

Bedeutung der Rekapitulationsentwicklung in der Paläontologie*

Von

JURGEN KULLMANN & JOST WIEDMANN, Tübingen

Mit 11 Abbildungen

Inhalt

A. Einleitung	71
B. Rekapitulationsentwicklung bei Ammonoideen	72
C. Abweichungen von der Rekapitulationsentwicklung	80
1. Deviation (81) – 2. Proterogenese (84) – 3. Abbreviation (86)	
D. Zusammenfassung	90
E. Literatur	91

A. Einleitung

Paläontologische Objekte spiegeln meistens nur unvollkommen das ursprüngliche Lebewesen wider, denn in der Regel sind nur die Hartteile erhalten. Aus diesem Grunde ist es ausgeschlossen, an paläontologischem Material eine etwaige Rekapitulation vollständiger Ahnenstadien entsprechend der Biogenetischen Regel zu beobachten.

Oft ist es jedoch möglich, einzelne als homolog erkannte Merkmalskomplexe bei phylogenetisch verbundenen Formen zu untersuchen. Paläontologische Untersuchungen zur Frage der Rekapitulation von Ahnenstadien können also nur zu Entwicklungsabläufen beitragen, die zur Ausbildung eines einzelnen Organs oder einer bestimmten morphologischen Struktur des Organismus führen. Paläontologische Aussagen zur Ontogenese gründen sich also stets auf morphogenetische Abläufe etwa im Sinne des NAEF'schen Gesetzes.

*) Veränderte Fassung des Vortrags, gehalten auf dem 24. Phylogenetischen Symposium in Freiburg, 30.11. – 2.12.1979.

Da aber das paläontologische Beobachtungsmaterial in vielen Fällen eine klare zeitliche Einordnung ermöglicht, ist zugleich der zeitliche Ablauf der morphogenetischen Änderungen bei phylogenetischen Linien rekonstruierbar. So gewinnt die paläontologische Untersuchung, zwar nur an begrenzten Merkmalskomplexen durchführbar, immerhin durch die Einbeziehung der zeitlichen Bestimmung ein Les- richtungskriterium, das die Überprüfung des Verhältnisses von Ontogenesen und Phylogenesen zuläßt.

Auf diese Weise wird es möglich, die Frage nach dem Wesen der Rekapitulation von Stadien der Stammesgeschichte neu zu behandeln. Man mag GUTMANN & BONIK (1980: 119) darin zustimmen, daß die Frage, "was Rekapitulation ist", sich "nicht aus der Betrachtung der Embryonalentwicklung, sondern aus der Rekonstruktion der Stammesgeschichte" ergibt. Das paläontologische Material ermöglicht jedenfalls die Rekonstruktion des Ablaufs der Stammesgeschichte ohne Zuhilfenahme des Biogenetischen Grundgesetzes und damit zugleich eine Überprüfung der behaupteten Regelmäßigkeiten. Einer veränderten Evolutionstheorie, wie GUTMANN & BONIK (l.c.) fordern, bedarf es hierbei nicht.

Freilich haben Untersuchungen zu diesem Problem nur bei Organismen mit einiger Sicherheit Aussicht auf Erfolg, deren erhaltungsfähige Hartteile ihre eigene Ontogenese zu rekonstruieren ermöglichen. In erster Linie sind Mollusken gut geeignet, z. B. Muscheln und Schnecken sowie Schalancephalopoden, also Organismen, deren Gehäuse während der Ontogenese wächst. Hierbei sind die einzelnen ontogenetischen Wachstumsstadien vom Beginn der Schalenbildung ab meist unmittelbar der Beobachtung zugänglich. Gute Möglichkeiten der Untersuchung ontogenetischer Stadien bestehen so auch bei Brachiopoden, Echinodermen, Steinkorallen (Hexacorallia), Graptolithen und Foraminiferen; andere Tiergruppen, etwa Arthropoden und Wirbeltiere sind weniger geeignet.

Sehr günstige Beispiele bieten wegen des Merkmalsreichtums ihrer Schalen die Schalancephalopoden; sie sollen uns in dieser Übersicht als Schwerpunkt dienen, ergänzt durch einige Beispiele von den Hexacorallia.

B. Rekapitulationsentwicklung bei Ammonoideen

Ammonoideen haben mehrere Merkmalskomplexe, deren ontogenetische Entwicklung untersuchbar ist: (1) die Gehäusegestalt, etwa der Windungsquerschnitt und die biometrisch leicht faßbare Entwicklung der logarithmischen Spirale des Schalenlängsschnitts; (2) Skulptureigenschaften der Schale wie z. B. Ornamentierung, Knoten- und Rippenbildungen, Längsfurchen und Gehäuse-Einschnürungen; (3) die "Lobenlinie", d. h. die Linie des Zusammentreffens der Kammerscheidewand mit der Schale. Sie ist in Vor- und Rückbiegungen (Sättel und Loben) gegliedert (Abb. 1), die im Verlauf der Ontogenese an Zahl und bzw. oder an der Stärke ihrer Zerschlitzung zunehmen. Die letzte Lobenlinie ist in der Regel die komplizierteste. Entsprechendes gilt auch für die phylogenetische Entwicklung der Ammonoiten-Lobenlinie.

Die unter (1) und (2) aufgeführten Merkmalskomplexe sind zwar art-typisch; im Laufe der Phylogenie sind sie jedoch wenig konstant. Besonders die Gehäuse-Form rekapituliert selten Ahnenstadien; oft-

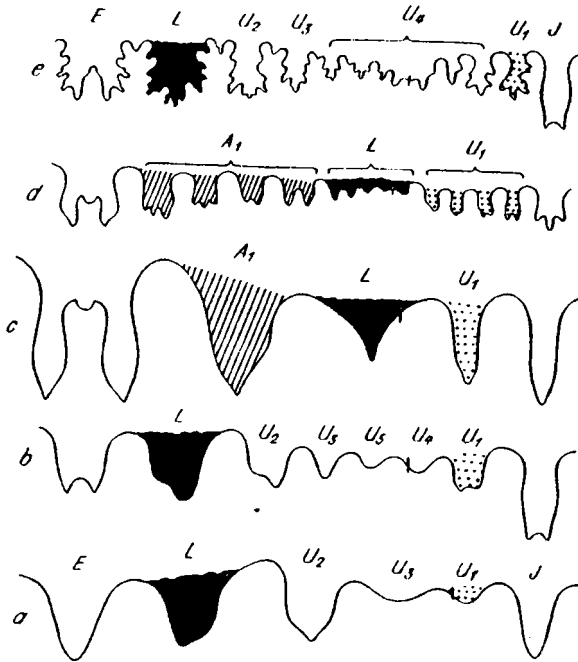


Abb. 1: Unterschiedliche Ammonoiten-Alterssuturen (nach SCHINDEWOLF 1968). — (a) *Merocanites*, Prolecanitina, Devon; (b) *Otoceras*, Ceratitina, Trias; (c) *Gastrioceras*, Goniatitina, Karbon; (d) *Marathonites*, Goniatitina, Perm; (e) *Sorboceras*, Phylloceratina, Jura. Nur die Loben werden mit Symbolen bezeichnet: E (Externloben), A (Adventivloben), L (Lateralloben), U (Umbilikalloben), I (Internlobus).

mals sind gerade Jugendgehäuse der Folgeart verschiedener von der Ahnform als die Altersstadien (s. Abschn. C 2, Proterogenese). Skulptur-Eigenschaften halten sich in phylogenetischen Linien oft längere Zeit, doch lassen sich langfristige Tendenzen, die ihren Niederschlag in der Ontogenese finden, nur begrenzt erkennen.

Die Lobenlinie repräsentiert demgegenüber einen Merkmalskomplex von großer phylogenetischer Konstanz. Zwar sind uns Ursache und Funktion der Ausbildung von Loben und Sätteln sowie der in abgeleiteten Formen auftretenden mannigfachen Verfaltung der Suture von Kammerscheidewand und Außenschale noch immer unbekannt - vielleicht dienten sie der Oberflächen-Vergrößerung und damit der Verbesserung des Auftriebsorgans, oder sie halfen bei der Bewältigung der statischen Anforderungen bei großen Vertikalbewegungen (wie sie z. B. von *Nautilus* bekannt sind); vielleicht aber spielte die Lobenlinie bei der Anheftung des Weichkörpers im abdominalen Wohnkammerabschnitt eine Rolle. In jedem Fall kann man langgespannte phylogenetische Trends erkennen, die teilweise Optimierungsprozesse

se widerspiegeln dürften.

Da die Veränderungen der Lobenlinie von Ursprungsart zu Folgeart in der Regel von geringem Ausmaß sind, entstanden phylogenetische Linien, deren einzelne Glieder im Merkmal der Lobenlinie nahezu lückenlos verbunden sind. Da das Stetigkeitsprinzip der Homologiekriterien REMANES (1952: 33) in jedem Fall ohne Schwierigkeiten anwendbar ist, können die einzelnen Elemente der Lobenlinien bei den unterschiedlichen Formen miteinander verglichen und homologisiert werden. Zur besonderen Charakterisierung konnte eine Terminologie der Loben-Elemente entwickelt werden, die es gestattet, die Lobenentwicklung formalisiert zu beschreiben (vgl. zusammenfassend KULLMANN & WIEDMANN 1970 und Abb. 1).

