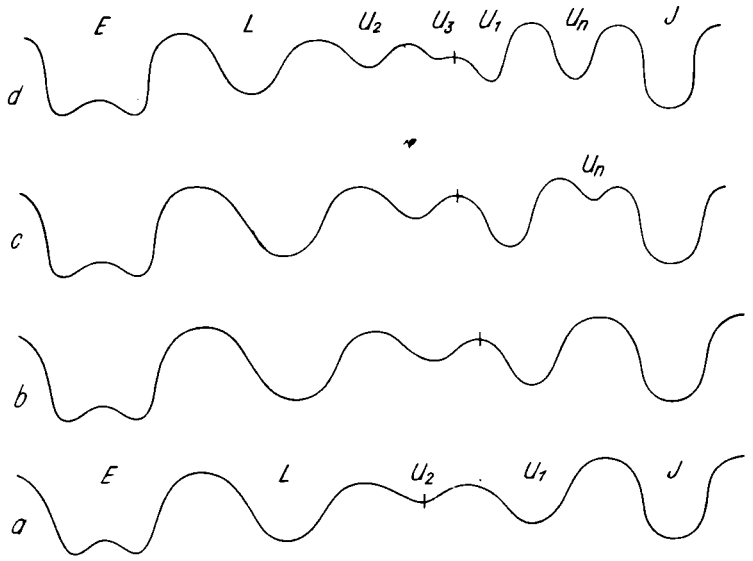

Abb. 278. *Goliathiceras* (*Pachycardioceras*) cf. *globulus* ARK. Oxford., Vaches noires. Tübingen Ce 1194/223. – d bei 1 mm Wh.

beide Loben stehen in der üblichen Weise aufrecht, mit ihren Achsen parallel zur Naht. U_2 ist wesentlich tiefer als U_3. Zwischen U_3 und U_1 wird in f noch ein Lobus U_4 angelegt. Auf der anderen, nicht abgebildeten Hälfte der Lobenlinie rückt U_4 in die Innensutur, und außen wird noch ein U_5 hinzugefügt.

Bei einem von mir untersuchten *Cardioceras* (*Cardioceras*) *cordatum* (Sow.) (Abb. 281a–e) legt U_n sich dagegen ziemlich genau symmetrisch auf dem Scheitel des Internsattels an. Bei einem früher bereits wiedergegebenen (Abb. 244, S. 414) und erläuterten *Cardioceras* (*Amoeboceras*) endlich hängt U_n anfangs ein wenig zur „Ventralseite" herab, so daß der Sattel U_1/U_n etwas niedriger als der Sattel U_n/I ist. Diese geringfügigen Unterschiede, die uns ebenso auch bei den Kosmoceratidae entgegen-

traten, werden während der späteren ontogenetischen Entwicklung meist vollkommen ausgeglichen. Sie bilden das einzige Anzeichen einer gewissen gleitenden Variabilität der Jugendstadien und lehren uns, daß wir den Internsattel in seiner Gesamtheit als Ursprungsort des Lobus U_n zu nehmen haben, während die mehr „dorsale" oder „ventrale" Anlage

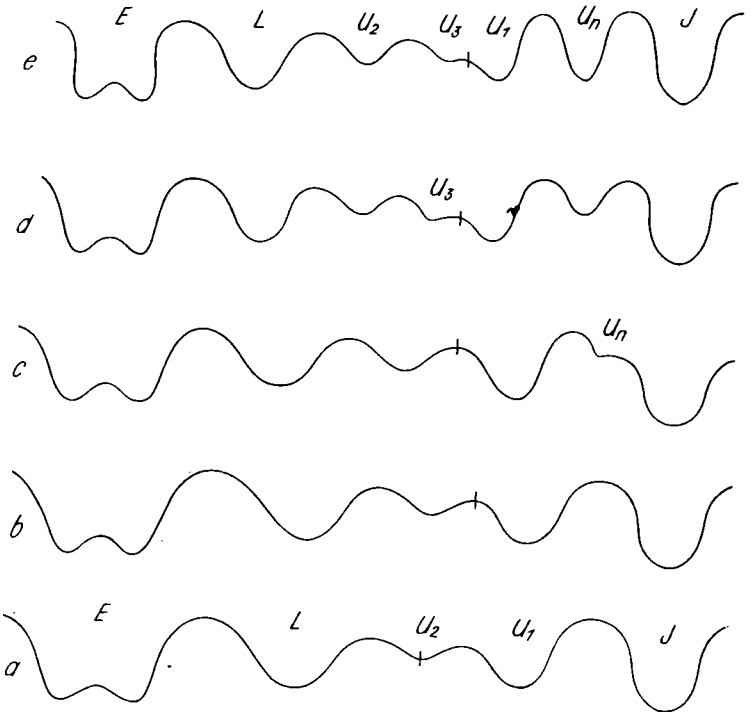

Abb. 279. *Goliathiceras* (*Pachycardioceras*) cf. *crateriforme* (Maire). Oxford., Launoy (Ardennen). Tübingen Ce 1194/224. — e bei 1,2 mm Wh.

ohne größere Bedeutung ist. Der weitere Entwicklungsmodus der Lobenlinie aber zeigt eine überaus bemerkenswerte Beständigkeit und Einförmigkeit. Das spricht gegen Arkell, der zwar immer wieder betont, daß die Systematik der Ammoniten sämtliche verfügbaren Merkmale berücksichtigen müsse, der aber die Lobenlinie wegen ihrer angeblichen Variabilität davon ausnehmen wollte.

Die keineswegs besonders formenreiche Familie Cardioceratidae ist in geradezu absurder Weise in mehr als 50 Gattungen und Untergattungen aufgesplittert worden. Davon hat Arkell im „Treatise" bereits 15 „Gattungen" Buckmans als Synonyme eingezogen. Aber auch der verbleibende

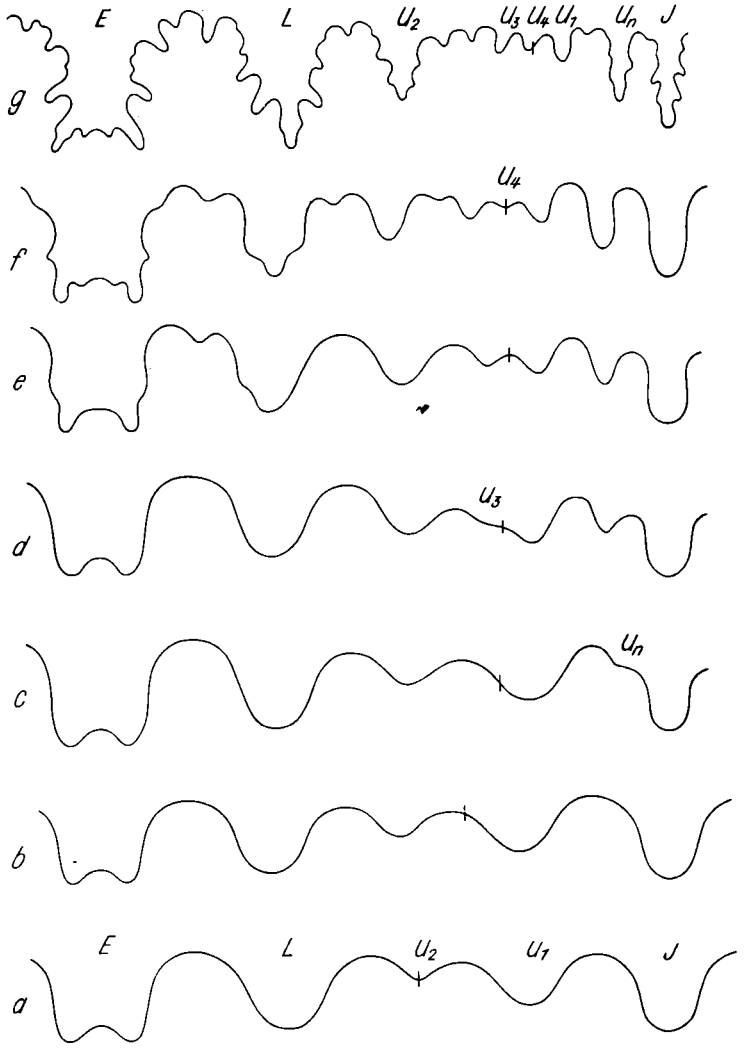

Abb. 280. *Cardioceras* (*Scarburgiceras*) *praecordatum* (R. DOUV.). Unt. Oxford. (renggeri-Schichten), Besançon. Tübingen Ce 1194/225. — g bei 4,8 mm Wh.

Rest bedarf noch einer drastischen Zusammenlegung. Vor allem auch unter Berücksichtigung der Befunde CALLOMONS (1963) hinsichtlich des Sexualdimorphismus lassen sich etwa vereinigen: *Cadoceras* + *Pseudocadoceras* + *Longaeviceras*, *Quenstedtoceras* + *Lamberticeras* + *Eboraciceras* + *Prorsiceras*, *Cardioceras* + *Scarburgiceras* + *Vertebriceras* + *Subvertebriceras* + *Goliathiceras*, *Cawtoniceras* + *Maltoniceras*, *Amoe-*

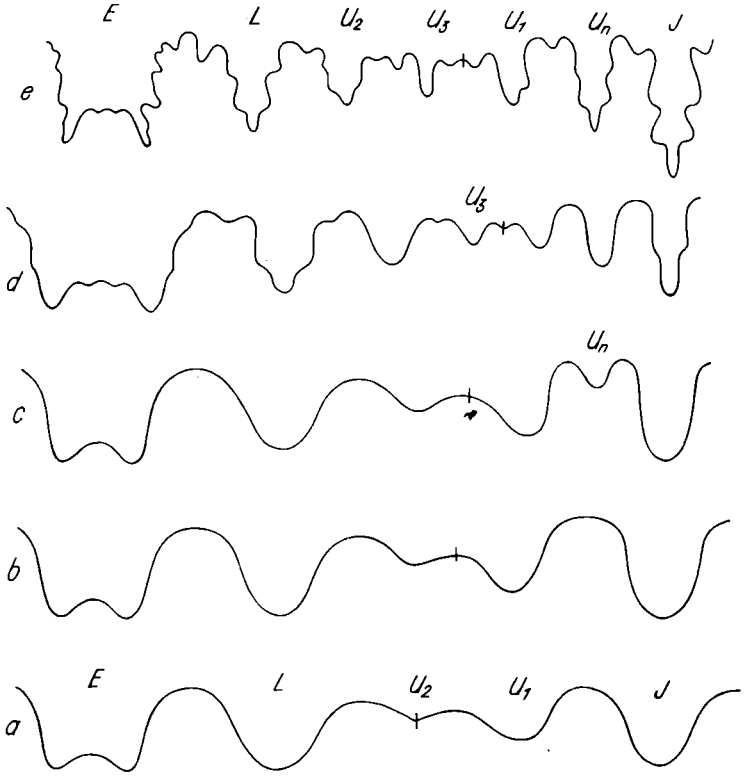

Abb. 281. *Cardioceras* (*Cardioceras*) *cordatum* (J. Sow.). Unt. Oxford. (cordatum-Zone), Scarborough.

boceras + *Prionodoceras* + *Amoebites* + *Euprionoceras* und zahlreiche andere, so daß wohl kaum $^1/_3$ der so freigebig aufgestellten Namen aufrecht zu erhalten ist.

A. A. Shevyrev (1960, S. 77) betonte gleich mir den gemeinsamen Entfaltungsmodus der Lobenlinie bei den Cardioceratidae und den Macrocephalitidae. Er suchte dem Ausdruck zu geben durch Aufstellung einer eigenen Superfamilie Macrocephalitaceae, die ich allerdings für überflüssig und unberechtigt halte, zumal die gleichfalls übereinstimmenden Kosmoceratidae davon ausgeschlossen sind.

Dagegen lehnte Callomon (1963, S. 35) auch für die Cardioceratidae, ebenso wie bei den Kosmoceratidae, eine Herleitung von den Macrocephalitidae ab. Ich würde kein Hindernis für diese Vorstellung darin sehen, daß die Cardioceratidae eine boreale Gruppe, die Macrocephalitidae nach Callomon eine „wholly Tethyan family" sind (was in beiden Fällen

nicht ohne Ausnahme gilt!); denn schließlich gibt es ja Faunenwanderungen. Wenn aber *Arctocephalites* und *Cranocephalites* im Gegensatz zu den systematischen Auffassungen von SPATH (1932, S. 9, 14, 32) und WESTERMANN (1956a, S. 262) nicht zu den Macrocephalitidae, sondern zu den Cardioceratidae zu stellen und wesentlich älter sein sollten, als bisher angenommen, dann würden vielleicht stratigraphische Schwierigkeiten bei einer Zurückführung der Cardioceratidae auf die Macrocephalitidae bestehen und evtl. an eine (lediglich formale) Umkehrung des Abstammungs-Verhältnisses denken lassen.

Von den Stephanoceratidae aber vermag ich entgegen CALLOMON (1963, S. 33) die Cardioceratidae ebensowenig abzuleiten, wie es früher hinsichtlich der Kosmoceratidae ausgeführt wurde. Beide Familien stimmen im Baustil der Lobenlinie ($U_n > U_1$, senkrecht gestellt, durch einen hohen Sattel von U_1 getrennt; $U_2 > U_3$) miteinander überein, unterscheiden sich aber durchgreifend von den Stephanoceratidae ($U_n < U_1$, schräg gestellt, tief herabhängend, durch einen niedrigen Sattel von U_1 getrennt; $U_2 < U_3$). Wenn die Macrocephalitidae aus stratigraphischen Gründen ausscheiden sollten, wären wegen des gleichartigen Suturtypus die Sphaeroceratidae einschließlich der *Cadomites-Polyplectites*-Gruppe als Wurzel der Cardioceratidae in Betracht zu ziehen.

Eine Herleitung unserer Familie aus den Amaltheidae (L. v. LÓCZY 1915, S. 347; L. ROLLIER 1922, Taf. 22) und ebenso die von BUCKMAN (1918, S. XIII) und SPATH (1928, S. 123) als möglich angesehene Verknüpfung der Cardioceratidae („Cadoceratidae") mit den Oppeliidae wird heute niemand mehr vertreten wollen. Ein Blick auf den Entwicklungsmodus der Lobenlinie hätte genügt, die Oppelien als Stammformen auszuschließen; aber die Faszination durch Anklänge in der Gehäusegestalt war wohl zu groß. SPATH dachte sogar daran, die so einheitliche *Cardioceras*-Gruppe könnte in mehreren unabhängigen Entwicklungsschüben aus den Oppeliidae entstanden sein! Da hätten wir dann wieder die durch nichts begründete Vorstellung uferloser polyphyletischer Entwicklung der Jura-Ammoniten, die den Vorwand liefert, alles in neu zu benennende angeblich homoeomorphe Gattungen aufzulösen.

m) Parkinsoniidae

Abweichend von der Darstellung ARKELLS im „Treatise," der wir bisher gefolgt sind, zähle ich hier zu den Stephanocerataceae auch die Familie Parkinsoniidae mit ihren wahrscheinlichen heteromorphen Deszendenten

und ferner die Familie Morphoceratidae, die von ARKELL bei den Perisphinctaceae eingereiht wurden.

Maßgebendes Kriterium ist dabei für mich seit 1923 die Frühentwicklung der Lobenlinie, die ich allerdings heute auf Grund wesentlich erweiterten Materials in anderer Weise als früher deute. Das, was seinerzeit eine heterochrone Entstehung von U_1 genannt wurde, glaube ich heute richtiger als Bildung eines neuen, zusätzlichen Lobus U_n auf dem Scheitel oder dem Abfall des Internsattels auffassen zu sollen. Dieses Merkmal ist in hohem Maße bezeichnend für die Stephanocerataceae mit Ausnahme einiger Gruppen, bei denen der Lobus sekundär rückgebildet wurde.

Andererseits ist das Auftreten des ungewöhnlichen Lobus U_n bei keinem einzigen unbestrittenen Vertreter der Perisphinctaceae bekannt. Diese zeigen dafür eine Zweiteilung des Lobus U_1, wie sie bei der *Erycites*-Stammgruppe und ferner unter den Stephanocerataceen bei *Otoites* und *Emileia* auftritt. Die letzteren beiden Gattungen lassen sowohl eine Aufspaltung von U_1 wie zugleich auch die Anlage des zusätzlichen Lobus U_n erkennen und lehren damit, daß beides grundsätzlich verschiedene, unabhängige Dinge sind.

Die bei den Perisphinctaceae stattfindende Zweiteilung von U_1 wurde eingangs bereits (Abb. 249, S. 430) auf Grund der Sutur-Entwicklung von *Properisphinctes* veranschaulicht. Ich hatte sie früher bei „*Pseudoperisphinctes*" (1923, Abb. 3, S. 347), *Zigzagiceras* (1953, Abb. 8, S. 124) und anderen Dogger-Perisphincten festgestellt, aber, da der, wie wir heute wissen, bei den Ammoniten weit verbreitete Modus einer Aufspaltung von U_1 damals nicht bekannt war, im Sinne einer „heterochronen Entwicklung von U_1" gedeutet, der tief am Abfall des Internsattels verzögert angelegt worden sei. In moderner Ausdrucksweise würde das bedeuten, daß der Lobus U_n, der bei den Stephanoceratidae am „ventralen" Scheitelabfall des Internsattels angelegt wird, bei den Perisphincten noch stärker am Innensattel herabgesunken wäre und so zusammen mit U_1 das Bild eines gespaltenen U_1 vortäuschen würde.

