Neues Jb. Geol. u. Paläontol., Abh. | 103 | 1/2 | 233–279 | Stuttgart, Juni 1956

Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger

Von

Gerd Westermann

Hannover, Amt für Bodenforschung

Mit 3 Beilagen und 9 Abbildungen im Text

Zusammenfassung: Die Lobenlinie ist in ihrer Gestaltung nur als Teil des Septums und nur von diesem ausgehend zu verstehen. Das Septum hat die Form eines klomplexen Gewölbes und entspricht in seiner Konstruktion weitgehend einer optimalen Röhrenabstützung. Die Gewölbescheitelungen, die Sattel- und Lobenachsen, kennzeichnen durch Zahl, Lage und Gestalt die unterschiedlichen Septentypen. Die onto- und phylogenetische Abwandlung dieser Stützachsen wird daher unter statischen Gesichtspunkten dargestellt und von den so gekennzeichneten und neu benannten Septentypen die jeweilige Lobenlinie abgeleitet.

Die Ausgestaltung der meisten Septentypen geht bereits im Juvenilstadium (< 6 mm ⌀) vor sich, dem damit wieder große Bedeutung beizumessen ist. Eines der grundlegenden Merkmalpaare dieses Frühstadiums prägt sich in der Lobenlinie als alternative Entstehungsfolge der Umbilicalloben aus, der Ortho-/Heterochronie-Alternative SCHINDEWOLF's. Diese ist der Ausgang weiterer Baupläne des Juvenil- bis Senilstadiums, denen sich im Adultstadium nur noch wenige zugesellen.

Diese Septentypen erweisen sich als neuer taxionomisch fundamentaler Merkmalskomplex und sind der Ausgangspunkt stammesgeschichtlicher Untersuchungen der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. Es ergeben sich dabei innerhalb verschiedener bislang umstrittener Formengruppen teilweise beträchtliche Abweichungen von den bisherigen Auffassungen, die in der Systematik ihren Niederschlag finden. Abgrenzungen und monophyletische Ableitungen aus den Harpocerataceae entsprechen aber ganz den ohne diese zusätzliche Methodik gewonnenen Anschauungen ARKELL's.

Inhalt

Seite

A) Septum und Lobenlinie 234
I. Einführung 234
II. Formelmäßige Darstellung der Septentypen 238
III. Entwicklung und Ausgestaltung von Septum und Lobenlinie 239
IV. Allgemeine Folgerungen 243

Seite
B) Phylogenie und Systematik 245
A') Superfamilia Stephanocerataceae P. Smith, 1913 247
I. Familia Stephanoceratidae Neumayr, 1875 247
a) Subfamilia Stephanoceratinae (Neumayr, 1875) . . 247
b) Subfamilia Normannitinae Westermann, 1954 . . . 249
c) Subfamilia Cadomitinae n. subfam. 251
II. Familia Otoitidae Mascke, 1097 253
a) Subfamilia Otoitinae (Mascke, 1907) 254
b) Subfamilia Sphaeroceratinae (S. Buckman, 1920) . . 254
III. Familia Tulitidae S. Buckman, 1921 258
IV. Familia Macrocephalitidae S. Buckman, 1922 261
a) Subfamilia Macrocephalitinae (S. Buckman, 1922) . 262
b) Subfamilia Morrisiceratinae n. subfam. 262
c) Subfamilia Berbericeratinae n. subfam. 263
V. Familia Cardioceratidae Hyatt, 1892 263
a) Subfamilia Cardioceratinae (Hyatt, 1892) 264
b) Subfamilia Cadoceratinae (Hyatt, 1900) 264
c) Subfamilia Pachyceratinae (S. Buckman, 1918) 264
VI. Familia Kosmoceratidae Haug, 1887 265
B') Superfamilia Perisphinctaceae Wedekind, 1917 266
I. Familia Perisphinctidae Steinmann, 1890 266
a) Subfamilia Leptosphinctinae Arkell, 1950 266
b) Subfamilia Pseudoperisphinctinae (Schindewolf, 1923) 268
II. Familia Parkinsoniidae S. Buckman, 1920 269
a) Subfamilia Parkinsoniinae (S. Buckman, 1920) . . . 271
b) Subfamilia Bigotitinae n. subfam. 271
III. Familia Spiroceratidae Hyatt, 1900 272
IV. Familia Morphoceratidae Hyatt, 1900 273
a) Subfamilia Oecoptychiinae n. subfam. 273
C) Angeführtes Schrifttum 274
D) Register der Genera und Subgenera (incl. Synonyma) 277

