

## Die Lobenlinie im System der Ammonoidea

Von **Otto H. Schindewolf**, Tübingen

Mit 2 Abbildungen im Text

### I.

Im letzten Heft des *Geological Magazine* (Band 94, Nr. 3) findet sich ein Aufsatz von W. J. ARKELL, in dem er Arbeiten von G. WESTERMANN und mir einer ablehnenden Kritik unterzieht. Für Nachweis und Berichtigung mir unterlaufener Irrtümer bin ich jederzeit dankbar. In diesem Falle muß ich insbesondere darauf gefaßt sein, daß die früher von mir gezogenen Schlußfolgerungen dem heutigen Erfahrungsschatze nicht mehr voll standhalten, da die betreffenden Untersuchungen vor nunmehr 35 Jahren durchgeführt wurden. Sie gründeten sich also auf verhältnismäßig geringe persönliche Erfahrungen und verfügten nicht über den gewaltigen Kenntniszuwachs der letzten Jahrzehnte.

Von einem Autor, der fremden Befunden widerspricht, darf indessen wohl erwartet werden, daß er zunächst durch eigene Untersuchungen die beanstandete Methodik überprüft und sie dann mit triftigen und logischen Argumenten widerlegt. Diese Voraussetzungen erscheinen mir hier nicht erfüllt; einige Worte der Klarstellung dürften daher am Platze sein. Im übrigen werden von der Gegenseite, die eine Berücksichtigung aller äußerlich nicht sichtbaren Merkmale für die Taxonomie der Ammonoiten ablehnt, mit ermüdender Eintönigkeit immer wieder die gleichen unzutreffenden Einwände aufgetischt, so daß ihnen der eigene Standpunkt anscheinend nicht oft genug gegenübergestellt werden kann.

### II.

„Obscure parts“ sind für ARKELL die Lobenlinien der frühesten Jugendstadien, der an der Dorsalseite verdeckte Innenlobus und die meist verborgenen Septalflächen, die WESTERMANN neuerdings einzusetzen sucht. Ihnen darf keine Bedeutung beigelegt werden, weil zu ihrer Aufdeckung sämtliche Museumssammlungen zerstört werden müßten! Dieser rhetorischen Behauptung habe ich in meinen entwicklungsgeschichtlichen Studien über Cephalopoden und Korallen mehrfach widersprochen. Es genügt selbstverständlich ein einziges Exemplar, um grundsätzlich für eine Art oder Gattung die gesuchten Verhältnisse klarzustellen und ihre taxonomische bzw. phylogenetische Stellung zu fixieren. Die Art- oder Gattungsbestimmung selbst aber beruht auf anderen Merkmalen; dazu ist keine Zerstörung weiterer Exemplare notwendig. Ich lade Herrn ARKELL zu einem gelegentlichen Besuch unserer Tübinger Sammlungen ein. Er wird sich dann überzeugen können, daß wir noch über eine Riesenzahl intakter

Ammoniten verfügen, obwohl bei uns in den letzten Jahren zahlreiche Untersuchungen über den Entwicklungsgang der Lobenlinie durchgeführt werden sind.

Gleich L. F. SPATH (1931, S. 280, 397) ist ARKELL der Meinung, daß die von mir für grundlegend gehaltenen Unterschiede in der Frühentwicklung der Lobenlinie „unimportant and variable features“, Ausdruck belangloser jugendlicher Plastizität seien. Er spricht gering-schätzig von der „development of some of the minute folds of the umbilical lobe“ und vergißt dabei anscheinend, daß es sich bei diesen Falten doch immerhin um die Anlagen und die verschiedenen Anlagefolgen der Loben handelt, die er auf seinen ausgewachsenen Ammoniten betrachtet. Bleibt diesen Autoren bei ihrer vorgefaßten Ablehnung völlig verborgen, daß sie dabei alle Embryologie und vergleichende Entwicklungsgeschichte über Bord werfen? /

Warum Unterscheidung zwischen Protostomiern und Deuterostomiern? Weg damit: jugendliche Variabilität! Warum Untersuchungen über die Bildungsmodi des Mesoderms und des Coeloms, warum mühevollen Untersuchungen über den Aufbau des Kopfes bei den Arthropoden, über die verschiedenen Einschaltungspläne der Septen bei den Korallen usw.? Offensichtlich doch aus dem Grunde, weil hier gewisse Gesetzmäßigkeiten sichtbar werden und man auf diesem Wege Ausschluß über die Entstehungsweise und damit über die wahren Homologie-Beziehungen der Organe zu erhalten sucht. Und die Ergebnisse haben allenthalben gezeigt, wie überaus fruchtbar diese entwicklungsgeschichtliche Methode ist. Sie allein gewährleistet eine eindeutige Unterscheidung homologer und lediglich analoger Teile; nur sie gibt uns die Sicherheit, daß wir bei unseren Beschreibungen auch wirklich vergleichbare Dinge miteinander vergleichen. Will man bei den Ammoniten darauf verzichten, so wird es tatsächlich dahin kommen, wie es ARKELL — seltsamerweise mir gegenüber — als Schreckgespenst hinstellt, daß einfach alle berippten oder unberippten, gekielten oder ungekielten, gefurchten oder ungefurchten Ammoniten als „natürliche“ Kategorien zusammengefaßt werden. So primitiv ist die taxonomische Methodik wirklich nicht. Aber wenn man schon gelegentlich den im Gestein verborgenen Kiel oder Nabel herauspräparieren muß, warum denn nicht auch die Septalfächen und inneren Lobenlinien?

