

**Sonderdruck**  
**aus dem Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden**  
**Band 92, 1964**

**Über Suturen nautiliconer Nautiloidea (Cephalopoda)**

Von  
**HEINZ TOBIEN**  
Mit 23 Abbildungen

Herrn Bergrat Professor Dr. **WILHELM WAGNER**  
zum 80. Geburtstag gewidmet

# Über Suturen nautiliconer Nautiloidea (Cephalopoda)

Von

HEINZ TOBIEN, Mainz, z. Zt. Berkeley, Cal.

Mit 23 Abbildungen

Herrn Bergrat Professor Dr. WILHELM WAGNER zum 80. Geburtstag gewidmet

**Kurzfassung:** Die Suturen der Nautiloideen mit eingerolltem Gehäuse (Karbon-rezent, letzter lebender Vertreter ist *Nautilus*) zeigen z.T. deutliche Gliederung und Wellung, ähnlich den Lobenlinien primitiver Ammoniten. Die Merkmale derartiger und einfacherer Suturen werden näher dargestellt, wobei sich Beziehungen zu der Anfangssuture der Ammonoidea ergeben.

**Abstract:** Coiled — nautilicone — nautiloids (Carboniferous to recent, with *Nautilus* as last living representative) have sinuous suturen at least in several genera. Characterisations are given for the nautilicones with sinuous suturen as well as the forms with simpler suturen. Relationships to the first suture seen in the ontogenesis of ammonites are demonstrable.

**Résumé:** Les suturen des Nautiloïdés enroulés (nautilicônes) — Carbonifère jusqu'à récent, le dernier genre est le *Nautilus* vivant — démontrent une sinuosité marquée, au moins en certains genres, semblables aux suturen des Ammonoïdés primitives. Les caractères des suturen sinueuses et non-sinueuses sont décrits en indiquant des relations avec la première suture des Ammonoïdés.

## Inhalt

1. Einleitung . . . . .	8
2. Suturen jungpaläozoischer (karbonischer und permischer) Nautiliden . . . . .	9
2.1. Einfache Suturen . . . . .	9
2.2. Sinuose Formen . . . . .	11
3. Suturen triadischer Nautiliden . . . . .	13
3.1. Einfache Formen . . . . .	13
3.2. Sinuose Formen. . . . .	14
4. Suturen jungmesozoischer und tertiärer Nautiliden. . . . .	15
4.1. Einfache Formen . . . . .	15
4.2. Sinuose Formen . . . . .	17

5. Bemerkungen zur Ontogenese . . . . .	19
5.1. Einfache Suturen . . . . .	19
5.2. Sinuose Suturen . . . . .	20
6. Beziehungen zur Ammoniten-Sutur . . . . .	22
7. Beziehungen zur Ammoniten-Prosutur . . . . .	23
Zusammenfassung. . . . .	26
Schriftenverzeichnis . . . . .	27

## 1. Einleitung

Die Septen in den Gehäusen eingerollter (= nautiliconer) Nautiloideen zeigen Suturen, die vielfach eine mehr oder weniger deutliche Gliederung in Sättel und Loben aufweisen. Dies gilt nicht nur für den lebenden *Nautilus* (Abb. 9), sondern auch für eine ganze Zahl fossiler Arten und Gattungen. Darunter befinden sich Genera wie *Permoceras* und *Pseudaganides*, deren Suturen (oder Lobenlinien) maximal bis zu 16 Elementen enthalten können (Abb. 12, 16). Während die Sutur der Ammoniten für Phylogenie, Systematik und Taxonomie seit jeher eine große Rolle gespielt hat, gilt dies nicht in gleichem Maße für die Suturen der Nautiloidea, speziell der Gruppen mit eingerollten Gehäusen. Hier treten – im Gegensatz zu den Gruppen mit gestreckten, gekrümmten, oder nur in offener Spirale aufgewundenen Gehäusen – die komplizierteren Suturen auf.

Wenig ist jedoch darüber bekannt, a) ob und wie weit diese Suturen auf bestimmte Formtypen verteilt werden können, b) ob kompliziertere Suturen, wie die in Abb. 10 bis 21 wiedergegebenen prinzipiell mit denen einfacher ammonitischer Suturen, etwa von goniatitischem Charakter, übereinstimmen, oder auf anderem Wege differenziert wurden, c) wie die Ontogenese derartiger oder auch einfacherer Nautiliden-Suturen aussieht.

Die nachstehenden Ausführungen sollen zu diesen Fragen einige Beiträge liefern. Die Beschäftigung des Verf. mit dem Nautiloideen-Genus *Ascoceras* gab dazu einige Anregungen (TOBIEN 1949). Sehr wesentliche Hilfen stellen dabei in den vergangenen zwei Jahrzehnten erschienene, größere Monographien und Revisionen tertiärer, mesozoischer und jungpaläozoischer Nautiliden dar (MILLER 1947, MILLER & YOUNGQUIST 1949, KUMMEL 1953, 1956, RUZHENSEV & SHIMANSKY 1954, WIEDMANN 1960, SHIMANSKY & JURAVLEVA 1961). Sie erleichtern die Übersicht in der großen Masse der seither beschriebenen Gattungen und Arten durch eine revidierte und meist auch gestrafftere Systematik und haben wesentliche Erkenntnisse über phylogenetische Zusammenhänge erbracht.

Es war mir ferner möglich, einschlägiges Material in folgenden Sammlungen zu studieren: Geol. Abt. des Naturhist. Museums, Basel; Geol. Pal. Abt. des Hess. Landesmuseums, Darmstadt; Museum of Paleontology Univ. of California, Berkeley; Bureau of Economic Geology, Austin, Texas; Dept. of Geology, Stanford University, California. Folgenden Herren gebührt hierfür mein verbindlichster Dank: Dr. GASCHÉ (Basel), Prof. Dr. J. W. DURHAM, Prof. Dr. W. B. N. BERRY, Dr. J. H. PECK (Ber-

keley), Dr. W. L. FISHER, Prof. Dr. J. A. WILSON (Austin), Prof. Dr. S. W. MULLER (Palo Alto, Cal.).

## 2. Suturen jungpaläozoischer (karbonischer und permischer) Nautiliden<sup>1)</sup>

Die jungpaläozoischen Formen sind in großem Umfange durch MILLER & YOUNGQUIST (1949) und KUMMEL (1953) behandelt worden. Ihre Suturen, wie die der späteren Gattungen, werden hier, zunächst nur der besseren Übersicht halber, auf zwei Gruppen verteilt: Eine Gruppe mit geraden, fast geraden oder nur wenig gebogenen oder geschwungenen Suturen; eine zweite Gruppe mit stärker gegliederter — sinuöser — Lobenlinie. Zwischen beiden Gruppen bestehen naturgemäß Übergänge.

### 2.1. Einfache Suturen

Eine große Zahl jungpaläozoischer Genera hat Suturen, die entweder fast gerade sind oder — maximal — aus je einem unpaaren flachen Extern- und Intern-Lobus (EL bzw. IL) und einem paarigen Lateral-Lobus (LL) mit dazwischen gelegenen paarigen Sätteln (S) bestehen. Diese Suture läßt sich in der Formel aufschreiben:

$$IL-S-LL-S-EL.$$

Hierzu gehören u. a. die karbonischen Gattungen:

1. *Temnocheilus* M'COY 1844 (MILLER, DUNBAR & CONDRA 1933: 159)
2. *Metaceras* HYATT 1883 (MILLER et al. 1933: 169) (Abb. 3)
3. *Tainoceras* HYATT 1883 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 81)<sup>2)</sup> (Abb. 4)
4. *Stearoceras* HYATT 1893 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 49)<sup>3)</sup>
5. *Domatoceras* HYATT 1891 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 41, KUMMEL 1953: 54)
6. *Titanoceras* HYATT 1884 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 70)
7. *Liroceras* TEICHERT 1940 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 120, KUMMEL 1953: 69) hat fast gerade Suturen<sup>4)</sup>.
8. *Endolobus* MEEK & WORTHEN 1865 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 39) mit fast geraden Suturen, IL und z. T. schwachem EL.
9. *Solenochilus* MEEK & WORTHEN 1870 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 131) mit fast geraden oder nur sehr wenig geschwungenen Suturen.
10. *Coelogasteroceras* HYATT 1893 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 125). Bei manchen Arten scheint der IL zu fehlen: z. B. *C. canaliculatum* (MILLER et al. 1933: 215), *C. thomasi* (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 128).
11. *Acanthonautilus* FOORD 1891 (incl. *Permonautilus* KRUGLOV 1933) (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 120) mit *Liroceras*-artiger Suture.
12. *Koninckioceras* HYATT 1884 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 34, 36): Suturen gerade oder nur sehr schwach sinuos.

<sup>1)</sup> Als Nautiliden sind der Einfachheit halber hier wie im folgenden die nautiliconen Nautiloidea bezeichnet. Ferner wurden nur Genera berücksichtigt, deren Sutureverhältnisse hinreichend bekannt sind.

<sup>2)</sup> KUMMEL 1953: 25 gibt die Diagnose von MILLER & YOUNGQUIST unvollständig wieder.

<sup>3)</sup> Der IL ist hier zusätzlich mit einem kleinen v-förmigen Annularlobus versehen.

<sup>4)</sup> *L. greeni* mit flachem LL (MILLER et al. 1933: 137); *L. obsoletum* GIRTY 1911 (mit flachem IL (MILLER et al. 1933: 135); *L. globulare* HYATT 1893 mit seichtem IL (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 122); *L. viratum* GIRTY 1911 mit seichtem IL und EL (MILLER et al. 1933: 133, 134); *Liroceras* ? sp. von Mexico mit flachem IL und darin eingesenktem Annularlobus (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 123—4).

13. *Knightsoceras* MILLER & OWEN 1934 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 37); der LL scheint nicht immer vorhanden zu sein.  
 14. *Parametacoceras* MILLER & OWEN (1934: 23, KUMMEL 1953: 24)  
 15. *Aipoceras* HYATT 1893 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 130): Suturen gerade.  
 16. *Oncodoceras* HYATT 1893 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 130).

