International Union of Geological Sciences, Series A, Number 1

Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications

Edited by G. E. G. WESTERMANN

E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller)
Stuttgart 1969

Dimorphismus bei Ammoniten des Unter-Tithon

Mit einigen allgemeinen Bemerkungen zum Dimorphismus-Problem

ARNOLD ZEISS

Abstract. Most of the Lower Tithonian Ammonite genera show a shell-dimorphism with macro- and microconchs. The different forms of dimorphism observed in these genera are surveyed. Three groups of dimorphism could be differentiated. – The problems of the taxonomy and nomenclature of dimorphic Ammonite groups are discussed. Several possibilities to solve these problems are proposed. At the present state of knowledge, the author is inclined to prefer a neutral designation of the partners of a dimorphic pair.

Zusammenfassung. Bei den meisten Ammoniten-Gattungen des Unter-Tithon kann ein Schalen-Dimorphismus mit makro- und mikrokonchen Formen beobachtet werden. Die verschiedene Ausbildung des Dimorphismus in diesen Gattungen wird besprochen und eine Unterteilung in drei Gruppen vorgenommen. – Die Probleme, die bei der taxonomischen und nomenklatorischen Behandlung dimorpher Ammoniten-Gruppen auftauchen, werden diskutiert. Es werden mehrere Möglichkeiten zur Lösung dieser Frage aufgezeigt, wobei beim jetzigen Kenntnisstand einer neutralen Kennzeichnung der Partner eines Dimorphen-Paares der Vorzug gegeben wird.

Einleitung

Während der letzten Jahre konnte bei vielen jurassischen Ammoniten-Gruppen ein Schalendimorphismus mit Mikro- und Makrokonchen (im Sinne von CALLOMON, 1955, 1963) nachgewiesen werden. Für den Zeitraum des Unter-Tithon sind die ersten Hinweise BERCKHEMER & HÖLDER (1959) zu verdanken. – Der Verfasser hat sich in mehrjährigen Untersuchungen mit den Ammoniten des Unter-Tithon Süddeutschlands, Südamerikas und Äthiopiens, insbesondere den Perisphinctiden, befaßt. Hierbei ergab sich, daß bei sehr vielen Gruppen (Perisphinctidae, Oppeliidae, Hybonoticeratinae) ein ausgeprägter Dimorphismus mit mikro- und makrokonchen Formen mehr oder minder starker morphologischer Ausprägung vorliegt (A. ZEISS, 1967, 1968). – Gleiches läßt sich auch für die Ammoniten aus den zeitlich äquivalenten Schichten des Kimmeridge-Clay Englands konstatieren (COPE, 1967, 1968; ZIEGLER, 1962; CALLOMON, 1963) und dürfte auch für die Ammoniten der Unteren Wolgastufe zutreffen (vgl. MICHAILOV, 1964). Der beobachtete Dimorphismus entspricht grundsätzlich den von MAKOWSKI (1962) und CALLOMON (1963) für Perisphinctiden und Oppeliiden geschilderten Beispielen: Makrokonche haben einen einfachen Mundsaum, Mikrokonche tragen seitliche Apophysen („Ohren") am Mundsaum und unterscheiden sich, wie ja der

Name sagt, vor allem durch die unterschiedliche Gehäusegröße. Dieser Dimorphismus ist bei den Perisphinctiden sehr stark ausgeprägt, bei den Oppeliiden, Hybonoticeraten und anderen dagegen weniger auffallend. Diese Tatsache ergibt Schwierigkeiten bei der systematischen Bearbeitung: Bei morphologisch stärkerer Differenzierung neigt man bei der Heranziehung herkömmlicher Klassifikationsmethoden naturgemäß zu einer Gliederung in höhere systematische Kategorien als bei schwächerer Differenzierung. Das den Dimorphismus verursachende Phänomen dürfte aber bei den verschiedenen Gruppen die gleiche Ursache haben, also homolog sein. Die Theorie, daß dieser Dimorphismus sexuell bedingt ist, liegt nahe; sie erleichtert aber die systematische Behandlung nicht, da sie derzeit noch nicht direkt beweisbar ist und Analogieschlüsse von den rezenten Tintenfischen her zu keiner eindeutigen Aussage führen (vgl. auch MANGOLD-WIRZ, 1963, S. 186 und DAVIS, FURNISH & GLENISTER, dieses Symposium).