Die überragende Bedeutung der Lobenlinie für das System der Ammonoidea, die ARKELL bestreitet, geht allein schon daraus hervor, daß wir auf dieser Grundlage die paläozoischen, triadischen und jung-mesozoischen Vertreter einander gegenüberstellen. Es ist hinreichend bekannt, daß in diesen drei Entfaltungsstockwerken zahlreiche Formen auftreten, die in Gehäusegestalt, Windungsquerschnitt und Skulptur weitgehend miteinander übereinstimmen und nur mit Hilfe der Lobenlinie unterschieden werden können. Der Berippungsstil, dem ARKELL den Vorrang geben möchte, rangiert also sicherlich erst hinter der Lobenlinie und ist selbst innerhalb der Ceratiten und der Ammoniten kein völlig verlässliches Merkmal. Wie würde wohl unser System der



Ammonoideen aussehen, wenn diese keine Septen und Lobenlinien besäßen und wir allein auf Gehäuseform und Skulptur angewiesen wären? Seien wir also dankbar, daß wir bei diesem stratigraphisch wichtigsten Stamme über solche zusätzlichen Kriterien verfügen, und leiten wir daraus die Verpflichtung her, durch intensivste Untersuchungen den größtmöglichen Nutzen aus ihnen zu ziehen!

Auf der anderen Seite ist es eine von ARKELL ausführlich besprochene Binsenweisheit, daß die Lobenlinie in ihrer Altersausprägung variabel ist, daß gewisse Gestaltungszüge im Zusammenhang mit der Windungsform stehen. Das betrifft aber lediglich die Breite, Tiefe und u. U. den Zerschlitungsgrad ihrer einzelnen Elemente. Von der grundsätzlich viel wichtigeren Frage nach Art und Entstehung dieser Elemente aber sieht ARKELL ab; es macht ihm offensichtlich nichts aus, da etwaige inkommensurable Dinge miteinander zu vergleichen.

Ebenso ist bekannt, daß Lobenlinien nach einer Rückbildung der Sattelzerschlitzung („Pseudoceratiten“) einander äußerlich ähnlich werden und zwangsläufig werden müssen. Aus verschiedenen Wurzeln kommende Formen mit derartiger Rückbildung darf man natürlich taxionomisch nicht vereinigen. Das wird aber auch niemand tun, der den einfachen, selbstverständlichen Satz kennt, daß auf negative Merkmale, auf verlorengegangene Organe keine positiven verwandtschaftlichen Zusammenhänge begründet werden können. Der sekundäre Verlust von Flügeln bei pterygoten Insekten, die Rückbildung der Extremitäten bei Amphibien und Reptilien darf nicht zu einer taxionomischen Zusammenfassung der betreffenden Formen verleiten. Alle diese von ARKELL herangezogenen Beispiele berühren also überhaupt nicht den Kern der Sache.

### III.

Der Hauptstreitpunkt, soweit er mich angeht, betrifft die Bewertung frühontogenetischer Entfaltungsmodi der Lobenlinie. Weiterbauend auf den grundlegenden Untersuchungen R. WEDEKIND's, habe ich seinerzeit (1923) begonnen, in größerem Umfange vergleichende Studien über den Entwicklungsgang der Lobenlinie durchzuführen, mit dem Ziele, auf diesem Wege vielleicht durchgreifende zusätzliche Kriterien zur Unterscheidung und Definition der Ammonitenstämme zu erlangen. Ihre Kennzeichnung und Abgrenzung war damals höchst vage, und sie ist auch heute noch völlig unbefriedigend.