Diese Interpretation kann auch heute nicht in allen Fällen ausgeschlossen werden. Es wäre also möglich, daß die Lobenlinie einiger „Perisphincten" sich auf dem angedeuteten Wege aus der Stephanocerataceen-Sutur umgebildet hätte. Wir müssen freimütig bekennen, daß in einigen unklaren Grenzfällen die Beobachtungsbefunde sich einer objektiv begründeten Deutbarkeit entziehen.

Bei allen typischen Formen aber besteht ein deutlicher Unterschied zwischen dem im Internsattel angelegten Lobus U_n bei den Stephano-

cerataceae und dem Erscheinungsbilde eines aufgespaltenen, zweiteiligen Lobus U_1 bei den Perisphinctaceae. Diese letztere Ausbildungsweise findet sich nun nicht nur, wie ich früher glaubte, bei den Dogger-Perisphincten, sondern nach unserer heutigen Kenntnis auch bei den jüngeren Perisphincten; sie ist also für die Gesamtheit der Perisphinctaceae bezeichnend.

Insofern ist die harte Kritik, die L. F. SPATH (1931, S. 280) und W. J. ARKELL (1958, S. 163) an meinen früheren Arbeiten geübt haben, vollauf berechtigt; es läßt sich kein trennender Schnitt höherer Ordnung in der Formenschar ziehen, die J. v. SIEMIRADZKI (1898—1899) in seiner großen Monographie noch unter der einen Gattung *Perisphinctes* zusammenfaßte. Die Unterschiede im Gestaltungsplan der Lobenlinie, die ich seinerzeit auf Grund ungenügenden Materials und zu geringer Erfahrung annahm, bestehen in Wirklichkeit nicht. Mein damaliger Irrtum ist höchst bedauerlich, da er dazu beigetragen hat, den Wert entwicklungsgeschichtlicher Sutur-Untersuchungen zu diskreditieren. Aber schließlich liegen meine ersten Arbeiten auf diesem Gebiete jetzt mehr als 40 Jahre zurück, und in diesem Zeitraum sind unsere Kenntnisse durch zahlreiche Autoren in aller Welt gewaltig erweitert worden, und ich selbst habe auch einiges hinzugelernt. Meine Darlegungen, auch wenn sie falsch waren, haben immerhin anregend gewirkt und manche neuen Befunde gezeitigt.

Andererseits schüttet ARKELL (1958, S. 163—164) wohl das Kind mit dem Bade aus, wenn er es in seiner Kritik als unmöglich bezeichnet, „to rely on the evidence of one small sutural character, depending presumably on a single gene, which moreover appears only in the nucleus". Dabei wird übersehen, daß die Art der Anlage der einzelnen Loben im „Nukleus" über die ganze weitere Ausgestaltung der Lobenlinie und über den Aufbau der Alterssutur entscheidet, also von ausschlaggebender Bedeutung ist. Und einfach „polymorph" kann man die Jugendstadien wohl auch nicht nennen, wenn sich erwiesen hat, daß die einzelnen Gestaltungsweisen gesetzmäßig ganz bestimmten Ammonitengruppen zugeordnet sind, die auch aus anderen morphologischen Gründen als Einheiten erkannt wurden. Ferner ist zu beachten, daß die Gruppen mit je gleichem Typus der Lobengestaltung umfassender sind als die unter ihnen zusammengefaßten Familien; der Lobenlinie kommt also größere Beständigkeit und Reichweite zu als den Merkmalen der Gehäusegestalt und Skulptur, die einer wesentlich schnelleren Abwandlung unterliegen!

Es zeigt sich da die Grundeinstellung des stratigraphisch ausgerichteten Paläontologen ARKELL, der seine Ammoniten auf Grund äußerlich bequem zugänglicher Merkmale „bestimmen" und stratigraphisch einsetzen möchte, dabei aber

schon vor einer Freilegung der oft entscheidenden inneren Lobenlinie zurückscheut und gar eine Berücksichtigung des ontogenetischen Werdegangs für überflüssigen Ballast hält. Dieselbe Geisteshaltung ließ ihn (1952) bei den mesozoischen Brachiopoden die systematische Auswertung der aufgedeckten grundlegenden Unterschiede im Bau des Schloß- und Armapparates ablehnen, da diese Brachiopoden auf Grund äußerer Kennzeichen viel einfacher – wenn auch unzuverlässiger oder gar ausgesprochen falsch – als „*Rhynchonella*" oder „*Terebratula*" bestimmt werden könnten (vgl. SCHINDEWOLF 1962, S. 68, Fußn. 2). Dabei ist es für jeden einsichtigen Taxionomen (s. E. MAYR 1964, S. 22–23) selbstverständlich, daß neben den „easily accessible" Merkmalen auch die „cryptic characters" berücksichtigt werden müssen, ja daß sie, da meist unbeeinflußt von der speziellen Lebensweise, besondere Aufmerksamkeit verdienen!

Wir wollen hier keine Werturteile fällen; es handelt sich um verschiedene Betrachtungsweisen, die wohl beide ihre Berechtigung haben und unerläßlich sind. Ich hege tiefe Bewunderung für die großen äußerst sorgfältigen Ammoniten-Monographien ARKELLS, aber meine Interessen gehen in andere Richtung. Ich vermag in dem einzelnen Ammoniten und seinem Namen keinen ausschließlichen Selbstzweck zu sehen; eine Aufhellung der Formbildung, der allgemeinen morphologischen und phylogenetischen Zusammenhänge erscheint mir wichtiger.

*

Wir nehmen unseren früheren Faden wieder auf. Was wir in den bisherigen Kapiteln besprochen haben, das sind die gewissermaßen klassischen, unumstrittenen Stephanocerataceae oder die Coronaten, wie die älteren Autoren sie nannten. Ihnen stehen die ebenso eindeutigen Perisphinctaceae oder Planulaten gegenüber. Jede Gruppe zeigt einen ihr eigentümlichen Baustil der Lobenlinie; das von uns in die recht verwaschenen Diagnosen neu eingeführte Kriterium befindet sich also im Einklang mit den Folgerungen, die man aus den sonstigen morphologischen Eigenschaften gezogen hatte. Zwischen diesen großen Blöcken stehen nun einige Familien, die Parkinsoniidae, Morphoceratidae und Reineckeiidae, deren systematische Zuordnung seit altersher umstritten ist, wie der folgende kurze historische Rückblick zeigen möge.

M. NEUMAYR (1875, S. 917) schloß Formen, die wir heute zu den Gattungen *Strenoceras*, *Garantiana* und *Parkinsonia* stellen, in das weitgefaßte Genus *Kosmoceras* ein. Von E. MASCKE (1907, S. 23ff.) wurden *Parkinsonia*, *Strenoceras* und *Spiroceras* zu den Otoitidae, „*Baculatoceras*" und *Apsorroceras* zu den Stemmatoceratidae, *Garantiana* und „*Subparkinsonia*" zu den Stephanoceratidae gerechnet; die sämtlichen genannten Gattungen fanden also ihren Platz im Rahmen der Stephanocerataceae. L. ROLLIER (1911, S. 286–287) leitete *Strenoceras* und *Garantiana* von *Tmetoceras*, andererseits *Parkinsonia* und *Morphoceras* von

Kosmoceras ab. Später (1922, Taf. 21) schloß er auch *Tmetoceras* an „liassische Kosmoceraten" an, so daß nach seiner Auffassung die gesamten Parkinsonien (einschließlich *Strenoceras* und *Garantiana*), Morphoceraten und Reineckeien eine mit den Kosmoceraten verbundene Gruppe darstellen.

L. v. LÓCZY (1915, S. 278, 347, 356) zählte *Parkinsonia* und *Reineckeia* zu der weitgefaßten Familie Stephanoceratidae („Stepheoceratidae"), in die auch *Sphaeroceras*, *Macrocephalites* und *Kosmoceras* eingeschlossen wurden. R. DOUVILLÉ (1915, S. 4—5) vereinigte *Strenoceras* und *Garantiana* mit *Kosmoceras*, stellte aber *Parkinsonia* zu den Perisphincten. Ich selbst habe seit 1923 (S. 360) *Parkinsonia*, *Morphoceras* und *Reineckeia* zu den Stephanocerataceen gerechnet. Nach L. F. SPATH (1928, S. 163) leiten die Parkinsoniidae und Morphoceratidae sich von den Stephanoceratidae ab und bilden ihrerseits (SPATH 1931, S. 279) die Stammformen der Perisphinctidae oder wenigstens eines Teiles von ihnen. Auch R. WEDEKIND (1935, S. 61) nahm eine von *Stephanoceras* über *Garantiana* zu *Parkinsonia* führende Entwicklungsreihe an. F. ROMAN (1938, S. 246) zählte *Strenoceras*, *Garantiana*, ferner *Spiroceras* und *Apsorroceras* zu den Kosmoceratidae, während er *Parkinsonia* zusammen mit einigen Perisphincten zu der Familie Parkinsoniidae stellte.

Die Morphoceratidae wurden von S. S. BUCKMAN (1920, S. 22) als wahrscheinliche Verwandte der Sphaeroceratidae gedeutet; W. WETZEL (1937, S. 146) nahm ebenfalls einen derartigen Zusammenhang an. W. J. ARKELL (1955, S. 129) vertrat demgegenüber die Auffassung, die Einschnürungen und der allgemeine Habitus von *Morphoceras* sprächen für eine Verwandtschaft mit den Perisphinctiden.

Parkinsonia könnte nach ARKELL (1956, S. 142) eine „as usual" polyphyletische Gruppe sein, deren Vertreter sich teils von *Garantiana*, teils von den Leptosphinctinae ableiten. *Strenoceras* sei eine typisch kryptogene Gattung. An dieser Stelle, wie auch schon 1950 (S. 364) und ferner im „Treatise" (1957 b, S. L 308 ff.) rechnet ARKELL die Parkinsoniidae zu den Perisphinctaceae. G. WESTERMANN (1956a, S. 269 ff.; 1958b, S. 68 ff.) hat sich dem angeschlossen.

Reineckeia wurde von S. S. BUCKMAN (1892, S. 451) auf *Zigzagiceras* zurückgeführt und ebenso von R. DOUVILLÉ (1912, S. 35) mit den Perisphinctiden verknüpft. ARKELL (1950, S. 364; 1955, S. 130) hob die Ähnlichkeit mancher Reineckeien mit der Gattung *Ebrayiceras* (Morphoceratidae) hervor; der Ursprung der Reineckeiidae sei aber noch durchaus problematisch. Neben den Morphoceratidae seien auch die Parkinsoniidae als Stammformen in Betracht zu ziehen (1957 b, S. L 311—312); auf jeden

Fall ergab sich damit für ARKELL eine Einreihung der Reineckeiidae bei den Perisphinctaceae.

Einen anderen Weg hat A. HYATT (1900 in ZITTEL-EASTMANS „Textbook", S. 583) eingeschlagen. Er errichtete für unsere strittigen Formen eine eigene Superfamilie Morphoceratida, denen er die Morphoceratidae (mit *Morphoceras*, *Garantiana*), Reineckeiidae (mit *Reineckeia*, *Parkinsonia*, *Strenoceras*) und Spiroceratidae (mit *Spiroceras*, *Apsorroceras*) zurechnete.

Neuerdings sind ihm einige sowjetrussische Forscher mit ähnlichen Vorschlägen gefolgt. N. T. SASONOV (1955; 1960, S. 146) stellte eine selbständige Superfamilie Parkinsonitaceae (sic!) auf, die außer den Parkinsoniidae die Familien Kosmoceratidae, Reineckeiidae, Proplanulitidae, Aulacostephanidae, Morphoceratidae und Berriasellidae umfaßt. Das ist ein recht buntes, unzusammenhängendes Formengemisch, in dem die Kosmoceratidae unzweifelhafte Angehörige der Stephanocerataceae, die Proplanulitidae, Aulacostephanidae und Berriasellidae ebenso eindeutige Vertreter der Perisphinctaceae sind.

Eine etwas engere Fassung hat die von KRIMHOLZ et al. im „Osnovy Paleontologii" (1958, S. 79) ausgeschiedene Superfamilie Kosmocerataceae mit den Familien Kosmoceratidae (auch *Garantiana*, *Strenoceras* und *Spiroceras* einschließend), Parkinsoniidae (denen auch *Bigotites* zugerechnet wird), Reineckeiidae und Morphoceratidae (einschließlich *Oecoptychius*). Hier finden wir also sämtliche Familien und Gattungen vereinigt, deren systematische Stellung umstritten ist. Ich sehe darin eine Verlegenheitslösung, die einer klaren Entscheidung ausweicht; denn sachliche Gründe für diese Art der Zusammenfassung und für die Aufstellung einer gewissermaßen intermediären Superfamilie scheinen mir nicht zu bestehen. Der Anschluß der strittigen Formen an die Kosmoceratidae läßt auf eine angenommene engere Beziehung zu den Stephanoceraten schließen.

Diese Stichproben, die sich leicht noch um weitere, einander widersprechende Meinungsäußerungen anderer Autoren vermehren ließen, machen es deutlich, daß die Beurteilung der Parkinsoniidae und Morphoceratidae alles andere als einhellig ist und daß ihre von mir vertretene Einreihung bei den Stephanocerataceae keineswegs so abwegig sein dürfte, wie ARKELL es hinstellt. Da offensichtlich die Gehäuse-Morphologie mehrdeutig ist, halte ich es für durchaus legitim, einen Stichentscheid in der bisher vernachlässigten Entwicklung der Lobenlinie zu suchen. Das bedeutet nicht, daß wir das System ausschließlich und sklavisch auf dieses eine Merkmal begründen wollen, wie mir fälschlich so oft unterstellt wurde.

*

Wir schildern zunächst die Sutur-Entwicklung der typischen Gattung *Parkinsonia*. Abb. 282a–f gibt eine Präparatenserie von *Parkinsonia* cf. *parkinsoni* wieder, aus der ich früher (1953, Abb. 6, S. 124) bereits einige Stadien abgebildet hatte. Die jugendlichen Lobenlinien von a und b gleichen völlig denen aller übrigen Jura-Ammoniten. Sie sind in übereinstimmender Weise so zu deuten, daß der neben I gelegene innere Umbilikallobus dem U_1, der von der Naht halbierte dem U_2 entspricht, der dann, wie üblich, nach außen neben die Naht verlagert wird (b). In c kommt ein Lobus U_3 hinzu, der auffallend tief, nur wenig über der Basis von U_1 angelegt wird. Die übrigen, in den folgenden Abbildungen

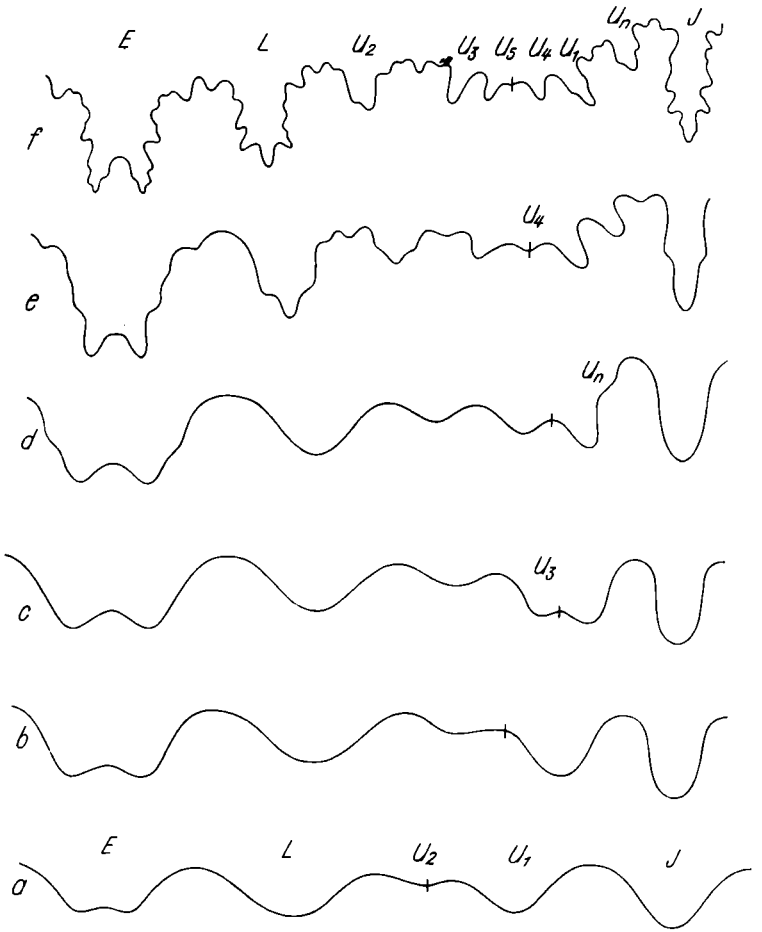

Abb. 282. *Parkinsonia* cf. *parkinsoni* (Sow.), juv. Ob. Bajoc. (parkinsoni-Zone), Reutlingen. Tübingen Ce 1021/54. – f bei 6 mm Wh.

wiedergegebenen *Parkinsonia*-Lobenlinien lassen keinen Zweifel daran, daß es sich wirklich um den Lobus U_3 handelt.