A) Septum und Lobenlinie

I. Einführung

Seit dem Beginn eingehender morphologischer Untersuchungen des ungemein formenreichen Ammoneenstammes wird die Lobenlinie (Sutur) in ihrer vielgestaltigen Ausbildung als den Dimensionen und der Skulptur zumindest gleichgeordnetes Merkmal beschrieben und zur Rekonstruktion stammesgeschichtlicher Zusammenhänge besonders gern herangezogen. Man beschränkte sich dabei verständlicherweise anfangs auf die wesentlichsten Merkmale ihrer äußerlich sichtbaren Teile. Mit dem ersten Viertel unseres Jahrhunderts setzte dann schlagartig deren genauere Untersuchung ein, der jedoch eine überaus verhängnisvolle taxionomische Überbewertung untergeordneter Merkmale und geringster individueller Abweichungen folgte.

Erst in den zwanziger Jahren fanden dann vor allem durch R. WEDEKIND und O. H. SCHINDEWOLF systematische Untersuchungen statt, welche die gesamte Lobenlinie in ihrer ontogenetischen Entwicklung verfolgten und zur Erkenntnis der wesentlichen Differenzierungen und damit erst zu ihrer exakten Verwendbarkeit für phylogenetische Betrachtungen führten. Seitdem wurde der Lobenlinie zugleich ihre Bedeutung für feintaxionomische Zwecke mehr und mehr aberkannt. — Die Entwicklung der letzten Jahre zeigt aber nun immer mehr ihre Verwendbarkeit gerade für die in ihrer Bedeutung obenan stehenden mittleren Rangordnungen bis herab zum Subgenus, falls sie im Alterstadium vollständig, also samt ihres internen Teiles, herangezogen wird (WESTERMANN, 1954; O. WALLISER, dieses Jb.).

Die Hauptursache der ständigen Irrwege und Meinungsgegensätzlichkeiten ist darin zu suchen, daß die Lobenlinie beinahe ausschließlich lediglich als Linie gedacht und behandelt wurde, und es ist kennzeichnend, daß der m. W. Einzige, der in ihr nur einen Teil des statisch in seiner Formgebung zu erklärenden Septums sah, ein Autodidakt, der Oberlehrer E. PFAFF (1911) aus Hildesheim war. — Einige Darstellungsversuche des Septums hat auch SCHINDEWOLF (1925, Fig. 3—4 und 1951, Abb. 19) gegeben.

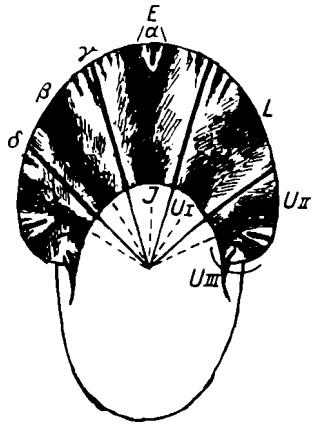


Abb. 1. Frontalansicht eines Septums von *Macrocephalites macrocephalus* (SCHLOTH.) mit der rein zentripetal ausgerichteten abullaten Abstützung. Zur Veranschaulichung der schematischen Darstellungsmethode sind die Sattel- und Lobenachsen sowie ihre zur Embryonalkammer gerichteten Verlängerungen eingetragen. α: Medianlobenachse, β: Hauptlobenachse, γ: Hauptsattelachse, δ: äußere Sattelachse. (Hannover. A. f. B., b 177.)