Überblick über den Schalendimorphismus bei den Ammoniten-Gattungen des Unter-Tithon

Vor einer weiteren Erörterung der taxionomischen Probleme, die der Dimorphismus aufwirft, soll zunächst in einem Überblick über die Ammoniten-Gruppen des Unter-Tithon gezeigt werden, wie sich der Dimorphismus hier bei den einzelnen Gruppen äußert und wie deren taxionomische Einstufung bisher vorgenommen wurde. – Es lassen sich drei Gruppen unterscheiden; Gruppen I und II gehören grundsätzlich dem gleichen Typus an (Mikrokonche mit Ohren), unterscheiden sich aber durch die verschieden starke Ausprägung des Dimorphismus.

Gruppe I: meist großwüchsige, variocostate Makrokonche und kleinwüchsige, aequicostate Mikrokonche.

Gruppe II: ± aequicostate Gattungen, Unterschiede zwischen Mikro- und Makrokonchen weniger auffallend und oft nur durch gewisse Größenunterschiede und unterschiedliche Mündungen eindeutig fixierbar.

Gruppe III: Gattungen, bei denen Dimorphismus zwar vermutet wird, derzeit aber noch nicht klar erkennbar ist.

Gruppe I umfaßt fast alle Perisphinctiden. Besonders gute Beispiele dieser Gruppe konnten in den mehr als 300 m mächtigen Schichten des Unter-Tithon der Südlichen Frankenalb festgestellt werden. Dort kommen die folgenden Gattungen in Schichten gleichen Alters zusammen vor [makrokonche Gattungen sind hier und im folgenden stets an erster Stelle (also in der linken Kolonne) angegeben; Abbildungen finden sich bei TH. SCHNEID (1915a und b), F. BERCKHEMER & H. HÖLDER (1959) und A. ZEISS (1968)]:

Unt. Unter-Tithon:
Lithacoceras HYATT, 1900 – *Subplanites* SPATH, 1925

Mittl. Unter-Tithon:
Usseliceras ZEISS, 1968 – *Subplanitoides* ZEISS, 1968

Mittl.-Ob. Unter-Tithon:
Dorsoplanitoides ZEISS, 1968 – *Ammerfeldia* ZEISS, 1968

Ob. Unter-Tithon:

Franconites ZEISS, 1968 – *Parakeratinites* ZEISS, 1968
Danubisphinctes ZEISS, 1968 – *Parapallasiceras* SPATH, 1925
Sublithacoceras SPATH, 1925 – *Lemencia* DONZE & ENAY, 1961

Nähere Einzelheiten über diese Gattungen und ihre Arten finden sich in einer soeben erschienenen Monographie des Verfassers (A. ZEISS, 1968).

Die angeführten Taxa wurden als Untergattungen ein und derselben Gattung aufgefaßt, wobei die makrokonche Untergattung, soweit es die Priorität zuläßt, als Gattungstyp aufgestellt wurde. Bei manchen dieser Untergattungen läßt sich auch zwischen ihren Arten eine dimorphe Entsprechung vermuten, wie zum Beispiel bei *Franconites*:

F. (F.) vimineus (SCHNEID, 1915) – *F. (Parakeratinites) communis* ZEISS, 1968
F. (F.) robustus ZEISS, 1968 – *F. (P.) astrictus* ZEISS, 1968
F. (F.) tenuiplicatus ZEISS, 1968 – *F. (P.) tenuicostatus* ZEISS, 1968

Allerdings kann dies nicht mehr als ein Versuch einer „Paarung" dimorpher Arten sein. Ein Beweis, daß tatsächlich sexualdimorphe Formen einer Art vorliegen, kann bei den ziemlich ungünstigen Fundumständen und vor allem bei der Möglichkeit auch anderer Kombinationen bedauerlicherweise noch nicht geführt werden.

Diesen Beispielen aus dem Unter-Tithon Süddeutschlands sei noch ein weiteres Dimorphen-Paar aus etwas älteren Schichten angefügt:

Gruppe des *Virgataxioceras setatum* (SCHNEID, 1915) – Gruppe des *V. setatulum* (BERCKHEMER & HÖLDER, 1959).

Beide Arten-Gruppen kommen im oberen Unter-Kimmeridge Süddeutschlands vor.