Von den oben aufgeführten Gattungen sind Nrs. 1—13 auch im Perm, 14—16 anscheinend nur im Karbon vorhanden. Weitere, auf das Perm beschränkte Genera sind:

17. *Foordiceras* HYATT 1893 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 96, KUMMEL 1953: 17).  
 18. *Cooperoceras* MILLER 1945 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 117).  
 19. *Tainionautilus* MOJSISOVICS 1902 (KUMMEL 1953: 26).  
 20. *Aulametacoceras* MILLER & UNKLESBAY 1942 (MILLER & YOUNGQUIST 1949: 93: Bei *A. mckeei* ist noch ein weiterer kleiner Lobus im Sattel zwischen IL und LL vorhanden).

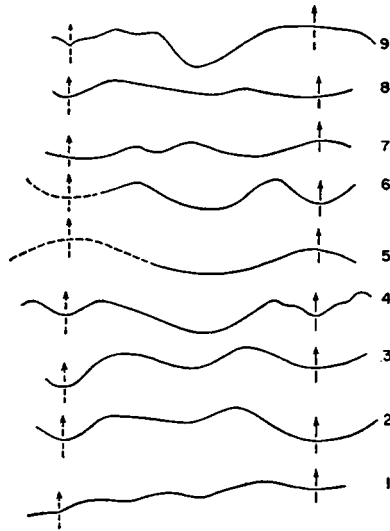


Abb. 1—9. Einfache Suturen nautiliconer Nautiloidea.

- 1: *Condanceras ellipsoidale* RUSH. & SHIM. Perm, Ural (n. RUSHENCEV & SHIMANSKY 1954: Abb.28). 2: *Pseudotemnocheilus posttuberculatum* (KARF.), Perm, Ural (ib. Abb.12). 3: *Metacoceras artiense* KRUGLOV, Perm, Ural (ib.: Abb.11). 4: *Tainoceras monilifer* MILL., DUNB. & CONDRA, Karbon, Kansas, USA (n. MILLER et al. 1933: Abb.23). 5: *Paranautilus sundaicus* WELTER, Trias, Timor (n. KUMMEL 1953: Abb.41B). 6: *Pleuronautilus (Anoploceras) rollieri* ART., Trias, Ostalpen (n. v. ARTHABER 1896: Taf.1, Fig.3c). 7: *Cinomia wylliei* (NEWTON), Eozän, Somaliland (n. HAAS & MILLER 1952: Fig.5). 8: *Eutrephoceras sloani* Reeside, Eozän, South Carolina, USA (n. MILLER 1947: Abb.6). 9: *Nautilus pompilius* L., rezent (ib.: Abb.3). Abb. nicht maßstäblich, auf gleiche Größe gebracht. Punktiierte Teile rekonstruiert nach Diagnosen u. Beschreibungen der Suturen. Anm.: Abb. 5 event. mit kleinem Umbilikalsattel u. kleinerem IS zu rekonstruieren.

21. *Pselioceras* HYATT 1883 (KUMMEL 1953: 58): Die Suture ist auf der Externseite gerade und bildet lateral einen flachen Lobus.  
 22. *Paranautilus* MOJSISOVICS 1902 (KUMMEL 1953: 69): Der permische *P. peregrinus* WAAGEN hat fast gerade Suturen mit flachem Externsattel und flachem, breitem LL. Die triadischen Arten haben z. T. Externlobus (KUMMEL 1953: 69).  
 23. *Peripetoceras* HYATT 1894. Nach MILLER & YOUNGQUIST (1949: 119 u. Taf.42 Fig.1—3) mit seichter Suture, wobei EL sehr undeutlich ist, so daß ein breiter ES, ein seichter LL, und gegen den Nabel ein breiter Sattel sichtbar sind.  
 24. *Pseudotemnocheilus* RUSHENCEV & SHIMANSKY 1954 (Abb.2)

Die meisten dieser Genera haben die erwähnte Sutureformel: IL—S—LL—S—EL. Einige wenige Gattungen scheinen jedoch noch einfachere Suturen zu besitzen:

- |  |                          |
|--|--------------------------|
| 1. <i>Liroceras</i>                          | 6. <i>Koninckioceras</i> |
| 2. Einige Arten von <i>Coelogasteroceras</i> | 7. <i>Knightoceras</i>   |
| 3. <i>Aipoceras</i>                          | 8. <i>Pselioceras</i>    |
| 4. <i>Endolobus</i>                          | 9. <i>Paranautilus</i>   |
| 5. <i>Solenochilus</i>                       | 10. <i>Peripetoceras</i> |

Hier sind die Suturen entweder nahezu gerade, oder einer oder zwei der genannten Loben können fehlen, bzw. sind nur undeutlich ausgebildet. Von der geraden Suture abgesehen, dürfte die einfachste Suture durch das Auftreten eines LL gekennzeichnet sein, woraus sich je ein flacher ES und IS, und damit die Formel: IS—LL—ES ergibt. Keine der obigen Gattungen weist zusätzliche, über EL, LL und IL hinausgehende Elemente auf (ausgenommen *Aulametacoceras mckeei* sowie *Condraoceras ellipsoidale* RUSHENCEV & SHIMANSKY 1954; s. Abb. 1).

## 2.2. Sinuose Formen

Die Suturen der Genera:

1. *Ephippioceras* HYATT 1884, Karbon, Perm
2. *Megaglossoceras* MILLER et al. 1933, Karbon
3. *Stenopoceras* HYATT 1893, Karbon, Perm
4. *Pernoceras* MILLER & COLLINSON 1953, Perm.

sind stärker gegliedert.

MILLER & YOUNGQUIST (1949: 129) geben folgende Beschreibung der Suture von *Ephippioceras*: „Each suture forms a V-shaped but narrowly rounded ventral saddle, and on either side of it a broad rounded lateral lobe, a small saddle, which centers on or near the umbilical shoulder, a slight lobe on the umbilical wall, a small saddle which centers on the umbilical seam, and a moderately small internal lateral lobe, which extends to the broad rounded rather high dorsal saddle.“ Hiernach und nach den Abbildungen von MILLER & YOUNGQUIST (1949: Taf. 53, Fig. 7—8, Taf. 58, Fig. 4—7) läßt sich folgende Sutureformel ermitteln:

$$\text{IS—L—S—L—S—LL—ES}$$

Bemerkenswert ist das Fehlen des Intern- und Externlobus. Die genannten Autoren heben die Ähnlichkeit dieser Suture mit *Megaglossoceras* hervor, betonen jedoch die verschiedene Form des Externsattels. Er ist bei *Ephippioceras* V-förmig, bei *Megaglossoceras* breit U-förmig. Bei letzterem Genus ist ferner nur ein kleiner seitlicher Sattel, nicht zwei, wie bei *Ephippioceras*, vorhanden (MILLER et al. 1933: 119). Hiernach ergibt sich folgende Sutureformel für *Megaglossoceras* (siehe auch Abb. 10):

$$\text{IS—L—S—LL—ES}$$

Auch in dieser Suture fehlen der Intern- und Externlobus.

Von *Stenopoceras* beschreiben MILLER & YOUNGQUIST (1949: 70) folgende Suture: Vorgezogener Externsattel (der median leicht eingesenkt sein kann), beiderseits davon ein breit gerundeter LL, dann ein kleiner Sattel, worauf ein ähnlicher Lobus und Sattel folgen. An diesen schließt sich der unpaare, abgestumpft V-förmige Internlobus an (Abb. 11). Darnach ergibt sich als Formel:

$$\text{IL—S—L—S—LL—ES}$$

*Pernoceras* hat unter den permischen Nautiliden die komplizierteste Suture (MILLER & COLLINSON 1953: 294, Abb. 1). Gegenüber *Ephippioceras* kann sie folgendermaßen charak-

terisiert werden: In den dort vorhandenen unpaaren Extern- und Internsattel ist hier ein ebenfalls unpaarer Extern- bzw. Internlobus eingesenkt. Daraus resultiert die Formel (s. Abb. 12):

IL-S-L-S-L-S-LL-S-EL<sup>5)</sup>

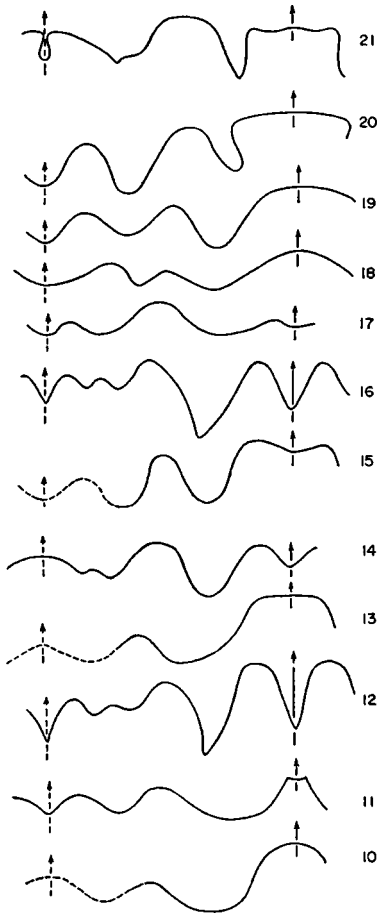


Abb. 10—21. Sinuose Suturen nautiliconer Nautiloidea.

10: *Megaglossoceras* MILLER, DUNBAR & CONDRA, Karbon, USA (rekonstruiert nach MILLER et al. 1933: Taf. 4, 5 u. S. 119). 11: *Stenopoceras abundum* MILLER & THOMAS, Perm Wyoming, USA (n. MILLER & YOUNGQUIST 1949: Abb. 21). 12: *Permoceras bitauniense* HANTEL, Perm, Timor (n. MILLER & COLLINSON 1953: Abb. 1). 13: *Styrionautilus discoidalis* (WELTER), Trias, Timor (n. KUMMEL 1953: Abb. 41C). 14: *Procydonautilus kiparisovae* POPOV, Trias, Sibirien (n. SHIMANSKY & JURAVLEVA 1961: Abb. 32g). 15: *Pseudaganides brunhuberi* (LOESCH), Malm, Süddeutschland (n. KUMMEL 1956: Abb. 14A). 16: *Pseudonautilus geinitzi* (OPPEL), Malm, Westeuropa (n. MILLER & COLLINSON 1953: Abb. 1). 17: *Heminautilus etheringtoni* DURHAM, Unterkreide, Columbien (n. DURHAM 1946: kombiniert aus Abb. 3C und 3E). 18: *Angulithes eliotti* (STENZEL), Eozän, Texas, USA (n. KUMMEL 1956: Abb. 32M). 19: *Hercoglossa orbiculata* (TUOMAY), Paläozän, Alabama, USA (ib.: Abb. 34G). 20: *Aturoidea paucifex* (COPE), Eozän, New Jersey, USA (ib.: Abb. 34A). 21: *Aturia luculoensis* MILLER (n. MILLER 1947: Abb. 20C).