Die Lobenlinie ist kein selbständiges Element des Ammoneengehäuses, sondern nicht mehr und nicht weniger als die Anwachslinie des zu optimaler Stabilität gefältelten Septums, die Wandverankerung eines komplizierten und vielteiligen Gewölbes, das außer zentripetalen ebenso auch senkrecht dazu gerichteten Kräften großen Widerstand bieten muß. Es gelang PFAFF, diesen Gewölbebau aus den Druckkomponenten, die einerseits auf das jeweils letzte Septum vom Tier her und andererseits von dem allseitig auf der Röhre lastenden Wasserdruck wirken, zu erklären und nachzuweisen, daß diese unterschiedlichen Septengewölbe mathematisch konstruierten Gewölbeflächen in jedem Falle sehr nahe kommen.

Es wird das „Gesetz" aufgestellt, daß die „Umfangslängen" der einzelnen Loben an einem Septum den Projektionen der zugehörigen „Druckflächen" (durch die angrenzenden Sattelachsen begrenzte Septenabschnitte) proportional sind. Ein anderes „Gesetz" erklärt die zunehmende Lobenlinien-Zerschlitzung mit wachsendem Scherdruck in der Naht und besagt, daß bei gleichbleibender Schalendicke in der Naht die Länge der Lobenlinie im Quadrat zur Dimensionsvergrößerung wächst. Demzufolge muß die überall zu findende „Alterung" der Lobenlinie in Form einer allgemeinen Verkürzung durch Verminderung der Zerschlitzungsintensität in einer im Alter stattfindenden Schalenverdickung begründet sein. — Auch wenn die Verlängerung der Nahtlinie zwecks besserer Anheftung eines Muskelbandes erfolgt sein sollte, kommen wir bei gleichbleibender Schalendicke zu dem gleichen Ergebnis.

Die Lobenlinie kann also nur vom Septum her verstanden werden. Es kommen beispielsweise gleiche Lobenlinien bei recht unterschiedlichen Septenkonstruktionen vor, so daß also aus deren zweidimensionaler Form nicht auf die dreidimensionale des Septums zu schließen ist (euplanulat und euflexulat, eubullat und eubulliplanulat, aplanulat und aschizolat usw.; Beil. 1).

Andererseits zeigt auch das Septum in bestimmten ontogenetischen Stadien sich stark ähnelnde Bautypen, die von den verschiedensten Entwicklungslinien beim Erreichen ähnlicher Gehäuseformen immer wieder hervorgebracht werden, also augenscheinlich optimalen Konstruktionen entsprechen. So tritt bei kugeliger (bullater) Gehäuseform die doppelte Zentralabstützung sowohl in der ortho- als auch in der heterochronen Ausbildung auf (eubullat und abullat, Abb. 2a, Beil. 1), und bei diskusförmigen Gehäusen (disku-

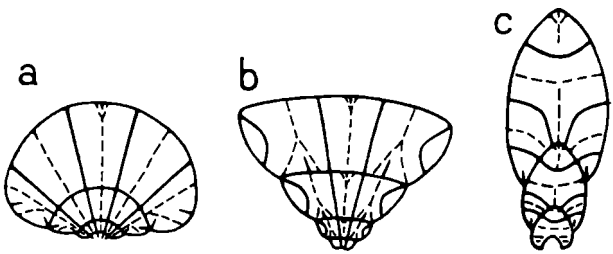


Abb. 2. Abstützung der Umgänge aufeinander. a) bei bullatem Septenbau nur auf gleiche *(Emileia)*; b) bei planulatem Septenbau auf gleiche und andersartige *(Germanites)*; c) bei diskulatem Septenbau nur auf andersartige Stützelemente *(Quenstedtoceras)*.

lat) entsteht die diskulate Abstützung mit in gleicher Art korrespondierenden Querverbindungen sogar am Ende von mindestens vier Entwicklungsreihen (euplano- und euflexudiskulat, abulli- und aschizodiskulat; Abb. 2 c, Beil. 1). Diese Septen-Homöomorphien sind ebenso wie die Gehäuse einander nur analog und stellen echte Konvergenzen dar.