Aus anderen Verbreitungsgebieten der Ammoniten des Unter-Tithon können nach Untersuchung umfangreicher Ammoniten-Neufunde aus Äthiopien (A. ZEISS, 1967) zunächst folgende Dimorphen-Paare zur Gruppe I gestellt werden:

Gruppe des *Katroliceras pottingeri* (J. DE C. SOWERBY, 1840; non FUTTERER, 1894) – Gruppe des *K. somalicum* A. VALDUGA, 1954

und vermutlich auch:

Pachysphinctes DIETRICH, 1925 – *Torquatisphinctes* SPATH, 1924

Eine vorläufige Revision der Perisphinctiden-Fauna, die J. INDANS (1954) aus dem Unter-Tithon Argentiniens beschrieb, ergab, daß eine ziemlich einheitliche „Virgatosphincten"-Fauna vorliegt, d. h. vermutlich nur eine Gattung, die als Vorläufer der echten Virgatosphincten des Mittel- und Ober-Tithon anzusehen ist (vgl. A. ZEISS, 1968); die von INDANS beschriebenen Formen lassen sich auf zwei Dimorphen-Gruppen verteilen:

1. Gruppe des „*Virgatosphinctes erinoides* (BURCKH.)" und des „*V.* cf. *raja* UHLIG" – Gruppe des „*V.* cf. *mexicanus* (BURCKH.)" und des „*V.* cf. *communis* SPATH"
2. Gruppe des „*Virgatosphinctes (Dorsoplanites?) gerthi* INDANS" – Gruppe des „*V. kokeni* (BEHR.)".

Die taxionomische und nomenklatorische Einstufung dieser Fauna ist revisionsbedürftig; insbesondere ist ihre Stellung zu den echten Virgatosphincten des Mittel- und Ober-Tithon im einzelnen noch zu klären (vgl. a. A. ZEISS, 1968), welche ebenfalls Dimorphismus aufweisen, z. B.:

Virgatosphinctes UHLIG, 1910 – *Aulacosphinctoides* SPATH, 1924.

Es ist aber zu bemerken, daß die gesamte Unterfamilie Virgatosphinctinae dringend einer Revision anhand von horizontierten Aufsammlungen bedarf.

Zur taxionomischen Bewertung des Dimorphismus in der Gruppe I kann aufgrund obiger Beispiele festgestellt werden, daß diese von den verschiedenen Autoren ganz unterschiedlich vorgenommen wurde. Hierzu ist allerdings zu bemerken, daß die dimorphe Zusammengehörigkeit der genannten Dimorphen-Gruppen des Unter-Tithon bislang meist nicht bekannt war. Bei einer rein morphologischen Betrachtungsweise erscheint dem Verfasser unter Berücksichtigung der beträchtlichen Unterschiede zwischen Partnern eines Dimorphen-Paares der Gruppe I eine subgenerische Trennung derselben für gerechtfertigt.

Gruppe II umfaßt vor allem Angehörige der Oppeliidae (bzw. Haploceratidae) und der Hybonoticeratinae. Aus dem Unter-Tithon Süddeutschlands können folgende Beispiele angeführt werden (vgl. a. BERCKHEMER & HÖLDER, 1959, S. 34 u. 87; WETZEL, 1966; A. ZEISS, 1968):

1. *Neochetoceras bous* (OPPEL, 1863) – *N. steraspis* (OPPEL, 1863)
2. *Neochetoceras usselense* ZEISS, 1968 – *N. mucronatum* BERCKH. & HÖLDER, 1959
3. *Neochetoceras griesbachiformis* (DONZE & ENAY, 1961) – *N. steraspidoides* (FONTANNES, 1879)
4. *Taramelliceras prolithographicum* (FONTANNES, 1879) – *Glochiceras lithographicum* (OPPEL, 1863)

Neben diesen Beispielen mit artlicher Entsprechung der dimorphen Partner ist folgendes Gattungs-Paar zu erwähnen:

Hybonoticeras s. str. BREISTROFFER, 1947 [*beckeri-, pressulum-, hybonotum*-Gruppe] – „*Hybonotella*" BERCKH. & HÖLDER, 1959 [*mundulum*-Gruppe]

Während bei *Neochetoceras* fast alle Arten Partner einer Dimorphen-Gruppe sind, sind derartige Feststellungen bei den vielen Arten von *Taramelliceras* und *Glochiceras* sehr viel seltener möglich. Den unter 4. genannten zwei ‚Arten', die sich morphologisch außerordentlich ähnlich werden können und die im Unter-Tithon zusammen in gleichalten Schichten vorkommen, kann aus dem Ober-Oxfordien ein weiteres derartiges ‚Arten-Paar' angeschlossen werden:

Taramelliceras litocerum (OPPEL, 1863) – *Glochiceras lingulatum* (QUENSTEDT, 1849) (vgl. A. ZEISS, 1966).