Die neueste Definition der Stephanocerataceae von ARKELL im „Treatise“ (1957 a, S. L 287) lautet: „Planulates, sphaerocones, cadicocones and oxycones, generally with sharp ribbing and complex suture lines having a dominant 1<sup>st</sup> lateral lobe and well-developed umbilical lobe.“ Es gibt wohl nur wenige Ammoniten, die nicht unter diese äußerst unbestimmte Diagnose fallen. Demgegenüber ist in dem gleichen Werke die Superfamilie Perisphinctaceae (S. L 308) in folgender Weise gekennzeichnet: „Typically evolute planulates, with sharp-branched ribbing and complex differentiated sutures with dominant

1<sup>st</sup> lateral lobe and more or less retracted suspensive lobe. There is an endless variety of ribbing and whorl shape.“ Anschließend wird hinzugefügt, daß die gleichen Gehäusegestalten wie bei den Stephanoceraten auch hier auftreten. Man kann also wohl kaum behaupten, daß diese Abgrenzung der beiden Ammonitenstämme besonders scharf und einleuchtend ist.

Demgegenüber glaubte ich seinerzeit (1923, S. 345, 360), in dem heterochronen Auftreten des inneren Umbilikallobus  $U_1$  ein durchgreifen-

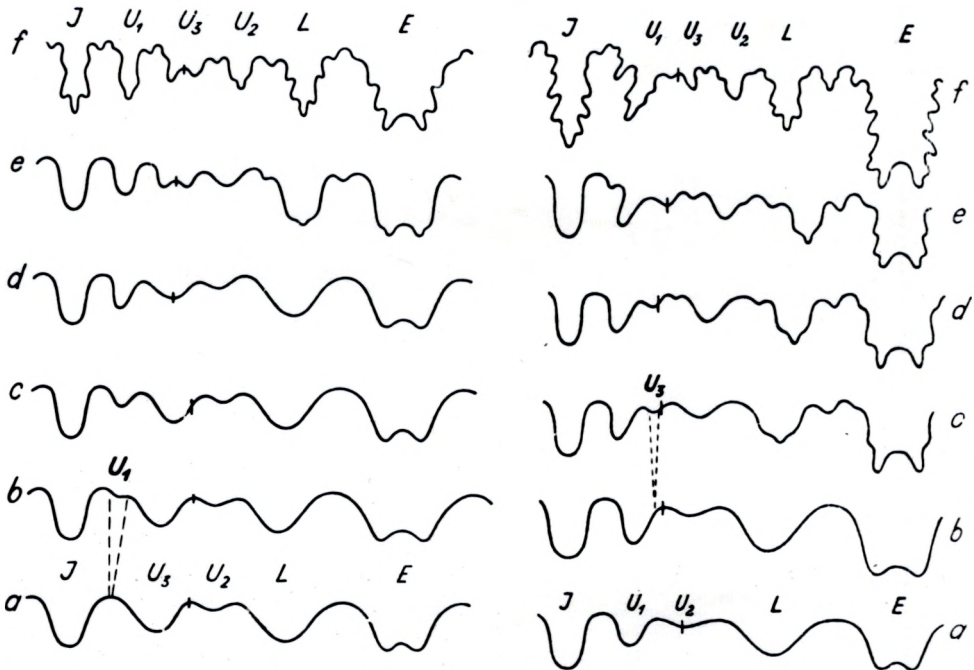


Abb. 1.

Abb. 2.

Abb. 1. Frühentwicklung der Lobenlinie von *Reineckeia anceps* (REIN.) aus dem Callov. (Dogger  $\epsilon$ ) von Gammelshausen (Württ.). Orig. Geol. Inst. Tübingen Ce 1122/1. — *a* eine der frühesten Lobenlinien; dieses Stadium erstreckt sich bis zum Ende des ersten Umganges. — *b* Lobenlinie zu Beginn des zweiten Umganges; erste flache Anlage des verzögerten  $U_1$  in seiner typischen Stellung zwischen  $U_1$  und  $U_3$ . — *c-f* spätere Stadien mit voller Ausdifferenzierung von  $U_1$ . Bei *e* (0,9 mm Windungshöhe) erstmalig Aufwölbung eines Sattels (Suturalloben-Bildung) in  $U_3$ . — *f* Stadium bei 2 mm Windungshöhe.

Abb. 2. Frühentwicklung der Lobenlinie von *Stenoceras subfurcatum* (ZIET.) aus dem Bajoc. (Dogger  $\delta$ ) von Eningen bei Reutlingen. Aus SCHINDEWOLF 1953, Abb. 1. Normale, orthochrone Anlagenfolge der Umbilikalloben:  $U_3$  erscheint in seiner typischen Lage zwischen  $U_1$  und  $U_2$  in einem späteren Stadium (*c*), zugleich mit dem Einsetzen der Zerschlitzung. — Vergrößerung in beiden Serien bei den größeren Stadien fortschreitend geringer, damit in den auf gleiche Länge gebrachten Lobenlinien ein leichter Vergleich der einander entsprechenden Elemente ermöglicht wird.