Im Stadium d tritt uns erstmalig am „Ventralabfall" des Internsattels in hoher Lage, unmittelbar unterhalb des Scheitels eine Eindellung entgegen, die vor dem Auftreten aller Inzisionen angelegt und daher als

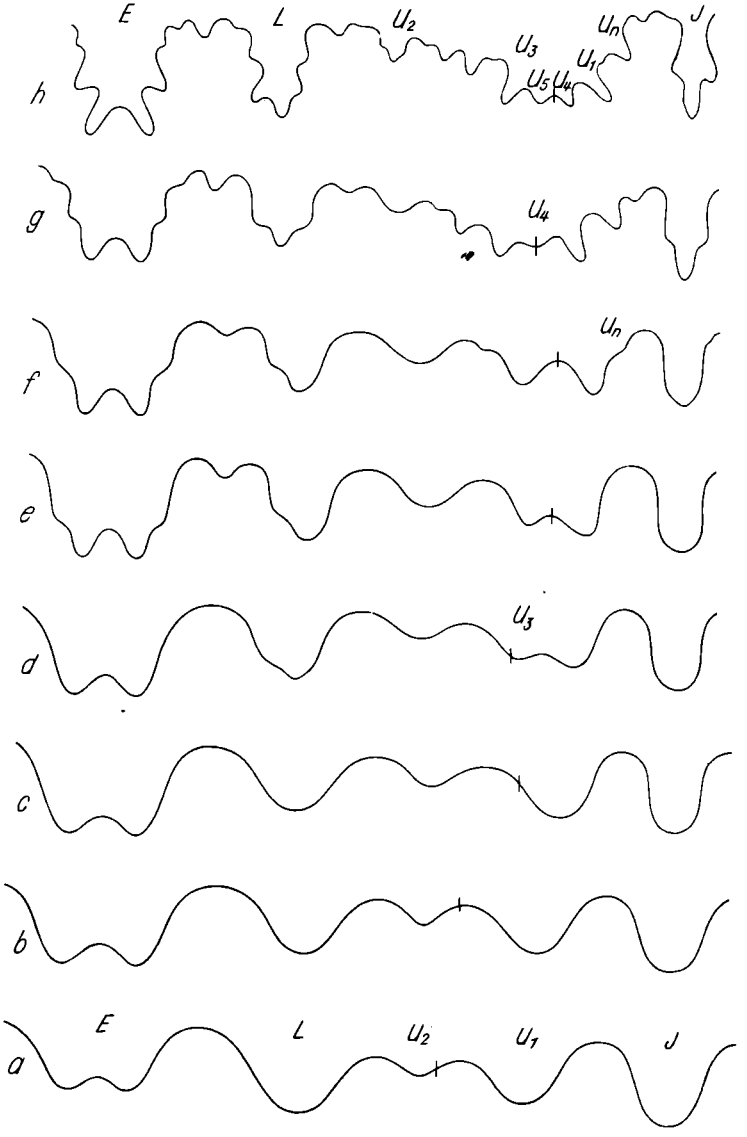

Abb. 283. *Parkinsonia* sp., juv. Ob. Bajoc. (parkinsoni-Zone), Goslar. Tübingen Ce 1194/226. – h bei 3 mm Wh.

werdender Lobus zu deuten ist; sie erfährt in e und f eine rasche Vertiefung und dreispitzige Zerschlitzung, so daß der Lobus sich deutlich von den benachbarten feinen Inzisionen abhebt und an Umfang den Loben U_1, U_2 und U_3 gleichwertig wird. Entsprechend seinem Entwicklungsorte zwischen U_1 und I ist dieser Lobus mit dem überzähligen U_n der Stephanocerataceae gleichzusetzen. In e kommt noch ein vierter, in f ein fünfter Umbilikallobus hinzu.

Ein Vergleich mit Abb. 251–257 zeigt eine vollkommene Übereinstimmung der Sutur-Entwicklung unserer *Parkinsonia* mit der von *Normannites*, *Stephanoceras*, *Teloceras* usw., und diese Identität bildete und bildet auch heute für mich einen zwingenden Grund, *Parkinsonia* zu den Stephanocerataceae zu rechnen. Um diesen Befund gegenüber anderslautenden Urteilen zu sichern, habe ich zahlreiche weitere Exemplare von *Parkinsonia* untersucht, die hinsichtlich des Lobus U_n alle das gleiche Verhalten, in anderer Hinsicht aber eine bemerkenswerte Abweichung zeigen. Wenigstens einige dieser Präparaten-Serien werden hier abgebildet, um einerseits das Allgemeingültige, andererseits das Unterscheidende zu verdeutlichen.

Abb. 283a–h kann kommentarlos vorgelegt werden, da der Entwicklungsgang der Lobenlinie dieser jugendlichen und daher artlich nicht eindeutig bestimmbaren *Parkinsonia* in allen grundsätzlichen Zügen identisch mit der Serie in Abb. 282 ist. Es mag lediglich hervorgehoben werden, daß hier der Lobus U_2 (Abb. 283g, h) noch stärker an Größe hinter dem Laterallobus zurückbleibt, als es in Abb. 282e und f der Fall ist. Diese Verkümmerung von U_2 bildet ebenfalls ein typisches Kennzeichen der Stephanoceratidae. Von auffallender Breite ist der Sattel U_2/U_3. Die Skulptur besteht hier wie bei den übrigen Parkinsonien anfangs aus Knoten und wulstigen Rippen, die ununterbrochen die Externseite überqueren.

Eine andere *Parkinsonia* (Abb. 284a–g) fällt gegenüber den bisher besprochenen dadurch auf, daß der Innenlobus in sehr frühen Jugendstadien (b–e) extrem breit und bifid geteilt ist. Später (g) wird er schmaler, behält aber den Charakter der basalen Zweispitzigkeit bei. Die Anlage und Entwicklung von U_n (d–g) ist die gleiche wie bisher; er erreicht aber nicht ganz die Tiefe wie in den anderen Fällen.

Die zweispitzige Ausbildung des Internlobus fand ich wieder bei mehreren verhältnismäßig hochmündigen jugendlichen Parkinsonien (vgl. Abb. 285a–e), während die Formen mit trifidem Innenlobus sehr breit- und niedermündige Jugendstadien zeigen. Vielleicht sind jene bifiden Parkinsonien als *württembergica* zu bestimmen. Jedenfalls konnte

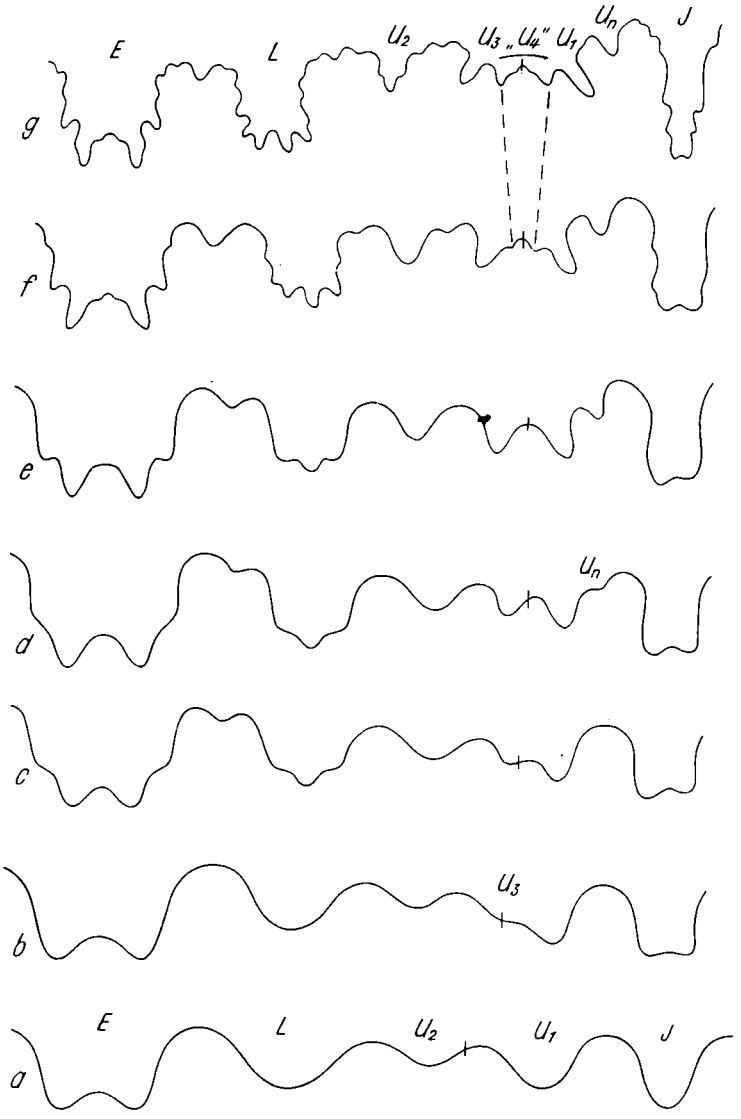

Abb. 284. *Parkinsonia* sp., juv. (? *württembergica*). Unt. Bathon.?, Eningen. Tübingen Ce 1194/227. – g bei 4,4 mm Wh.

ich bei einem eindeutigen Exemplar von *Parkinsonia* (*Oraniceras*) *württembergica* (Abb. 286a–e) die gleiche Ausbildungsweise beobachten. Auch bei dieser jüngsten, unterbathonischen *Parkinsonia*-Art ist der Lobus U_n nur verhältnismäßig schwach entwickelt; allerdings war ich

nicht in der Lage, das weitere Verhalten auf späteren Wachstumsstadien zu verfolgen. Doch erwecken auch die übrigen Stücke den Eindruck, daß eine gewisse Rückbildung von U_n vorliegen könnte. Die Zweispitzigkeit des Internlobus ist ein überraschendes Merkmal, das bei den Stephanoceraten bisher nicht beobachtet wurde. N. V. BESNOSSOV

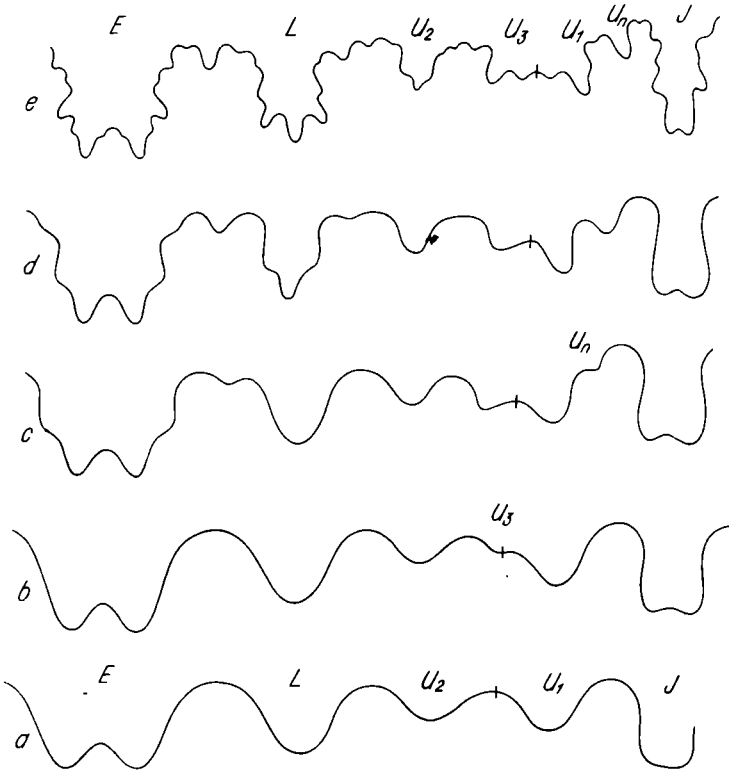

Abb. 285. *Parkinsonia* sp., juv. (? *württembergica*). Unt. Bathon.?, Gammelshausen. Tübingen Ce 1194/228. — e bei 3,9 mm Wh.

(1960, S. 43) benutzte daher die vermeintlich allgemeingültige Einspitzigkeit des Innenlobus als Kriterium zur Ausscheidung seiner „Unterordnung Stephanoceratina", die nach unseren Befunden nicht aufrecht zu erhalten ist.

Ich zähle ferner hierher ein kleines Stück aus dem Ob. Bajoc., das ich auf Grund seiner Gehäusegestalt zunächst für einen Perisphincten hielt. Es ist sehr weit genabelt, zeigt Einschnürungen und ferner Knoten auf den Spaltpunkten der zarten Rippen, die ohne nennenswerte Abschwächung über die Externseite hinwegsetzen. Die Entwicklung der Loben-

linie (Abb. 287a–h) aber ist typisch von der Art, wie wir sie bei den Parkinsonien kennengelernt haben. Der Lobus U_n senkt sich in sehr hoher Lage am „Ventralabfall" des Internlobus ein (e) und nimmt die übliche Entwicklung. Es liegt also mit Sicherheit keine Zweiteilung von U_1 vor, wie sie für die Perisphincten bezeichnend ist. Der Internlobus ist

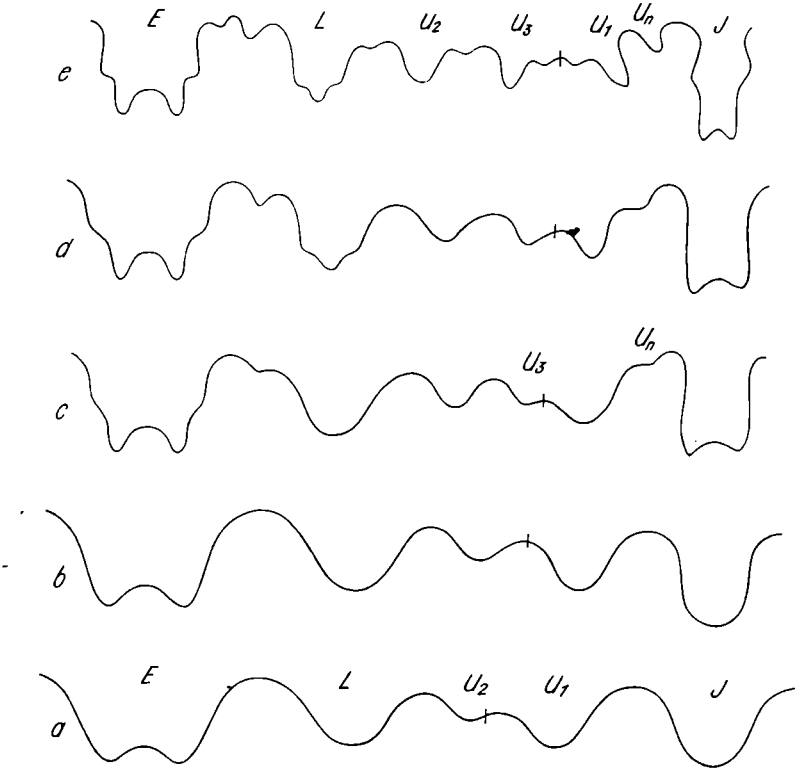

Abb. 286. *Parkinsonia* (*Oraniceras*) *württembergica* (Opp.). Unt. Bathon. (zigzag-Zone), Eimen.

dreispitzig, der Lobus U_2 klein im Vergleich zu dem wesentlich tieferen Laterallobus.