Aus den noch tieferen Schichten des Unter-Oxfordien gibt PALFRAMAN (1966) Sexualdimorphismus zwischen Arten von *Creniceras* und *Taramelliceras* an (vgl. hierzu a. CALLOMON, dieses Symp.). Im Mittel-Tithon liegt ein Dimorphismus jeweils nahe zwischen:

Haploceras elimatum (OPPEL, 1865) und *Glochiceras carachtheis* (ZEJSZNER, 1846).

Diese Beispiele, bei denen Arten einer Gattung miteinander oder mit Arten verschiedener Gattungen dimorphe Paare bilden, sollen zeigen, daß man mit nomenklatorischen Folgerungen, die sich auf einen nur bei einzelnen Arten festgestellten Sexual-Dimorphismus beziehen, bei der Übertragung auf die Gesamtheit der Arten einer Gattung sehr vorsichtig sein muß bzw. die Gesamtrevision der betreffenden Gruppe abwarten sollte. Wie schwierig die Verhältnisse innerhalb der Familie Oppeliidae sind, zeigen die Untersuchungen an den Hecticoceratinae. Während bisher Dimorphismus höchstens artlich unterschieden wurde, hält S. Elmi (1967, S. 789) sogar eine generische Unterscheidung für notwendig. Man vergleiche auch die Ausführungen von J. Stephanov (1966, S. 34–37).

Auch innerhalb der Gruppe II erfuhr der Dimorphismus ganz unterschiedliche klassifikatorische Bewertung. Bei den geringen Unterschieden zwischen den Partnern eines Dimorphen-Paares scheint in der Mehrzahl der Fälle bei rein morphologischer Gliederung lediglich eine artliche Unterscheidung angebracht. Für *Hybonoticeras* mit stärkeren Größenunterschieden ist allenfalls eine subgenerische Klassifikation erwägenswert.

Gruppe III umfaßt jene Formenkreise, die zwar ebenfalls vermutlich dimorph ausgeprägt sind, bei denen aber der Dimorphismus selbst noch nicht klar erkennbar ist [Aspidoceratidae, Streblitinae e. p.] oder die Zuordnung unklar ist [*Sutneria*]. Zu vermuten ist, daß innerhalb der erstgenannten Gruppe die Dimorphen-Paare innerhalb derselben Gattung zu suchen sind [z. B. bei *Streblites*, *Ochetoceras* und *Aspidoceras*].

Ob dies auch für *Sutneria* gilt, ist unklar. Hinsichtlich *Gravesia* kann man z. B. einen Dimorphismus zwischen *G. gigas* und *G. gravesiana* annehmen. Zur Gruppe III gehören schließlich auch die Phylloceraten und Lytoceraten, über deren Dimorphismus für die Zeit des Unter-Tithon derzeit noch keine Untersuchungen vorliegen.

Zur Klassifikation und Nomenklatur dimorpher Jura-Ammoniten

Wie die vorangegangene Übersicht zeigt, fand, wie bei anderen Ammoniten-Gruppen, auch bei den Unter-Tithon-Ammoniten der Dimorphismus bei der Anwendung herkömmlicher Klassifikationsmethoden ganz unterschiedliche taxionomische Bewertung: die zu einem Dimorphen-Paar gehörenden Partner wurden teilweise zu Gattungen verschiedener Unterfamilien, teilweise zu verschiedenen Gattungen derselben Unterfamilie, teilweise zu Untergattungen ein und derselben Gattung und teilweise zu Arten einer Gattung gestellt. Alle diese Einheiten sind naturgemäß „Morphospezies", „Morphogenera" etc. – Da man heute weithin anerkennt, daß der Dimorphismus ein verbreitetes Phänomen, wenigstens bei Jura-Ammoniten, darstellt, ist die Frage nach der Ursache dieses Phänomens sehr aktuell. Derzeit erscheint, wie bereits erwähnt, als naheliegendste Theorie die des sexuell bedingten Dimorphismus. Es gibt aber auch hierzu kritische Stimmen (z. B. J. Stephanov, 1966). Da diese Theorie nicht direkt beweisbar ist und da eine genaue Statistik über den Sexual-Dimorphismus bei rezenten Formen für Analogie-Schlüsse noch fehlt, ist es problematisch, ob bereits heute eine einheitliche taxiono-