Im Laufe der Stammesgeschichte der Ammonoideen wurden die Lobenlinien in der Regel fortschreitend elementreicher und komplizierter. Am Anfang der Entwicklung, im unteren Devon, stehen Formen mit sehr einfacher Lobenlinie; in der Loben-Terminologie werden die einzigen drei Loben (Rückbiegungen) als die drei Protoloben *E*, *L* und *I* bezeichnet (Abb. 2). Die meisten unterdevonischen Ammonoideen haben eine dreilobige Adult-Lobenlinie.

Während des Devons entwickelten die Ammonoideen Lobenlinien mit zahlreichen Elementen (Abb. 2 und 3). Dabei wird stets das dreilobige Ausgangsstadium in der Ontogenese rekapituliert. Als Beispiel diene eine Form aus dem höchsten Oberdevon und ältesten Unterkarbon, *Imitoceras* sp. (Abb. 2a, $b_1 - e_1$). Die erste Sutura (Abb. 2a) weist hier dieses dreilobige Stadium auf. Bei der zweiten Sutura (Abb. 2b₁) tritt bereits ein neuer (Meta-) Lobus *A* zwischen *E* und *L* auf; in der dritten oder vierten Sutura (Abb. 2c₁ oder d₁) kommt ein letzter (Meta-) Lobus *U* zwischen *L* und *I* hinzu. Die Adult-Lobenlinie von *Imitoceras* sp. umfaßt die Elemente *E A L U I* (Abb. 2e₁). Damit sind die beiden alternativen Möglichkeiten entweder im Sattel *E/L* oder *L/I* bereits verwirklicht.

In diesem Fall wird nicht nur die Adultsutura unter- und mitteldevonischer einfacher Vertreter der Goniaticitida rekapituliert, sondern auch die von phylogenetischen Zwischengliedern. Das vierlobige ontogenetische Stadium von *Imitoceras* (Abb. 2b₁) entspricht zugleich der Adultsutura von *Cheiloceras* sp., einer Form des mittleren Oberdevons, dar. Bei *Cheiloceras* tritt der Metalobus *A* erst in der 10. Lobenlinie auf, die 9 vorhergehenden sind dreilobig entsprechend der Abb. 2a (vgl. SCHINDEWOLF 1951: Abb. 5).

Die gegenüber *Cheiloceras* fortgeschrittene Gattung *Sporadoceras* im mittleren und höheren Oberdevon weist zwei *A*-Loben und einen *U*-Lobus auf; hierbei wird das dreilobige Ausgangsstadium nur auf der ersten Sutura wiederholt; die *Cheiloceras*-Vorläuferform erscheint wenig später. Abb. 3h stellt die Adultsutura der Art *Sporadoceras* (*Sp.*) *muensteri* dar; Abb. f und g repräsentieren zugleich Adultsuturas von älteren Arten der gleichen Gattung, die bei *S. muensteri* auf ontogenetisch frühen Stadien rekapituliert werden.

Das Phänomen der zunehmenden Verkürzung der rekapitulierten Stadien im Laufe der Stammesgeschichte wird noch klarer belegt durch die permische Spätform der Ordnung Goniaticitida, *Marathonites dieneri* (Abb. 4). Ab dem Oberkarbon entwickeln die paläozoischen Ammonoideen extrem viellobige Sutures durch Zerteilung der ursprünglichen Loben *E*, *A*, *L*, *U* und *I*. Bei *Marathonites* wird bereits auf der zweiten Sutura (Abb. 4a) ein fünflobiges Stadium wie in Abb.

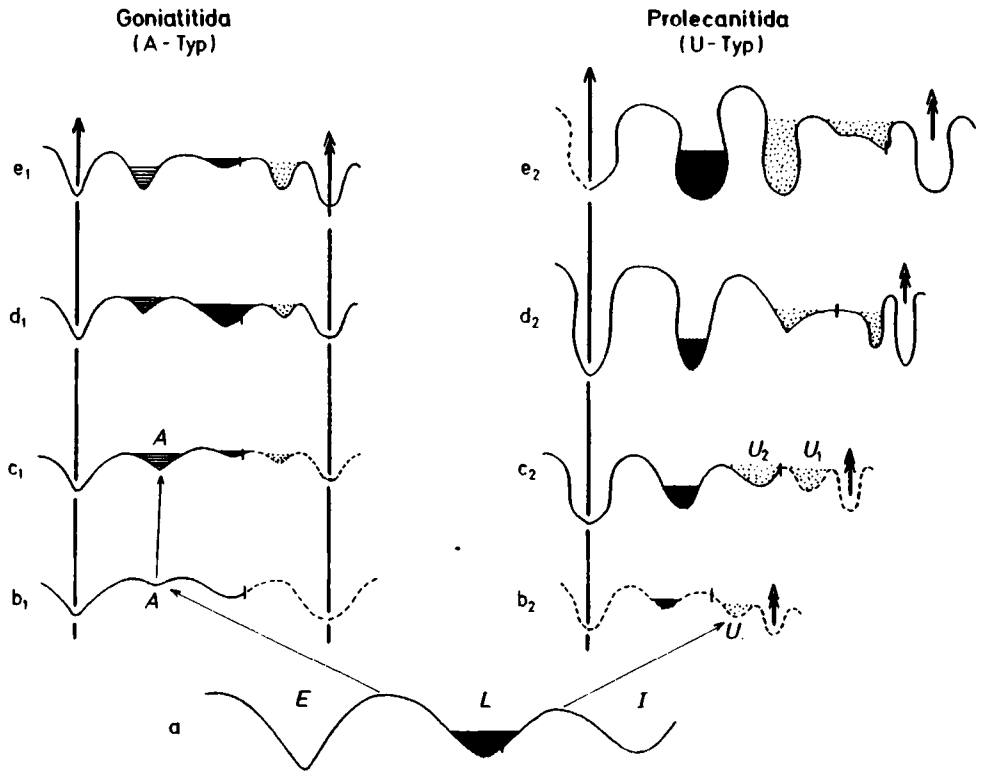


Abb. 2: Lobenentwicklung bei zwei Ordnungen karbonischer Ammonoideen (leicht schematisiert).

a: Dreilobiges Ausgangsstadium: Adultsutur zahlreicher unter- und mitteldevonischer Ammonoideen, Primärsutur bei oberdevonischen, karbonischen und permischen Ammonoideen.

b₁-e₁: Lobenlinien der O. Goniatitida, A-Typ. b₁: Adultsutur von *Cheiloceras* sp., Oberdevon, identisch mit frühem ontogenetischen Stadium (2. Lobenlinie) von *Imitoceras* sp., unterstes Unterkarbon. Zusätzlicher Metalobus (A) – c₁: *Imitoceras* sp., 3. Lobenlinie, mit weiterem Metalobus (U) – d₁: desgl., 4. Lobenlinie – e₁: desgl., spätere Lobenlinie. – Die Lobenentwicklung von *Cheiloceras* durchläuft die Stadien a-b₁, von *Imitoceras* die Stadien a-e₁.

b₂-e₂: Lobenlinien der O. Prolecanitida, U-Typ. b₂: frühes ontogenetisches Stadium von *Merocanites asiaticus*, höheres Unterkarbon – c₂: späteres ontogenetisches Stadium von *Protocanites* cf. *P. gurleyi*, unteres Unterkarbon – d₂: Adultstadium von *Protocanites nodosus*, unteres Unterkarbon – e₂: Adultstadium von *Merocanites asiaticus*, höheres Unterkarbon. Die Lobenentwicklung von *Protocanites* durchläuft die Stadien a-d₂, von *Merocanites* die Stadien a-e₂. (b₁-e₁ nach SCHINDEWOLF 1951; b₂, e₂ nach KARPINSKIY 1896; c₂ nach SCHINDEWOLF 1959; d₂ nach VÖHRINGER 1960).

2d₁ erreicht; in den folgenden Stadien werden Adultsuturen mehrerer oberkarbonischer Vorläufer-Gattungen von *Marathonites* (Abb. 4c, d, e) rekapituliert. Die erste Stufe ist, wie man aus einer benachbarten Art schließen kann (RUZHENTSEV 1956: 246) auch bei *Marathonites* offenbar trilobate; das *Cheiloceras*-Zwischenstadium (entsprechend Abb. 2b) wird im ontogenetischen Ablauf übersprungen. Die Ontogenese des unterpermischen *Marathonites* rekapituliert also nur ein Adultstadium aus dem Devon, sehr wenige Stadien aus dem Unterkarbon, hauptsächlich dagegen Adultstadien der unmittelbaren oberkarbonischen Vorläufer.