des Kriterium gefunden zu haben, das den Stamm der Stephanoceraten kennzeichnet. Das normale Verhalten dieses Lobus bei der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Jura- und Kreide-Ammoniten ist derart, daß er, zusammen mit dem Lobus  $U_2$ , bereits in der Primärsutur auftritt. Er ist dem Umbilikallobus homolog, der bei den Vorläufern mit weniger zusammengedrängter und abgekürzter Entwicklung der Lobenlinien an erster Stelle, zeitlich vor dem außen von ihm gebildeten Lobus  $U_2$  erscheint. Auf einem späteren ontogenetischen Stadium der Lobenlinie wird dann zwischen diesen beiden Loben der Umbilikallobus  $U_3$  angelegt, der sich gewöhnlich, durch alternierende symmetrische Loben- und Sattelspaltung, zum Suturallobus ausgestaltet (vgl. Abb. 2).

Bei den von mir untersuchten Stephanoceraten wird diese normale Reihenfolge nicht eingehalten. Die Primärsutur enthält hier außer dem Lobus  $U_2$  in voreiliger Entwicklung bereits den Umbilikallobus  $U_3$ , der sich in der üblichen Weise zum Suturallobus entfaltet, während  $U_1$  zunächst fehlt und erst auf einer der späteren Lobenlinien in seiner typischen Lage neben dem Innenlobus erscheint (vgl. Abb. 1). In manchen Fällen wird er erst dann angelegt, wenn die Differenzierung von  $U_3$  zum Suturallobus bereits eingesetzt hat, und vielfach zeigt er auch selbst im Alter noch einen verkümmerten, zurückgebliebenen Charakter; das alles im übrigen völlig konstant und regelmäßig bei den einzelnen Arten und Gattungen. Diese Beobachtung des verzögerten Auftretens von  $U_1$  bei einer Reihe von Stephanoceraten wurde von späteren Autoren (V. BODYLEVSKY 1926, R. BRINKMANN 1929, K. WEISERT 1932, W. WETZEL 1937, G. WESTERMANN 1954 u. a.) bestätigt und in gleicher Weise wie von mir gedeutet.

ARKELL (1957 a, S. 111—112; 1957 b, S. 241) lehnt es dagegen ab, dieses Kriterium anzuerkennen, wobei er mir fälschlich unterstellt, ich hätte die Ammoniten in zwei Hauptgruppen eingeteilt: die Orthochronen und die Heterochronen. Das ist insofern schief, als nach meiner Auffassung und, wie ich hoffe, auch unmißverständlichen Darstellung die orthochrone Entwicklung der Lobenlinie das Normalverhalten darstellt, das bei der überwiegenden Majorität der Ammoniten herrscht, während die heterochrone Entfaltung das spezifische Kriterium einer verhältnismäßig kleinen Gruppe, eben der Stephanocerataceen, bildet. Geradezu absurd aber ist ARKELL's Begründung für seine Ablehnung: Der von mir aufgedeckte Merkmalskomplex sei taxionomisch nicht verwendbar, weil die angeführten Beispiele für orthochrone Entwicklung sehr verschiedenartige, teilweise nicht näher verwandte Formen umfassen! Das ist ja nun auch wirklich nicht anders zu erwarten, da die Orthochronie, wie gesagt, den Normalfall repräsentiert, der bei den Goniatiten sowohl wie bei den Ceratiten und den Ammoniten verbreitet ist. Es hätte vielmehr der Nachweis geführt werden müssen, daß die Heterochronie kein bezeichnendes und brauchbares Kriterium der Stephanoceraten ist.

Ein solches durchgreifendes Kriterium schien sie aber wenigstens zur damaligen Zeit zu sein. Ich hatte die Heterochronie der Umbili-



kalloben beobachtet bei meist je mehreren Arten und Individuen von *Normannites* (+ *Germanites*), *Stephanoceras*, *Chondroceras*, *Macrocephalites*, *Keplerites*, *Kosmoceras*, *Cadoceras*, *Quenstedtoceras* und *Cardioceras*, zu denen bei späteren gelegentlichen Untersuchungen noch *Polyplectites*, *Otoites* und einige andere Gattungen kamen. Damit war also dieses Merkmal für die wesentlichsten Familien der Stephanocerataceen (*Otoitidae*, *Stephanoceratidae*, *Sphaeroceratidae*, *Macrocephalidae*, *Kosmoceratidae* und *Cardioceratidae*) belegt; drei weitere Familien, die ARKELL im „*Treatise*“ aufführt, existierten damals noch nicht. Die heterochrone Anlagenfolge der Umbilikalloben mußte daher mit gutem Recht als charakteristisch für diesen auch aus anderen Gründen als einheitlich aufgefaßten Formenkreis gelten.