mische Regelung für die Einstufung dimorpher Formen zweckmäßig ist. Wenn man davon ausgeht, daß der feststellbare Schalen-Dimorphismus sexuell bedingt sein kann, sollte man jedenfalls alles vermeiden, was die eventuellen Partner durch die Einstufung in zu hohe systematische Kategorien unnatürlich weit voneinander entfernt. Auch unter „rein morphologischen" Gesichtspunkten, also bei sehr starker Differenzierung der beiden Partner einer Dimorphen-Gruppe, scheint der Subgenus-Rang die zu empfehlende höchste systematische Kategorie zu sein. Dieses Problem ist im übrigen von J. H. CALLOMON (1963 und dies. Symp.), G. WESTERMANN (1964 und dies. Symp.) und PALFRAMAN (dies. Symp.) bereits sehr eingehend behandelt worden, so daß darauf verwiesen werden kann. Besonders interessant sind die Ausführungen von CALLOMON (dies. Symp.) zum Begriff der „Biospezies" und der „Morphospezies". Sie zeigen deutlich, wie groß die Schwierigkeiten sind, hier eine einheitliche Meinung zu finden. Das System der fossilen Tiere ist sicherlich in erster Linie ein Ordnungsprinzip, mit dessen Hilfe die Vielfalt der uns überlieferten Formen möglichst übersichtlich gegliedert werden soll. Da uns erst ein geringer Teil der fossilen Tiere bekannt ist, werden neue Aufsammlungen immer mehr neue Formen zutage bringen. Daß zur systematischen Ordnung Namen in größerer Zahl erforderlich sind, ist zwar bedauerlich, aber notwendig, damit eine sichere Verständigung unter den Bearbeitern möglich ist. Die genaue Sammlung morphologischer Daten ist als Basis unumgänglich; die auf ihnen beruhenden Taxa sind aber soweit wie möglich durch biologische, chronologische und phylogenetische Kriterien zu kontrollieren, damit einerseits Morphospezies, die z. B. auf ökologischen Varianten, Sexual-Dimorphismus oder zoogeographischen Sonderentwicklungen beruhen, vermieden werden und andererseits Parallelentwicklungen, Homoeomorphien und iterative Entwicklungszweige richtig erkannt werden. Nur so wird man sich dem Ziel, „Biospezies" zu erkennen, allmählich nähern können.

Wie schwierig es allerdings sein dürfte, auch bei totaler Überlieferung des fossilen Materials „Biospezies" zu erkennen (vgl. hierzu a. E. MAYR, 1967, S. 31–32), zeigen die außerordentlich interessanten Untersuchungen von REESIDE & COBBAN (1960). Diese beiden Autoren konnten in fünf Horizonten, die durch mehr als 10 m mächtige fossilleere Horizonte voneinander getrennt sind, fünf außerordentlich variable Faunen von *Neogastroplites* feststellen; jede dieser Faunen wurde als eine Art betrachtet. Wäre nun auch in den fossileren Zwischenschichten dieselbe Fülle variierender Neogastropliten überliefert, so wäre es vermutlich außerordentlich schwierig, in der Gesamtfauna die artlichen Grenzen zu finden.

Die folgenden Möglichkeiten der taxonomischen und nomenklatorischen Behandlung des Sexual-Dimorphismus bei Ammoniten lassen sich m. E. diskutieren:

1. Der Sexual-Dimorphismus ist sicher nachweisbar. Die nomenklatorischen Konsequenzen sind in diesem Fall klar. Handelt es sich um zwei verschiedene Arten, etwa *Creniceras renggeri* und *Taramelliceras richei*, so muß der jüngere Artname ein Synonym des älteren werden.

Beispiel: *Creniceras renggeri* ♀ [ex: *Taramelliceras richei*] und *Creniceras renggeri* ♂, oder *Creniceras renggeri* ♀ und ♂.