Ich vermute, daß das Jugendexemplar, bei dem noch keine deutliche Rippen-Unterbrechung auf der Externseite eingetreten ist, zu *Caumontisphinctes* oder einer ähnlichen evoluten Parkinsonien-Gruppe gehört. Aus einer Skizze, die N. V. Besnossov (1960, Abb. 10, S. 40) von der Sutur-Entwicklung eines *Caumontisphinctes* gegeben hat, ist allerdings der hohe Anlageort von U_n nicht mit Deutlichkeit zu entnehmen; sonst aber stimmen unsere Bilder weitgehend überein. Nach einer Vermutung

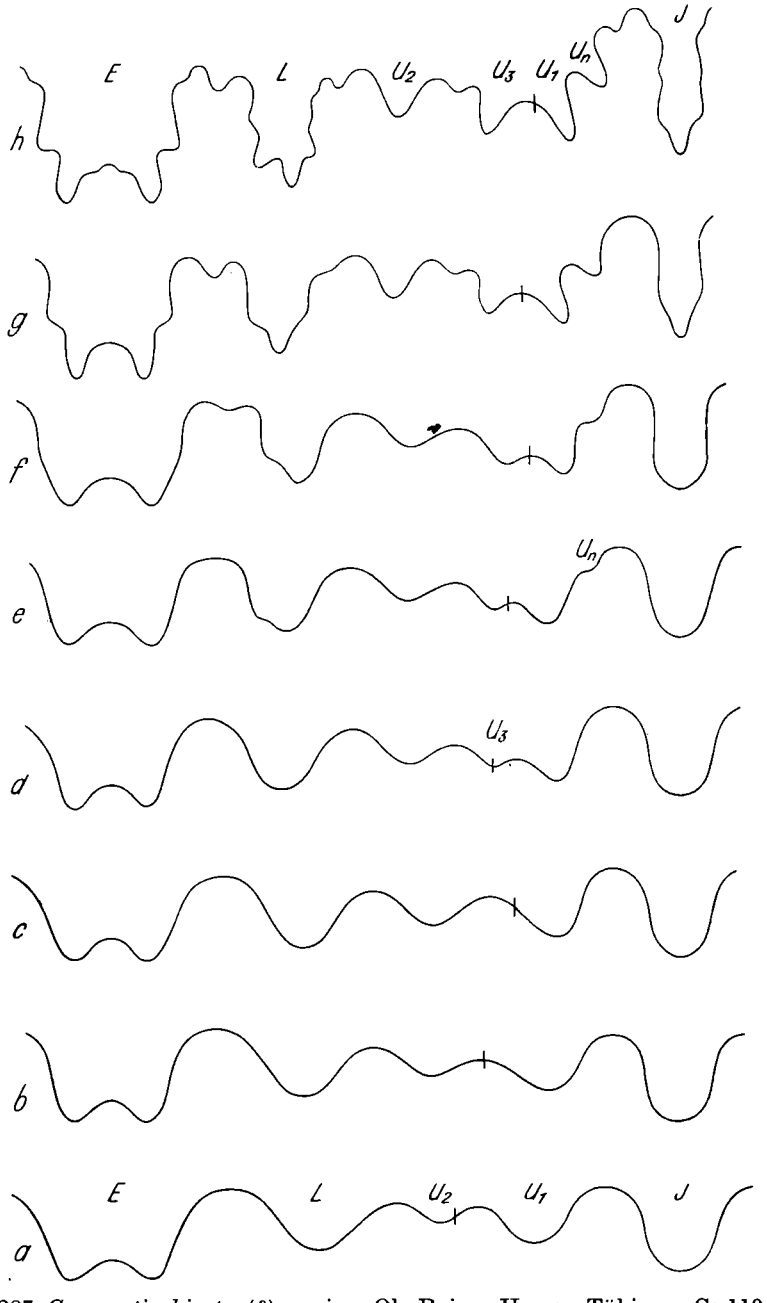

Abb. 287. *Caumontisphinctes* (?) sp., juv. Ob. Bajoc., Harras. Tübingen Ce 1194/229. – h bei 2,5 mm Wh.

von BESNOSSOV (1960, S. 40, Fußn. 5) ist auch „*Infraparkinsonia*" *phaula*, von der G. WESTERMANN (1956a, Abb. 9, S. 267) einige Entwicklungsstadien der Lobenlinie abgebildet hat, zu *Caumontisphinctes* zu rechnen. Der Internlobus ist hier während der Ontogenese vorübergehend bifid ausgebildet.

*

Von den meisten Autoren werden die Gattungen *Garantiana* und *Strenoceras* mit *Parkinsonia* in der Familie Parkinsoniidae vereinigt. Ich war bemüht, durch Untersuchung eines möglichst umfangreichen Materials Klarheit über diese Formen zu gewinnen und unter Berück-

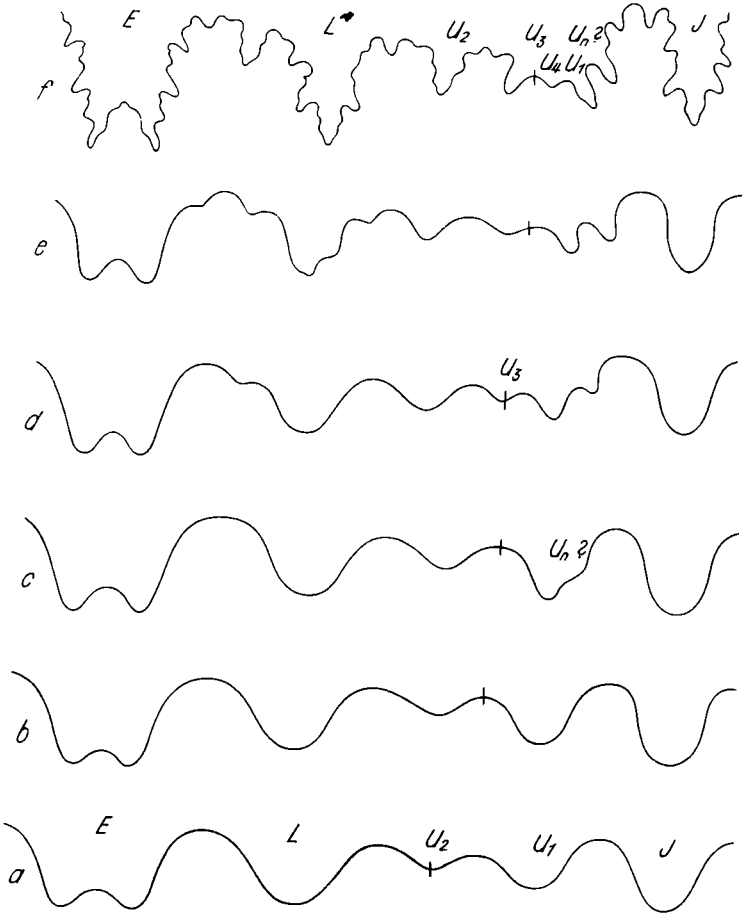

Abb. 288. *Garantiana* (*Orthogarantiana*) *schroederi* (BTZ.). Ob. Bajoc. (subfurcatum-Zone), Goslar. Tübingen Ce 1194/230. — f bei 4,5 mm Wh.

sichtigung der stratigraphischen Abfolge der Subgenera von *Garantiana* einen Einblick in die etwaige phylogenetische Umgestaltung der Lobenlinie zu erhalten. Ich muß gleich vorausschicken, daß diese Untersuchungen zu wenig eindeutigen, schwer durchschaubaren Ergebnissen geführt haben.

Die ältesten Vertreter von *Garantiana* werden in der Untergattung *Orthogarantiana* BENTZ zusammengefaßt. Abb. 288a–f zeigt die Entwicklung der Lobenlinie von *Garantiana* (*Orthogarantiana*) *schroederi* BTZ., dem Typus der Untergattung. Die Lobenlinie im fortgeschrittenen Stadium (f) ist zwar der einer *Parkinsonia* recht ähnlich, aber es fällt auf, daß der Lobus, der dem U_n von *Parkinsonia* gleichzusetzen wäre, hier sehr tief am Abfall des Internsattels liegt und eng mit U_1 verknüpft zu sein scheint.

Beim Zurückgehen in der ontogenetischen Entwicklung sehen wir, daß der fragliche Lobus schon von vornherein (c, d) recht tief angelegt wird

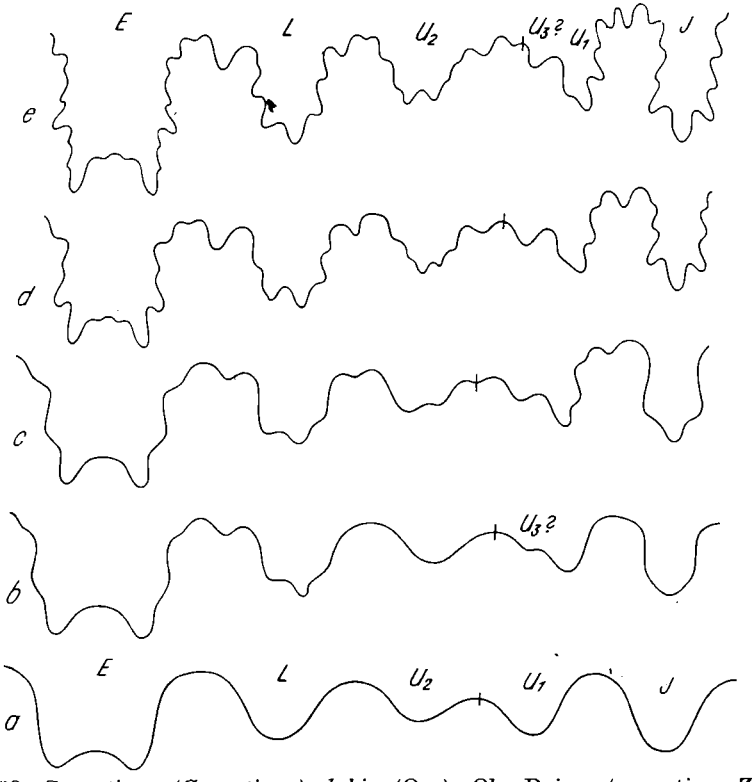

Abb. 289. *Garantiana* (*Garantiana*) *dubia* (QU.). Ob. Bajoc. (garantiana-Zone), Oeschingen. Tübingen Ce 1194/231. – e bei 3,7 mm Wh.

und nicht die hohe Stellung unmittelbar unter dem Scheitel des Internsattels einnimmt, wie es bei dem eindeutig selbständigen Lobus U_n von *Parkinsonia* der Fall ist (vgl. Abb. 282d, 283f, 284d, 285c, 286c). Man könnte daher hier auch durchaus daran denken, daß eine Zweiteilung des Lobus U_1 wie bei den Perisphincten vorliege. Die gewissermaßen intermediären Bilder von Abb. 288c und d sind der einen wie der anderen Auslegung fähig. Wir müssen diesen Fall als unentschieden beiseite legen.

Eine stark abweichende Sutur-Entwicklung findet sich bei der nächstjüngeren Untergattung *Garantiana* (*Garantiana*). Das älteste beobachtete Stadium der Lobenlinie (Abb. 289a) stimmt mit dem von *Orthogarantiana* in Abb. 288b überein. Dann aber tritt in der inneren Lobenlinie einer folgenden Entwicklungsstufe (Abb. 289b) neben der Naht ein neuer

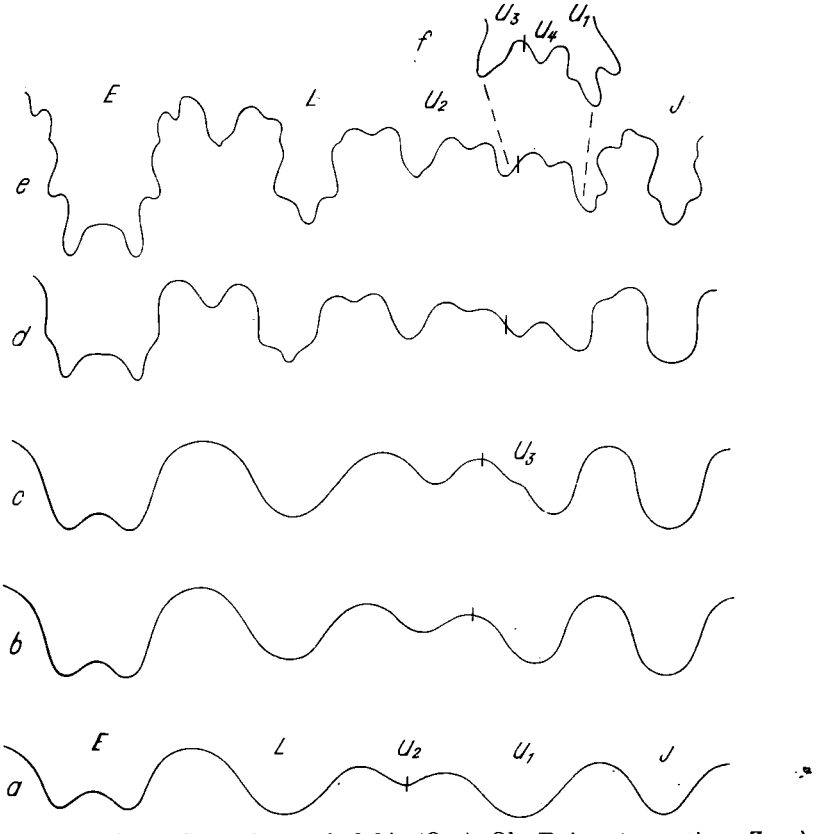

Abb. 290. *Garantiana* (*Garantiana*) cf. *dubia* (Qu.). Ob. Bajoc. (garantiana-Zone), Gammelshausen. Tübingen Ce 1194/232. — e bei 2 mm, f bei 3,2 mm Wh.

kleiner Lobus auf, der entweder als ein Spaltprodukt von U_1 oder aber, wahrscheinlicher, als U_3 gedeutet werden kann. Er behält diese ungewöhnliche interne Lage auch in den späteren Stadien (c—e) bei, während U_3 bei *Orthogarantiana* und bei *Parkinsonia* der äußeren Lobenlinie angehört. Ein Äquivalent von U_n wird in der Innensutur nicht gebildet. Der Lobus U_2 ist sehr umfangreich und breit, im Gegensatz zu seinem kleinen, schmalen Gegenstück bei *Orthogarantiana*.

Ein zweites Exemplar von *Garantiana* (*Garantiana*), vermutlich der gleichen Art angehörig (Abb. 290a—f), verhält sich ähnlich. Hier läßt sich aber mit großer Wahrscheinlichkeit folgern, daß der in der Internsutur von c angelegte kleine Lobus dem U_3 entspricht. Er verlagert sich anschließend (d—f) nach außen und nimmt in f die für einen U_3 typische Lage ein. In der inneren Lobenlinie findet, abgesehen von dem Hinzutreten eines Lobus U_4, keinerlei sonstige Differenzierung statt: keine Aufspaltung von U_1 und keine Bildung des Lobus U_n.

Als Synonym pflegt man *Baculatoceras* MASCKE in *Garantiana* s. str. einzubeziehen. Hier aber ergeben sich abermals Widersprüche mit der Lobenlinie. *Baculatoceras baculatum* (QU.) hat eine Sutur vom Typus der *Orthogarantiana*, d. h. in der inneren Lobenlinie tritt ein eng verbundenes Paar umfangreicher, schräg gestellter Loben auf, deren Deutung wir wie dort offenlassen müssen.

Die jüngsten Vertreter von *Garantiana* vereinigte BENTZ in seiner Untergattung *Subgarantiana*, die im „Treatise" von ARKELL (1957b, S. L309), vielleicht zu Unrecht, als Synonym von *Hlawiceras* BUCKM. betrachtet wurde. Die Lobenlinie der für das Subgenus typischen Art *G.* (*Subgarantiana*) *subgaranti* WETZ. (Abb. 291a—g) zeigt wiederum mancherlei Besonderheiten. Mit *Garantiana* s. str. stimmt überein, daß in der Innensutur zwischen I und dem ungeteilten, lediglich trifid zerschlitzten U_1 keinerlei neue Loben gebildet werden. Der Lobus U_3 wird in c auf der Naht angelegt und wandert später (e—g) nach außen. In e kommt innen neben der Naht noch ein Lobus U_4 hinzu, der diese Lage auch in der Alterslobenlinie (g) beibehält.

Auffallend ist die Zweispitzigkeit des Internlobus, die sich in recht frühem Stadium (c) einstellt und bis ins Alter erhalten bleibt. Eine solche bifide Zerschlitzung des Innenlobus trat uns bei zahlreichen Parkinsonien, nicht aber bei den bisher besprochenen Garantianen entgegen. Durch große Tiefe ausgezeichnet ist die „Dorsalinzision" des Externsattels, die nahezu in die Mitte des Scheitels rückt. Sehr tief und schmal ist auch der Externlobus. Das Bild, das A. BENTZ (1924, Abb. 15, S. 184) von der Alterslobenlinie dieses gleichen Stückes gegeben hat, ist stark verzeichnet.