An der Perm/Trias-Grenze oder im Übergang vom Paläozoikum zum Mesozoikum vollzieht sich ein einschneidender Wandel in der Entwicklung der Ammoneen-Lobenlinien. Wie aus Abb. 5 ersichtlich ist, sterben die sogenannten "A-Typ-Ammoneen" aus, bei denen als erster *Metalobus* während der Ontogenese stets ein Adventivlobus (A) zu den drei Protoloben E, L und I der Primärsutur hinzutritt. Alle jüngeren Ammoneen sind "U-Typ"-Formen, d. h. hier sind die Metaloben fast ausschließlich Umbilikalloben (U₁ ff.). Sie haben ihren Ursprung in den Prolecaniten des Paläozoikums, die noch eine dreilobige (trilobate) Primärsutur besitzen, bei denen also die Einschaltung umbilikaler Loben (Abb. 5 rechts unten) in der Ontogenese überprüfbar ist. Bei den Mesoammoniten der Trias ist dies nicht mehr möglich, da sie bereits eine vierlobige (quadrilobate) Primär-

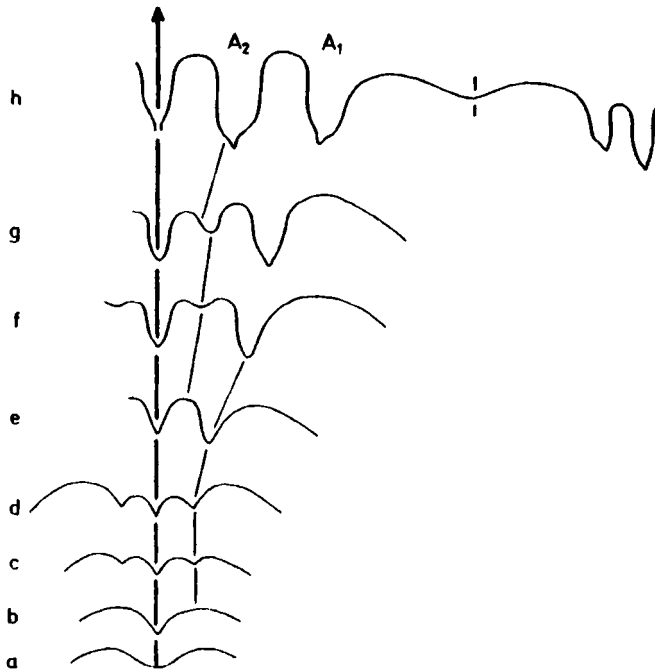


Abb. 3: Ontogenetische Lobenentwicklung von *Sporadoceras muensteri*, oberes Oberdevon. -- a-b) 1. und 2. Lobenlinie; c-f) Lobenlinien bei Gehäusedurchmesser 1,4 bis 3 mm; g) bei 5 mm Durchmesser; h) Adultsutur. (Nach BOGOSLOVSKIY 1971).

sutur mit den Elementen $E L U_1 I$ besitzen. Hier ist also ein qualitativer Sprung durch fortschreitende Addition von Altersstadien und ihre Rückverlagerung in der Ontogenese erfolgt.

Wie hier "phylogenetische Erfahrung akkumuliert" wird (WIEDMANN 1973: 577) sollen zwei Beispiele aus der fortschrittlichen, durch Mittel- und Obertrias persistierenden Gattung *Megaphyllites* verdeutlichen. Während bei *Megaphyllites prometheus* SHEVYREV (Abb. 6-I) aus dem Anis (Untere Mitteltrias) ein fünflobiges Stadium erst bei einer Windungshöhe von 0.5 mm, ein sechslobiges bei 0.6 mm erreicht werden, treten diese Stadien bei *M. robustus* WIEDMANN aus dem Oberrhin/Rhät (höchste Trias) in rascher Folge bereits im 2. und 3. Septum auf (Abb. 6-II, III).

Hier wird deutlich, daß ein Verständnis der phylogenetischen Spätformen infolge der raschen Verkürzung der Ontogenesen ohne Kenntnis der Vorläuferformen kaum möglich ist und daß es außerdem vom Entwicklungsstand der spätriadischen Megaphylliten nur noch geringer Weiterentwicklung bedarf bis zum nächsten qualitativen Merkmalsprung, der fünflobigen (und schließlich sechslobigen) Primärsutur der "Neoammoniten" des Jura und der Kreide (Abb. 5).

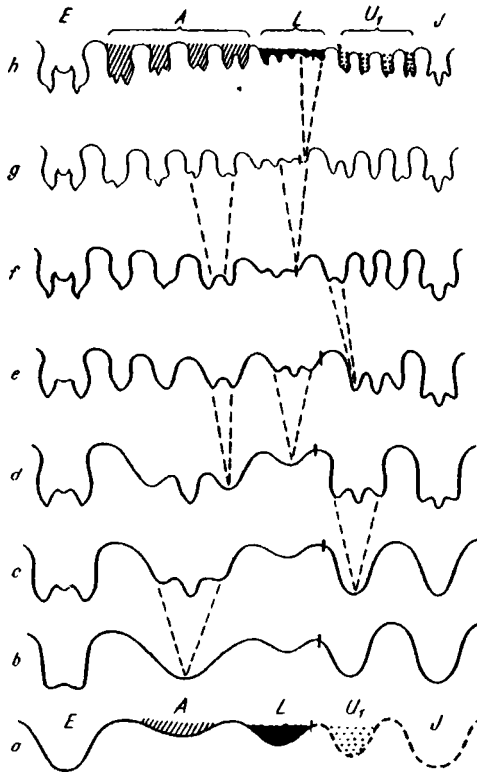


Abb. 4: Ontogenetische Lobenentwicklung von *Marathonites dieneri*, Unterperm. (Nach SCHINDEWOLF 1968).

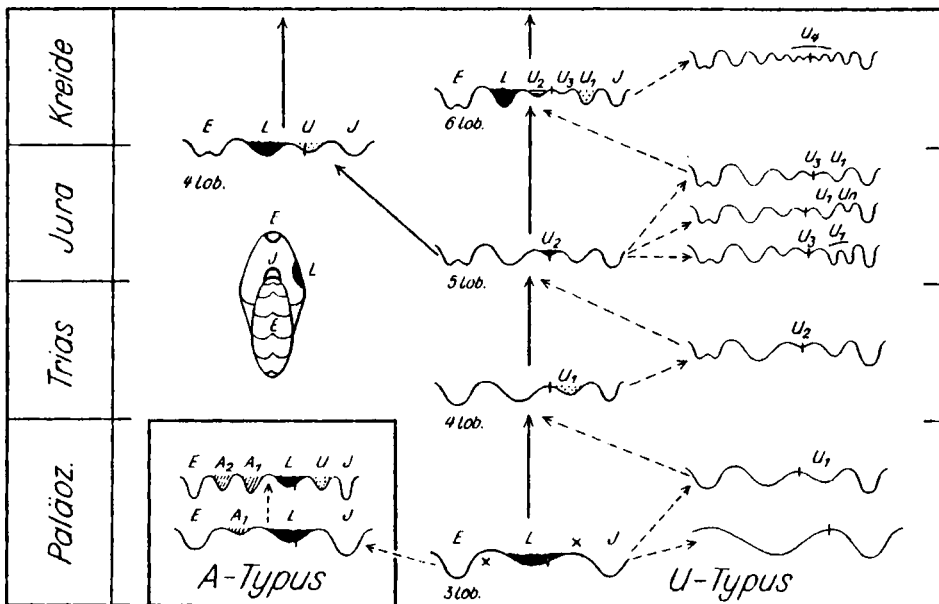


Abb. 5: Gesamtdarstellung der Entwicklung der Ammoneen-Lobenlinie (nach SCHINDEWOLF 1968). – Korrelation der Suturentogenesen des A-Typs (links unten) und des U-Typs (rechts) mit der Phylogenie der Primärsuturen (Mitte, links oben).

Auf den Sonderfall der Lobenreduktion zur sekundär wieder vierlobigen Primärsutur (Abb. 5 links oben) der heteromorphen, d. h. entrollten Ancyloceratina der Kreide wird noch einzugehen sein (s. Abschn. C 3). Das Verständnis dieser Gruppe, die keineswegs ein Agglomerat sich entrollender stammesgeschichtlicher Endformen darstellt (und ein Beispiel der "Typolyse" in SCHINDEWOLF 1950: 174), sondern vielfach und in parallelen Reihen zu normaler Aufrollung zurückstrebt (WIEDMANN 1969), wurde überhaupt erst durch lobenontogenetische Untersuchungen möglich (WIEDMANN 1966; SCHINDEWOLF 1967). Daher mag ein Beispiel aus dieser Gruppe der "falschen Hoplitzen", d. h. sekundär wiederaufgerollter Heteromorpher dieses Kapitel der Rekapitulation beschließen und verdeutlichen, in welchem Umfange die Ontogenese der Lobenlinien, hier bei der Gattung *Gargasicerias* des höheren Apt (höhere Unterkreide) (Abb. 7-I), die Phylogenie rekapituliert. In Abb. 7-II sind die Adultsuturen der vermuteten Ausgangsformen in der mittleren Unterkreide gegenübergestellt. Wenn man von der für die Neoammoniten typischen Lobenzerschlitzung der Adultsuturen absieht, so wird in beiden Reihen die parallele allmähliche Entwicklung aus einer vierlobigen Grundsutur deutlich, wie sie für die typischen Heteromorphen der Kreide kennzeichnend ist.

Die Rekapitulation von Ahnenstadien ist bei der Lobenentwicklung in allen Zweigen der Ammonoidea die Regel. Diese Feststellung wird nicht durch den Einwand geschwächt, wir kennen nicht die Funktion der verglichenen Strukturen. Selbst wenn sich die Funktion eines unbekanntem Organsystems mit der Entwicklung änderte, bliebe bestehen, daß die jeweiligen Formen auf früheren Stadien nur das

Organsystem eben ihrer Vorfahren ausbilden; die mit ihnen vergesellschaftet lebenden Formen anderer Abstammung weisen auf frühen Stadien ebenfalls nur die Organ-Ausbildung ihrer jeweiligen Vorfahren auf. Adaptive Änderungen, die nur frühe Stadien betreffen, werden bei der Lobenentwicklung der Ammonoidea nicht beobachtet.