Abbildungen nicht maßstäblich, auf gleiche Größe gebracht. Punktierter Teile der Suturen rekonstruiert nach Diagnosen und Beschreibungen.

<sup>5)</sup> In den Saturformeln sind nur die effektiv unpaaren medianen Elemente mit IL und EL bezeichnet. Weiter unten (S. 23 ff.) ist auseinandergesetzt, wieweit die seitlich folgenden Sattelpaare onto- und auch phylogenetisch als primäre Extern- bzw. Internsättel zu interpretieren sind.

Die obigen Suturen sind: a) gliederreich, b) z.T. ohne Intern- und Externloben (*Megaglossoceras*, *Ephippioceras*), c) Der Externsattel ist in diesen Fällen mündungswärts vorgezogen, d) Ein Annularlobus ist in dieser sinuosen Gruppe offensichtlich nicht vorhanden.

Die einfachste Suture findet sich bei *Megaglossoceras* mit der Formel:

$$IS - L - S - LL - ES.$$

### 3. Suturen triadischer Nautiliden

Einfache und sinuose Suturen, ähnlich den vorigen, finden sich auch unter den Trias-Formen (vgl. die Monographie von KUMMEL 1953).

#### 3.1. Einfache Formen

Eine Analyse der bei KUMMEL (1953) ersichtlichen Suture-Daten ergibt folgendes Bild:

1. *Thuringionautilus* MOJSISOVICS 1902 (KUMMEL 1953: 32)
2. *Germanonautilus* MOJS. 1902 (ib.: 28)
3. *Mojsvaroceras* HYATT 1883 (ib.: 21)
4. *Enoploceras* HYATT 1900 (ib.: 39)
5. vermutlich *Anoploceras* HYATT 1900 (ib.: 43)\*
6. *Phloioceras* HYATT 1883 (ib.: 44)
7. *Sybillonautilus* DIENER 1915 (ib.: 73)
8. *Encoiloceras* MOJS. 1902 (ib.: 43)
9. *Juvavionautilus* MOJS. 1902 pro parte (ib.: 63)
10. *Grypoceras* HYATT 1883 (ib.: 48)
11. *Gryponautilus* MOJS. 1902 (ib.: 56)
12. vermutlich *Menuthionautilus* COLLIGNON 1933 (ib.: 57)\*

haben Suturen, denen die Formel:

$$IL - S - LL - S - EL$$

zugrunde liegt. Davon sind 2, 3, 4, 6, 8, 10 und 11 mit Annularlobus ausgestattet. Diese Zutat zum Internlobus ist somit unter Trias-Formen häufiger als unter jungpaläozoischen.

Folgende permische Genera, die in die Trias übertreten, haben die gleiche Sutureformel (s. oben S. 9 ff.):

13. *Tainionautilus*
14. *Aulametaoceras*
15. *Tainoceras*
16. *Pleuronautilus* (Abb. 6).

Bemerkenswert ist die Suture von *Encoiloceras* auf dem ersten, d.h. juvenilen Umgang: Hier ist an Stelle des im Alter entwickelten Externlobus ein Externsattel vorhanden, der unmittelbar in den Lateral-Lobus übergeht (MOJSISOVICS 1873: 18, KUMMEL 1953: 43). Daraus ist offensichtlich zu folgern, daß der Externlobus eine spätere Zutat ist, und ontogenetisch — auf späteren Wachstumsstadien — durch Sattelspaltung in den primären Externsattel eingetieft wird.

Daneben existieren — ähnlich wie im Jungpaläozoikum — noch einfachere Suturen:

17. *Syringoceras* HYATT 1894 (KUMMEL 1953: 61)
18. *Syringonautilus* MOJS. 1902 (ib.: 60)

\* Über den internen Teil der Suture liegen keine Angaben vor.



19. *Juvavionautilus* MOJS. 1902 pro parte (ib.: 63)

20. *Holconautilus* MOJS. 1902 (ib.: 42)

fehlt der Externlobus, statt dessen ist ein Externsattel vorhanden, an den direkt der Laterallobus anschließt:

IL—S—LL—ES.

17 und 18 haben im IL einen Annularlobus. Diese Suturen würden somit der juvenilen *Encoiloceras*-Sutur entsprechen. Ein Teil der Arten von *Juvavionautilus* ist mit Externlobus ausgestattet, 2 Arten aus der Trias von Timor fehlt dieses Element.

21. *Oxynautilus* MOJS. 1902 hat ebenfalls einen Externsattel, jedoch ist der mittlere Teil der Sutur komplizierter, wie aus der Formel:

I(A)L—S—L—S—LL—ES

ersichtlich ist, wobei (A) die Existenz des Annularlobus anzeigt (KUMMEL 1953: 65).

22. *Indonautilus* MOJS. 1902 (KUMMEL 1953: 72)

23. *Paranautilus* MOJS. 1902 (ib.: 69) Abb. 5

besitzen neben dem Externsattel auch noch einen Internsattel (bei fehlendem Internlobus). So hat die Sutur von *Indonautilus* die sehr einfache Formel:

IS—LL—ES;

dazu kommt allerdings eine schwache, nach MOJSISOVICS (1899: 205) durch die Ausbildung einer kantigen Abplattung der Externseite bedingte Einsenkung des Externsattels. Nach der nicht ganz klaren Beschreibung von *Paranautilus* bei MOJSISOVICS (1902: 205) und KUMMEL (1953: 69) tritt zu den obigen Elementen eventuell noch ein kleiner Nahtsattel. Demnach wäre die Suturformel:

IS—L—S—LL—ES.

Fast gerade Suturen — wie im Jungpaläozoikum — sind in der Trias nicht oder nur noch selten vorhanden. Die einfachste unter den wenig sinuosen Suturen ist durch IS, ES und paarige LL charakterisiert. Über die Formel: IL—S—LL—S—EL hinausgehende Komplikationen sind in dieser Gruppe offensichtlich nur ausnahmsweise erfolgt. Der unpaare EL ist offenbar eine sekundäre Zutat, die sich erst auf späteren Wachstumsstadien einstellt.

### 3.2. Sinuose Formen

Sinuose Suturen finden sich in KUMMELS Familien Clydonautilidae und Gonionautilidae.

1. *Styrionautilus* MOJS. 1902 hat nach MOJSISOVICS' Diagnose (s. KUMMEL 1953: 80) einen breiten Externsattel, auf den der LL und ein weiterer Sattel sowie ein Lobus internwärts anschließen. Ein Internlobus fehlt, so daß sich folgende Formel ergibt:

IS—L—S—LL—ES.

Diese Sutur (Abb. 13) stimmt mit der karbonischen *Megaglossoceras*-Sutur (s. oben S. 11) prinzipiell überein.

2. *Proclydonautilus* MOJS. 1902 unterscheidet sich von der vorigen Gattung durch einen mehr oder weniger tiefen Externlobus, der den ES, wie er bei *Styrionautilus* vorhanden ist, aufspaltet. KUMMEL (1953: 81) erwähnt eine Zwischenform, *Styrionautilus sauperi*, bei dem sich auf den letzten Septen im ES ein kleiner unpaarer Lobus, dem EL von *Proclydonautilus* vergleichbar, entwickelt: Ein weiteres Argument für den sekundären Charakter dieses Suturelementes. Ein Internlobus fehlt.

3. *Cosmonautilus* HYATT & SMITH 1905 ist identisch mit vorigem Genus, ebenso vermutlich:

4. *Callaionautilus* KIESLINGER 1924. Jedoch ist hier nichts über den inneren Teil der Sutur bekannt. Für die drei letzten Gattungen lautet die Suturformel (KUMMEL 1953: 81, 84, 87, s. auch Abb. 14):

IS—L—S—LL—S—EL.

5. *Clydonautilus* MOJS. 1882 besitzt im Externlobus, wie er bei den vorhergehenden Gattungen vorhanden ist, noch einen externen Sattel (KUMMEL 1953: 88). Ein Internlobus scheint auch hier zu fehlen. Die Sutureformel lautet:

$$IS-L-S-LL-S-L-ES.$$

Einige Arten von *Clydonautilus*, z. B. *C. salisburgensis*, *Cl. biangularis* haben jedoch nur leichte Andeutungen dieses sekundären Externsattels. Dies läßt vermuten, daß er einen späten Erwerb, auch wohl in der Ontogenese, darstellt.

6. *Gonionautilus* MOJS. 1902 ist die einzige Gattung der Fam. Gonionautilidae (die oben behandelten gehören zur Fam. Clydonautilidae). Sie ist durch einen breiten, in zwei Spitzen ausgezogenen Externlobus *Clydonautilus* ähnlich. Diese Spitzen markieren nichts anderes, als einen sich dazwischen erhebenden, mehr oder weniger hohen Sattel. Dazu kommt ein bei den obigen Genera nicht vorhandener breiter Internlobus, der nach MOJSISOVICS (fide KUMMEL 1953: 89) ebenfalls zweispitzig ist, das heißt, einen  $\pm$  flachen Sattel zwischen sich einschließt. Rechnet man die beiden unpaaren sekundären Sättel in der Suture mit, so ergibt sich als Formel:

$$. IS-L-S-L-S-LL-S-L-ES.$$

In diesem Falle besteht die volle Suture aus 7 paarigen und 2 unpaaren Elementen, d. h. insgesamt 16 Elementen. Sie kommt, wengleich auf anderem Wege, der *Permoceras*- bzw. *Pseudonautilus*-Suture gleich (s. S. 13 bzw. S. 18). Bei Nichtberücksichtigung der sekundären Sättel resultiert:

$$IL-S-L-S-LL-S-EL.$$

Unter den sinuosen Trias-Suturen ist: a) die der Gattung *Styrionautilus* die einfachste, und kommt damit dem karbonen *Megaglossoceras* gleich. b) Daneben findet sich bei anderen Gattungen ein Externlobus, während der Internsattel persistiert. c) Der primäre Externsattel ist — soweit er nicht durch sekundäre Elemente, die sich in ihm entwickelten, verwischt ist, deutlich nach vorn vorgezogen. d) Ein Internlobus scheint nur bei *Gonionautilus* vorhanden zu sein. e) Im externen Teil der Suture, und bei *Gonionautilus* auch im internen Teil, finden sich Komplikationen (sekundäre Sättel), die von jungpaläozoischen Formen nicht bekannt sind. f) Ein Annularlobus fehlt auch hier.