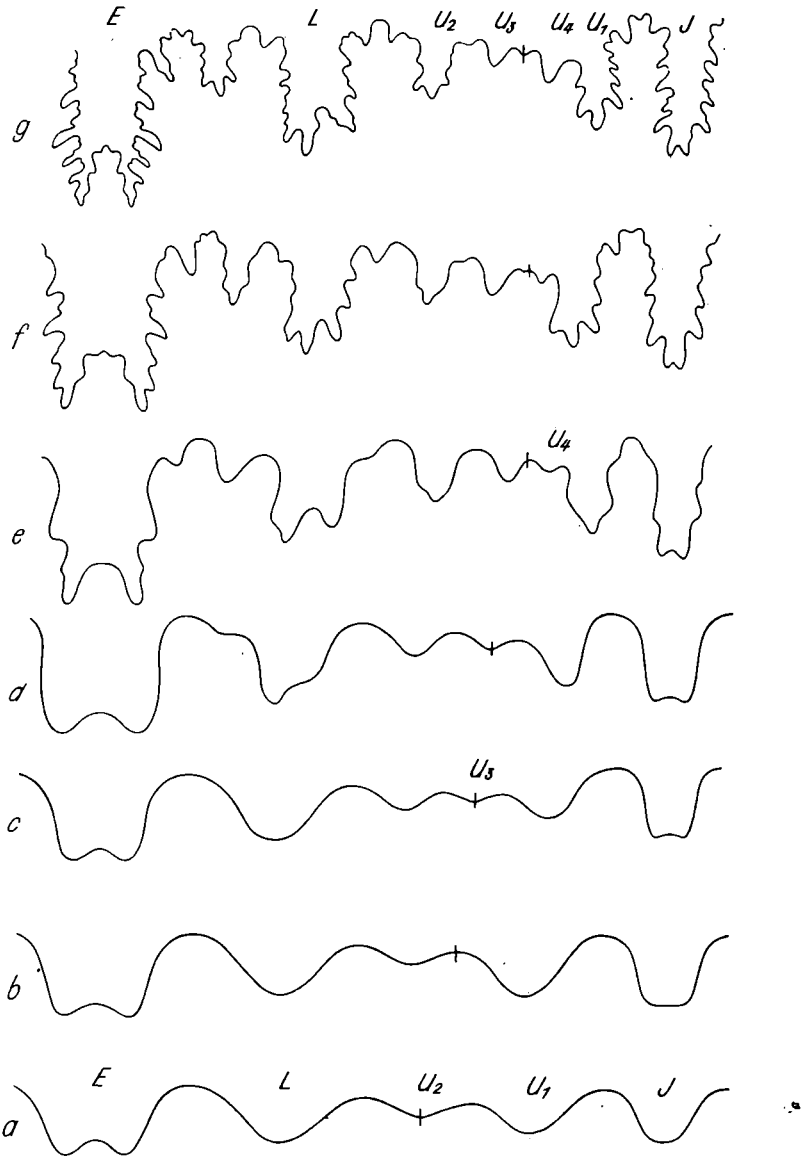

Abb. 291. *Garantiana* (*Subgarantiana* = ? *Hlawiceras*) *subgaranti* (WETZ.). Ob. Bajoc. (garantiana-Zone), Bethel bei Bielefeld. Tübingen Ce 1194/233. — f bei 3,7 mm, g bei 9,4 mm Wh.

Der Externlobus ist in Wirklichkeit tiefer als L, in seinem Basalabschnitt schmal, parallelwandig und lediglich oben etwas verbreitert.

Völlig abweichend ist der Bau und Entwicklungsgang der Lobenlinie bei einem anderen Exemplar, das auf Grund seiner Skulptur wohl nur als Vertreter von *Subgarantiana* angesprochen werden kann (Abb. 292 a–f). Hier wird im Stadium d ein Lobus U_n herausgestaltet, der nach seiner Anlage und weiteren Entwicklung völlig dem entspricht, was wir bei *Parkinsonia* kennengelernt haben. Ein weiterer Unterschied gegenüber der vorigen *Subgarantiana* besteht darin, daß der Internlobus trifid ist.

Nach den bisherigen Ausführungen hat es den Anschein, als ob innerhalb der Garantianen ein völliges Chaos hinsichtlich der Lobenlinie

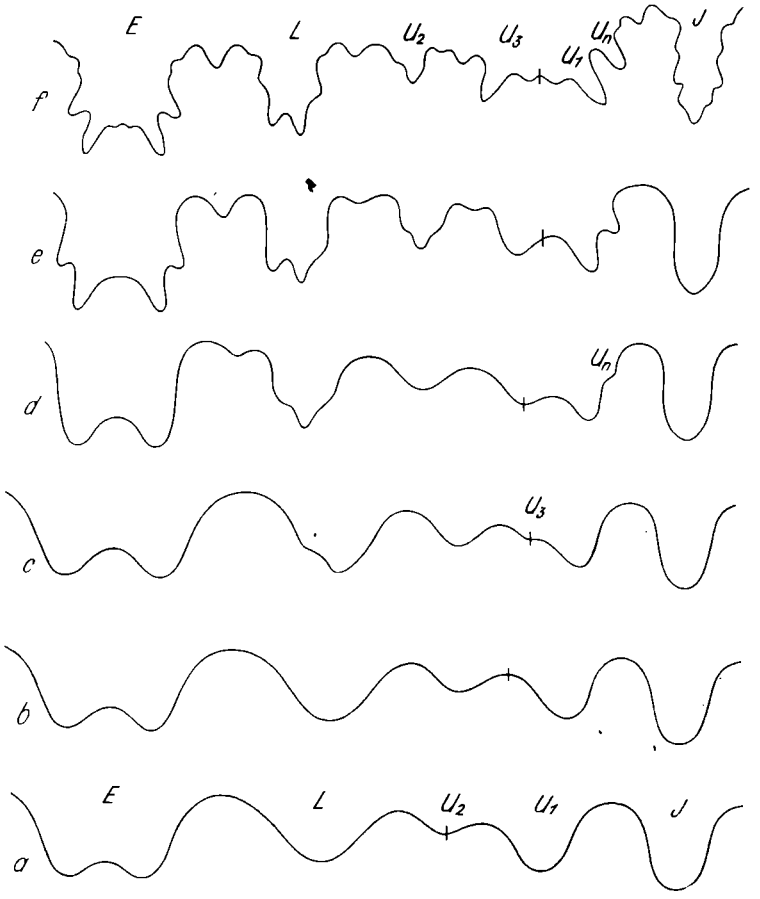

Abb. 292. *Garantiana* (*Subgarantiana* = ? *Hlawiceras*) sp. indet., juv. Ob. Bajoc., Harras. Tübingen Ce 1194/234. – f bei 2,8 mm Wh.

herrsche. Weder stimmen die Vertreter der einzelnen Untergattungen im Baustil der Lobenlinie überein, noch ist eine bestimmte Entwicklungsrichtung in ihrer stratigraphischen Abfolge sichtbar. Die Arten der jüngsten Untergattung *Subgarantiana* schließen sich in ihrer Sutur-Gestaltung teils eng an das Verhalten der ältesten *Orthogarantiana*-Formen an, teils an die Ausbildungsweise der unmittelbar vorausgehenden Stufe der *Garantiana* s. str. Es besteht also eine völlige Diskrepanz zwischen den Aussagen der Lobenlinie und der Gliederung in Untergattungen, zu der man auf Grund der Skulptur-Gestaltung gelangt ist.

Eine Auflösung dieses Widerspruchs scheint, wenigstens teilweise, dadurch gegeben, daß nach den Ausführungen von W. WETZEL (1954, S. 571ff., Stammbaumschema in Abb. 7) die bisher unterschiedenen Untergattungen keine monophyletisch auseinander hervorgegangenen Einheiten sind, sondern lediglich quer herausgeschnittene und vage begrenzte Skulpturstufen darstellen, die von zahlreichen selbständigen Entwicklungsreihen mehr oder weniger parallel durchlaufen werden. Es wäre dann vorstellbar, daß diese oder einige dieser Reihen je durch besondere Baustile der Lobenlinie gekennzeichnet seien. So mag etwa eine Reihe mit parkinsoniider Gestaltung der Innensutur von der *G.* (*Orthogarantiana*) *schroederi*-Gruppe über „*Baculatoceras*" *baculatum* aus der *G.* (*Garantiana*)-Stufe zu gewissen *Subgarantiana*-Arten führen, von denen wir soeben ein leider artlich nicht sicher bestimmbares Beispiel kennengelernt haben. Daneben könnten andere Reihen oder kurze Seitenzweige verlaufen, in denen ± konstant abweichende Merkmals-Kombinationen auftreten, etwa Fehlen von U_n und zweispitziger I, wie bei *G.* (*Orthogarantiana*) cf. *inflata* BTZ. und *G.* (*Subgarantiana*) *subgaranti* WETZ.

Das würde also bedeuten, daß eine eigentliche systematische Bewältigung der Garantianen noch nicht gelungen ist. Es müßte versucht werden, mit Hilfe feinstratigraphischer Aufsammlungen und sehr subtiler morphologischer Untersuchungen die einzelnen Entwicklungsreihen klar herauszuarbeiten, wie das von W. WETZEL begonnen wurde, und diese dann auf die Gestaltungspläne der Lobenlinie zu überprüfen. Vorläufig wird man sich mit der bestehenden Gliederung zufrieden geben, dabei aber im Auge behalten müssen, daß die Aufeinanderfolge der Untergattungen in ihrer heutigen Begrenzung keine wirkliche phylogenetische Entwicklung widerspiegelt.

Diese Annahme würde aber lediglich darauf schließen lassen, daß wahrscheinlich eine größere Ordnung herrscht, als es zunächst den Anschein hat. Es bleibt indes als primärer Tatbestand, daß bei den Garan-

tianen eine sonst ganz ungewöhnliche Labilität im Gepräge der Lobenlinie vorliegt, die auf eine starke Unruhe im Entwicklungsprozeß hindeutet.

Als Stammform der Garantianen wird, wenigstens von einem Teil der damit befaßten Forscher, die Gattung *Strenoceras* angesehen. Das entspricht der alten Auffassung BUCKMANS (1898, Tab. II neben S. 451), der

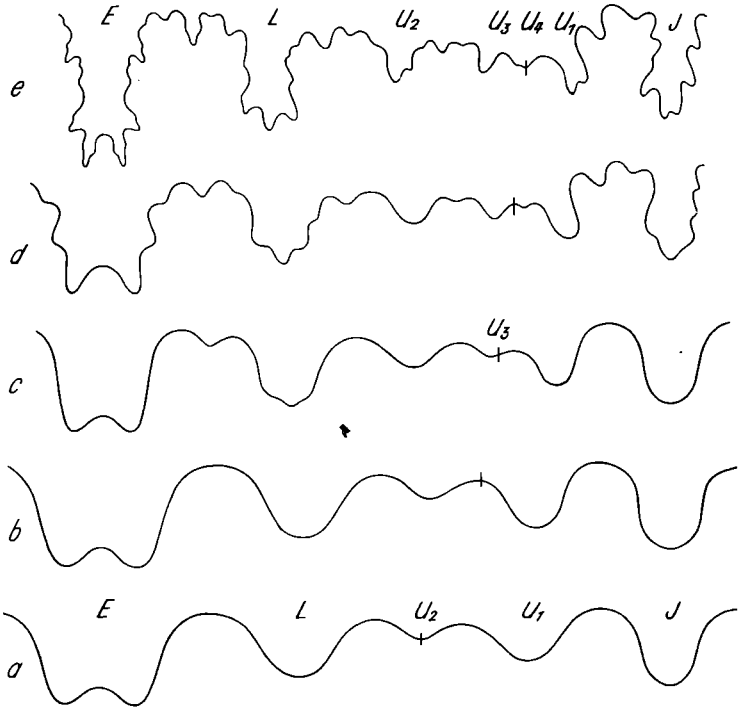

Abb. 293. *Strenoceras subfurcatum oolithicum* (QU.). Ob. Bajoc. (subfurcatum-Zone), Osterfeld bei Goslar. Tübingen Ce 1194/235. — d bei 2 mm, e bei 5,8 mm Wh.

von *Strenoceras* einerseits *Garantiana*, andererseits die Spiroceratidae ableitete. In einer früheren Untersuchung hatte ich (1953, S. 120, Abb. 1, S. 122) bereits die Entwicklung der Lobenlinie von *Strenoceras subfurcatum* (ZIET.) dargestellt.

Hier wird in Abb. 293a—e die Sutur-Entfaltung von *Str. subfurcatum oolithicum* (QU.) vorgelegt, die in nahezu allen Einzelheiten mit den früheren Befunden übereinstimmt. Als bezeichnend ist insbesondere anzusehen, daß die innere Lobenlinie undifferenziert bleibt und in ihr weder ein Lobus U_n angelegt, noch U_1 aufgespalten wird. Der Lobus U_1 ist an seiner Basis schwach bifid (e) bzw. bei *subfurcatum* etwas asym-

metrisch trifid zerschlitzt. Ein Unterschied tritt uns in der Gestaltung des Innenlobus entgegen, der bei *subfurcatum* einspitzig, bei *oolithicum* im Alter (e) aber zweispitzig endet. In ihrem Baustil ähnelt diese Lobenlinie von *Strenoceras* weitgehend der von *Garantiana* (*Subgarantiana*) *subgaranti* (vgl. Abb. 291); sie ist jedoch erheblich schwächer zerschlitzt, wie sich aus einem Vergleich von Abb. 291f (*subgaranti* bei 3,7 mm Windungshöhe) mit Abb. 293e (*oolithicum* bei 5,8 mm Wh.) ergibt.

Von J. H. CALLOMON (1963, S. 37) wurde *Strenoceras* als sexuelle Kleinform von *Garantiana* gedeutet. Man müßte das jetzt unter Berücksichtigung der Lobenlinie dahin einschränken, daß es die ohrentragende Kleinform gewisser *Garantiana*-Formen sein könnte. Allerdings ist der zeitliche Abstand zwischen *Strenoceras* und den betreffenden *Subgarantiana*-Arten wohl recht groß.

Grundsätzliche Übereinstimmung im Bau zeigt die Lobenlinie, die H. OCHOTERENA (1963, Abb. 2, S. 11) jüngst von seiner neuen Gattung *Parastrenoceras* wiedergegeben hat. Hier ist ebenfalls der Internlobus an seiner Basis zweispitzig, ein Merkmal, das in der gesamten *Parkinsonia*-Gruppe verbreitet zu sein scheint. Nach OCHOTERENA (1963, S. 19) gehört zu *Parastrenoceras* auch *Ammonites caumonti* D'ORB., den WESTERMANN (1956a, S. 267) zu seiner Gattung *Infragarantiana* rechnete.

Als weitere kleinwüchsige Gattung mit Seitenohren bleibt uns noch *Pseudogarantiana* BENTZ zu besprechen, die W. WETZEL (1954, Abb. 7. S. 572) als einen unmittelbaren Deszendenten von *Strenoceras*, H. MAKOWSKI (1963, S. 30—33) als männliche Form von *Garantiana* auffaßte. Mir liegt ein wohlerhaltenes Exemplar vor, das bei etwa 25 mm Durchmesser ausgewachsen ist, wie die voll ausgebildeten Seitenohren und die gedrängten letzten Lobenlinien anzeigen.

Die Entwicklung der Lobenlinie ist in Abb. 294a—h wiedergegeben. Sie erinnert an diejenige, die wir von *Garantiana* (*Orthogarantiana*) *schroederi* kennengelernt haben (vgl. Abb. 288). Das Stadium 294f zeigt in sehr tiefer Lage am „Ventralabfall" des Innensattels, etwas oberhalb der Basis von U_1 eine kleine Eindellung, die entweder als tief herabgesunkener Lobus U_n gedeutet werden kann oder aber auch als Spaltprodukt des Lobus U_1, der durch einen schräg gestellten flachen Sattel eine Zweiteilung erfahren hätte. Der äußere Anschein spricht mehr für die letztere Deutung, also für ein Verhalten nach perisphinctoidem Muster, aber eine objektiv begründbare Entscheidung läßt sich nicht fällen. Im übrigen haben wir hier (e) eine ähnliche interne Anlage von U_3, wie wir sie bei *Garantiana* s. str. beobachtet hatten. Eine ungewöhnliche Gestaltung zeigt die erste Lobenlinie, die auf der Prosutur reitet (a).

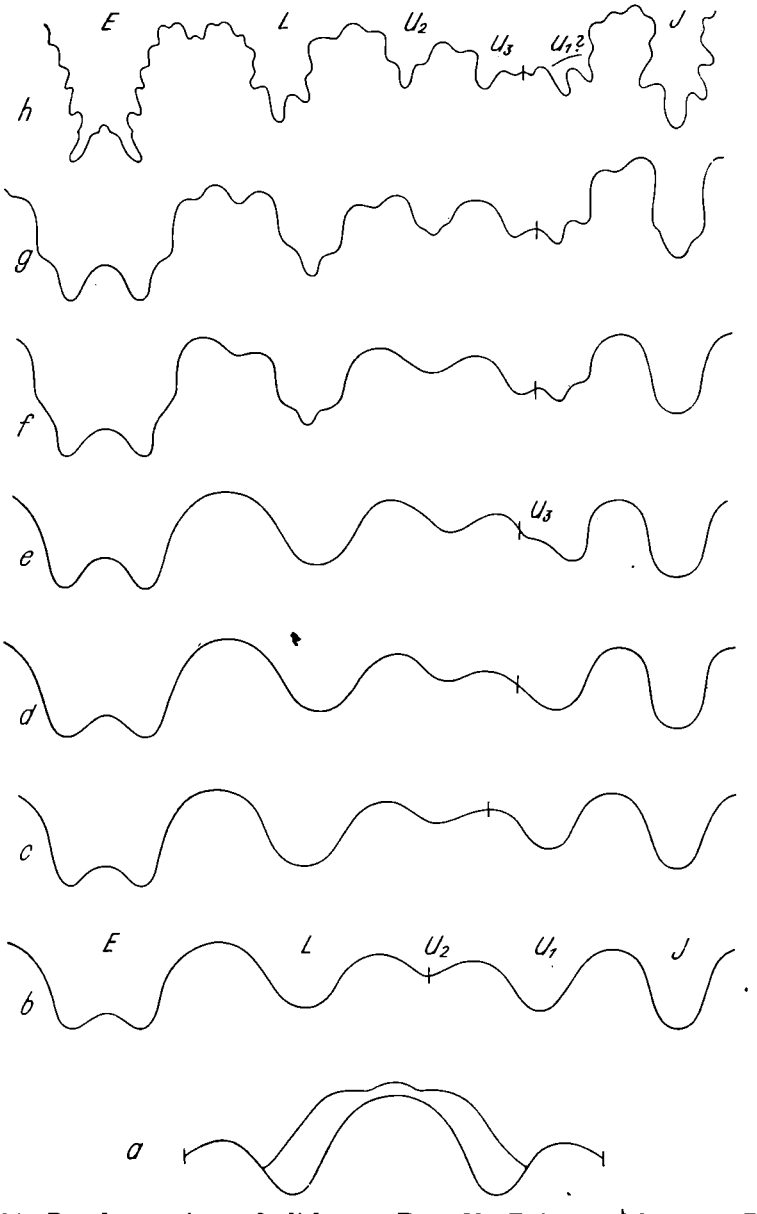

Abb. 294. *Pseudogarantiana* cf. *dichotoma* Btz. Ob. Bajoc. (subfurcatum-Zone), Goslar. Tübingen Ce 1194/236. – h bei 4 mm Wh.