Soweit ist der Fall einfach. Wäre aber *T. richei* der Gattungstyp für *Taramelliceras*, so würde die gesamte Gattung unter Synonymie von *Creniceras* fallen. Da aber *Taramelliceras* mindestens das Zwölffache an Arten wie *Creniceras* be-

sitzt und ein ganz anderes zeitliches Auftreten hat, wären die meisten Taramelliceraten „monosexuelle" Arten ohne Partner; diese wären also bei anderen Gattungen, z. B. *Glochiceras,* zu suchen. Es würde sich also ohne Revision einer ganzen Anzahl von Gattungen eine große Anzahl von Problemen nomenklatorischer Art ergeben, die sich nur durch eine Neubearbeitung der betroffenen Gattungen lösen lassen.

2. Der Sexual-Dimorphismus kann nur vermutet werden. Rein informativ werden hinter die Namen der Partner eines Sexual-Dimorphen-Paares die Zeichen [♀] und [♂] in eckigen Klammern beigefügt. Letztere sollen anzeigen, daß es sich nur um eine Vermutung handelt, z. B.:

Distichoceras bicostatum (STAHL) [♀] – *Horioceras baugieri* (D'ORBIGNY) [♂].

Vorteile: Das bisherige System braucht nicht geändert zu werden. Das ist besonders dann von großem Wert, wenn zunächst zwischen größeren Gattungen nur ein einzelnes spezifisches Sexual-Dimorphen-Paar vermutet wird. Auch können eventuell notwendige Änderungen in der Zusammenstellung der Partner ohne Änderung des Systems vorgenommen werden.

Nachteile: Es muß jeweils das ‚Arten-Paar' angegeben werden. Zunächst tritt noch keine Vereinfachung des Systems ein.

Es ist klar, daß dieses Verfahren nur ein Zwischenstadium darstellen kann, bis sich unsere Kenntnisse soweit vermehrt haben, daß wir die Sexual-Dimorphen einer Art wirklich erkennen können und die Gesamtheit der Arten der infrage kommenden Gattungen richtig beurteilt werden kann.

3. Der Schalen-Dimorphismus wird rein morphologisch beurteilt. In diesem Falle wird ein nunmehr als weit verbreitet erkanntes Phänomen normalen morphologischen Kriterien unterworfen. Entsprechend der unterschiedlichen Ausbildung der Makro- bzw. Mikrokonchen erfolgt die taxionomische Einstufung in verschiedene Kategorien (Untergattungen, Arten, Unterarten etc.) oder bleibt unberücksichtigt, wenn die Unterschiede sehr gering sind. – Dieses ist die herkömmliche morphologische Arbeitsweise. Nachteile sind vor allem die meist zu starke Aufsplitterung einerseits und die Zusammenfassung morphologisch ähnlicher, aber nicht näher verwandter Gruppen (mit u. U. verschiedenem zeitlichen Auftreten) andererseits.

4. Der Schalen-Dimorphismus wird als taxionomisch gleichwertiges Merkmal aufgefaßt, z. B. von subgenerischem Rang. Diese Auffassung wurde insbesondere von J. H. CALLOMON (1963, S. 50) vertreten: „... the dimorphism is in my opinion best incorporated at subgeneric level", und etwas eingeschränkt, als Übergangslösung für starken Dimorphismus, auch von G. WESTERMANN (1964, S. 42) für „solche Dimorphen, deren Entsprechung gruppenmäßig, aber noch nicht infraspezifisch bekannt ist".

Dem Vorteil einer klaren und einheitlichen Gliederung sämtlicher Dimorphen-Gruppen steht der Nachteil gegenüber, daß ein vermutetes infraspezifisches Merkmal („Sexual-Dimorphismus") eine unnatürlich hohe taxionomische Bewertung erfährt. Auch wird die Zahl der taxionomischen Einheiten bei konsequenter Handhabung dieses Prinzips wohl eher vermehrt als erniedrigt: Zu rein morphologischen Einheiten (z. B. makrokonchen Untergattungen einer makro-

konchen Gattung) würden noch jene kommen, die lediglich auf vermutetem Sexual-Dimorphismus beruhen.