23 Gattungen mit einfacher Suture stehen 6 mit sinuoser gegenüber. Für das Jungpaläozoikum ist das Verhältnis: 25:4; d. h. eine geringe Zunahme der sinuosen Formen scheint vorhanden zu sein, zumindest im Gattungs-Niveau.

#### 4. Suturen jungmesozoischer und tertiärer Nautiliden

Aus den neueren Arbeiten von KUMMEL (1956) und MILLER (1947) über posttriadische Formen sind die beiden Suturegruppen ebenfalls ersichtlich. In der Zusammenstellung folge ich dabei KUMMELS Anordnung (1956: 327—9), der alle posttriadischen Gattungen in der Familie Nautilidae vereinigt und als Unterfamilien unterscheidet: Nautilinae, Pseudaganidinae, Paracnoceratinae, Cymatoceratinae, Hercoglossinae und Aturiinae.

##### 4.1. Einfache Formen

Unterfam. Nautilinae:

1. *Cenoceras* HYATT 1883 ist eine zentrale Gattung, von der nach KUMMEL (1956: 361) auch andere Gruppen ihren Ausgang genommen haben. Das Genus ist vom Lias bis zum Inferior Oolite verbreitet. 96 Arten sind nominiert worden, davon gehören  $\frac{2}{3}$  dem Lias,  $\frac{1}{3}$  dem unteren Dogger an. Die Suturen sind meist schwach sinuos. Eine Analyse der Be-

schreibungen und Abbildungen liassischer Arten bei PIA (1914) läßt folgende 4 Suturetypen erkennen:

a. Flacher Intern- und Externsattel, getrennt durch  $\pm$  seichten Laterallobus. Dieses ist die einfachste Sutura mit der Formel:

$$IS-LL-ES$$

und ist z. B. vorhanden bei: *C. sturi* (PIA 1914: 21, 53), *C. stoppanii* (ib.: 57), *C. secernendus* (ib.: 26, 69), *C. inornatus* (ib.: 72), *C. tricarinatus* (ib.: 76), *C. austriacus* (ib.: 79) usw.

b. Durch Hinzutreten eines seichten Internlobus kommt eine etwas kompliziertere Sutura zustande:

$$IL-S-LL-ES.$$

Der Internlobus kann dabei zu einem spitzen Annularlobus in einzelnen Fällen vertieft sein. Hierher gehören z. B. *C. pertextus* (PIA 1914: 23, 56) *C. quadrangularis* (ib.: 30, 73), *C. profundisiphites?* (ib.: 75). *C. araris* (ib.: 71) hat auf den innersten Windungen einen IL, der den größeren Exemplaren auf der äußeren Windung fehle. Mit sekundären Vereinfachungen muß somit gerechnet werden.

c. Eine andere Variante ist durch Ausbildung eines seichten Externlobus — unter Beibehaltung des Internsattels — gegeben; z. B. *C. arariformis* (PIA 1914: 28, 71) mit der Formel:

$$IS-LL-S-EL.$$

d. Den kompliziertesten Typus stellen Suturen mit Intern- und Externlobus dar:

$$IL-S-LL-S-EL.$$

Hierher gehören z. B.: *C. striatus* (PIA 1914: 22, 52), *C. simillimus* (ib.: 54), der IL ist jedoch nur auf den inneren Windungen vorhanden, ähnlich *C. araris*; *C. intermedius* (ib.: 65) usw.

2. *Eutrephoceras* HYATT 1894 ist ein Abkömmling von *Cenoceras* und vom höheren Jura bis zum Miozän ähnlich häufig, wie dieser im älteren Jura. Die von MILLER (1947: 27 ff.) charakterisierten 16 tertiären Arten Nordamerikas lassen auch ähnliche Suturetypen, vielleicht mit Ausnahme des Typus c, erkennen. Abb. 8 gibt einen Eindruck von der geringen Sinuosität der *Eutrephoceras*-Suturen.

3. *Pseudocenoceras* SPATH 1927 hat fast gerade Suturen mit einem sehr flachen LL (KUMMEL 1956: 384).

4. Die Sutura des lebenden *Nautilus* LINNÉ 1758 (Abb. 9) hat breiten ES und breiten IL, der zu einem kleinen AL vertieft ist:

$$I(A)L-S-L-S-LL-ES$$

Auf sehr frühen Stadien sieht die Sutura etwas anders aus: Der Annularlobus ist bis zum ersten Septum vorhanden, jedoch schließt sich an ihn nicht der breite IL, sondern ein kleiner aber deutlicher Sattel an. Dieser geht — unter Ausfall von L und S in der Altersformel — sogleich in den LL über, an den sich extern der breite ES anschließt. Diese Jugendsutura würde der Formel:

$$IS-LL-ES$$

entsprechen, mit einem AL im Internsattel. Dieser Zustand findet sich bis etwa zum 4. bis 5. Septum, dann entwickelt sich zunächst der Internlobus, der vorher vorhandene Internsattel wird gewissermaßen nach außen abgedrängt, und auf noch spätere Stadien erfolgt die Spaltung dieses Sattels durch einen seichten Lobus. Einzelheiten hierzu bringt eine gesonderte Studie.

Unterfamilie Paracenoceratinae:

5. Für *Paracenoceras* ergibt sich nach KUMMEL (1956: 402 u. Fig. 20) als Suturaformel:

$$IL \text{ (wahrscheinlich) } -S-LL-S-EL.$$

7) Möglicherweise ist diese Sutura schon zu den sinuosen zu rechnen.

*P. herznachensis* (Fig. 20F) hat jedoch einen stark orad vorgezogenen Externsattel und entspricht damit mehr dem sinuosen Typus. Von *P. arduennensis* erwähnt v. LOESCH (1914: 709) die Abschwächung des Internlobus auf Jugendstadien. Hier kann mit eventueller Rückbildung des IL, an dessen Stelle ein IS treten würde, gerechnet werden.

6. *Somalinautilus* SPATH 1927 hat eine der vorigen Gattung ähnliche Suture, jedoch wird nichts über die Internpartie angegeben (KUMMEL 1956: 411).

*Aulaconautilus* und wohl auch *Tithonoceras* haben eine sinuose Suture und sind weiter unten aufgeführt (S. 18).

Unterfam. Cymatoceratinae:

Auch hier finden sich einige Formen mit sinuoser Suture, sie sind daher weiter unten (S. 18) behandelt.

7. *Cymatoceras* HYATT 1884 hat eine flache und einfache Suture:

$$IL-S-LL-ES,$$

wobei der IL bei vielen Arten durch einen Annularlobus vertieft ist. Einige Arten, wie *C. pseudonegama* SPENGLER und *C. semilobatum* SPENGLER haben gleiche Formel, sind aber stärker sinuos (KUMMEL 1956: Abb. 24 I, J). Charakteristisch für dieses Genus ist der meist vorhandene breite Externsattel.

8. *Procymatoceras* SPATH 1927 hat flache Suture mit seichem IL und EL (KUMMEL 1956: 428), weitere Einzelheiten sind jedoch nicht bekannt.

*Paracymatoceras*, *Heminautilus* und *Deltocymatoceras* haben sinuose Suturen (siehe unten S. 18).

9. *Cymatonautilus* SPATH 1927

10. *Anglonautilus* SPATH 1927

11. *Eucymatoceras* SPATH 1927

12. *Epicymatoceras* KUMMEL 1956

dürften Suturen mit IL, EL, LL in mehr oder weniger deutlicher Ausbildung aufweisen.

In der Unterfam. Hercoglossinae hat

13. *Cimomia* CONRAD 1866 flache Suturen. Nach MILLER (1947: 39–40) ergibt sich als Formel (siehe auch Abb. 7):

$$IL-S-L-S-LL-ES.$$

Die übrigen Gattungen sind sinuos oder stark sinuos und im folgenden Abschnitt aufgeführt.

Unter den posttriadischen, wenig sinuosen Suturen ist der einfachste Typus, ähnlich wie in der Trias und im Jungpaläozoikum, durch die Formel:

$$IS-LL-ES$$

repräsentiert. Die Ausbildung eines Intern- und/oder Externlobus sind nächste Stufen der Komplikation. Bemerkenswert ist daher, daß in manchen Gattungen und Arten der Externsattel beibehalten wird: z.B. *Cymatoceras*, *Cimomia*, einige Arten von *Cenoceras*.

Entgegen den Befunden bei den älteren Formen besteht bei einigen posttriadischen Genera der Suture-Abschnitt zwischen IL und LL nicht nur aus einem Sattel, sondern aus der Folge: S–L–S (z.B. *Cimomia*, rezenter *Nautilus*).

Mit sekundären Vereinfachungen der Suture auf Altersstadien ist auch hier zu rechnen.

#### 4.2. Sinuose Formen

Sinuose Suturen finden sich vor allem in den Unterfamilien Pseudaganidinae, Hercoglossinae und Aturiinae, sowie bei einigen Gattungen aus Unterfamilien mit sonst einfacheren Suturen.