Beachtenswert ist der sehr schmale, dachförmige Mediansattel im gleichfalls sehr schmalen Externlobus (h). Dieses auch bei *Strenoceras* und *Orthogarantiana* anzutreffende Merkmal erinnert an die ähnliche Ausbildungsweise bei *Tmetoceras* (vgl. diese „Studien," Abb. 180, S. 296). Doch ist darin und ebenso in der übereinstimmenden externen Rippen-Unterbrechung nur eine Konvergenz zu sehen. Die von L. ROLLIER (1911, S. 286) ausgesprochene und auch von A. BENTZ (1925, S. 137) erwogene Vorstellung eines phylogenetischen Zusammenhanges von *Strenoceras* und *Garantiana* mit *Tmetoceras* läßt sich wohl ernstlich nicht aufrecht erhalten.

*

Die Lobenlinie von *Parkinsonia* erschien uns eindeutig stephanocerat, und wir waren überzeugt von einer mittel- oder unmittelbaren Herkunft der Parkinsonien aus dem Kreise der Stephanoceratidae. *Strenoceras* und die Garantianen aber unterstützen dieses vorläufig gewonnene Bild nicht, sondern tragen im Gegenteil starke Verwirrung hinein. Zu einem Verständnis der bestehenden Diskrepanzen bieten sich zwei Möglichkeiten an: 1. *Strenoceras* und die Garantianen gehören nicht in die Vorfahrenreihe der *Parkinsonia*-Gruppe, aus der zahlreiche Autoren sie ja auch tatsächlich ausgeschlossen haben, wie neuerdings H. MAKOWSKI (1963, S. 64), der *Garantiana* und *Parkinsonia* lediglich für zwei in der Skulptur weitgehend konvergente Formen hält. 2. Die Entwicklung verläuft in mehreren Haupt- und Nebenlinien mit je verschiedenem Verhalten, die wir noch nicht zureichend überblicken, für die aber bei den Garantianen deutliche Hinweise vorliegen. Die Gruppe der Parkinsoniidae hat sich wegen der morphologischen Mehrdeutigkeit ihrer Gehäuse bisher einer befriedigenden Einordnung widersetzt, und so ist es vielleicht auch kein Zufall, daß die sonst so zuverlässige Lobenlinie hier ebenfalls versagt und zu keiner klaren Konzeption führt.

Zu der ersten Lösung unserer Alternative, nämlich *Strenoceras* und *Garantiana* aus den Parkinsoniidae auszuscheiden, kann ich mich nicht entschließen. Die Befunde der Lobenlinie sind nicht eindeutig genug, um einen solchen Schritt zu erzwingen und gegen den Augenschein verwandtschaftlicher Beziehungen zu verfahren, die uns durch die Gehäuse-Morphologie nahegelegt werden. Auch den zweispitzigen Innenlobus, der sich bei Vertretern aller Gattungen findet, möchte ich im Sinne eines natürlichen Zusammenhanges bewerten.

Es kommt noch etwas weiteres hinzu: *Parkinsonia* besitzt, ebenso wie *Normannites*, *Kepplerites* und *Kosmoceras*, einen Praestriaptychus, der,

die Folgerungen aus der Sutur-Entwicklung stützend, für eine Zugehörigkeit von *Parkinsonia* zu den Stephanocerataceae sprechen könnte. Der gleiche Praestriaptychus wurde von W. WETZEL (1954, S. 552—553) auch für *Garantiana* nachgewiesen.

Wir schließen also vorläufig *Strenoceras* und *Garantiana* in die Parkinsoniidae ein, obwohl freimütig zugegeben werden muß, daß die Lobenlinie einstweilen keine Stütze dafür und für die etwaigen Entwicklungsrichtungen liefert. Eine Aufteilung der Parkinsoniidae in zwei Unterfamilien: Pseudocosmoceratinae (mit *Pseudocosmoceras* und *Hemigarantia*) und Parkinsoniinae (alle übrigen Gattungen umfassend), wie N. T. SASONOV (1960, S. 147) sie vorschlug, ist undurchführbar. Die Vertreter der ersten Unterfamilie wären durch eine flache Ventralseite ausgezeichnet, an deren Flanken kleine Knötchen liegen. Das gilt ebenso aber auch für *Strenoceras* und *Garantiana*. Die Besonderheit von *Hemigarantia* beruht vielmehr darin, daß zwischen der „ventralen" und der lateralen noch eine zusätzliche dritte Knotenreihe auftritt.

Wenn wir *Strenoceras* zu den Parkinsoniidae rechnen, dann müssen wir hier die Spiroceratidae und die übrigen heteromorphen Dogger-Ammoniten mit ausgerolltem bzw. stabförmigem Gehäuse anschließen. ARKELL (1950, S. 359, Fußn. 4) hatte früher einmal die Vermutung geäußert, daß *Strenoceras* ein eingerollter Abkömmling der Spiroceratidae sein könnte, die er ihrerseits zu den Lytoceratina stellte. Er ist später nicht mehr auf diese zweifellos unhaltbare Vorstellung zurückgekommen. Ihm ist jedoch E. BASSE (1952, S. 607) gefolgt, die *Strenoceras* bei den Spiroceratidae eingliederte und diese mit ARKELL zu den Lytoceratina rechnete. Auch das zeigt wieder die ganze Ratlosigkeit, mit der man der *Strenoceras*-Frage gegenübersteht.

n) Spiroceratidae

Wir haben keine Veranlassung, uns hier eingehend mit dieser Familie zu befassen. Sie wurde bereits in der I. Lieferung dieser „Studien" (1961, S. 92—97) besprochen, und zwar im Zusammenhang mit den Lytoceratina, zu denen ARKELL sie im „Treatise" gestellt hatte. Es wurde gezeigt, daß sie nicht dorthin gehören und daß die von ARKELL aufgestellte Superfamilie Spiroceratacea hinfällig ist.

Den sehr eigentümlichen Entwicklungsablauf der Lobenlinie von *Spiroceras* QU. konnte ich 1951 (S. 30; Abb. 17, S. 24) aufklären. Er besteht darin, daß die Loben U_1 und L weitgehend rückgebildet werden und sich in der Alterslobenlinie kaum deutlich von Inzisionen unterscheiden,

während U_2 aus unscheinbarer Anlage zu einem umfangreichen, geradezu hypertrophen Loben-Element ausgestaltet wird, das früher wegen seiner Größe fälschlich als Laterallobus angesprochen wurde. In Abb. 45 (S. 92) unserer „Studien" findet man diesen Entwicklungsgang der Lobenlinie wiedergegeben.

G. WESTERMANN (1956a, S. 273) hat gezeigt, daß die Ableitung der *Spiroceras*-Lobenlinie von der bei *Strenoceras* keine Schwierigkeiten bereitet, daß sie im Gegenteil aus statischen Gründen der Septen- bzw. Gehäuse-Abstützung bei den ausgerollten Formen geradezu in dieser Art

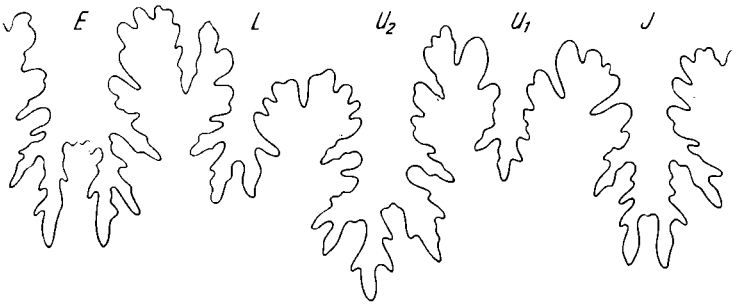

Abb. 295. *Apsorroceras baculatum* (QU.). Ob. Bajoc., Eningen (Feuersee). Orig. QUENSTEDT 1886, Taf. 70, Fig. 13. Tübingen Ce 5/70/13. Aus SCHINDEWOLF 1963, Abb. 14, S. 142. – Lobenlinie bei 10 mm Röhren-Durchmesser.

als günstigste Lösung zu erwarten ist. In einer inzwischen erschienenen Arbeit (1963, S. 131–132) bin ich etwas näher auf diesen Gesichtspunkt eingegangen. Umgekehrt läßt sich aber die *Strenoceras*-Sutur gewiß nicht aus der eigenartig differenzierten von *Spiroceras* herleiten. Der Hauptgrund für ARKELLS abseitige Vorstellung lag wohl darin, daß mit *Arcuceras* bereits im Lias ein Vertreter der Spirocerataceae vorzuliegen schien. Dieser Irrtum ist inzwischen aufgeklärt worden.

In der gleichen Abhandlung aus dem Jahre 1963 habe ich auch die übrigen Gattungen der Spiroceratidae besprochen. Es sind das außer *Spiroceras* die Genera *Apsorroceras* HYATT, *Parapatoceras* SPATH, *Metapatoceras* SCHDWF. und vielleicht auch *Sulcohamites* WETZ. Lobenlinien aller dieser Formen wurden dort abgebildet; es kann darauf verwiesen werden. Hier geben wir zum Vergleich in Abb. 295 lediglich die Sutur von *Apsorroceras* wieder, die der von *Strenoceras* durch den noch wohlentwickelten U_1, die kräftige Zerschlitzung und den zweispitzigen „Internlobus" verhältnismäßig am nächsten steht. *Parapatoceras* zeigt ebenfalls einen bifiden „Innenlobus", wie er bei einigen Strenoceraten entwickelt ist.

o) Acuariceratidae

Auch über diese Familie wurde in unseren „Studien" (1961, S. 96–97) bereits gesprochen. Die familientypische Gattung *Acuariceras* SPATH ist durch eine völlig unzerschlitzte, goniatitische Lobenlinie ausgezeichnet (vgl. 1961, Abb. 47, S. 96). Ferner ist sie auch in der Zahl der Loben noch weiter über die Rückbildungsstufe von *Spiroceras* hinaus reduziert. Zwischen I und E sind nur noch zwei Loben vorhanden: ein tiefer, umfangreicher U_2 und ein stark verkümmerter L.

Inzwischen konnte ich (1963, S. 127) noch eine zweite Gattung, *Paracuariceras*, hinzufügen, die sich von *Acuariceras* dadurch unterscheidet, daß in den Altersstadien wenigstens die Sättel noch eine schwache Zerschlitzung erwerben. Die Entwicklung der Lobenlinie ist recht aufschlußreich; daher wird sie hier in Abb. 296a–f wiedergegeben.

Das Frühstadium von a entspricht in der Zahl und Anordnung der Loben-Elemente vollkommen der Primärsutur von *Spiroceras* und aller anderen Jura-Ammoniten. Verschieden ist lediglich die Flachheit von U_1, der sonst tiefer als der Lobus U_2 zu sein pflegt. In einer der nächsten Lobenlinien (b) hat U_1 sich noch weiter verflacht, U_2 dagegen vertieft, so daß er jetzt weiter zurückgreift als L. Unmittelbar danach (c) verschwindet die flache Delle des U_1 vollständig; ein breiter Sattel wölbt sich nunmehr zwischen U_2 und I. Diese Ausbildungsweise wird in einer ganzen Serie anschließender Lobenlinien beibehalten. Dann setzt eine Zerschlitzung der Sättel ein, beginnend mit dem Internsattel (d), aber schon in der nächsten Lobenlinie (e) auch auf die übrigen Sättel übergreifend. Im Endstadium (f) hat die Zerschlitzung sich etwas verstärkt; Extern- und Internsattel lassen eine trifide Ausgestaltung erkennen.

Die Größen-Proportionen der Loben in den letzten Suturen (f) haben eine Verschiebung gegenüber den früheren Entwicklungsstadien erfahren. Am tiefsten ist jetzt der Lobus U_2, der weiter zurückgreift als E und I. Der Laterallobus, der in a tiefer als U_2 war, erreicht jetzt nur noch die halbe Länge dieses Umbilikallobus. Der Lobus U_1 aber ist gänzlich reduziert. Er ist nicht in einer der kleinen Zacken des Internsattels zu suchen; denn sein ursprünglich noch sichtbares Rudiment wird völlig rückgebildet, und erst in einer wesentlich späteren Entwicklungsstufe erscheint als neues, davon unabhängiges Element die erste Inzision.

Der Gestaltungsplan der Lobenlinie von *Acuariceras* und *Paracuariceras* liegt also auf der gleichen Linie wie bei der *Spiroceras*-Gruppe, geht aber durch die völlige Reduktion von U_1 noch um einen Schritt

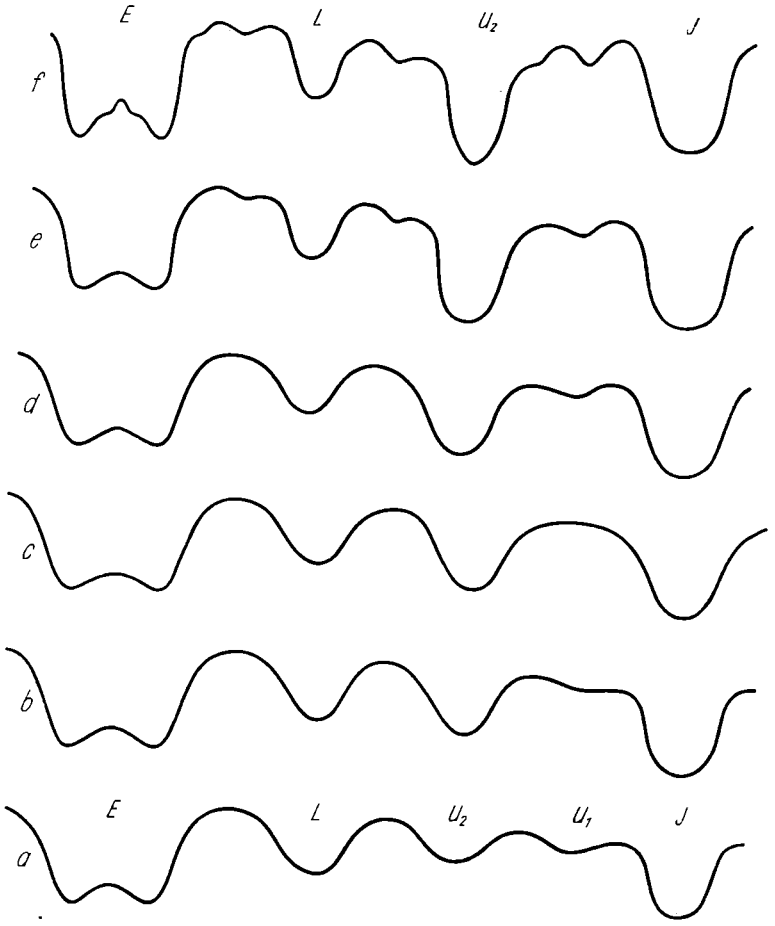

Abb. 296. *Paracuariceras incisum* SCHDWF. Mittl. Callov., Gammelshausen. Orig. QUENSTEDT 1851, Taf. 30, Fig. 4; 1856, Taf. 69, Fig. 19. Tübingen Ce 4/69/19. Aus SCHINDEWOLF 1963, Abb. 3, S. 129. — f bei 2 mm Röhren-Durchmesser.

weiter. Dennoch erscheint es nicht sicher, ob *Acuariceras* entsprechend der Annahme von L. F. SPATH (1933, S. 681) als Abkömmling von *Parapatoceras*, d. h. der Spiroceratidae, aufgefaßt werden kann. Der völlig verschiedene Typus der Skulptur spricht dagegen. Den Acuariceratidae fehlen die scharfen, kräftigen Rippen der Spiroceratidae, es fehlen ferner die Ventralfurche und die vier Knotenreihen. Statt dessen sind flache, wulstige Rippen entwickelt, die in einem breiten, nach vorn konvexen Bogen ununterbrochen über die „Externseite" verlaufen, auf den Flanken schräg nach hinten geneigt sind und auf der „Dorsalseite" einen nach vorn

konkaven Bogen beschreiben. Dazu treten tiefe Einschnürungen, die den Rippen parallel verlaufen und häufig in recht regelmäßigen Abständen angeordnet sind, sowie eine sehr flache „ventrale" Kiellinie, die seitlich von zwei seichten Furchen flankiert wird.