5. Der Schalen-Dimorphismus wird rein morphologisch beurteilt, die taxionomische Abgrenzung erfolgt aber unter Berücksichtigung der Phylogenie der Gesamtgruppe. Es wird als Ausgangsbasis eine genaue morphologische Analyse und Beschreibung des Untersuchungsmaterials gefordert. Die endgültige Fassung der Arten und Gattungen erfolgt aber erst nach möglichst genauer Kenntnis der benachbarten taxionomischen Einheiten, der Horizontal- und Vertikalverbreitung, sowie vor allem der Phylogenie der Gesamt-Gruppe.

Der Nachteil rein morphologischer Fassung der Taxia soll durch Berücksichtigung biologischer Kriterien vermieden werden. Hierdurch sollen vor allem Parallelentwicklungen, Homoeomorphien und iterative Entwicklungszweige, die morphologisch oft ähnlich sind und deshalb nicht erkannt werden, klar voneinander getrennt werden. – Zur Vermeidung unnötiger Artabtrennungen ist das Erkennen ökologischer und zoogeographischer Varianten wichtig.

6. Neutrale Kennzeichnung des Dimorphismus. Da es sehr schwierig erscheint, derzeit für die taxionomische und nomenklatorische Behandlung des Schalen-Dimorphismus eine einheitliche Lösung zu finden, ist es am zweckmäßigsten – soweit eine Kennzeichnung dimorpher Paare bzw. Partner notwendig ist –, keine taxionomisch und nomenklatorisch festgelegten Einheiten zu verwenden. Bezeichnungen oder Namen für solche dimorphen Gruppen bzw. Partner werden am besten in eckigen Klammern dem taxionomischen Namen beigefügt. Damit bleiben diese Namen einerseits außerhalb des zoologischen Systems, andererseits ermöglichen sie eine schnelle Orientierung bzw. einheitliche Gliederung dimorpher Ammoniten-Gruppen. Benutzt man z. B. die Bezeichnungen „Makrokonch" und „Mikrokonch", die sich bereits gut eingeführt haben, so kann man folgende Beispiele geben:

Franconites (F.) vimineus [Ma.] – *F. (Parakeratinites) communis* [Mi.]

Neochetoceras bous [Ma.] – *N. steraspis* [Mi.]

oder auch nur:

Franconites [Ma.] – *Parakeratinites* [Mi.]

Mit dieser Methode lassen sich Mikro- und Makrokonche zunächst ganz neutral zusammenstellen, ohne daß Aussagen über den Sexual-Dimorphismus und über das jeweilige Geschlecht des Partners notwendig sind. Sicher sind in einiger Zeit unsere Kenntnisse dann so gesichert, daß man den Schritt zur „Paläo-Biospezies" mit „bisexuellen" Dimorphen gehen kann. Zu diesem Ziel hin kann der unter 6. gemachte Vorschlag nach Ansicht des Verfassers die besten Dienste leisten.

Literatur

BERCKHEMER, F. & HÖLDER, H.: Ammoniten aus dem Oberen Weißen Jura Süddeutschlands. – Beih. Geol. Jb., **35**, 1–135, 1959.

CALLOMON, J. H.: The ammonite succession in the Lower Oxford Clay and Kellaways Beds at Kidlington, Oxfordshire, and the zone of the Callovian Stage. – Phil. Trans. Roy. Soc. London, (B) **239**, 215–264, 1955.

– Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. – Trans. Leic. Lit. & Phil. Soc., **57**, 19–56, 1963.

COPE, J. C. W.: The palaeontology and stratigraphy of the lower part of the Upper Kimmeridge Clay of Dorset. – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., **15**, 1–79, 1967.

– *Propectinatites*, a new Lower Kimmeridgian Ammonite Genus. – Palaeontology, **11**, 16–18, 1968.

ELMI, S.: Contribution à la connaissance des Oppeliidae du Callovien moyen. – Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, **19**, 509–845, 1967.

INDANS, J.: Eine Ammonitenfauna aus dem Unter-Tithon der argentinischen Kordillere in Süd-Mendoza. – Palaeontographica, A, **105**, 96–102, 1954.

MAKOWSKI, H.: Problem of sexual dimorphism in ammonites. – Palaeont. Polon., **12**, 1–92, 1962.

MANGOLD-WIRZ, K.: Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. – Vie et Milieu, Suppl., **13**, Paris 1963.

MAYR, E.: Artbegriff und Evolution. – 617 S., Hamburg (Parey) 1967.