Mit der Darstellung des Septums sind neben den wesentlichen Merkmalen der Lobenlinie zugleich die Dimensionen gegeben, da sich außer dem direkt ablesbaren Windungsquerschnitt auch Evolution und Querschnittszunahme ermitteln lassen (Abb. 1). Das Septum bedingt somit alle wesentlichen Merkmale des Gehäuses bis auf die Skulptur.

Nach Pfaff werden gemäß ihrer Stützrichtung zwei Septen-Primärtypen unterschieden.

1. Zentral abgestützter Septenbau; in Richtung auf die Embryonalkammer.

2. Lateral abgestützter Septenbau; gegenseitige Abstützung der Flanken.

Es ist noch hinzuzufügen der Sondertypus:

3. Radial abgestützter Septenbau; zum Zentrum der Windung.

Während diese Typen in reiner Form nur bei besonders breiten, extrem hohen oder vollständig ausgerollten Windungen ausgebildet sind, treten bei der Überzahl der Formen „Mischtypen" auf.

Die in Betracht stehenden Superfamilien der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae gehören trotz großer Querschnittsunterschiede sämtlich dem 1. und nur mit den Spiroceratidae dem 3. Typus an.

Die beiden Septen-Primärtypen stellen das höchstrangige Merkmal innerhalb der Unterordnung Ammonitina dar, während dem dritten im wesentlichen nur eine theoretisch-konstruktive Bedeutung zukommt.

Der zentral abgestützte Primärtyp gliedert sich in 4 etwa gleichwertige Haupttypen. Diese werden bereits auf dem 2. oder 3. Umgang (1,5—3 mm ∅) ausgebildet. Es sind dies: eubullat, euplanulat, abullat und aplanulat.

Während der erste Haupttypus nicht weiter differenziert zu werden scheint, bilden die anderen eine Reihe von Nebentypen

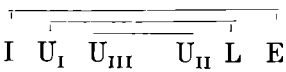
aus, die ebenfalls noch im juvenilen Stadium (3—6 mm ∅) ausgeprägt werden: euflexulat, eubulliplanulat, aschizolat und abulliplanulat.

Schließlich folgen die diskulaten Untertypen, die erst mit dem adulten Stadium (ab ca. 5 mm ∅) erscheinen: euplanodiskulat, euflexudiskulat, abullidiskulat und aschizodiskulat.

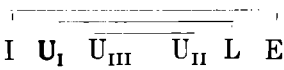
II. Formelmäßige Darstellung der Septentypen

Aus den als bekannt vorausgesetzten Lobenlinien-Formeln lassen sich durch Anzeigung der stützenmäßig zugeordneten Elemente die Septenformeln entwickeln. Diese lauten dann für die adulten Stadien:

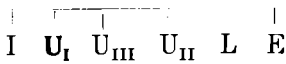
eubullat



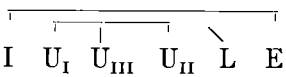
abullat



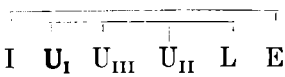
abullidiskulat



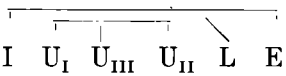
euplanulat



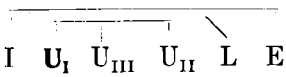
aplanulat



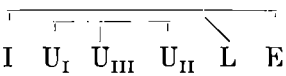
euflexulat



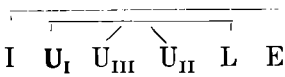
aschizolat



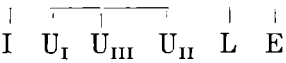
eubulliplanulat



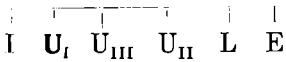
abulliplanulat



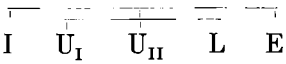
euplano-(euflexu-) diskulat



aschizodiskulat



euspirulat



III. Entwicklung und Ausgestaltung von Septum und Lobenlinie

Zur Veranschaulichung des statischen Bautyps des Septums werden die Scheitellinien der in den Sätteln der Lobenlinie endenden Aufwölbungen des Septums als Sattelachsen bezeichnet und mit ausgezogener Linie dargestellt, während die Muldenachsen der in den Loben endenden Einsenkungen Lobenachsen genannt und als gestrichelte Linien abgebildet werden (Abb. 1, 2, Beil. 1).