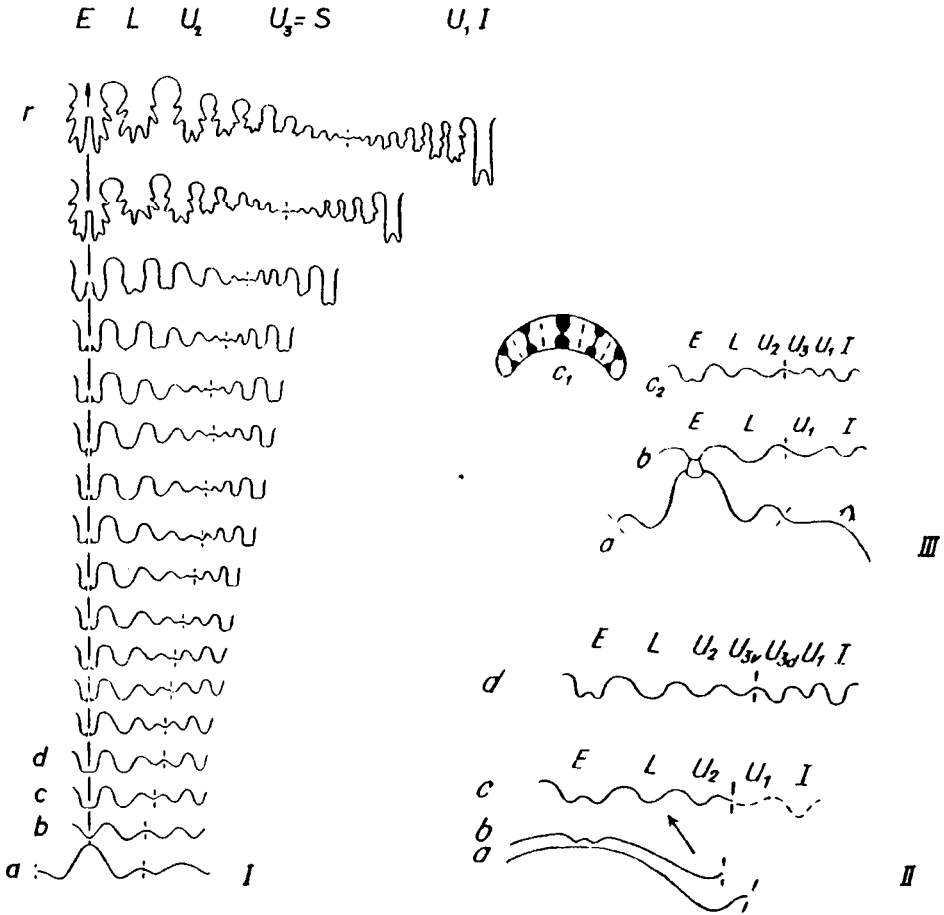


Abb. 6: Rückschreitende Lobenvermehrung bei der Mesoammoniten-Gattung *Megaphyllites*.

I. Lobenontogenie von *Megaphyllites prometheus* SHEVYREV aus dem Anis (Mitteltrias) des Kaukasus. — (a) Prosutur, (b) Primärsutur, (c) bei Windungshöhe 0,5 mm (5-lobig), (d) bei Windungshöhe 0,6 mm (6-lobig), (r) bei Windungshöhe 10,3 mm (nach SHEVYREV 1962).

II. Frühe Lobenontogenie von *Megaphyllites robustus* WIEDM. aus dem Obernorr (Obertrias) des Salzkammerguts. — (a) Prosutur, (b) Primärsutur(?), (c) 2. Septum, (d) 8. Septum (nach WIEDMANN 1973).

III. wie II. (a) Prosutur, (b) Primärsutur, (c₁, c₂) 3. Septum (nach WIEDMANN 1973).

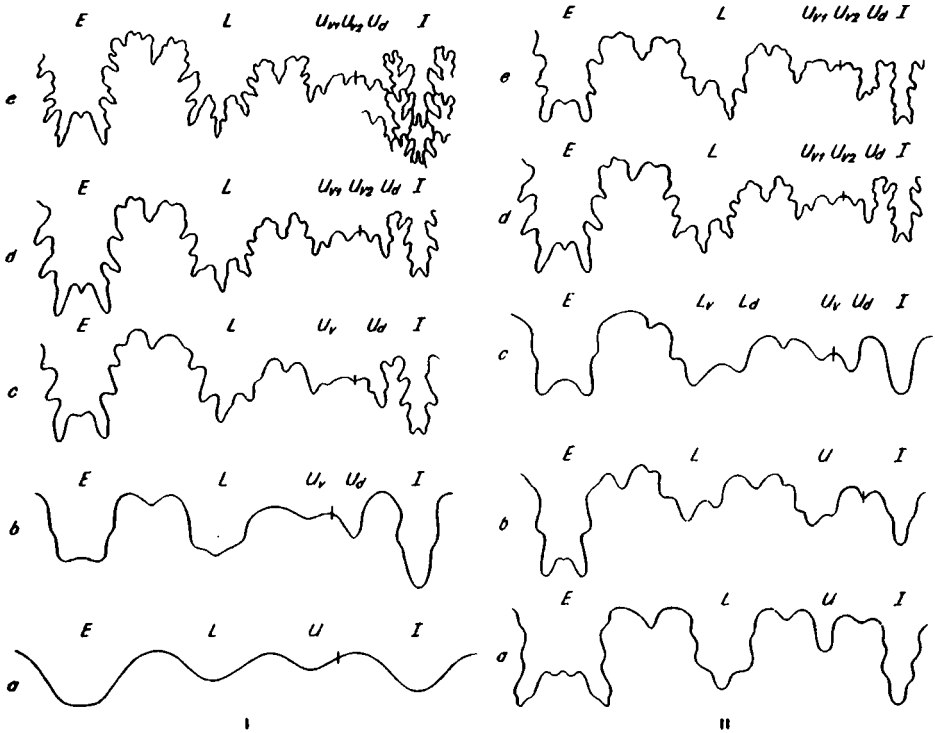


Abb. 7: Parallelentwicklung von Loben-Ontogenese und -Phylogenie bei Acanthoplitiden der Kreide (nach WIEDMANN 1970).

I. Lobenontogenie bei *Gargasicerias gargasense* (D'ORBIGNY). — (a) Primärsutur, (e) bei Windungshöhe 4,5 mm.

II. Lobenphylogenie. — Adultsuturen von (a) *Hamulinites* des Barreme, (b) *Paraspiticeras* des Barreme, (c) *Chelonicerias* des Unteren Apt, (d) *Gargasicerias* des Mittleren Apt und (e) *Hypacanthoplites* des Oberen Apt.

C. Abweichungen von der Rekapitulationsentwicklung

Das historisch geordnete paläontologische Material erlaubt eine Untersuchung der Frage, ob es Abweichungen von der Rekapitulationsregel gibt, und wie sie beschaffen sind. Diese Frage ist besonders aktuell geworden, nachdem in der letzten Zeit die Existenz des Vorgangs der Rekapitulation überhaupt in Abrede gestellt wurde (GUTMANN & BONIK 1980).

1. Deviation

Bei der Untersuchung von phylogenetischen Zusammenhängen verschiedener Ordnungen der Ammonoideen und der paläozoischen Korallen war es aufgefallen, daß in einigen Fällen die Ontogenesen zweier phylogenetisch verbundener Formen nur bis zu einem bestimmten Stadium übereinstimmen, dann aber eine divergente Entwicklung nehmen. SCHINDEWOLF (1936: 60; zusammenfassend 1950: 243f.) bezeichnete diese Fälle als "frühontogenetische Typenbildung" und brachte sie in Verbindung mit der Vorstellung, daß neue Richtungen der Evolution in einer "frühjugendlichen Entwicklungsphase" ihren Anfang nehmen.

Ein gutes Beispiel für den Vorgang, daß zwei getrennte phylogenetische Linien von einem frühontogenetischen Stadium der Vorläuferform abzuleiten sind, bietet die Ausgangsgruppe der karbonischen Ammonoideen zu Beginn des Karbons (Abb. 2). Zu Ende des Devons starben die meisten Ammonoideen-Gruppen aus, so die gesamte Ordnung Clymeniida, sowie die Unterordnung Goniatitina mit Ausnahme der sehr ähnlichen Gattungen *Imitoceras* und *Acutimitoceras*; die letztere Gattung stellt die Folgegattung der *Imitoceras* dar. Zu Beginn des Karbons zweigt aus der Gattung *Acutimitoceras* neben anderen Reihen der Ordnung Goniatitida auch die neue Ordnung Prolecanitida ab, die während des gesamten Karbons zwar eine untergeordnete Rolle spielt, aber im Perm, wie oben ausgeführt, die Ausgangsformen aller mesozoischen Ammoniten stellt.