## Unterfam. Pseudaganidinae:

1. *Pseudaganides* SPATH 1927 ist charakterisiert durch einen großen und tiefen Laterallobus und einen großen, mündungswärts vorgezogenen Externsattel, in den in manchen Fällen ein mehr oder weniger tiefer Externlobus eingesenkt ist. KUMMEL (1956: 392) findet, daß die früheren Angehörigen des Genus aus dem Lias und älteren Dogger noch keinen Externlobus besitzen. Dieser stelle sich erst bei den jüngeren Formen — vor allem aus dem Malm — ein. Dies steht in Übereinstimmung mit ontogenetischen Befunden, wonach der Externlobus erst auf späten Stadien der Individualentwicklung erscheint.

Über die inneren Teile der Sutura geben die Beschreibungen und Abbildungen v. LOESCH'S (1914) einige Auskunft. Ein Internlobus wird erwähnt bei: *Ps. cf. schneidi* (77), *Ps. brunnhuberi* (82), *Ps. ammoni* (185), *Ps. aganiticus* (99), *Ps. schlosseri* (116, 117), *Ps. aturoides* (S. 130; mit Annularlobus, bei v. LOESCH z. T. als Columellarlobus bezeichnet). Hiernach ergibt sich als Formel:

$$IL-S-L-S-LL-ES,$$

bzw. wenn ein Externlobus vorhanden ist, statt ES: —S—EL. Bei *Ps. ammoni* und *aturoides* sind Annularloben, z. T. nur auf Jugendstadien, vorhanden.

Der Externlobus kann gelegentlich — *Ps. schlosseri* (LOESCH 1914: 115, Abb. 8) — im Alter rückgebildet werden. Von *Ps. oppeli* wird eine Abnahme der Sinuosität auf den Altersstadien erwähnt (S. 122). Sekundäre Vereinfachungen der Sutura kommen auch hier gelegentlich vor.

2. *Pseudonautilus* MEEK 1876 hat — wie *Permoceras* aus dem Perm — eine sinuose und vor allem extrem gliederreiche Sutura mit der Formel (s. Abb. 16):

$$IL-S-L-S-L-S-LL-S-EL.$$

3. *Aulaconautilus* SPATH 1927 und

4. *Tithonoceras* RETOWSKI (Unterfam. Paracenoceratinae)

haben eine ziemlich sinuose Sutura. Soweit Angaben vorliegen (KUMMEL 1956: 409–10 und die dort zitierte ältere Literatur mit Abbildungen), scheint die Folge:

$$IL(?)—S—L—S—LL—S—EL$$

vorzuliegen. Bei *Aulaconautilus* ist der äußere Sattel mit dem flach eingesenkten EL Aganiten-artig weit orad vorgezogen. Ähnliches findet sich auch bei *Cymatoceras pseudonegama* und *semilobatus* (ohne Externlobus, vgl. KUMMEL 1956: Abb. 24 C, D).

5. *Paracymatoceras* SPATH 1927 unterscheidet sich nach KUMMEL (1956: 427, Abb. 24 B) nur durch die sinuosere Sutura von *Cymatoceras*, die Formel ist jedoch komplizierter:

$$IL(?)—S—L—S—LL—ES.$$

6. *Heminautilus* SPATH 1927 ist ungewöhnlich durch den weit vorspringenden, intern vom LL befindlichen großen Sattel. Als Suturaformel für *H. etheringtoni* ergibt sich (kombiniert nach DURHAM 1946: Abb. 3 C—E)

$$IL-S-L-S-LL-S-EL.$$

7. *Deltocymatoceras* KUMMEL 1956: Bis zur Naht ist die Folge: L—S—LL—ES. Über die inneren Teile der Sutura ist nichts angegeben (KUMMEL 1956: 438). Bemerkenswert ist das Fehlen des Externlobus, der Externsattel ist spitz und orad vorgezogen.

Unterfamilie Hercoglossinae: *Cinomia* ist — da wenig sinuos — bereits weiter oben behandelt (S. 17). Die anderen Gattungen sind mehr oder weniger sinuos. Allen fehlt der Externlobus, ausgenommen STENZELS Genus *Woodringia*, das eine Andeutung davon zeigt. KUMMEL (1956: 441, 459) hat es eingezogen und in die Synonymie von *Hercoglossa* gebracht.

8. *Angulithes* MONTFORT 1808 hat die Folge (KUMMEL 1956: Abb. 32 I, K, M, O):

$$IL-S-L-S-LL-ES$$

(Abb. 18)

9. *Hercoglossa* CONRAD 1866 hat die gleiche Formel (s. Abb. 19), ebenso 10. *Aturoidea* VREDENBURG 1925, 11. *Teichertia* GLENISTER, MILLER & FURNISH 1956 und 12. *Aturia* BRONN 1838, die einzige Gattung in der U.Fam. Aturiinae. Bei *Aturoidea* ist die Sutura sehr

stark sinuos, u. die einzelnen Elemente sind ungewöhnlich asymmetrisch (Abb. 20, s. KUMMEL 1956: Abb. 34, S. 458). Bei *Aturia* ist der Internlobus (oder Annularlobus) tief und eng, wohl im Zusammenhang mit der internen Sipholage. Der Umschlaglobus hat in seinem Grunde noch einen kleinen, spitzen Zusatzlobus (*A. luculoensis*, *A. curvilineata*: MILLER 1947: Abb. 20C, S. 78, Abb. 7G, S. 40, s. Abb. 21)\*).

Bei den posttriadischen Nautiliden stehen sich 13 Gattungen mit flachen und 12 Gattungen mit sinuosen Suturen gegenüber. Auch bei Berücksichtigung der vielen Fehlerquellen in dieser rohen Statistik dürfte mit einer weiteren Zunahme der sinuosen Suturen in nachtriassischer Zeit gerechnet werden.

Unter den posttriassischen Suturen fallen die vielen Formen mit beibehaltenem Externsattel auf. Dieser selbst ist groß und meist deutlich mündungswärts vorgezogen. Ferner finden sich — in stärkerem Maße als bei den älteren Genera — Besonderheiten an einzelnen Elementen der Suture: z. B. bei *Heminautilus* ist der intern vom LL gelegene Sattel ungewöhnlich groß, und weit oral vorgezogen. Bei *Aturoidea* sind einzelne Sättel und Loben besonders asymmetrisch, bei *Aturia* ist der Internlobus sehr eng und tief und ein spitzer Zusatzlobus im Umschlaglobus vorhanden etc.

## 5. Bemerkungen zur Ontogenese

Systematische Untersuchungen zur Ontogenese der Nautiloideen-Suturen liegen nicht vor. Vielfach verhindert der Zustand des Materials ein derartiges Unternehmen. Die für einzelne Gattungen und Arten vorhandenen Daten sowie eigene Beobachtungen ergeben folgendes Bild:

### 5.1. Einfache Suturen

Erwartungsgemäß erfolgt — ähnlich wie bei Ammonoiten — weitaus überwiegend eine Vereinfachung der Suture gegen die Jugendstadien hin. Unter den karbonischen und permischen Suturen vom einfachen Typ sind neben der durch die Formel: IL-S-LL-S-EL gekennzeichneten Gruppe noch einfachere Lobenlinien vorhanden, im einfachsten Falle (von geradem Sutureverlauf abgesehen) mit der Formel: IS-LL-ES. Hier erhebt sich die Frage, ob diese Suture aus der sekundären Vereinfachung einer auf Jugendstadien differenzierteren Suture hervorgegangen ist, oder umgekehrt, Suturen mit der Formel: IL-S-LL-S-EL von einer einfacheren Lobenlinie abzuleiten sind. Befunde, Beschreibungen und Abbildungen der oben S. 9 ff. aufgeführten Genera (*Liroceras* etc.) geben keinen Anhalt für die Auffassung, daß diesen einfacheren Alterssuturen durchweg und überall gliederreichere und sinuosere auf Jugendstadien vorausgingen.

Vielmehr können Extern- und/oder Internlobus gegen den Anfang des Gehäuses zu verschwinden und einem Sattel Platz machen (HYATT 1893: 396—7 schildert einen

\*) Dies dürfte dem Annularlobus im Grunde des Internlobus vielleicht vergleichbar sein, nur ist letzterer viel häufiger. MILLER (1947: 79) führt die Entstehung dieses Zusatzlobus im Grunde des Umschlaglobus auf die Ausdünnung des dorso-lateralen Septenteiles zurück.

derartigen Befund bei *Metacoceras cavatiforme*, MILLER et al. bei *M. nodosum*<sup>9)</sup>, beide Arten aus dem Oberkarbon von Kansas, USA), d. h. die Formel: IL-S-LL-S-EL geht apikalwärts über in: IS-LL-ES. Auf sehr frühen Stadien kann schließlich die Sutura fast gerade verlaufen (HYATT 1894: Taf. 10, Fig. 10, siehe auch MILLER et al. 1933, 129: *Coloceras globatum*). *Tainoceras rotundatum* MILLER et al. (1933: Taf. 12, Fig. 2, 3) zeigt apicad ein Ausflachen des breiten seichten Externlobus. Von einem Jugendexemplar (45 mm Durchmesser) des *Tainoceras cavatum* aus dem Unterperm von Texas beschreibt HYATT (1893: 398-399) das Erscheinen des Externlobus im vorher vorhandenen Externsattel.

Ähnliches ist von Trias-Nautiliconi bekannt: Bei *Encoiloceras* ist anfänglich ein Externsattel vorhanden, der später in einen Externlobus übergeht (s. oben S. 13). Daher wird man wohl in der Annahme nicht fehlgehen, den im Alter vorhandenen Externsattel bei *Holconautilus*, *Syringoceras*, *Syringonautilus* und *Juvavionautilus* auch als ursprünglich anzusehen.

Konstanter und persistenter ist anscheinend der Internlobus. Mir ist von Trias-Formen kein sicherer Fall bekannt, wo gegen den Gehäuseanfang der Internlobus ausflacht und einem Internsattel Platz macht. Immerhin ist jedoch bemerkenswert, daß zwei Genera mit Internsattel (neben dem Externsattel) versehen sind: *Indonautilus* und *Paranautilus* (S. 14). Diese Lobenlinien sind wohl kaum durch sekundäre Vereinfachung zustande gekommen. Wie die Abbildungen (MOJSISOVICS 1873: Taf. 15, Fig. 2 und MOJSISOVICS 1896: Taf. 21, Fig. 2) lehren, gehen sie apicad in nahezu gerade Linien über.