Während wir bei den Spiroceratidae wegen ihrer offensichtlich engen Beziehungen zu *Strenoceras* die Annahme einer direkten Herkunft von den Lytoceraten ablehnen mußten, halten wir sie hinsichtlich der Acuariceratidae nicht für völlig ausgeschlossen. Zugunsten dieser Vorstellung könnte die höchst überraschende Ähnlichkeit ins Feld geführt werden, die in der Gehäusegestalt, Skulptur und Elementzahl der Lobenlinie zwischen den Acuariceratiden und den stabförmigen Kreide-Heteromorphen (*Bochianites*, *Lechites*, *Baculites*) besteht. Auch hinsichtlich der unzerschlitzten, goniatitischen Loben scheint es eine Entsprechung in *Baculina* zu geben. Jene aberranten Kreide-Ammoniten werden aber wohl mit Recht als Abkömmlinge normal gestalteter Lytoceraten gedeutet.

Andererseits ist aber auch ein Zusammenhang der Acuariceratidae mit den Spiroceratidae durchaus denkbar. Die frühesten Gehäuse-Stadien von *Spiroceras*, *Strenoceras* usw. zeigen noch keine Ventralfurche, sondern schwache, etwas verwaschene Rippen, die ohne Unterbrechung über die Externseite hinwegsetzen. Vielleicht ist in solchen Jugendstadien ein Anknüpfungspunkt zu sehen, der auch durch ähnliche Frühstadien der Lobenlinie bei *Spiroceras* und *Paracuariceras* angezeigt sein könnte. Einstweilen möchte ich dieser weniger gewaltsamen phylogenetischen Deutung den Vorzug geben.

p) Morphoceratidae

Die Entwicklung der Lobenlinie von *Morphoceras multiforme* Ark. (= *Ammonites polymorphus* d'Orb. = *A. inflatus* Qu.) hatte ich früher (1953, Abb. 7, S. 124) bereits abgebildet. Um die Beobachtungen und ihre Deutung zu sichern, habe ich zahlreiche weitere Exemplare von *multiforme* und einer schlankeren (wegen der Kleinheit der Stücke artlich nicht exakt bestimmbaren) Form präpariert, alle mit dem gleichen Ergebnis, wie es seinerzeit dargestellt wurde.

Bei dem in Abb. 297a–f wiedergegebenen Stück fehlen die frühesten Stadien der Sutur-Entwicklung, doch ist in a mit besonderer Deutlichkeit zu erkennen, daß hoch auf dem Internsattel unmittelbar am „ventralen" Scheitelabfall ein neuer Lobus U_n zwischen U_1 und I angelegt wird. Er vertieft sich fortschreitend und erreicht in f eine beträchtliche Größe. Der Lobus U_3 ist in dem fortgeschrittenen Stadium a bereits vorhanden.

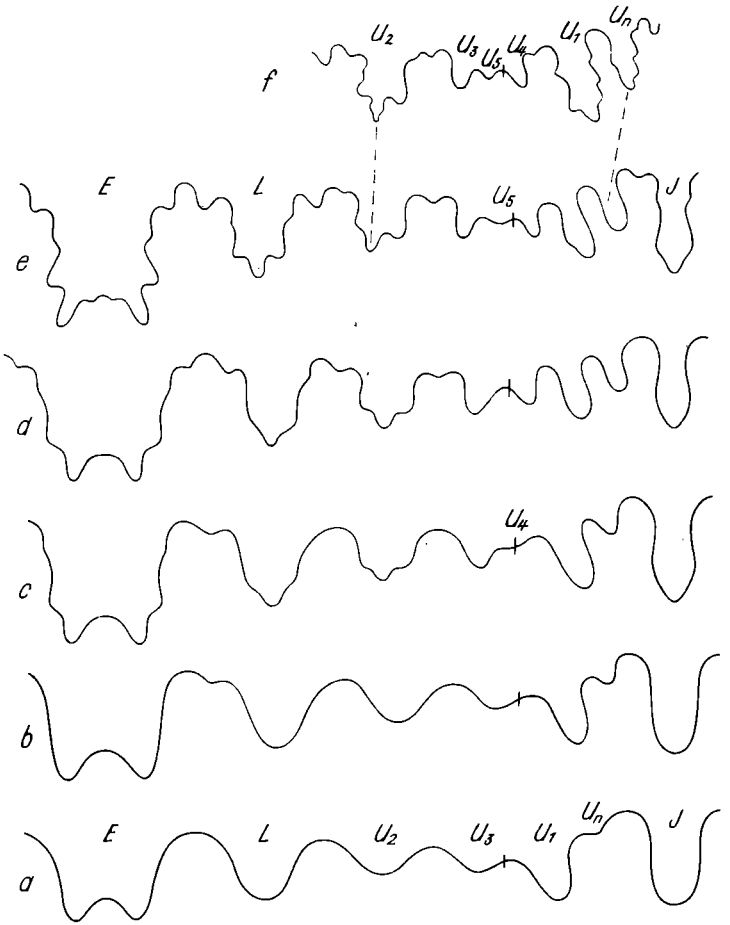

Abb. 297. *Morphoceras multiforme* Ark. Unt. Bathon., Dürnau. Tübingen Ce 1194/237. — e bei 2 mm, f bei 3 mm Wh.

In c kommt, auf der Naht angelegt, ein Lobus U_4 hinzu, der später (d–f) in die innere Lobenlinie aufgenommen wird, während ein weiterer Umbilikallobus (U_5) sich in e außen neben der Naht ausgliedert. Bei großen Exemplaren können bis zu acht Umbilikalloben auftreten, von denen U_4 und U_6 innen, U_5 und U_7 außen liegen, während U_8 von der Naht halbiert wird. Die Umbilikalloben entstehen also durch Sattelspaltung in alternierender Folge; es liegt kein Suturallobus vor, wie die symmetrische Gruppierung um die Naht vermuten lassen könnte.

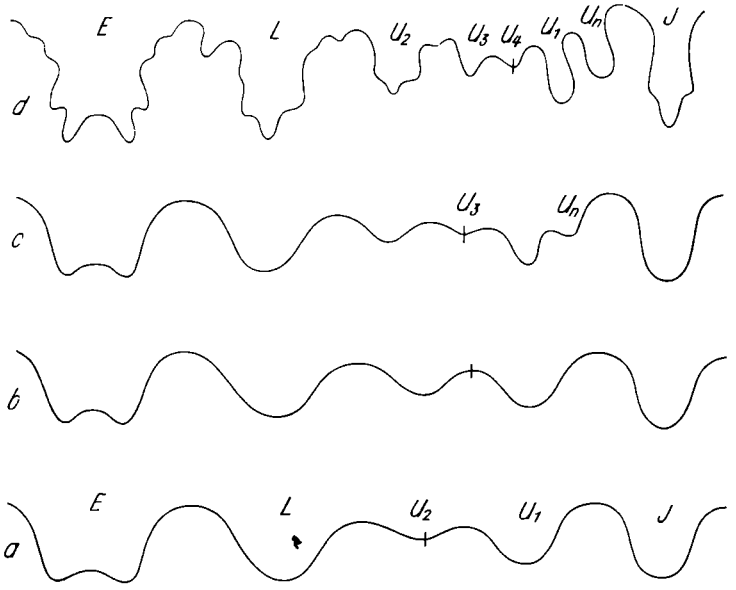

Abb. 298. *Morphoceras multiforme* ARK. Unt. Bathon., Dürnau. Tübingen Ce 1194/238. — d bei 1,4 mm Wh.

Bei einem anderen Exemplar sind die frühen Jugendstadien erhalten, die bei allen *Morphoceras*-Arten dünnscheibenförmig, weitgenabelt, mit einander kaum umfassenden Windungen zu sein scheinen, wie auch schon W. WETZEL (1937, S. 130) bemerkte. Die ersten Entwicklungsstufen der Lobenlinie zeigen das allgemein bekannte Verhalten: U_2 zunächst auf der Naht gelegen (Abb. 298a) und dann (b) nach außen verlagert. In c ist außer dem auf der Naht angelegten Lobus U_3 noch der Lobus U_n hinzugekommen, der sich hier in verhältnismäßg tiefer Lage in den Internsattel einsenkt. Er erreicht in d eine ähnliche Tiefe und Stellung wie in Abb. 297d und e. An weiteren Umbilikalloben wird in d noch ein U_4 und in einem späteren, nicht mehr abgebildeten Stadium ein U_5 herausgebildet.

Völlig übereinstimmend vollzieht sich die Entwicklung der Lobenlinie bei *Ebrayiceras* (Abb. 299a—e), nach J. H. CALLOMON (1963, S. 37) der geschlechtlichen Kleinform von *Morphoceras*, wie früher bereits von H. DOUVILLÉ (1880) vermutet[1].

[1] Ferner gehört zu den Morphoceratidae auch die Gattung *Asphinctites* BUCKM., die ich in Übereinstimmung mit einigen anderen Autoren zunächst zu den Perisphinctaceae rechnete, bis die Sutur-Entfaltung mich das typische Verhalten von *Morphoceras* erkennen ließ. Eine Darstellung der Lobenlinie wird in Lief. V nachgetragen.

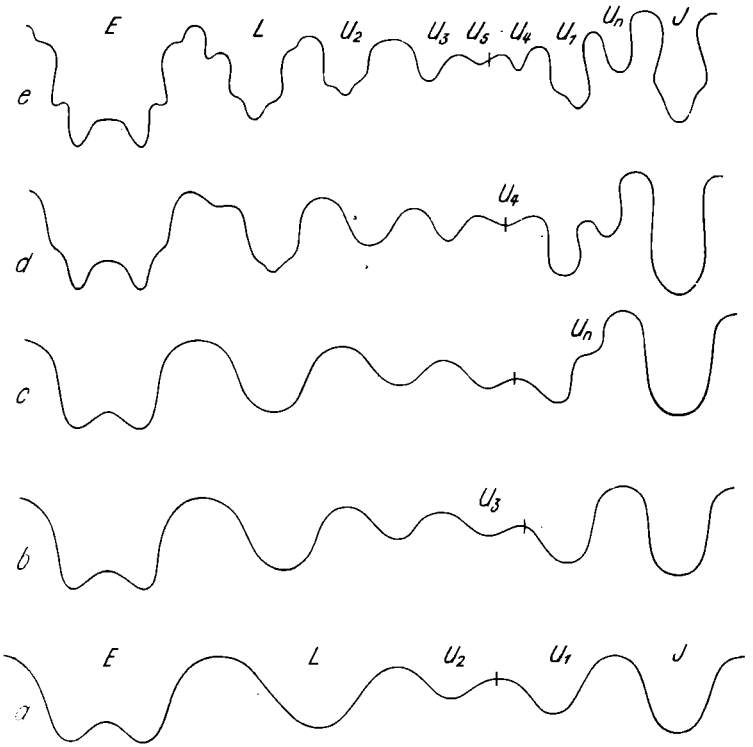

Abb. 299. *Ebrayiceras pseudoanceps* (EBRAY). Bathon., Fundort unbekannt. Tübingen Ce 1194/239. — e bei 1,4 mm Wh.

Die Morphoceratidae verkörpern mithin den gleichen Baustil in Sutur-Gestaltung und -Entfaltung wie die Parkinsoniidae bzw. insbesondere die Gattung *Parkinsonia*. Es liegt derselbe Modus vor, wie wir ihn bei den Stephanoceratidae kennengelernt haben, und das bildet für uns den Grund, die Morphoceratidae ebenso wie die Parkinsoniidae den Stephanocerataceae einzugliedern.

*

Bei den Reineckeiidae, der letzten in ihrer Stellung stark umstrittenen Familie, findet dagegen eine tiefliegende, basale Aufspaltung des Lobus U_1 statt[1], wie ich sie als bezeichnend für die Perispinctaceae ansehe. Ich verkenne nicht die von manchen Autoren hervorgehobenen

[1] Das scheint im Widerspruch zu stehen zu der Sutur-Entwicklung einer angeblichen *Reineckeia*, die ich früher (1957, Abb. 1, S. 436) wiedergegeben habe. Ich bin dabei einer Fehlbestimmung zum Opfer gefallen. Eine Nachprüfung ergab, daß das kleine Stück ein Jugendexemplar von *Polyplectites* darstellt.

morphologischen Ähnlichkeiten zwischen *Ebrayiceras* und *Reineckeia*; aber irgendwo muß schließlich einmal der Schnitt gelegt werden, soweit die Abtrennung der Perisphinctaceae überhaupt berechtigt ist.

Es mag sein, daß dieses Vorgehen allzu formalistisch erscheint. Wie früher bereits angedeutet, wäre es auch durchaus denkbar, daß der Lobus U_n, der bei *Ebrayiceras* und manchen Vertretern von *Morphoceras* bereits etwas weiter als sonst am Internsattel herabgeglitten ist, bei *Reineckeia* und anderen „Perisphincten" noch stärker absinken und das Bild eines gespaltenen U_1 lediglich vortäuschen würde. Die Verhältnisse wären dann erheblich komplizierter, als wir es aus denkökonomischen Gründen zunächst annehmen. Neben der echten, primären Aufspaltung des Lobus U_1, die an die typische Gestaltung von *Erycites* anknüpft, wäre mit einer Scheinspaltung zu rechnen, die durch den auf das Niveau von U_1 herabgesunkenen U_n erzeugt sein würde. Ich sehe einstweilen keine Möglichkeit, diese beiden etwa verwirklichten Prozesse mit Sicherheit zu unterscheiden und gegeneinander abzugrenzen.

Die Tatbestände lassen sich eindeutig beurteilen bei der großen geschlossenen Masse der Stephanocerataceae einerseits und der Perisphinctaceae andererseits. Gewisse Grenzfälle aber bieten Deutungs-Schwierigkeiten, und da kann einstweilen nur rein formal verfahren werden. Über die Morphoceratidae und die Reineckeiidae ist daher gewiß noch nicht das letzte Wort gesprochen.

q) Stammesgeschichtliche Schlußfolgerungen

Die Stephanocerataceae sind vor allen übrigen Ammonitenstämmen durch eine bemerkenswerte Sonderbildung der Lobenlinie ausgezeichnet: durch die Erwerbung eines neuen Umbilikallobus, der sich auf dem Sattel U_1/I anlegt und damit die sonst unverbrüchlich beibehaltene Anlagenfolge der Umbilikalloben durchbricht. Er erscheint später als die bei den Jura-Ammoniten bereits in der Primärsutur vorhandenen Umbilikalloben U_1 und U_2, bisweilen gleichzeitig mit oder gar erst nach der Anlage von U_3, entwickelt sich dann aber sehr schnell zu einem dominierenden Element der inneren Lobenlinie.

Früher glaubte ich diesen Lobus als einen in seiner Anlage verzögerten U_1 deuten zu sollen, dem er nach seinem Verhalten und seiner Stellung im Gesamtplan der Lobenlinie zu entsprechen schien. Aus den in Kap. 5 a) und b) dargelegten Gründen wird er heute richtiger als ein neuer, selbständiger Lobus U_n bezeichnet, der bei den übrigen Ammoniten kein Gegenstück besitzt.

Ich stehe nicht an, diesen besonderen Bildungsmodus der Lobenlinie für das wichtigste diagnostische Kriterium der Stephanocerataceae zu halten. Mit seiner Hilfe lassen die Stephanoceraten sich scharf und durchgreifend von den Nachbarstämmen, den Hammatoceraten und den Perisphincten, unterscheiden, während Gehäusegestalt und Skulptur keine zuverlässigen differentialdiagnostischen Kennzeichen geliefert haben.

Wir setzen also den Beginn des Stammes der Stephanocerataceae mit dem ersten Erscheinen des Lobus U_n an, und dieses Ereignis läßt sich im Mittl. Bajoc. zugleich bei den Otoitidae, Sphaeroceratidae und Stephanoceratidae feststellen. Die Grenzziehung auf Grund der Lobenlinie fällt also erfreulicherweise vollkommen mit der bisherigen gehäuse-morphologischen Abgrenzung zusammen. Sonst aber ergeben sich mancherlei Abweichungen von dem Schema, das ARKELL unter bewußter Ablehnung der Lobenlinie von den systematischen und phylogenetischen Zusammenhängen der Stephanoceraten im „Treatise" entworfen hat.

Der einzige Autor, der nach mir den Bau der Lobenlinie bzw. des Septums konsequent berücksichtigte und auswertete, ist G. WESTERMANN. In verschiedenen Anläufen (1954; 1956a, b; 1958b; 1964a) suchte er die Systematik und Phylogenie der Stephanoceraten zu klären. Bei der Gleichheit der verwendeten Kriterien stimmen unsere Auffassungen, wie zu erwarten, weitgehend überein. Einige hier neu aufgedeckte Sachverhalte führen allerdings auch zu gewissen abweichenden Urteilen.