Dann aber erschien es weiterhin zulässig, dieses Kriterium diagnostisch auch in solchen Fällen einzusetzen, bei denen über die Zugehörigkeit der betreffenden Gattungen oder Familien Meinungsverschiedenheiten bestanden. Das galt für die *Morphoceratidae* mit ihrer Mischung stephanoceratider und perisphinctider Merkmale, für die *Parkinsoniidae* und die *Reineckidae*, die von den verschiedenen Autoren bald den Stephanoceraten, bald den Perisphincten angegliedert wurden. Die auch bei ihnen nachgewiesene Heterochronie von  $U_1$  sah ich dementsprechend als entscheidend zugunsten der Stephanoceraten an. ARKELL und WESTERMANN gruppieren diese Familien jetzt bei den *Perisphinctaceae*, aber ich vermag auch heute nicht recht einzusehen, warum sie angesichts der Verschwommenheit der Superfamilien-Definitionen nicht ebensogut ihren Platz bei den Stephanocerataceae finden können, mit denen sie, worüber wir alle einig sind, in nahem stammesgeschichtlichem Zusammenhang stehen. Das Verhalten der Lobenlinie, soweit es überhaupt von irgendeiner Bedeutung ist, liefert da m. E. den entscheidenden Beweispunkt. Auch der Tatbestand, daß *Parkinsonia* den gleichen Aptychen-Typus („*Praestriptychus*“) besitzt wie die *Otoitidae* und *Kosmoceratidae*, könnte vielleicht in diesem Sinne ausgewertet werden.

Nun hat neuerdings dieses Gedankengebäude einen Einbruch in seine bisherige Geschlossenheit und Eindeutigkeit erfahren: durch die Feststellung von G. WESTERMANN (1956, S. 246), daß bei den *Tulitidae*, die wahrscheinlich zu den Stephanoceraten zu rechnen sind, eine orthochrone Entwicklung der Lobenlinie vorliegt. Eigenes geeignetes Material zu einer Nachprüfung besitze ich nicht, doch sollte dieser Frage neue Aufmerksamkeit gewidmet werden<sup>1</sup>. Einstweilen muß ich es nach meinen bisherigen Erfahrungen für höchst unwahrscheinlich halten,

<sup>1</sup> Zusatz während der Korrektur: Dr. G. WESTERMANN stellte mir inzwischen dankenswerterweise Material von *Bullatimorphites hannoveranus* (J. RÖM.) aus dem Bathon (*Aspidoides*-Zone) von Lechstedt bei Hildesheim zur Verfügung. Die Lobenentwicklung wurde an zwei Exemplaren untersucht und in völliger Übereinstimmung mit der Darstellung von WESTERMANN (1956, Abb. 4, S. 258) befunden; sie verläuft also bei *Bullatimorphites*

daß nach den Angaben von ARKELL (1957 a, S. L 107) die Tulitidae mit orthochronem  $U_1$  sich von den Sphaeroceratidae mit heterochroner Entstehung von  $U_1$  herleiten und ihrerseits die Wurzel der Macrocephalitidae wiederum mit heterochronem  $U_1$  bilden. Wenn ein heterochroner Entwicklungsgang einmal eingeleitet ist, pflegt er progressiv zu verlaufen und nicht beliebig wieder zu einer orthochronen Entfaltung zurückzuschlagen.

Wohl aber erscheint es durchaus denkbar, daß der heterochrone Gestaltungsmodus unabhängig in verschiedenen Reihen nicht unmittelbar verwandter Ammoniten auftreten mag. Aus entwicklungsmechanischen Gründen ist eine bevorzugte und vorzeitige Entstehung des Lobus  $U_3$  als vorteilhafter und plausibler Vorgang aufzufassen (vgl. SCHINDEWOLF 1923, S. 346); sie könnte daher mehrfach erfolgt sein. Dieser Fall würde vorliegen bei den Zigzagiceraten, Pseudoperisphincten und Peltoceraten, soweit man diese nicht zu den Stephanocerataceae rechnen will, sondern aus zwingenden Gründen zu den Perisphinctaceae stellen zu müssen glaubt. Die Heterochronie würde dann zwar nicht mehr, wie ich früher annahm, ein ausschließliches Kennzeichen der Stephanoceraten bilden, aber in ihrem dort gehäuften Vorkommen immerhin noch ein wichtiges Charakteristikum bilden.

#### IV.

Dazu ein Parallelbeispiel. Vor Jahren (1939) konnte ich durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen nachweisen, daß die Gruppe der Perrinitiden und Popanoceratiden durch einen sehr eigentümlichen Prozeß der Lobenvermehrung ausgezeichnet ist: durch eine gesetzmäßig ablaufende Aufspaltung des Laterallobus und der Umbilikalloben, die in scharfem Gegensatz zu der sonst allgemein verbreiteten Lobenvermehrung durch Sattelspaltung steht. J. A. K. MILLER & W. M. FURNISH und ebenso V. E. RUZHENCEV stellten gleichzeitig eine übereinstimmende Dreispaltung des Laterallobus bei *Agathiceras* fest. Damit ist erwiesen, daß dieser Modus der Lobenentwicklung für die gesamte stammesgeschichtlich zusammenhängende Gruppe der Agathicerataceae und Cyclolobitaceae bezeichnend ist und daß sie ein erstrangiges Definitionskriterium bildet.