Proseptum mit Prosutur: Die Abstützung erfolgt mit medianer Sattelachse, also völlig anders als später.

Primärseptum mit Primärsutur: Die Abstützung erfolgt durch 2 paarige, zentripetale Sattelachsen und dazwischen liegende ebensolche Lobenachsen (E/I, L/U, I/III). Meistens ist bereits in Nahtnähe ein achsloser 5. Lobus, der U_{II}Lobus, ausgebildet.

a) Orthochrone Entwicklung

Das äußere Sattelachsenpaar stützt sich auf die Naht ab, während der noch immer achsfreie U_{II}Lobus auf die Flanke wandert. Die paarige Hauptlobenachse bleibt also zunächst unverändert und der Bauplan weitgehend erhalten.

1. Eubullater Haupttypus: Bei kugelförmiger Gehäuseform ist der Windungsquerschnitt sehr niedrig und stark gewölbt. Daher bleiben beide Sattelachsen in zentripetaler Stellung erhalten. Die Nahtabstützung wird dagegen neu aufgebaut; es bildet sich der Umschlaglobus U_{III} neu heraus. Der sich gegen L abstützende Lobus ist daher U_I. Ein weiteres Lobenachspaar, das äußere, entsteht aus U_{II} und dem internen Teil des leicht asymmetrischen U_{III}Lobus.

Extern- und Lateral-Sattel entwickeln sich wegen gleicher Achsenstärke zu gleicher Größe. Infolge der Erweiterung des Nahtlobus, dessen Ausdehnung externwärts jedoch durch die Flankenkanten-Stütze begrenzt ist, muß sich bei stark gerundetem Querschnitt der U_{II}Lobus stark verbreitern. Die statisch beste Lösung einer Verdopplung wird bei geringer Zerschlitzung durch Zweispitzigkeit erreicht, die fast immer aus einer Schrägstellung und asymmetrischer Verlängerung der beiden abwärts gerichteten Spitzen des Lobus hervorgeht (S. 245). U_{II} ist also pseudodiänid. (Tulitidae, S. 258f.)

2. Euplanulater Haupttypus: (Jeweils von rechts nach links fortschreitend.) Bei scheibenförmiger (planulater) Gehäuseform ist der Windungsquerschnitt rundlich. Daher behält nur die Hauptsattelachse die Zentripetalstellung bei, während sich die äußere Sattelachse in einen externen Hauptast, der die größte Windungsbreite radial abstützt, und einen zum Nahtlobus werdenden wesentlich kleineren internen Ast aufteilt. Das interne Lobenpaar, also U_I, wechselt seinen Stützpartner und korrespondiert schließlich mit U_{II}. (Nr. 1—3; *Garantiana*, *Strenoceras*, *Infraparkinsonia*, *Infragarantiana*, S. 268f.) Die Hauptachsen können schließlich vom Gabelungspunkt ausgehend verkümmern. (Nr. 4; *Strenoceras* und *Garantiana*, pars.)

α) Euflexulater Nebentypus: Aus einem frühen euplanulaten Typus geht dieser bei hohem Querschnitt durch radial gerichtete Krümmung der Hauptsattelachse hervor. Die äußere Sattelachse stützt sich dabei mit dieser im gleichen internen Punkt ab und ist ebenfalls gekrümmt. (Nr. 1; *Praebigotites*, *Leptosphinctes* (?), S. 268.)