Der entscheidende Unterschied besteht darin, daß bei den Goniatitida, wie bereits geschildert, aus der dreilobigen Anfangssutur (Abb. 2a, 5) im Laufe der Ontogenese zuerst der Lobus *A* hervorgeht (Sattel *E/L*), danach aus dem Sattel *L/I* der neue Lobus *U* hervorgeht (*U*-Typ); bei den Prolecanitida unterbleibt dagegen die Ausbildung eines *A*, und die Lobenvermehrung erfolgt nur im Nabelbereich des Gehäuses durch Einschaltung von weiteren *U*-Loben (*U*-Typ). Die erste Gattung der Prolecanitida ist *Protocanites* (Abb. 2a, c₂, d₂), die Folgegattungen (z. B. *Merocanites* im oberen Unterkarbon, Abb. 2e) weisen eine weitere *U*-Lobenvermehrung auf. Die Ausgangsgruppe der karbonischen Goniatitida, *Acutimitoceras*, hat wie *Protocanites* fünf Loben, doch unterschiedlicher Herkunft: der vierte und fünfte Lobus sind *U*₁ und *U*₂ (*U*-Typ) statt *A* und *U*₁ (*A*-Typ).

Bei ähnlichen sonstigen Merkmalen sind also beide Genera auch in der Lobenlinie äußerlich ähnlich; ihr Unterschied besteht demnach nur darin, daß die einzelnen Elemente der Adult-Lobenlinie während der Ontogenese aus verschiedenen Bereichen entwickelt wurden. Auf eine morphogenetische Formel gebracht, lassen sich die frühkarbonischen Goniatitida durch die Elemente *E A L U I*, die Prolecanitida durch *E L U*₂ *U*₁ *I* charakterisieren. Im späteren Schicksal werden beide Gruppen auch in anderen Merkmalen (Gehäuseform, Skulptur) sehr verschieden.

Das ursprünglich einzig unterscheidende Merkmal wird während der Ontogenese manifest, wie der Vergleich der beiden Ontogenesen zeigt. Beide haben das gleiche Ausgangsstadium, und die abzweigende Gruppe unterscheidet sich durch das Ausfallen der Abgliederung des *A* und dessen späteren Ersatz durch einen weiteren *U*. Das ontogenetische Zwischenstadium mit der Formel *E L U I* (Abb. 2b₂) hat aber bei der abzweigenden Gruppe zu keiner Zeit Endstadien von Vorläuferformen entsprochen, stellt also keine Rekapitulation dar.

Nach herkömmlicher Terminologie wird dieser Vorgang der abweichenden Ontogenese Deviation genannt (REMANE 1952: 205). Man könnte in ihm auch eine Heterochronie sehen (vgl. GOULD 1977: 267), da bei der Folgegruppe (Prolecanitida) das die Goniatiten bestimmende Merkmal (α -Lobus) zunächst einfach nicht ausgebildet wird. Das Merkmal "Ausbildung eines Umbilikallobus" kommt in beiden Fällen hinzu; die Deviation kommt dadurch zustande, daß nun das Merkmal der Ausgangsform "fünf Loben" ausschließlich aus dem Umbilikalbereich erfüllt wird, so daß bei der neuen Gruppe zwei U -Loben erscheinen. Der Lobus U_2 stellt das zusätzlich erworbene Merkmal dar, dessen ontogenetische Entwicklung erst ab einem definierten, späteren Stadium einsetzt. Die ontogenetische Entwicklung ab diesem Stadium bis zum Adultstadium ist "abgeleitet" durch das neue Merkmal; die gesamte Ontogenese läßt sich nicht im Sinne der biogenetischen Regel interpretieren.

Ähnliche Beispiele gab SCHINDEWOLF von paläozoischen Korallen (1941, 1942, 1950). Bei Korallen mit kalzitischem oder aragonitischem Exoskelett ist es möglich, mit Hilfe von Querschnitten durch das als Hartteil erhaltungsfähige Polypar-Skelett die ontogenetischen Stadien des Einbaus von Skelett-Elementen festzustellen. Zwar ist dies nur in einer verhältnismäßig groben Annäherung möglich, da bei den Korallen der Weiterbau der einzelnen Elemente nicht in horizontaler Ebene (die durch das Querschnittsbild darstellbar ist), sondern kegelförmig erfolgt. Für unser Beispiel ist nur die Aufeinanderfolge der einzelnen Schritte von Bedeutung, die in jedem Fall an Hand von Polypar-Querschnitten verfolgt werden kann.

Die fossilen Korallen werden in vier Ordnungen eingeteilt, die Rugosa (Ordovizium - Perm), die Heterocorallia (Oberdevon - Karbon), die Scleractinia (Trias - rezent) sowie die etwas entfernt stehenden Tabulata. Die ersten drei Ordnungen stehen wahrscheinlich in einem engeren phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnis; die Rugosa stellen die Ausgangsgruppe (Ordovizium) dar. Im Oberdevon erfolgte ein enormer Niedergang der Verbreitung der Rugosa, verbunden mit dem vorübergehenden Verschwinden des im Devon sehr verbreiteten Riffbiotops. Im Zuge der Faunenumstellungen entstand zu Ende des Oberdevons der neue Korallentyp der Heterocorallia. Er unterscheidet sich von den Rugosa in der Einschaltung von kalzitischen Septen im Polyparraum: Während bei den Rugosa die Insertion weiterer Septen über ein hexamerer Stadium zu einem tetrameren Stadium führt (Abb. 8, 1a-f), in dessen einzelnen Quadranten die Septen in der Folge 1-2-3 serial, fiederförmig nacheinander angelegt werden, geschieht die Einschaltung weiterer Septen bei den Heterokorallen symmetrisch innerhalb von Quadranten radial-zyklisch. Die Quadranten von Rugosa und Heterokorallen sind einander nicht homolog, sondern entstehen in unterschiedlichen Räumen, unter Beteiligung verschiedener Septen.

Zu Ende des Perm erfolgte ein zweiter Einschnitt in der Evolution der Korallen; die Rugosa (wie übrigens auch die Ordnung Tabulata) starben aus. Erst ab der mittleren Trias treten die streng hexamer ausgerichteten Scleractinia auf, deren Septen-Einschaltung zyklisch erfolgt (Abb. 8, 3a-c). Der stammesgeschichtliche Zusammenhang zwischen beiden Gruppen ist allerdings nicht sicher belegt.

Die drei Ordnungen unterscheiden sich ursprünglich also nur im Grundmuster der Septen-Insertion - gemeinsam ist die Anlage eines durchlaufenden Septenpaares. Die Unterschiede sind: (1) Die Rugosa

erhalten in rascher Folge zwei weitere Seitenseptenpaare, die sich zunächst hexamer ausrichten (Abb. 8, 1a-d), die weiteren Septen werden in 4 Quadranten eingeschaltet (2 Quadranten erhalten keine Septen (Abb. 8, 1e, f)); (2) die Heterokorallen erhalten ein Seitenseptenpaar und nach dichotomer Gabelung weitere Septen zyklisch in 4 Quadranten; (3) die Scleractinia erhalten nach Durchlaufen des hexameren Zustands alle weiteren Septen zyklisch in 6 Hexanten. Die Adultstadien aller drei Ordnungen haben in der Regel viele Septen; ihr Organisationsplan läßt sich daher nur an Hand der Ontogenese ermitteln. Adultformen mit der einfachen Organisation der Ausgangsformen der Heterokorallen und Scleractinia (z. B. Abb. 8, 1a-e, 2b, 3a-b) sind niemals bekanntgeworden; bei allen Rugosa läuft die Ontogenese weiter. Die Verknüpfung der drei Ordnungen ist nur durch die Jugendstadien gegeben. Bei der ontogenetischen Entwicklung des Septenapparates der beiden abgeleiteten Korallen-Ordnungen handelt es sich um Deviationen der Ontogenese der Rugosa; die einzelnen Stadien entsprechen daher nicht Altersstadien einer Ahnenform. Eine Rekapitulation von Ahnenstadien findet in diesen beiden Fällen also nicht statt.

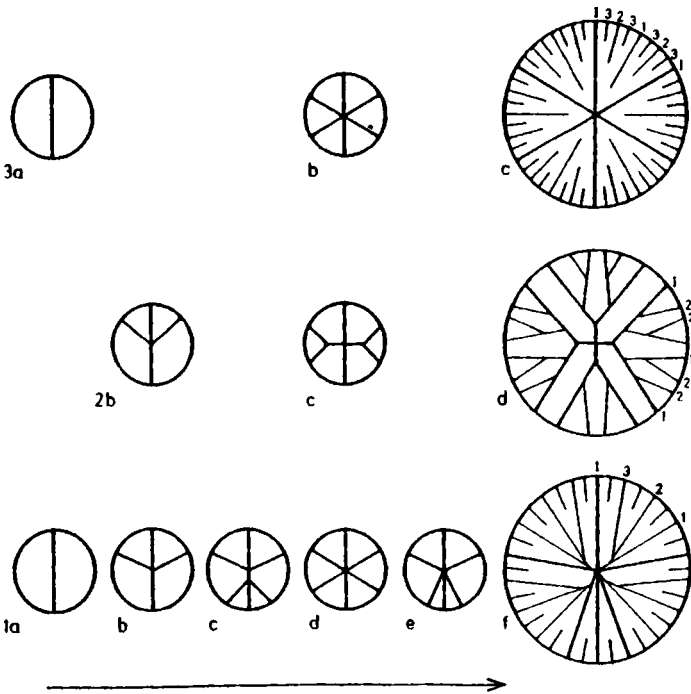


Abb. 8: Schematische Darstellung der Ontogenese des Septalapparates von drei Ordnungen der Hexacorallia: (1) Rugosa (Ordovizium - Perm), (2) Heterokorallia (oberes Oberdevon - Unterkarbon), (3) Scleractinia (Trias - rezent). - Die Fig. 1f, 2d und 3c sind Adultstadien, die übrigen ontogenetische Stadien. Die Rugosa (1a-f) bilden die Ausgangsgruppe der beiden übrigen Ordnungen; deren Ontogenesen knüpfen an ontogenetische Stadien der Rugosa an, die selbst zu keiner Zeit Adultstadien waren: 1b-2b, 1d-3b; 2c stellt kein homologes, sondern ein analoges Stadium von 1d und 3b dar. (Nach SCHINDEWOLF 1941 und 1942, verändert).