Auch hier darf man natürlich nicht so argumentieren, wie ARKELL es im vorhergehenden Falle getan hat: Dieses Merkmal sei bedeutungslos und falsch gewählt, weil die Ammoneen, die es nicht besitzen, ganz heterogenen Gruppen angehören. Ausschlaggebend ist vielmehr, daß ein in sich geschlossener Formenkomplex ein äußerst charakteristi-

---

und vielleicht auch bei den übrigen Vertretern der Tulitidae tatsächlich orthochron. Nach jetziger eigener Kenntnis der Formen bin ich jedoch nicht mehr so sicher, daß *Bullatimorphites* zu den Stephanoceraten gehört. Die genannte Art besitzt in regelmäßigen Abständen angeordnete Parabelrippen, die zusammen mit der orthochronen Lobenentfaltung für eine Zugehörigkeit zu den Perisphinctaceae sprechen könnte.



sches Merkmal aufweist, das sich durchgreifend von der Verhaltensweise der übrigen Ammonoideen unterscheidet. Auch hier ist im übrigen — das gestaltet die Parallele besonders aufschlußreich — die bezeichnende Lobenspaltung nicht völlig ausschließlich auf die genannte Gruppe paläozoischer Ammonoideen beschränkt, sondern sie tritt bei den Placenticeraten der Kreide nochmals auf, natürlich in selbständiger, unabhängiger Entwicklung.

In diesem Falle kann es wohl wirklich keinem Zweifel unterliegen, daß derartige verschiedene Entwicklungsmodi aufgeklärt und beachtet werden müssen. Sie können nicht einfach als „unwichtige und variable Erscheinungen“ abgetan werden; denn es ist gewiß bei einer exakten Vergleichung der Lobenlinien nicht gleichgültig, ob in der einen drei oder mehr Elemente lediglich Teilstücke eines frühontogenetisch einheitlichen Laterallobus sind, oder ob es sich in einer anderen um selbständige Adventiv- oder Umbilikalloben handelt. Diese Dinge dürfen nicht einfach in einen Topf geworfen werden, ebensowenig wie die Flügel der Insekten und der Tetrapoden, die verschieden zusammengesetzten Schultergürtel bzw. Unterkiefer bei den Amphibien und den Säugetieren. Nur wirklich homologe Bildungen gleichen Baues und gleichartiger Entstehung, nicht aber nur analoge Elemente dürfen miteinander verglichen werden, wenn wir zu einer begründeten, nicht lediglich auf äußerliche Ähnlichkeiten aufgebauten Taxionomie gelangen wollen.

Ebenso ist natürlich auch zwischen den verschiedenen Entwicklungswegen neuer Loben durch Adventivlobenbildung und durch wiederholte Mediansattelbildung scharf zu unterscheiden. Es gibt da, wie ich früher (1940) in einem größeren Rahmen dargelegt habe, mannigfache Konvergenzen des äußerlichen Lobenlinienbildes, die nur durch subtile Untersuchungen des Werdeganges der Lobenlinien aufgeheilt werden können. *Discoclymenia* und *Neomanticoceras*, *Sandbergeroceras* und *Pseudarietites*, *Phariceras* und *Prolecanites*, *Agathiceras* und *Adrianites* sind trotz ihrer verblüffenden äußerlichen Ähnlichkeit lediglich konvergente, nicht miteinander verwandte Formenpaare, wie sich aus den verschiedenen Entwicklungsmodi der Lobenlinien ergibt. Ich würde es daher auch nicht von vornherein für ausgeschlossen halten, daß *Stenoceras* und *Parkinsonia*, *Pseudoperisphinctes* und *Grossourria* konvergente, homöomorphe Vertreter verschiedener Entwicklungsreihen sein könnten. Das mag bitter klingen für diejenigen Autoren, die lediglich äußere Ähnlichkeiten zu berücksichtigen gewohnt sind, bezeichnenderweise auf dieser Grundlage aber zu sehr widersprechenden Urteilen über die taxionomische Stellung von *Stenoceras* und *Parkinsonia* gelangt waren.