MICHAILOV, N. P.: Boreal late Jurassic (Lower Volgian) ammonites (Virgatosphinctinae). – Acad. Sci. U.S.S.R., Geol. Inst., Trans., **107**, 1–88, 1964.

PALFRAMAN, D. F. B.: Variation and ontogeny of some Oxfordian ammonites: *Taramelliceras richei* (DE LORIOL) and *Creniceras renggeri* (OPPEL) from Woodham, Buckinghamshire. – Palaeontology, **9**, 290–311, 1966.

REESIDE, J. B. & COBBAN, W. A.: Studies of the Mowry Shale (Cretaceous) and contemporary formations in the United States and Canada. – U.S. Geol. Surv., Prof. Pap., **355**, 1–126, 1960.

SCHNEID, TH.: Die Geologie der Fränkischen Alb zwischen Eichstätt und Neuburg a. d. Donau I. – Geogn. Jh., **27**, 59–172, 1915a.

– Die Ammoniten-Fauna der obertithonischen Kalke von Neuburg a. d. Donau. – Geol.-Paläontol. Abh., N. F., **13**, 305–416, 1915b.

STEPHANOV, J.: The Middle Jurassic Ammonite Genus *Oecotraustes*. – Trav. Géol. Bulg., Sér. Paléontol., **8**, 29–69, 1966.

VALDUGA, A.: Ammoniti ed Aptici neogiurassici dell' Ogaden e della Somalia sud-occidentale. – Palaeontogr. Ital., N. S., **18**, 1–40, 1954.

WESTERMANN, G. E. G.: Sexual-Dimorphismus bei Ammoniten und seine Bedeutung für die Taxionomie der Otoitidae. – Paleontographica, A, **124**, 33–73, 1964.

WETZEL, W.: Über einige umstrittene Bath-Ammoniten nebst paläobiologische Bemerkungen über die Neoammoniten. – Neues Jahrb. Geol. Paläont., Abh., **124**, 84–102, 1966.

ZEISS, A.: Biostratigraphische Auswertung von Ammonitenaufsammlungen im Profil des Malm α und β am Feuerstein bei Ebermannstadt/Ofr. – Erlanger geol. Abh., **62**, 104–111, 1966.

– Makrofossilien aus Jura- und Kreide-Profilen Äthiopiens (Auswertung von Aufsammlungen der Erdölgewerkschaft Elwerath). – 1–86, Erlangen 1967 (MS).

– Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter-Tithon der Südlichen Frankenalb. – Abh. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., N. F., **132**, 1–190, 1968.

ZIEGLER, B.: Die Ammoniten-Gattung *Aulacostephanus* im Oberjura (Taxionomie, Stratigraphie, Biologie). – Palaeontographica, A, **199**, 1–172, 1962.

Diskussion

G. E. G. WESTERMANN:

It is a paradox to me why Dr. ZEISS in „Möglichkeit No. 5" proposes the application of biological, range and even phylogenetic criteria in order to avoid a „rein morphologische Fassung der Taxa", but in the same classification disregards dimorphism treating the sexes „rein morphologisch". Similarly, in No. 6, his proposal of a „neutrale Kennzeichnung" of dimorphism does not offer any taxonomic or nomenclatural solution but merely an abbreviated informal treatment of

dimorphic correspondence which in this form is not applicable to the identification of specimens.

A. Zeiss:

1. Man muß sehr klar unterscheiden zwischen dem morphologisch erkennbaren Schalen-Dimorphismus und der Deutung desselben als Ausdruck eines Sexual-Dimorphismus.

In der kritisierten „Möglichkeit 5" wird zuerst eine genaue morphologische Analyse gefordert, danach aber auch die Berücksichtigung anderer – wie z. B. phylogenetischer und biologischer – Faktoren für notwendig gehalten. Zu den biologischen Faktoren gehört natürlich auch ein eventuell vorhandener Sexual-Dimorphismus, sofern er eindeutig nachweisbar ist.

2. Die „Möglichkeit 6" zur „Neutralen Kennzeichnung des Dimorphismus" bezieht sich nur auf die Kennzeichnung dimorpher Paare; eine „identification of specimens" ist damit nicht beabsichtigt, gerade weil der heutige Stand der Kenntnisse „any taxonomic or nomenclatural solution" auf einheitlicher Basis fast aussichtslos erscheinen läßt.