Auch unter den nachtriassischen Suturen der einfachen Gruppe finden sich Belege dafür, daß der Externlobus apicalwärts ausflacht und z. T. gänzlich verschwindet (z. B. *Cenoceras inornatus*, Inferior Oolite: KUMMEL 1956: Taf. 5, Fig. 1-2; *Cimomia vaughani*, Paläozän: MILLER 1947: Taf. 32, Fig. 1, 2).

## 5.2. Sinuose Suturen

Bei den jungpaläozoischen Genera *Ephippioceras* und *Megaglossoceras* ist das Fehlen von Intern- und Externlobus bemerkenswert. Der statt dessen vorhandene Externsattel ist wohl primär und nicht das Ergebnis einer sekundären Vereinfachung. Dasselbe darf auch für den Internsattel angenommen werden. Auch der Externsattel bei *Stenopoceras* ist ein primäres Element. Wieweit der hier vorhandene seichte Internlobus apicad verschwindet und einem Internsattel Platz macht, ist aus den Beschreibungen nicht ersichtlich.

Unter den triadischen Sinuosi hat *Styrionautilus* die einfachste Lobenlinie, dem paläozoischen *Megaglossoceras* darin sehr ähnlich. Der seichte Externlobus bei *St. sauperi* tritt nach MOJSISOVICS (1902: 209) „erst im höheren Alter“ auf, d. h. auf Jugendstadien ist ein Externsattel vorhanden. So ist auch der Externlobus von *Pro-*

<sup>9)</sup> MILLER et al. 1933: 397: „saddles“ in dem passus: „... so that distinct lateral saddles can be recognized“ sind nach der ersten Abbildung des Stückes bei HYATT (1981: Abb. 30 bis 31, S. 334) so gut wie ausgeschlossen und wohl ein lapsus calami. In Wirklichkeit sind laterale Loben sichtbar. Dieser Befund ist ferner auch nach der Situation bei *M. cavatiforme* zu erwarten.

*Clydonautilus*, *Cosmonautilus* und *Callaionautilus* (s. oben S. 14) eine, ontogenetisch gesehen, mehr oder weniger späte Erwerbung. Der bei *Clydonautilus* im Grunde des Externlobus sich erhebende kleine Sattel ist, wie der Externlobus selbst, ebenfalls sekundär. MOJSISOVICS (1896: 675) hat bei *Cl. biangularis* die ontogenetische Suturentwicklung beobachtet und in den Jugendstadien einen Externsattel festgestellt (vgl. auch MOJSISOVICS 1902: 207).

Die genannten Trias-Gattungen haben ferner alle einen Internsattel, was wohl als ursprüngliches Merkmal zu werten ist. Nur *Gonionautilus* zeigt einen Internlobus, der dazu zweispitzig ist (s. oben S. 15), d. h. durch einen sekundären Sattel unterteilt ist. Es ist nicht anzunehmen, daß eine derartige, relativ komplizierte Struktur bis an die ersten Septen des Gehäuses zurückgeht.

Wo an nachtriadischen Genera mit sinuoser Lobenlinie ein Externlobus vorkommt, läßt sich zeigen, daß auch er sich erst während der Ontogenese in einen vorher vorhandenen Externsattel eintieft. Dies gilt z. B. für *Pseudaganides* (v. LOESCH 1914: Abb. 6f–k bei *Ps. ammoni*) und wohl auch für *Pseudonautilus* und *Aulaconautilus*. Bei *Heminautilus* erscheint der EL ebenfalls erst in späteren Stadien der Ontogenese (DURHAM 1946: 432 ff.).

Die Genera *Deltocymatoceras*, *Angulithes*, *Hercoglossa*, *Aturoidea*, *Teichertia* und *Aturia* haben sämtlich einen ES (S. 18), der bereits auf frühen Stadien der Ontogenese vorhanden ist (z. B. *Aturia*: MILLER 1947: Abb. 7 D, STURANI 1959: Abb. 6; für *Teichertia*: GLENISTER et al.: 1956: Abb. 4 b) (Abb. 18–21).

Anders ist jedoch das Verhalten des Internlobus. Bei sämtlichen posttriadischen, hier zur sinuosen Gruppe vereinigten Genera ist ein z. T. auch auf Jugendstadien recht tiefer Internlobus vorhanden (Abb. 15–21), während bei triadischen und spätpaläozoischen Sinuosen auch Suturen mit Internsattel vertreten sind. Offensichtlich ist der IL bei den nachtriadischen Formen ein ontogenetisch sehr früher Erwerb, unter Auslassung der Vorphase, die durch einen Internsattel gekennzeichnet ist.

Zusammenfassend geht aus obigen Darlegungen hervor: Gute Gründe bestehen für die Annahme, daß Extern- und Internlobus sekundäre Elemente der Suture sind, und zwar sowohl bei den einfachen wie bei den sinuosen Suturen. Sie werden auf Jugendstadien mehr oder weniger zurückgebildet angetroffen. Vielfach sind ferner die Belege dafür, daß die sinuosen Suturen auf Jugendstadien weniger sinuos werden, d. h. die Sättel und Loben an Tiefe einbüßen. Es genügt hier, auf die Abbildungen in den einschlägigen großen Monographien hinzuweisen.

Überblickt man die Gruppe der einfachen, wenig sinuosen Suturen von den karbonischen bis zu den tertiären Formen, so schälen sich folgende, rohe Entwicklungszüge heraus: Gerade oder kaum sinuose Suturen sind – von Ausnahmen abgesehen, die sekundäre Vereinfachungen darstellen – als ursprünglich zu bewerten. Die einfachste Suture hat die Formel: IS – LL – ES. Nächste Stufen der Komplikation können durch Ausbildung eines Lobus entweder im IS oder im ES oder in beiden Sätteln zustande kommen. Daraus resultiert die Formel: IL – S – LL – S – EL.

Nur gelegentlich kommt es anscheinend zu weiterer Lobenbildung im Bereich des zwischen IL und LL gelegenen kleinen Sattels. Eine weitere Zutat stellt der Annularlobus dar. Er kann in den eigentlichen Internlobus eingetieft sein. Daneben gibt es



aber zahlreiche Fälle, in denen ein seichter Internlobus ohne Annularlobus beobachtet wurde.

Die Entwicklung der sinuosen Suturen vom Karbon bis zum Tertiär läßt sich folgendermaßen charakterisieren: Lobenlinien mit der Formel: IS—L—S—LL—ES stellen die einfachsten Typen — bereits im Karbon vertreten — dar. Neben der größeren Tiefe der Loben ist vor allem der große und meist weit orad vorgezogene Externsattel typisch. Letzteres Merkmal bleibt vielfach auch dann erhalten, wenn in den ES ein Lobus eingesenkt ist. Die Ausbildung eines Extern- und Internlobus sind nächste Stufen der Komplikation. Externloben mit z.T. sich darin weiterhin entwickelnden seichten „sekundären“ Externsätteln sind besonders charakteristisch für einige triadische Sinuosi. Eigenartigerweise unterbleibt die Entwicklung tiefer Externloben dagegen fast gänzlich bei den posttriadischen Sinuosen (Ausnahme: *Pseudonautilus*, Abb. 16).

Das dominierende Element — auch bei der Gruppe der einfachen Suturen — ist der Laterallobus. Er hebt sich fast immer durch Größe und Tiefe von den internwärts folgenden Loben ab und kann so leicht identifiziert werden. Auch auf den inneren Windungen der sinuosen Genera bleibt sein dominanter Charakter lange erhalten.

Weitere Differenzierungen erfolgen im Suturenabschnitt zwischen IL und LL. Sie führen zu den komplizierten Formeln von *Permoceras* und *Pseudonautilus*.

Bemerkenswert ist ferner, daß die einfachste sinuöse Suture mit der Formel: IS—L—S—LL—ES gliederreicher ist als die einfachste der einfachen Gruppe mit: IS—LL—ES. Eine sinuöse Alters-Suture mit dieser Formel, dominantem ES und tiefem LL ist mir nicht bekannt geworden.

## 6. Beziehungen zur Ammoniten-Suture

In der Nautiliden-Literatur finden sich vielfach Hinweise — auch in der Nomenclatur (z. B. „*Nautilus*“ *goniatites* HAUER 1949, *Clymenonautilus* HYATT 1900) — auf Ähnlichkeiten und Analogien der sinuosen Suturen mit einfachen Ammoniten-Suturen (Goniatiten, Clymenien). Auch KUMMEL (1956: 397) charakterisiert die differenzierte Suture von *Pseudonautilus* als „extreme ‚goniatitic‘ development“. Genauere Vergleiche sind m. W. nicht angestellt worden. In der Tat bestehen zwischen einer Goniatiten- oder Clymenien-Suture und den sinuosen Nautiliden-Suturen wesentliche Unterschiede.

In einer klassischen Studie hat SCHINDEWOLF (1929) den definitiven Nachweis erbracht, daß die Ammoniten-Lobenlinien ihren ontogenetischen Ausgang von der Primärsuture nehmen. Diese Feststellung ist durch zahlreiche nachfolgende Untersuchungen immer wieder bestätigt worden (z. B. SCHINDEWOLF 1957). Das hauptsächlichste Merkmal der Primärsuture ist die Existenz eines Intern- und Externlobus. Beide sind von den devonischen bis zu den cretazischen Formen vorhanden. Beide unpaare Loben sind durch eine Serie paariger Loben (von 1 Paar im Devon bis zu 3 Paaren in Jura und Kreide) nebst dazwischen liegenden Sattelpaaren verbunden.

Die Anwesenheit eines primären Externsattels bei den sinuosen Suturen der Nautiliden verbietet m. E. einen weiteren Vergleich oder eine Ableitung von der Am-

moneen-Primärsutur. Diese Inkongruenz wird noch verstärkt, wenn man, was nicht unwahrscheinlich ist, als einfachste sinuose Sutur jene mit Intern- und Externsattel annimmt. Auch die einfacheren Nautiliden-Suturen lassen sich nicht befriedigend auf die Ammonoiten-Primärsutur zurückführen, vor allem nicht jene Formen, bei denen Extern- und/oder Internsättel nachgewiesen sind. Zwar sind in einigen Fällen – auch bei den Sinuosen – sekundäre Vereinfachungen durch Rückbildung des Externlobus nachgewiesen (s. oben S. 18), jedoch sind dies Ausnahmen.