Nach wie vor muß ich daran festhalten, daß die bei ontogenetischen Lobenstudien erlangten Kriterien taxionomisch hochrangig sind, d. h. höher zu bewerten sind als die stets wechselnden Merkmale der Gehäusegestalt und der Skulptur, die sich immer wieder konvergent in den verschiedensten Gruppen und auf den verschiedensten Stufen des



Ammoneenstammes wiederholen. Natürlich hat ARKELL recht, daß die Lobenlinie an sich kein „inneres“ Organ ist, das eine Sonderstellung gegenüber den sonstigen Gehäusemerkmalen einnähme. Ebenso unbestreitbar ist aber auch, daß die behandelten Sonderdifferenzierungen der Lobenlinie auf den frühesten Jugendstadien eingeleitet werden, die bei allen Ammonoideen eine übereinstimmende Gehäusegestalt besitzen und wohl auch alle eine gleichartige planktonische Lebensweise führten. Einflüsse der Gehäusegestalt oder der Lebensweise spielen also bei der Frühgestaltung der Lobenlinien keine oder zum mindesten eine höchst untergeordnete Rolle.

Die Stellungnahme ARKELL's leidet im übrigen an einer gewissen Inkonsequenz. Als durchgreifenden und erstrangigen Unterschied zwischen den Stämmen der Prolecanitina und Goniatitina hatte ich (1954 a, b), die Ansätze R. WEDEKIND's (1918) weiter verfolgend, den verschiedenen Entwicklungsmodus der Lobenlinien bezeichnet: laterale Lage des Laterallobus und ausschließliche Bildung von Umbilikalloben einerseits, umbilikale Lage des Laterallobus und Ausbildung von Adventivloben andererseits. Die Homologie-Beziehungen zwischen den Einzelelementen der beiderlei Lobenlinien sind daher durchaus andere, als man bis dahin angenommen hatte und sie auch heute noch nach dem einfachen Augenschein der Alterslobenlinien bisweilen auffaßt. Dieses Kriterium zur Festlegung der beiden Stämme wird von ARKELL (1957 a, S. L 102) anerkannt, obwohl es genauso wie die anderen entwicklungsgeschichtlicher Natur ist und ich auch hier darauf gefaßt gewesen wäre, daß er es als unerhebliche Variabilität der Jugendstadien abgelehnt hätte.

Ebenso übernimmt ARKELL (1957 a, S. L 206) meine Homologisierung der Lobenlinie von *Spiroceras* mit der normaler Ammoniten, wie sie sich aus einem Studium des Entwicklungsganges ergeben hatte (SCHINDEWOLF 1951). Auch in diesem weniger einschneidenden Falle läßt er also die ontogenetische Methodik durchaus gelten. Für abwegig halte ich jedoch nach wie vor ARKELL's Einreihung von *Spiroceras* bei den *Lytoceratina*. Richtiger erscheint mir die Placierung in der Nähe von *Stenoceras*, der sich auch G. WESTERMANN (1956, S. 273) anschließt. In überzeugender Weise hat letzterer dargetan, daß die überraschende Größendifferenzierung der einzelnen Lobenelemente von *Spiroceras* im Zusammenhang mit den mechanischen Erfordernissen der Ausrollung steht und daß eine Zurückführung dieser Lobenlinie auf die der *Stenoceraten* keine Schwierigkeiten bereitet.

## V.

Weitere Einzelbemerkungen zu den Ausführungen ARKELL's möchte ich hier unterdrücken, obwohl es noch manche andere Punkte gibt, in denen ich von ihm abweiche. Eine bewunderswerte Leistung ist ohne jeden Zweifel die große Materialsammlung und -sichtung, die er im „Treatise“ von den Jura-Ammoniten gegeben hat. Aber sie ist gewiß

kein Abschluß, sondern eine Zwischenbilanz, eine höchst willkommene Grundlage, auf der mit erneuten und vertieften Einzeluntersuchungen über die taxionomischen und phylogenetischen Zusammenhänge eingesetzt werden muß. Dabei sind neue Einsichten, das ist meine Überzeugung, in erster Linie von intensivierten entwicklungs-geschichtlichen Studien zu erwarten und nicht von einer fortgesetzten, uferlosen Aufsplitterung der Arten, Gattungen und Familien, von der Erfindung immer neuer Namen, die an sich ohne jeden Erkenntnisgewinn sind. Es dürfte sich mehr lohnen, für die Aufklärung des grundsätzlichen Entwicklungsmodus gelegentlich ein Exemplar aus den Sammlungen zu opfern, als nahezu jedes Stück mit einem neuen Phantasienamen zu versehen und dann als Holotyp ängstlich zu hüten.