Jüngst ist ein stammesgeschichtlicher Zusammenhang von Rugosa und Scleractinia überhaupt in Abrede gestellt worden (OLIVER 1979: 179), weil (1) hinsichtlich der Septen-Insertion keine Übergänge zu sehen sind, (2) die Rugosa ein kalzitisches, die Scleractinia ein aragonitisches Skelett besitzen, (3) in der Unter-Trias keine Korallen auftreten, also eine deutliche Lücke im erdgeschichtlichen Zusammenhang besteht. Dagegen ist einzuwenden: (1) Man kennt zyklische Insertion bei Rugosa seit dem Devon in Form der Kleinsepten (vgl. Abb. 8, 1f, zwischen I/1, 1/2, 2/3, 3/I), z. T. in mehreren Zyklen; (2) es gibt triadische Scleractinia mit bilateraler Symmetrie, deren Septen zwar zyklisch eingeschaltet sind, aber eine klare Bevorzugung von 4 Hexanten zeigen: 2 Hexanten weisen weniger Zyklen (d. h. Septen) auf (z. B. *Pachysolenia*, s. CUIF 1975: Abb. 9a). Eine Homologisierung der beiden zurückbleibenden Hexanten mit den beiden Hexanten der Rugosen, die keine Großsepten, sondern nur jeweils ein Kleinseptum erhalten (s. Abb. 8, 3f, untere beiden Abschnitte), erscheint sehr plausibel; (3) da Flachwasserkalke in der Unter-Trias ausgesprochen selten sind, muß man mit Überlieferungslücken in diesem Zeitabschnitt rechnen, auch andere Tiergruppen sind in ihm mangelhaft repräsentiert. Als grundlegender Unterschied zwischen den Ordnungen bleibt also lediglich die unterschiedliche chemische Zusammensetzung des Exoskeletts, deren Bedeutung möglicherweise überschätzt wird.

Die Korallen-Beispiele zeigen auch bei unterschiedlicher Beurteilung des phylogenetischen Zusammenhangs von Rugosa und Scleractinia, daß die unterschiedlichen Korallen-Gruppen zwar homologe Ausgangsstadien haben (Abb. 8, 1a-b, 2b, 3a-b), doch abweichende Ontogenesen aufweisen, deren Stadien zu keiner Zeit als Adultformen auftreten.

2. Proterogenese

Als weiteren Modus einer Abweichung von der Rekapitulationsentwicklung beschrieb SCHINDEWOLF die Proterogenese (erstmalig 1925, später zusammenfassend 1936, 1950). Das Wesen der Proterogenese liegt nach SCHINDEWOLF darin, daß bei Vorläufer-Formen bei ontogenetischen Früh-Stadien vorübergehend Merkmale auftreten, die bei den Nachfahren bis in die Adultstadien persistieren. Nach SCHINDEWOLF handelt es sich bei diesem Vorgang um das Gegenteil der Rekapitulationsentwicklung: Während bei dieser die frühen ontogenetischen Stadien den Adultstadien der Ahnen entsprechen, weisen bei proterogenetischer Entwicklung die ontogenetischen Stadien auf die Adultstadien der Nachfahren.

Als ein klares Beispiel für Proterogenese mögen die von SCHINDEWOLF (1936: 49) gut untersuchten Verhältnisse der hochoberdevonischen Ordnung Ammonoidea dienen. In der auf das Oberdevon beschränkten Ordnung Clymeniida der Ammonoidea wird bei einigen Vertretern die Spiralform des Gehäuses vorübergehend verlassen und durch eine trianguläre Wuchsform ersetzt. Dieses Merkmal tritt in parallelen Reihen bei einer Reihe von normal aufgerollten Formen im obersten Oberdevon auf (Abb. 9); es ist zunächst nur auf frühen ontogenetischen Stadien vorhanden. Diejenigen Formen, die das Merkmal auch auf den Adultstadien besitzen (Abb. 9c, g, h), sind nach SCHINDEWOLF die phylogenetisch abgeleiteten Formen; sie bilden die Endglieder der phylogenetischen Reihen. Bei einer Reihe (Abb. 9, links, II, d-f) ist die Lesrichtung (*Pachyclymenia* → *Wocklumeria* → *Epiwocklumeria*) auch biostratigraphisch eindeutig belegt; in den beiden anderen Reihen ist die angenommene phylogenetische Reihung aus morphologischen Ähnlichkeiten (entsprechend dem Stetigkeitskriterium REMANES) erschlossen.

Alle triangulär aufgewundenen Clymenien (wie übrigens auch alle übrigen Vertreter der O. Clymeniida) starben mit dem Oberdevon aus; die Lebensdauer der aberrant erscheinenden Ammonoideen war sehr kurz. Das Merkmal der Triangularität ist allerdings nicht auf

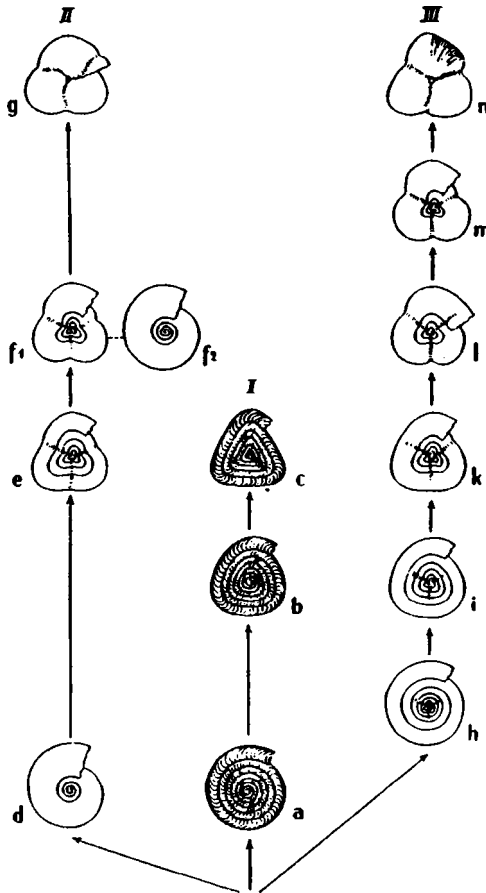


Abb. 9: Entwicklung triangulär aufgewundener Ammonoideen-Gehäuse aus normal spiralgewundenen Gehäusen in drei parallelen Entwicklungsreihen. – Die Abfolge d (*Pachyclymenia*) → e (*Wocklumeria aperta*) → f (*Wocklumeria sphaeroides*) → g (*Epiwocklumeria*) ist biostratigraphisch belegt. Die Figuren e und f₁ sind vergrößerte Jugendstadien aus den Gehäusen d bzw. f₂. (Aus SCHINDEWOLF 1936).

die Clymenien beschränkt, sondern kehrte wiederholt im Karbon wieder. In keinem anderen Fall aber wurde dieses Merkmal auf Adultstadien manifest (vgl. KULLMANN & FITZ 1980: 314), sondern blieb stets auf Jugendstadien begrenzt.

Man wird die geschilderte Erscheinung als Mesobolie (REMANE 1952: 208) auffassen können, solange das früh-ontogenetische Merkmal auf den Adultstadien verschwindet (Abb. 9, z. B. f₂, h, i). Die prote-

rogenetischen Fälle, in denen das "caenogenetisch" auftretende Merkmal auf die Adultstadien übergreift, stellen zusätzlich eine Deviation dar, die zum Persistieren des mesobolisch erreichten Zustandes führte. In diesem Sinne bedeutet Proterogenese einen Sonderfall der Deviation.

Entsprechendes mag für die von SCHINDEWOLF (1936: Abb. 10-15) vorgestellten Entwicklungslinien aus der Neoammoniten-Gruppe der Stephanoceraten (Oberer Dogger) gelten. Auch hier werden die Skulpturmerkmale und der Gehäusequerschnitt der wahrscheinlich auf die Ausgangsgattung *Macrocephalites* zu beziehenden Genera *Quenstedtoceras* und *Kosmoceras* zunächst auf den Innenwindungen der vermutlichen Übergangsformen *Cadoceras* bzw. *Keplerites* manifest.

G. GEBHARD hat aus laufenden Untersuchungen an Neoammoniten der Mittelkreide ein weiteres Beispiel frühontogenetischer Merkmalsänderung zur Verfügung gestellt, das sich ebenfalls auf Skulptur- und Querschnittsmerkmale bezieht. Es handelt sich (Abb. 10) um die Entwicklungsreihe *Brancocheras* (*Eubrancocheras*) - *B.* (*Brancocheras*) - *Hysterocheras* - *Mortoniceras* des Mittleren und Oberen Alb. Hier geht es überwiegend um die Ausbildung eines Ventralkiels, der der Ahnform noch fehlt, bei der typischen Untergattung *Brancocheras* im Oberen Mittelalb auf den Innenwindungen eingesetzt, bei *Hysterocheras* im Grenzbereich Mittel/Oberalb fast den gesamten Phragmokon erfaßt und schließlich bei *Mortoniceras* im höheren Oberalb das Gesamtgehäuse bis zur Mündung überzieht.