Offensichtlich repräsentieren die Nautiliden-Suturen einen eigenen Differenzierungsweg in der Ausgestaltung der Septen eingerollter Cephalopoden-Gehäuse<sup>10</sup>).

### 7. Beziehungen zur Ammoniten-Prosutur

Auffallend sind jedoch gewisse Übereinstimmungen, sobald man archaische sinuose Nautiliden-Suturen nicht mit der Ammoniten-Primärsutur, sondern mit der dieser voraufgehenden, zahlenmäßig ersten Sutur – der Prosutur – vergleicht. Auf diese Ähnlichkeit hat bereits BRANCO hingewiesen (1880: 49: „Die Sutur eines erwachsenen *Nautilus* kann der ersten Sutur einer lati- oder angustisellaten Form sehr ähnlich sein“). In der Tat finden sich folgende Parallelen (Abb. 22):

a) Wesentlich an der Prosutur ist die Existenz eines Intern- und Externsattels. Diese Elemente sind auch in der ursprünglichen sinuosen Nautilidensutur vorhanden.

b) Bei den fortgeschritteneren Prosutur-Typen (lati- und angustisellat) ist ein relativ großer, orad vorspringender Externsattel entwickelt. Er findet sich gleicherweise auch bei den sinuosen Nautiliden-Suturen, sei es im Alter, sei es auf juvenilen Stadien, nach Rückbildung des Externlobus.

c) Auch die Differenzierung des zwischen ES und IS liegenden Sutureabschnittes ist ähnlich wie bei den Sinuosi. Die Prosutur der Abb. 22e lautet in der hier verwendeten Schreibweise:

$$IS - L - S - LL - ES$$

wobei  $L = u_1$  ist. Es ist die einfachste der sinuosen Nautiliden-Suturen, und findet sich z. B. bei *Megaglossoceras* (Karbon) und *Styrionautilus* (Trias) Abb. 10, 13). Die gliederreichste Prosutur aus dem Jura (Abb. 22f) entspricht der Formel:

$$IS - L - S - L - S - LL - ES.$$

Sie findet sich beim jungpaläozoischen *Ephippioceras* (S. 11). Sie ist ferner bei den kompliziertesten Nautiliden-Suturen von *Permoceras* und *Pseudonautilus* vorhanden, wenn man von den sekundären Intern- und Externloben absieht.

d) Die wenig sinuosen Suturen der Nautiliconi, zumindest jene, die nur aus Extern-, Internsattel und einem dazwischen gelegenen LL-Paar bestehen, können mit

<sup>10</sup>) Der Versuch von SHIMANSKY & JURAVLEVA (1961: Abb. 37 und 38), Nautiliden-Suturen von *Pseudotemnocheilus*, *Cimomia*, *Parastenopoceras*, *Aturoidea*, *Aturia* und *Permoceras* mit Lobenlinien von Ammoniten, Clymenien und von *Manticoceras* zu homologisieren, dürfte, wegen der verschiedenartigen ontogenetischen Entwicklung in beiden Gruppen, wohl nur als Analogie-Beziehung zu werten sein.

dem asellaten Prosutur-Typus (Abb. 22a, b) verglichen werden (z. B. *Indonutilus*, manche Arten von *Cenoceras*).

e) Eine mögliche Übereinstimmung besteht in der Entstehungsfolge der Loben zwischen LL und IS (bzw. dem Komplex: IL-S). In der kompliziertesten Prosutur (Abb. 22f) liegt  $u_2$  intern von  $u_1$  und hat sich phylogenetisch später als  $u_1$  gebildet („dorsopartiter Entstehungsmodus“ der u-Loben in der Prosutur), im Gegensatz zu der „ventropartiten“ Entstehungsfolge der u-Loben in der Primärsutur. Die differenzierten Suturen von *Permoceras* und *Pseudonutilus* mit:

IL-S-L-S-L-S-LL-S-EL

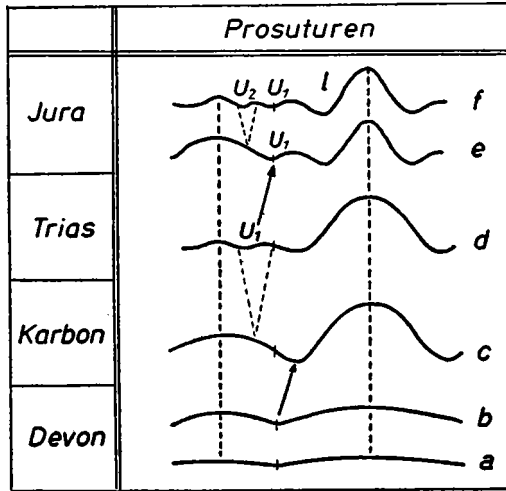


Abb. 22. Prosuturen der Ammonoiten und ihre phylogenetische Entwicklung (n. SCHINDEWOLF 1942: Abb. 9). a und b: Asellate Prosuturen, c: latisellater A-Typus, d: latisellater B-Typus, e: Angustisellater A-Typus, f: Angustisellater B-Typus.

haben internwärts (dorsal) vom LL die Folge: L-S-L-S, wobei die beiden L  $u_1$  und  $u_2$  der Prosutur von Abb. 22f entsprechen. Für den oberjurassischen *Pseudonutilus geinitzi* ist nach dem bei ZITTEL 1868: Taf. 2, Fig. 6a-c abgebildeten Jugendexemplar eine gleichartige Entstehungsfolge nicht unwahrscheinlich.

Die meisten Alters-Suturen der Nautilikonen sind jedoch über das Prosuturstadium hinaus differenziert durch:

- a) Ausbildung von Extern- und/oder Internloben, sowohl in der einfachen wie in der sinuosen Gruppe,
- b) weitere Differenzierung des Externlobus in der sinuosen Gruppe durch Entwicklung eines seichten Sattels im Grunde des EL;
- c) Auftreten eines Annularlobus bei manchen Gattungen,
- d) durch größere Tiefe, spezialisiertere und oft asymmetrische Gestalt der Suturelemente bei den Sinuosen (*Aturia*, *Aturoidea* z. B.).

Zieht man, soweit derzeit möglich und durchführbar, Jugendstadien heran, so zeigt sich, daß sie den Ammoniten-Prosuturen wesentlich ähnlicher sind. Das gilt vor

allein für die ausgeglichene Form der Suturelemente, wie für das Verschwinden des Externlobus auf Jugendstadien. Demgegenüber ist der Internlobus ein Element, das bei vielen Gattungen bereits sehr früh in der Ontogenese erscheint und wesentlich konstanter ist als der Externlobus. Offenbar liegt hier eine Entwicklungsbeschleunigung vor, derart, daß der ursprüngliche Internsattel gar nicht mehr, oder nur auf den allerersten Septen angelegt wird, und an seine Stelle sogleich der IL tritt.

Angeichts der nahen Verwandtschaft zwischen Nautiloidea und Ammonoidea dürften die erwähnten Übereinstimmungen kaum auf Zufall beruhen. Sie tragen eher dazu bei, die engen Beziehungen zwischen den beiden Cephalopoden-Gruppen zu unterstreichen. SCHINDEWOLF hat – angesichts der Gegensätze von Pro- und Primärsuture – die Prosuture stets (z. B. 1954: 230–231) als ein ephemeres, larvales Organ gedeutet. Diese Feststellung ist auch neuerdings wieder durch ERBEN (1962: 102–103) bestätigt und erweitert worden. Die Ähnlichkeiten der Prosuture mit der Nautiliconen-Suture erlauben vielleicht eine nähere Präzisierung der Natur der ersteren: Sie steht offensichtlich in Beziehung zu den nautiloiden Ascendenten der Ammonoidea.



Abb. 23. Angustisellate Prosuture (B-Typus) mit Andeutung eines Externlobus von *Arietites (Arnioceratoides) kridion* (ZIET.), Lias alpha, Diebrock. (n. SCHINDEWOLF 1929: Abb. 7).

In diesem Zusammenhang sind Beobachtungen SCHINDEWOLFS (1954: 232, Abb. 19) erwähnenswert: Medianschnitte durch die Anfangs- und folgenden Kammern von Goniatiten, Ceratiten und Ammoniten zeigen folgende Unterschiede zwischen Proseptum (mit der Prosuture) und Primärseptum (mit der Primärsuture): Das Proseptum ist: a) dicker als das Primärseptum, b) nach vorn konkav, wogegen das Primärseptum nach vorn konvex ist, c) der externe (= ventrale) Teil des Proseptum über dem Sipholoch besteht nur aus einem kurzen Vorsprung der Gehäusewand, während das Primärseptum in diesem Teil kompliziertere Struktur zeigt. a) und b) sind typische Nautiliden-Merkmale, für c) kann dies zutreffen oder nicht. Dazu fehlen entsprechende Untersuchungen.

Auf eine kurze Formel gebracht, kann gesagt werden, daß

- a) die  $\pm$  geraden Suturen nautiliconer Nautiloidea – sofern sie nicht sekundär vereinfacht sind – Varianten und Fortentwicklungen der asellaten Prosuture darstellen,
- b) die wenig gegliederten Suturen mehr oder weniger Varianten und Fortentwicklungen von Suturen sind, die evolvierteren asellaten bzw. einfachen latisellaten Prosuturen entsprechen,
- c) die sinuösen Suturen Varianten und Abwandlungen von Suturen sind, die angustisellaten Prosuturen vergleichbar sind.