Das Bild, das eine vorrangige Berücksichtigung der Lobenlinie uns liefert, ist im Grunde sehr einfach; einige wenige große Entwicklungsstämme lassen sich klar herausschälen. Schon 1923 (S. 361) hatte ich unter den Stephanoceraten zwei Gruppen unterschieden: eine erste mit suspensiven Nahtloben und schräg gestelltem U_n (nach heutiger Ausdrucksweise), die Stephanoceratidae mit ihren Abkömmlingen umfassend, und eine andere, die Macrocephalitidae mit ihren Deszendenten, bei denen die Nahtloben nicht wesentlich herabhängen und U_n senkrecht gestellt ist. Diesen Unterschied hat im Prinzip auch G. WESTERMANN (1964a, S. 49) anerkannt, aber durch einen grundsätzlich verschiedenen Aufbau der Lobenlinie bzw. der Septen zu deuten gesucht. Nur im letzteren der beiden Fälle, bei seinem abullaten Septentypus, nimmt er einen selbständigen Lobus „U_3" an, der unserem U_n entspricht, während er bei der ersten Gruppe, bei *Normannites* und Verwandten mit „aplanulatem" Septum, den homologen Lobus U_n als Teilelement in seinen Lobus „U_1" einbezieht. Bei früherer Gelegenheit (S. 426) wurde dargelegt, weshalb ich dieser Interpretation nicht folgen kann.

Der Gegensatz zwischen den beiden Gruppen reduziert sich in Wirklichkeit auf einen geringfügigen quantitativen Unterschied: Beim abullaten Septum, d. h. bei den Reihen der Sphaeroceratidae, Macrocephalitidae usw., wird der Lobus U_n auf dem Scheitel des Sattels U_1/I bzw. an dessen „Dorsalabfall" angelegt. Er behält diese Stellung auf dem Scheitel des Internsattels bei und wird im Laufe der weiteren Entwicklung zu einem senkrecht stehenden umfangreichen Umbilikallobus ausgebaut, der gewöhnlich tiefer als U_1 ist.

Im aplanulaten Septum der Stephanoceratidae dagegen erfolgt die Anlage des gleichen Lobus U_n am „Ventralabfall" des Internsattels, so daß er von vornherein schräg zur Naht geneigt ist. Während der anschließenden ontogenetischen Entfaltung sinkt er häufig noch weiter an der Sattelflanke herab und wird dadurch noch schräger gestellt. Er bleibt stets kürzer als U_1, mit dem er sich zu einer scheinbar zusammengehörigen Lobengruppe verbinden kann. Im Verein mit den ebenfalls schräg herabhängenden äußeren Umbilikalloben ergibt sich so insgesamt das Bild eines suspensiven Nahtlobus.

Diese beiden nur graduell verschiedenen Ausbildungsweisen sind in Abb. 300c und d schematisch dargestellt. Dazu kommt ein weiterer, aber unabhängiger Unterschied in der Größen-Entwicklung des Lobus U_2 bei den beiden Gruppen, wie früher (S. 444, 470) bereits erwähnt wurde.

Neben den genannten gibt es einen dritten Gestaltungsmodus der Internsutur, den man, falls die Ableitung der Stephanocerataceae von den Hammatocerataceae richtig ist, geradezu erwarten muß und hätte voraussagen können. Zusätzlich zu der Anlage von U_n findet hier eine Aufspaltung des Lobus U_1 in zwei selbständige Teilloben statt (vgl. Abb. 300b). Dieses Verhalten ist ein Erbstück der Hammatoceraten (vgl. Abb. 300a) und erscheint uns recht wichtig als Beweis für den Zusammenhang der beiden Stämme. Es findet sich lediglich bei der kleinen Gruppe der Otoitidae, aber nicht mehr bei den Sphaeroceratidae (+ Macrocephalitidae) (Abb. 300c) und den Stephanoceratidae (Abb. 300d). Die Aufteilung und umfangreiche Ausgestaltung von U_1 ist offensichtlich alsbald rückgebildet worden, weil der neu erworbene Lobus U_n allein völlig ausreicht, den Raum der Innensutur auszufüllen und den betreffenden Septalabschnitt abzustützen. Es dürften hier zwei alternativ einander ersetzende Gestaltungsprinzipien vorliegen; denn die Perisphinctaceae (Abb. 300f), die keinen Lobus U_n erwerben, übernehmen den gespaltenen U_1 von den Hammatocerataceae und behalten ihn bei.

In einer vierten Gruppe der Stephanocerataceen, bei den Tulitidae und Pachyceratidae, die als Abkömmlinge der Sphaeroceratidae gelten dürfen,

findet ein noch weiterer Abbau der Innensutur statt: Der Lobus U_n, der sonst für alle Stephanoceraten so bezeichnend ist, wird bei ihnen nicht mehr ausgebildet (Abb. 300e). Das dadurch entstandene Defizit an Loben-Elementen findet einen Ausgleich durch größere Breite der Loben und Sättel, durch eine intensivere Zerschlitzung und teilweise auch durch echte Suturalloben-Bildung in U_3.

Wir gelangen damit zu einer Auffassung der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge, wie sie in Abb. 301 dargestellt ist. Dicht nebeneinander,

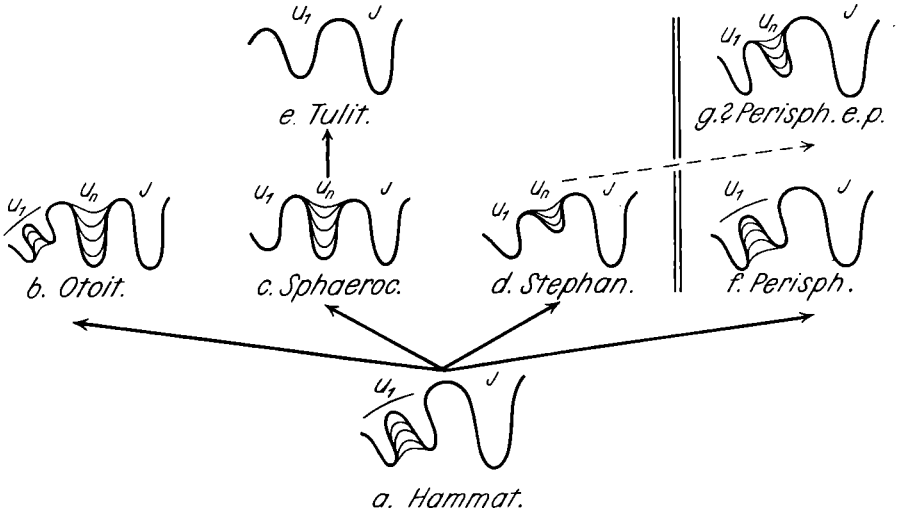

Abb. 300. Die Entwicklungsmodi der Lobenlinie bei den Stephanocerataceae und ihre Zusammenhänge, schematisch dargestellt. Die „Anwachslinien" sollen einerseits die Eintiefung des Lobus U_n, andererseits die Heraushebung des Trennsattels in dem zweigespaltenen Lobus U_1 veranschaulichen.

praktisch wohl aus der gleichen Wurzel der Hammatoceratidae entsprangen die drei Stämme der Otoitidae (Lobentypus Abb. 300b), der Sphaeroceratidae (Typus c) und der Stephanoceratidae (Typus d). Die Sphaeroceratidae sind hier erweitert um *Docidoceras*, das nach der Ausbildung der inneren Lobenlinie nicht zu den Otoitidae gehört, und um die *Cadomites-Polyplectites*-Gruppe, die sich dem Suturtyp der Sphaeroceratidae anschließt, aber von dem der Stephanoceratidae unterscheidet.

Westermann hat die Sphaeroceratidae als Subfamilie den Otoitidae unterstellt. Das ist an sich erwägenswert, aber doch wohl nicht zu befürworten, da die meist als selbständige Familien anerkannten Tulitidae

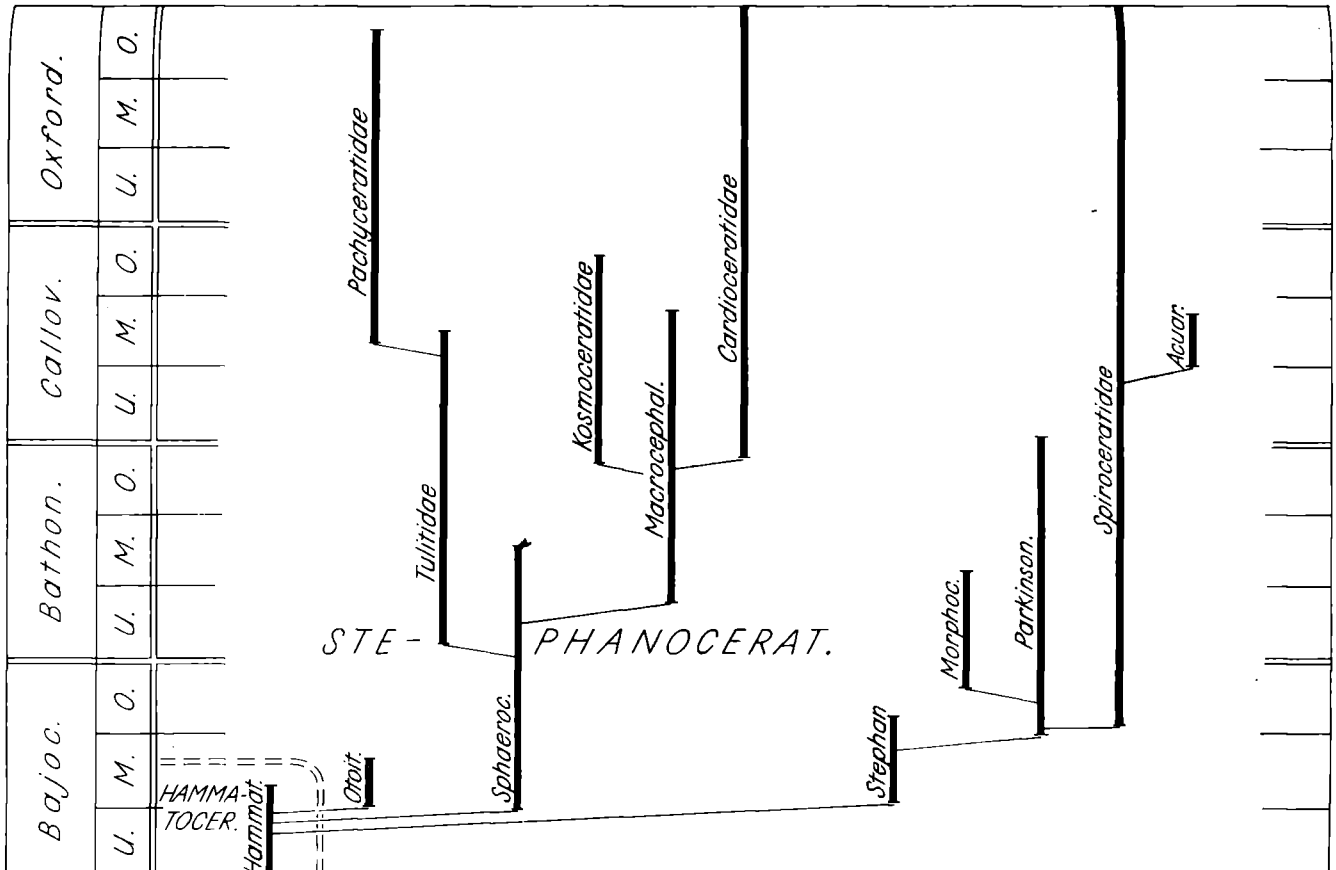

Abb. 301. Schematische Darstellung der vermuteten stammesgeschichtlichen Zusammenhänge zwischen den Familien der Stephanocerataceae.

und Pachyceratidae im Lichte der Lobenlinie den Sphaeroceratidae kaum ferner stehen, als es bei diesen gegenüber den Otoitidae der Fall ist. Für ganz unzweckmäßig halte ich die im „Osnovy paleontologii" vorgenommene Einbeziehung der Otoiten und Tuliten in die Familie Sphaeroceratidae, die auch nomenklatorisch anfechtbar ist.

Es erscheint möglich, daß die Sphaeroceratidae sich unmittelbar von den Otoitidae ableiten. Dem steht aber einstweilen das hohe Alter von *Docidoceras* entgegen, das nicht recht zu einer derartigen Entwicklungslinie paßt. Daher haben wir eine gleichzeitige und parallele Entfaltung der beiden Gestaltungsweisen angenommen. Ähnliches gilt für die Stephanoceratidae (einschließlich der Gattung *Normannites* bzw. der früheren Unterfamilie „Normannitinae" WESTERMANNS), deren Lobentypus ohne weiteres auf den der Sphaeroceratidae oder auch der Otoitidae zurückgeführt werden könnte, wenn das stratigraphische Auftreten eine Stütze für derartige Verknüpfungen bieten würde.

Die Tulitidae (einschließlich der „Oecoptychiidae") und Pachyceratidae wurden bereits als Regressionsformen der Sphaeroceratidae erwähnt. In den Entwicklungsstufen der Otoitidae, der Sphaeroceratidae und der Tulitidae wird also eine fortschreitende Tendenz zur Vereinfachung und Dedifferenzierung der Lobenlinie innerhalb der Stephanocerataceae sichtbar. Sie findet ihre Fortsetzung in den Pachyceratidae, bei denen – im Gegensatz zu den Tulitidae – eine Ausgestaltung und schließlich auch selbst die Anlage von U_3 unterbleibt. Eine andere regressive Entwicklungsrichtung liegt bei den Spiroceratidae und Acuariceratidae vor.

Entgegen CALLOMON leiten wir die Kosmoceratidae und Cardioceratidae nach wie vor, solange die in Aussicht gestellten neuen Bearbeitungen noch nicht erschienen sind, von den Macrocephalitidae ab. Ich wüßte nicht, wo man sie sonst anknüpfen sollte. Eine Verbindung mit den Stephanoceratidae ist aus morphologischen und stratigraphischen Gründen gleichermaßen höchst unwahrscheinlich. Allenfalls könnte bei den Cardioceratidae an eine Herkunft von den Sphaeroceratidae gedacht werden.

Die Stephanoceratidae aber bilden nach unserer Auffassung die Wurzel der Parkinsoniidae und der Morphoceratidae, die man in neuerer Zeit vielfach zu den Perisphinctaceen gerechnet hat. Sie verkörpern den gleichen Stil einer mit schrägem U_n ausgestatteten Lobenlinie, wie er bei den Stephanoceratidae vorliegt. Es muß aber auch hier wiederholt werden, daß die Parkinsoniidae einstweilen noch große Schwierigkeiten bereiten und daß die Einheitlichkeit dieses Stammes bezweifelt werden kann.

Nicht klar deutbare Grenzfälle lassen es durchaus möglich erscheinen, daß von diesen Gruppen aus Übertritte zu den Perisphinctaceen stattgefunden haben. Das würde bedeuten, daß die Perisphincten nicht eine geschlossene Einheit von Hammatoceraten-Abkömmlingen mit übernommener Aufspaltung von U_1 darstellen, sondern daß sich darunter auch maskierte Formen befinden, bei denen die Zweiteilung von U_1 durch einen am Internsattel herabgeglittenen U_n nur vorgetäuscht wird. Diese Möglichkeit soll der gestrichelte Pfeil in unserer Abb. 300 zwischen d und g andeuten.

Von den Parkinsoniidae mit einstweiligem Einschluß von *Strenoceras* und *Garantiana* leiten wir die beiden heteromorphen Familien der Spiroceratidae und Acuariceratidae ab. Auffallend lang, angesichts der aberranten Gehäusegestalt, ist die Lebensdauer der Spiroceratidae. Aber wir haben keine Anzeichen dafür, daß sie etwa aus kurzlebigen Seitentrieben verschiedener Familien bestehen.

Die „Mayaitidae", von Westermann (1956a, S. 261–262) mit den Macrocephalitidae vereinigt, und die Thamboceratidae müssen hier außer Betracht bleiben, da ich über kein Material zu eigener Beurteilung verfüge.

*

Im vorstehenden haben wir die Anregungen wiedergegeben, die uns die Lobenlinie vermittelt. Sie sind kritisch zu überprüfen von denjenigen, die über größere Faunen und eine speziellere Kenntnis der Einzelformen verfügen. Ein Beispiel möge zeigen, wie das gemeint ist: Wir haben die Pachyceratidae von den Tulitidae abgeleitet, weil beide die gleiche Reduktion von U_n zeigen und weil es die einfachere, näherliegende Annahme ist, daß diese Rückbildung nur einmal stattgefunden hat. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, daß sie sich mehrfach, d. h. bei den Pachyceratidae von einer anderen Wurzel aus, ereignet haben könnte. Hier wären etwaige Korrekturen durch Spezialisten zu erwarten.

Wir wiesen ferner darauf hin, daß in den Jugendstadien mancher Tulitidae Parabelknoten und Einschnürungen auftreten, die an eine mögliche Verwandtschaft mit den Perisphincten denken lassen. Hinsichtlich der sekundär vereinfachten Innensutur aber stehen die Tulitidae den typischen Perisphincten ebensosehr als Fremdkörper gegenüber wie den typischen Stephanoceraten. Wir bevorzugen einstweilen eine Belassung bei den Stephanoceraten, da das der konventionellen Auffassung entspricht. Von ihr sind wir stets nur in solchen Fällen abgewichen, wo die Struktur der Lobenlinie das zwingend erfordert.