Allerdings bedarf es der Hervorhebung, daß sich die Proterogenese-Beispiele im Bereich der Ammonoiten stets auf Merkmale geringerer systematischer Rangordnung beziehen, also Querschnitt und Skulptur. Bei dem von SCHINDEWOLF (1936: Abb. 19-22) gegebenen Beispiel der *Lituites*-Reihe, d. h. der Gehäusaufrollung der unterordovizischen Nautiliden fehlt leider die stratigraphische Kontrolle. Die offenbar phylogenetisch stabileren und systematisch höherrangigen Lobenmerkmale zeigen dagegen - soweit bekannt - keinerlei Proterogenese.

3. Abbreviation

Einen weiteren, aber der Proterogenese ähnlichen Modus ontogenetischer Entwicklung zeigen die aus der normalen Gehäusespirale heraus tretenden sogen. heteromorphen Ammonoiten der Kreide. Wie aus Abb. 5 (links oben) ersichtlich, tritt hier entgegen dem üblichen Entwicklungstrend der Vermehrung der Primärlobenzahl eine Reduktion zu einer erneut vierlobigen Primärsutur auf, einer Lobenformel $E L U I$ entsprechend. Diese Reversion auf das Stadium der Trias-Ammonoiten ist begleitet von einer weiteren Reversion zu zunächst gestreckten, dann aber sehr vielfältig entrollten Gehäusen, wie wir sie aus der Frühevolution der Ammonoiten, aus dem tieferen Devon kennen. Beide Reversionen entkräften jedoch nicht das Irreversibilitätsprinzip, insofern die quadrilobate Primärsutur der Kreide-Heteromorphen den zerschlitzen Externlobus (E) der jurassischen Vorfahren bewahrt, während selbst bei den linear gestreckten Heteromorphen der Kreide stets die normale Anfangsspirale der Vorläufer-Ammonoiten erhalten bleibt. Die Reversionen speichern damit phylogenetisches Erbe, die resultierenden Konvergenzen sind mehr oder weniger oberflächlich.

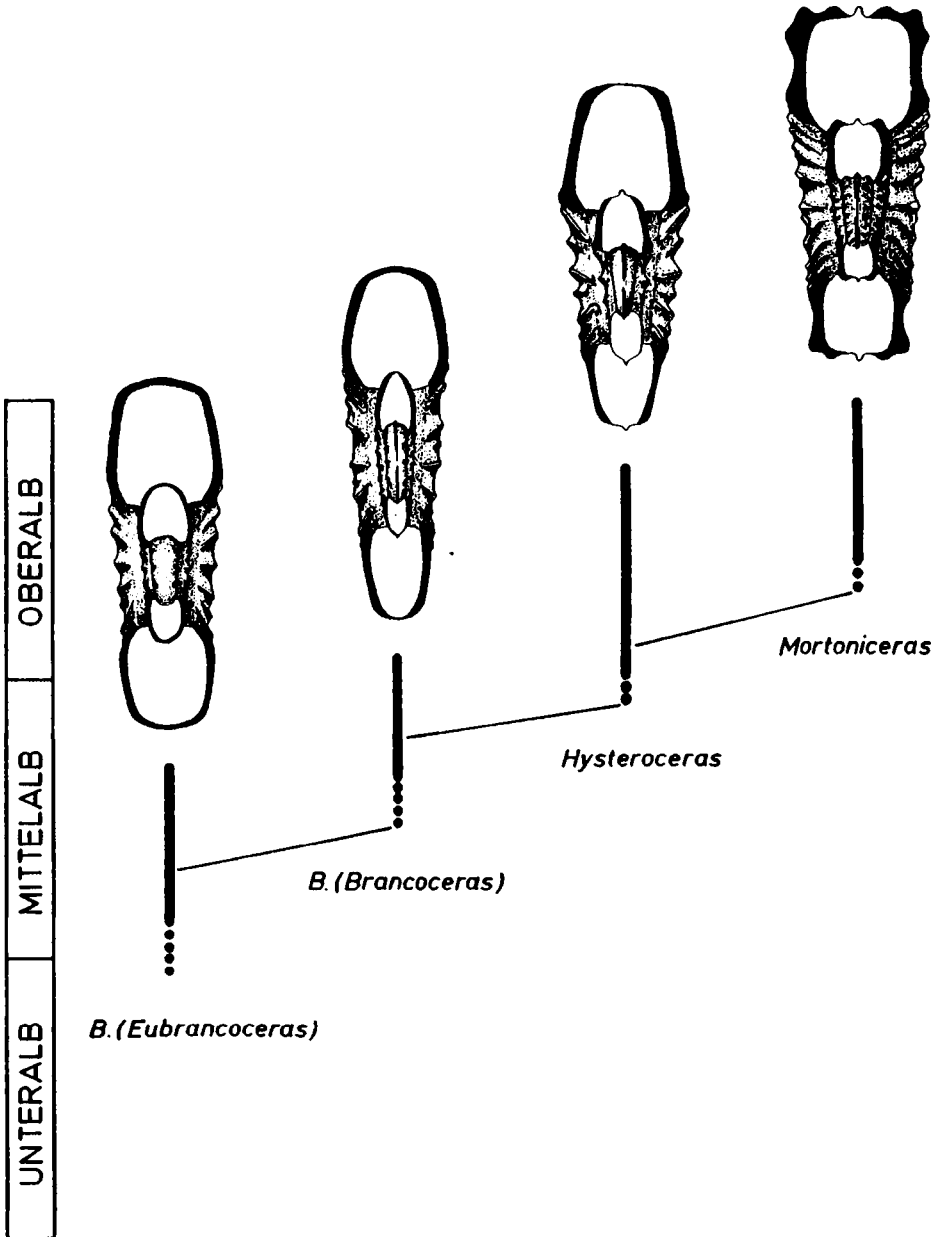


Abb. 10: Proterogenetische Anlage eines ventralen Kiels in der Entwicklungsreihe *Brancoceras* - *Mortonicerias* im Alb (Kreide).

Im hier beschriebenen Beispiel tritt die Rekapitulation also partiell, im Merkmal "Primärlobenzahl" außer Kraft, während das Merkmal "Zerschlitzengrad", wie für einen Neoammoniten üblich, weiter rekapituliert wird. Schon bei den ersten Kreide-Heteromorphen im Grenzbereich Jura/Kreide erfolgt der Wechsel zur vierlobigen Primärsutur sprunghaft; Übergangsformen, bei denen sich bereits eine Lobenreduktion im Verlauf der Ontogenese ankündigt, wären zwar denkbar, sind jedoch nicht bekannt. Dieser Modus der frühontogenetischen Merkmalsänderung kann als "Abbreviation" (V. FRANZ 1927) bezeichnet werden, die als Sonderfall der Proterogenese verstanden werden kann.

Hier bleibt allerdings die vierlobige Grundsutur während der Gesamt-Ontogenese (Abb. 11) erhalten, dies sogar bei Formen (Abb. 7, Abb. 12B), die erneut zur normalen Aufrollung zurückkehren.

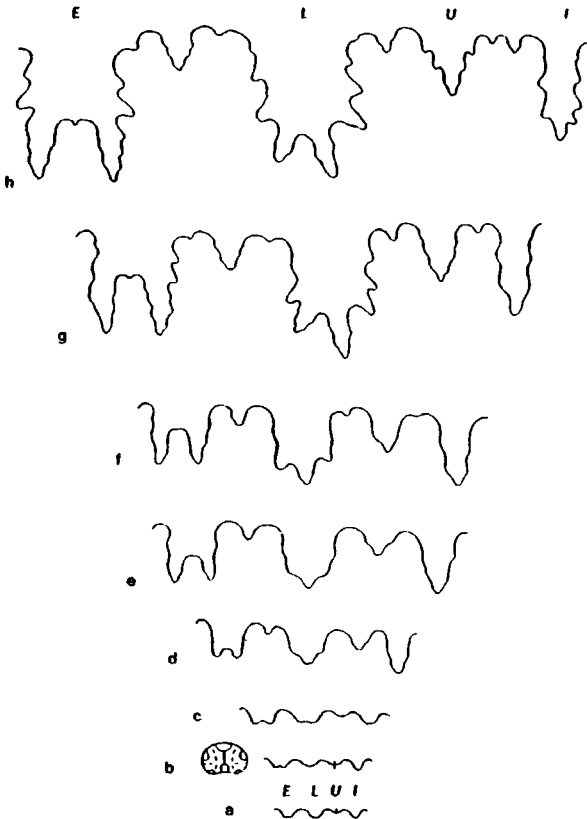


Abb. 11: Ontogenetische Suturentwicklung eines heteromorphen Kreide-Ammoniten: *Leptoceras studeri* (OOSTER), Berrias, Unterkreide (nach WIEDMANN 1969) (a) Primärsutur, (h) bei Windungshöhe 3,5 mm.

Abb. 12: Primäraufrollung der Ammonoideen im Devon (links) und "rekapitulierte" Sekundäraufrollung bei Heteromorphen-Abkömmlingen in der Kreide (rechts) (nach WIEDMANN 1966).