In der Phylogese der Prosuture ist der Intern- und Externsattel prinzipiell beibehalten worden (Abb. 22a–f). Interessanterweise bildet SCHINDEWOLF (1929: Fig. 7) eine angustisellate B-Suture von *Arietites kridion* aus dem Lias alpha ab, die auf dem Externsattel eine leichte Einsenkung hat (Abb. 23): Offensichtlich der Beginn der

Bildung eines Externlobus, analog zu den Verhältnissen bei sinuosen Nautiliconen-Suturen. SCHINDEWOLF (S. 23) bemerkt dazu, wie zu weiteren ähnlichen Fällen, daß derartige Prosuturen Seltenheiten seien. Offenbar sind jedoch Ansätze zu einer weiteren Ausgestaltung der Prosutur, wie sie in ähnlicher Weise an den Suturen der Nautiliden ganz gewöhnlich sind, bei einzelnen Ammoniten-Individuen oder kleinen Populationen nicht gänzlich unterblieben.

### Zusammenfassung

1. Die Suturen der Nautiloiden mit eingerolltem (nautiliconem) Gehäuse (Karbon — jetzt) lassen sich auf 2 Gruppen verteilen: einfachere, weniger gebogene und kompliziertere, stärker gewellte (sinuose) Suturen, Übergänge sind vorhanden.

2. Primäre Strukturelemente, vor allem bei den sinuosen Suturen, sind je ein unpaarer Intern- und Externsattel. Sie können bei den paläozoischen und triadischen Formen bis in Altersstadien erhalten bleiben. Meist entwickelt sich jedoch ein Intern- und/oder Externlobus während der Ontogenese.

3. Es bestehen keine Beziehungen zu Ammoniten-Suturen, die aus der Primärsutur (SCHINDEWOLF) abzuleiten sind.

Dagegen sind eine Reihe von Ähnlichkeiten mit der Prosutur der Ammoniten vorhanden. Sie geht der Primärsutur voraus und zeigt einen prinzipiell anderen Differenzierungsplan. Mit ihm sind die Suturen der nautiliconen Nautiloideen in wesentlichen Merkmalen vergleichbar.

### Summary

1. The sutures of coiled — nautilicone — nautiloids (Carboniferous to recent) may be subdivided into two groups: a) Simpler, non-sinuuous and b) more complicated, sinuous sutures. Intergradations exist.

2. Especially in the sinuous group internal and external unpaired saddles are primary structural elements. In some Paleozoic and Triassic genera these elements may be retained into adult stages. In most cases, however, internal and/or external lobes are replacing the saddles during ontogenesis.

3. There are no relations to ammonitic sutures, these being derived from the primary suture (= Primärsutur SCHINDEWOLF). However, some similarities to the prosuture (= Prosutur SCHINDEWOLF) of ammonites are demonstrable. The prosuture precedes the primary suture and follows a basically different evolutionary pattern. In this pattern the sutures of nautilicones are comparable in some more important characters.

### Sommaire

1. Les sutures des Nautiloïdés enroulés (nautilicônes) — Carbonifère jusqu'à récent — se laissent distribuer en deux groupes: Des sutures plus simples, moins amples d'un côté, et des sutures plus compliquées et sinueuses de l'autre. Des types intermédiaires sont connus.

2. Une selle interne, une selle externe, les deux impaires, forment les éléments structuraux primaires des sutures, surtout des sutures sinueuses. Dans certains genres paléozoïques et triasiques ces éléments peuvent rester conservés jusqu'aux stades adultes. Plus souvent un lobe interne et/ou externe se développe pendant l'ontogénèse.

3. Il n'y en a pas de relations avec les sutures ammonitiques qui dérivent de la suture primaire (= Primärsutur SCHINDEWOLF).

Mais il y a quelques traits de ressemblance avec la prosuture (= Prosutur SCHINDEWOLF) des Ammonoidés. Elle précède la suture primaire en montrant un plan évolutif entièrement différent. Avec ce plan les sutures des nautilicônes sont essentiellement comparables.

### Schriftenverzeichnis

- ARTHABER, G. v.: Die Cephalopodenfauna der Reiflinger Kalke. I. Abtheilung. — Beitr. Pal. Österr.-Ung., 10, 1—112, Taf. 1—10, Wien 1896.
- BRANCO, W.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden, Theil II. — Palaeontogr. 27, 15—84, Taf. 4—11, Cassel 1880.
- DURHAM, J. W.: Upper Aptian nautiloids from Colombia. — Jour. Paleont., 20, 428—434, Taf. 62—65, 1946.
- ERBEN, K. H.: Über den Prosipho, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea. — Paläont. Z., 36, 99—108, 2 Taf., Stuttgart 1962.
- GLENISTER, B. F., MILLER, A. K. & FURNISH, W. M.: Upper Cretaceous and Early Tertiary Nautiloids from Western Australia. — Jour. Pal., 30 (3), 492—503, Taf. 53—56, 1956.
- HAAS, O. & MILLER, A. K.: Eocene Nautiloids of British Somaliland. — Amer. Mus. Nat. Hist. Bull., 99, 317—354, Taf. 21—31, New York 1952.
- HANIEL, C. A.: Die Cephalopoden der Dyas von Timor. — Paläont. von Timor, 3, (6), 1—153, Taf. 46 (1)—56 (11), 1915.
- HYATT, A.: Carboniferous cephalopods. — Texas Geol. Surv. Ann. Rep., 2, 327—356, Austin 1891.
- Carboniferous cephalopods. — Texas Geol. Surv. Ann. Rep., 4, 377—474, Austin 1893.
- Phylogeny of an acquired characteristic. — Amer. Phil. Soc. Proc. 32, 349—647, Taf. 1 bis 14, Philadelphia 1894.
- KUMMEL, B.: American Triassic Coiled Nautiloids. — U.S. Geol. Surv. Prof. Paper, 250, 1—104, Taf. 1—19, Washington 1953.
- Post-Triassic Nautiloid Genera. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., 114, 319 bis 494, 28 Taf., Cambridge, Mass. 1956.
- LOESCH, K. C. v.: Die Nautilen des weißen Jura; Erster Teil. — Palaeontographica, 61, 57—146, Taf. 10—15, 1914.
- MILLER, A. K.: Tertiary Nautiloids of the Americas. — Geol. Soc. America Mem., 23, 1—234, Taf. 1—100, 1947.
- MILLER, A. K. & COLLINSON, C.: An aberrant Nautiloid of the Timor Permian. — Journ. Paleont., 27, 293—295, 1953.
- MILLER, A. K., DUNBAR, C. O. & CONDRA, G. E.: The Nautiloid Cephalopods of the Pennsylvania System in the Mid-continent Region. — Nebraska. Geol. Survey, (2) 9, 1—240, Taf. 1—24, 1933.
- MILLER, A. K. & YOUNGQUIST, W.: American Permian Nautiloids. — Geol. Soc. America, Mem., 41, 1—218, Taf. 1—59, 1949.
- MOJSISOVICS, E. v.: Das Gebirge um Hallstatt. 1. Theil: Die Molluskenfaunen der Zlambach- und Hallstätter-Schichten. 1. Heft. — Abh. k. u. k. geol. Reichsanst., 6, VII+82 S., 32 Taf., Wien 1873.

- MOJSISOVICS, E. v.: Beiträge zur Kenntnis der Obertriadischen Cephalopoden-Fauna des Himalaya. — Akad. Wiss. Wien, math. nat. Kl., Denkschr., **63**, 575—701, Taf. 1—22, Wien 1896.
- Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. I. Bd. Suppl. H., — Abh. k. u. k. geol. Reichsanst., **6**, 1. Abt. Suppl. H., 356 S., 23 Taf., Wien 1902.
- PIA, J.: Untersuchungen über die Liassischen Nautiloidea. — Beitr. Paläont. Geol. Österreich-Ungarns u. Orients, **27**, 19—86, Taf. 4—10, 1914.
- PICET, F.-J.: Études paléontologiques sur la faune à Terebratula diphyoïdes de Berrias (Ardèche). — Mélanges Paléont., **1** (2), 43—131, Taf. 8—28, 1867.
- RUSHENCEV, V. E. & SHIMANSKY, V. N.: Unterpermische Nautiloideen vom Südrural. — Trudy Paläontol. Inst. Ak. Nauk SSR, **50**, 152 S., 15 Taf., Moskau 1954. (Russisch)
- SCHINDEWOLF, O. H.: Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphologie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie. — Abh. preuss. geol. L.-A., N. F. **115**, 102 S., 1 Taf., 1929.
- Evolution im Lichte der Paläontologie. Bilder aus der Stammesentwicklung der Cephalopoden. — Jenaische Zeitschr. Med. u. Naturw., **75**, 324—386, 1942.
- On Development, Evolution, and Terminology of Ammonoid Suture Line. — Bull. Mus. Compar. Zool., **112**, 217—237, Cambridge 1954.
- Die Lobenlinie im Septum der Ammonoidea. — Neues Jb. Geol. u. Pal., Mh., Jg. 1957, 433—443, Stuttgart 1957.
- SHIMANSKY, V. N. & JURAVLEVA, F. A.: Osnovnie Voprosi Sistematiki Nautiloidei i Rodstvennich im grupp. — Trudy Paläontol. Inst. Ak. Nauk SSR, **90**, 175 S., 15 Taf., Moskau 1961.
- STURANI, C.: Struttura della conchiglia, del sifone e della parte embrionale in *Aturia aturi* (BAST.). — Riv. Ital. Pal. e Stratigr., **65**, (3), 175—200, Taf. 6 u. 7, Milano 1959.
- TOBIEN, H.: Über die Lebensweise der Ascoceraten (Cephal. Nautil.). — N. Jb. Mineral. etc., Mh. (B), 307—323, Stuttgart 1949.
- WIEDMANN, J.: Zur Systematik jungmesozoischer Nautiliden unter besonderer Berücksichtigung der iberischen Nautilinae D'ORB. — Palaeontogr., A, **115**, 144—206, Taf. 17 bis 27, Stuttgart 1960.
- ZITTEL, K. A.: Palaeontologische Studien über die Grenzschichten der Jura- und Kreide-Formation im Gebiete der Karpathen, Alpen und Apenninen, I. Abtheilung, Die Cephalopoden der Stramberger-Schichten. — Mus. kgl. bayer. Staates, Palaeont. Mitt., **2**, 33—118, Taf. 1—24, 1868.

Manuskript eingegangen am 12. 5. 1964