Sinn dieser Zeilen ist nicht eine Selbstverteidigung und der Nachweis, doch recht gehabt zu haben. Ich würde es durchaus nicht als Schande empfinden, wenn ich in der Bewertung eines seinerzeit von mir aufgedeckten Merkmalskomplexes geirrt haben sollte. In den vergangenen Jahrzehnten hat dieser Befund eine gewisse heuristische, erkenntnisfördernde Bedeutung gehabt, und damit würde ich mich bereits zufrieden geben können. Es wird noch zahlreicher Untersuchungen bedürfen, ehe ein endgültiges Urteil über seine Tragweite gesprochen werden kann. Dasselbe gilt für den anregenden Versuch WESTERMANN's, mit den verschiedenen Gestaltungsformen der Septen weiterzukommen, wie er in ähnlicher Weise für die Goniatiten auch von V. E. RUZHENCEV (1946) unternommen worden ist. Alle solche neuen Gesichtspunkte verdienen aufmerksame Prüfung, nicht aber voreingekommene Ablehnung. Aus diesen Gründen wende ich mich mit den vorstehenden Bemerkungen gegen ARKELL, seine negierende Einstellung, seine wenig biologische Methodik und seine bisweilen unsachlichen Argumente.

### Literatur

- ARKELL, W. J.: In: Mesozoic Ammonoidea. — Treatise on Invertebrate Paleontology, ed. R. C. MOORE, Part L, Mollusca 4, L 80—L 465, Abb. 124—558, Lawrence (Univ. Kansas Press) 1957. — [1957 a.]
- Sutures and septa in Jurassic ammonite systematics. — Geol. Mag., 94, 235—248, 4 Abb., Hertford, Herts, 1957. — [1957 b.]
- BODYLEVSKY, V.: The development of *Cadoceras Elatmae* NIK. — Ann. Soc. paléontol. Russie, 5, (1925), 61—94, 1 Abb., Taf. 4—5, Leningrad 1926.
- BRINKMANN, R.: Monographie der Gattung *Kosmoceras*. — Abh. Ges. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., n. F. 13, 4, VII + 124 S., 2 Abb., 1 Taf., Berlin 1929.
- RUZHENCEV, V. E.: Evolution and functional significance of the septa in ammonites. — Bull. Acad. Sci. URSS., Cl. Sci. biol., 1946, 675—706, 12 Abb., Moskau-Leningrad 1946. — [Russ. m. engl. Zusammenf.]



- SCHINDEWOLF, O. H.: Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Ne ammonioidea WDKD. — Cbl. Mineral. usw., 1923, 337—350, 359—370, 5 Abb., Stuttgart 1923.
- Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie. — Abh. preuß. geol. Landesanst., n. F. 115, 102 S., 40 Abb., 1 Taf., Berlin 1929.
  - Zur Kenntnis von *Pericleites* RENZ und verwandter paläozoischer Ammoneen. — Jb. preuß. geol. Landesanst., 59, (1938), 423—455, 17 Abb., Berlin 1939.
  - „Konvergenzen“ bei Korallen und bei Ammoneen. — Fortschr. Geol. u. Paläontol., 12, H. 41, VII + 389—492, 33 Abb., 1 Taf., Berlin 1940.
  - Zur Morphogenie und Terminologie der Ammoneen-Lobenlinie. — Paläontol. Z., 25, 11—34, 19 Abb., Taf. 1, Stuttgart 1951.
  - Über *Strenoceras* und andere Dogger-Ammoniten. — Neues Jb. Geol. Paläontol., Mh., 1953, 119—130, 10 Abb., Stuttgart 1953.
  - Über die Lobenlinie der Ammonoidea. — Neues Jb. Geol. Paläontol., Mh., 1954, 123—140, 9 Abb., Stuttgart 1954. — [1954 a.]
  - On development, evolution, and terminology of ammonoid suture line. — Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., 112, 217—237, 20 Abb., Cambridge, Mass., 1954. — [1954 b.]
- SPATH, L. F.: Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kachh (Cutch). Part IV. — Mem. geol. Surv. India, Palaeontol. Indica, n. S. 9, Mem. 2, 279—550, Taf. 48—102, Calcutta 1931.
- WEDEKIND, R.: Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten). — Palaeontographica, 62, 85—184, 54 Abb., Taf. 14—22, Stuttgart 1918.
- WEISERT, K.: *Stephanoceras* im schwäbischen braunen Jura delta. — Palaeontographica, 76, 121—191, 44 Abb., Taf. 15—19, Stuttgart 1932.
- WESTERMANN, G.: Monographie der Otoitidae (Ammonoidea). — Beih. geol. Jb., 15, 364 S., 149 Abb., 5 Tab., 33 Taf., Hannover 1954.
- Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. — Neues Jb. Geol. Paläontol., Abh., 103, 9 Abb., 3 Beil., Stuttgart 1956.
- WETZEL, W.: Studien zur Paläontologie des nordwesteuropäischen Bathonien. — Palaeontographica, (A) 87, 77—157, 14 Abb., Taf. 10—15, Stuttgart 1937.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 6. Juli 1957.

---