MITTELDEVON



Agoniatites



Mimagoniatites



UNTERDEVON



Anetoceras



Cyrtobactrites



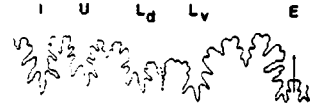
Bactrites



MITTELAB



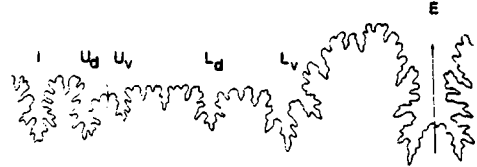
Astiericeras



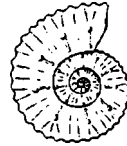
UNTERLAB



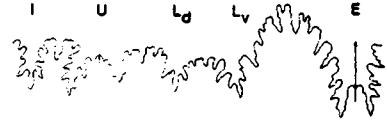
Douvilleiceras



APT



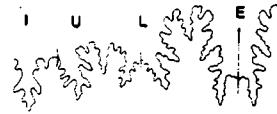
Chelonicerases



BARRÈME



Paraspiticerases



HAUIERIVE



Leptoceras



Dies verdeutlicht gleichzeitig, daß bei den Kreide-Heteromorphen kein kausaler Zusammenhang zwischen Gehäuse-Entrollung und Lobenreduktion besteht. Dieses Argument wird auch dadurch entkräftet, daß die Lobenreduktion bereits die Primärsutur und die Septen der Anfangsspirale erfährt, obwohl ja erst danach die Entrollung erfolgt.

Der erwähnte verbreitete Trend der Kreide-Heteromorphen zur Wiederaufrollung (WIEDMANN 1969: Abb. 16) rekapituliert den latent vorhandenen parallelen Trend der Primäraufrollung. Abschließend wird in Abb. 12 die Wiederaufrollung (und schließlich sogar nochmalige Entrollung) der *Douvilleiceras*-Linie in der Unterkreide der Primäraufrollung der devonischen Goniatiten gegenübergestellt. Sie verdeutlicht die starke Konvergenz beider Vorgänge bei sehr unterschiedlicher Skulptur- und Suturentwicklung beider Entwicklungsreihen.

Hier liegen damit partielle Reversionen vor, die stets jedoch - ebenso wie die Rekapitulation selbst - nur Einzelmerkmale (Vierlobigkeit der Primärsuturen, Entrollung, Wiederaufrollung), nie das gesamte Merkmalsgefüge betreffen. Auch von ihnen wird damit das Rekapitulationsprinzip nicht eingeschränkt.

D. Zusammenfassung

1. Rekapitulationsentwicklung läßt sich bei paläontologischem Material lediglich an als homolog erkannten Merkmalen, nicht an vollständigen Ahnenstadien untersuchen.

2. Die Einbeziehung der zeitlichen Bestimmung in der Paläontologie ergibt ein Lesrichtungskriterium, das die Überprüfung des Verhältnisses von Ontogenesen und Phylogenesen zuläßt.

3. Die Rekapitulation von Ahnenstadien einfacher und komplexer Strukturen ist ein häufig beobachtetes Phänomen, in vielen Fällen die Regel.

4. Abweichend von der Rekapitulationsregel werden Deviationen beobachtet. Eine neue Richtung setzt hierbei auf ontogenetischen Frühstadien der Ausgangsform ein; die folgenden ontogenetischen Stadien der abgeleiteten Form entsprechen dann nicht früheren Ahnenstadien.

5. Es gibt ferner Fälle einer besonderen Form der Deviation, die als Proterogenese bezeichnet wird. Hier treten zunächst auf den frühen ontogenetischen Stadien Merkmale auf, die den Adultstadien fehlen; bei den phylogenetisch folgenden Formen greift das neue Merkmal zunehmend auf spätere Stadien über.

6. Häufig werden Abbreviationen der ontogenetischen Entwicklung beobachtet. Die Folgeformen in einer phylogenetischen Reihe enthalten einzelne Stadien bestimmter Merkmale nur abgeschwächt oder überhaupt nicht; in einzelnen Fällen kommen Reversionen vor, bei denen scheinbar ausgeschiedene Merkmale wieder auftreten.

E. Literatur

- BOGOSLOVSKIY, B.I. (1971): Devonskiye ammonoidei. II. Goniatiy. — Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR, 127. 228 S., 67 Abb., 19 Taf. Moskva. (Russisch).
- CUIF, J.-P. (1975): Caractères morphologiques, microstructuraux et systématiques des Pachytheacalidae. Nouvelle famille de madréporaires triasiques. — Géobios, 8: 157-180, 9 Abb., Taf. 12-14. Lyon.
- GOULD, S.J. (1977): Ontogeny and Phylogeny. 501 S., 71 Abb. Cambridge, London (Harvard Univ. Press).
- GUTMANN, W.F. & BONIK, K. (1980): Der embryonale Anpassungswert der Deuterostomie. — Natur und Museum, 110: 116-120, 1 Abb. Frankfurt.
- KARPINSKIY, A. (1896): O nakhozhdenii v Azii Prolecanites i o razvitií etogo roda. — Izv. imp. Akad. Nauk, 4(2): 179-194. St. Petersburg. (Russ. m. franz. Résumé u. d. Titel: Sur l'existence du genre *Prolecanites* en Asie et sur son développement).
- KULLMANN, J. & PITZ, T. (1980): *Dombarites* (Goniatitida, Cephal.) aus dem Ober-Visé des Rheinischen Schiefergebirges. — Neues Jb. Geol. Paläont., Abh., 159: 297-323, 7 Abb. Stuttgart
- & WIEDMANN, J. (1970): Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. — Univ. Kansas Paleont. Contrib., Paper, 47. 32 S., 16 Abb. Lawrence, Kans.
- OLIVER, W.A. (1979): The relationship between Rugosa and Scleractinia. — 3rd Intern. Sympos. Foss. Cnidar. Warszawa 1979, : 132-151, 3 Abb. Warszawa.
- REMANE, A. (1952): Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik I. 400 S., 82 Abb. Leipzig (Geest & Portig).
- RUZHENTSEV, V.E. (1956): Nizhnepermiskije Ammonity yuzhnogo Urala. II. Ammonity artinskogo yaruza. — Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR, 60. 275 S., 97 Abb., 39 Taf. Moskva. (Russisch).
- SCHINDEWOLF, O.H. (1936): Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese. 108 S., 34 Abb. Berlin (Borntraeger).
- (1941): Zur Kenntnis der Heterophylliden, einer eigentümlichen paläozoischen Korallengruppe. — Paläontol. Z., 22: 213-306, 54 Abb., 8 Taf. Berlin.
- (1942): Zur Kenntnis der Polycœlien und Pterophyllen. Eine Studie über den Bau der Tetrakoralen und ihre Beziehungen zu den Madreporarien. — Abh. Reichsanst. Bodenforsch., (NF)204. 324 S. 155 Abb., 36 Taf. Berlin.
- (1950): Grundfragen der Paläontologie. Geologische Zeitmessung. Organische Stammesentwicklung. Biologische Systematik. 506 S., 332 Abb. Stuttgart (Schweizerbart).
- (1951): Zur Morphogenie und Terminologie der Ammoneen-Lobenlinie. — Paläont. Z., 25: 11-34, 19 Abb., Taf. 1. Stuttgart.
- (1959): Adolescent cephalopods from the Exshaw formation of Alberta. — J. Paleont., 33: 971-976, 3 Abb., Taf. 120-121. Tulsa, Okla.
- (1967): Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lieferung VI. (Hopliataceae, Douvilleicerataceae, Acanthocerataceae). — Abh. Akad. Wiss. Litter., math.-naturwiss. Kl., 1966(8): 641-730, Abb. 397-439. Mainz.
- (1968): Homologie und Taxonomie. Morphologische Grundlegung und phylogenetische Auslegung. — Acta Biotheoret., 18: 236-283, 14 Abb. Leiden (Brill).
- SHEVYREV, A.A. (1962): Ontogeneticheskoye rasvitiye nekotorykh Anizinskikh tseratitov Kavkaza. — Paleont. Zh., 1961(4): 75-85, 11 Abb. Moskva (Russisch).
- VÖHRINGER, E. (1960): Die Goniatiten der unterkarbonischen Gattendorfia-Stufe im Hönnetal (Sauerland). — Fortschr. Geol. Rheinl. Westf., 3(1): 107-196, 53 Abb., 7 Taf., 1 Tab. Krefeld.
- WIEDMANN, J. (1966): Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoiten. Ein Überblick. Teil 1 und 2. — Neues Jb. Geol. Paläont. Abh., 125:

- 49-79, Abb. 1-13, Taf. 1, 2; 127: 13-81, Abb. 14-47, Taf. 3-6. Stuttgart.
-- (1969): The heteromorphs and ammonoid extinction. — *Biol. Rev.*, 44: 563-602, 23 Abb., 3 Taf. Cambridge.
-- (1970): Probleme der Lobeterminologie. — *Eclogae geol. Helv.*, 63: 909-922, 5 Abb. Basel.
-- (1973): Ammoniten-Nuklei aus Schlammproben der nordalpinen Obertrias - ihre stammesgeschichtliche und stratigraphische Bedeutung. — *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.*, 21: 521-616, 21 Abb., 1 Tab., 6 Taf. Innsbruck.

**Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. Jürgen KULLMANN, Prof. Dr. Jost WIEDMANN,
Geologisch-Paläontologisches Institut, Sigwartstraße 10, D - 7400 Tübingen.**