α′ Euplano- und euflexudiskulate Untertypen: Aus dem euplanulaten und dem euflexulaten Typus können durch zunehmende Reduktion der zentripetalen Achsen und gleichzeitige Verstärkung der Querverbindungen diese Baupläne hervorgehen. Die Querachsbildung wandert gemäß zunehmender zentraler Stabilität von außen nach innen (hochmündige Perisphincten).

β) Eubulliplanulater Nebentypus: Bei breitem und stark gewölbtem Querschnitt geht dieser Typus ebenfalls aus einem frühen euplanulaten durch internwärtige Längsspaltung und damit Doppelabstützung der äußeren Sattelachsen hervor. Der zentripetale externe Teil stützt sich also auf die Resultierende der internen Spaltäste, die auf das Ende der Hauptsattelachse bzw. etwas geschwächt auf den U_I/U_{III}-Sattel auslaufen. Es bleibt nur die Hauptlobenachse erhalten. Daneben ist wegen starker Involution eine sekundäre Nahtstütze nötig geworden. — Der Lateralsattel wird wegen seiner doppelten Abstützung schließlich ebenso groß wie der Externsattel. Der Nahtlobus ist besonders breit. (*Oecoptychius* (Oecoptychinae) S. 273f.)

3. Euspirulater Sondertypus: Bei vollständiger Ausrollung und Ablösung der Windungen muß der Windungsquerschnitt kreisförmig und die Abstützung radial werden. Aus der aplanulaten

Abstützung geht sie durch spiegelbildlich zur Median-Lobenachse abknickende Verlängerung der Hauptsattelachse und durch radiale Drehung der U_{III}Sattelachse hervor. Neben der vorhandenen Median- wird so die senkrecht darauf stehende U_{II}/U_{II}-Lobenachse zum zweiten Hauptstützelement. Von Sattelachsen wirken vor allem die umgebauten alten Hauptsattelachsen über Kreuz. — Die Lobenlinie zeigt dementsprechend E, I und U_{II} als stärkste Elemente. (Spiroceratidae, S. 272f.)

b) Heterochrone Entwicklung

Die Hauptlobenachse stützt sich auf die Naht ab und wird zum Nahtlobus U_{III}, während die äußere Sattelachse von der Zentripetalabstützung zur Radialabstützung übergeht. Dabei wandert sie mit dem eingeschlossenen achsfreien U_{II}Lobus auf die Seite. Dadurch wird eine grundlegende Abänderung des Bauplanes eingeleitet.

1. Abullater Haupttypus: Die Sattelhauptachse spaltet sich intern durch den U_ILobus, der sich als achsfreies Element in den Gipfel des ursprünglichen Internsattels einsenkt. Gleichzeitig teilt sich die äußere Sattelachse in einen externen radialen Hauptast und einen kurzen Flankenast (Nr. 1). Dann trennt sich der äußere Spaltast von der Hauptsattelachse (Nr. 2 rechts) und tritt mit dem externen Teil der äußeren Teilsattelachse in Verbindung (Nr. 2 links). So wird der U_ILobus zum internen Ende der neuen L/U_I-Lobenachse. Zugleich wird der kurze Flankenast zu einer vorläufigen schwachen Stütze der Flankenkante.

Es bildet sich auf diese Weise eine dem eubullaten Typ schließlich gleichende zentripetale Abstützung mit 2 Sattelachspaaren und dementsprechend nur intern deutlich unterschiedener (infolge des anderen Werdeganges) Lobenlinie heraus. (Nr. 3: Otoitidae; Nr. 4: Macrocephalitidae, S. 253f.)

α′ Abullidiskulater Untertypus: Bei zunehmender Hochmündigkeit geht dieser Typus aus dem vorgeschrittenen abullaten durch interne Reduktion der Hauptsattelachse zugunsten der Querverbindung hervor. Zugleich bildet sich die Querlobenachse L/L auf Kosten der Medianlobenachse heraus. (Nr. 2; Cardioceratidae, S. 263f.)

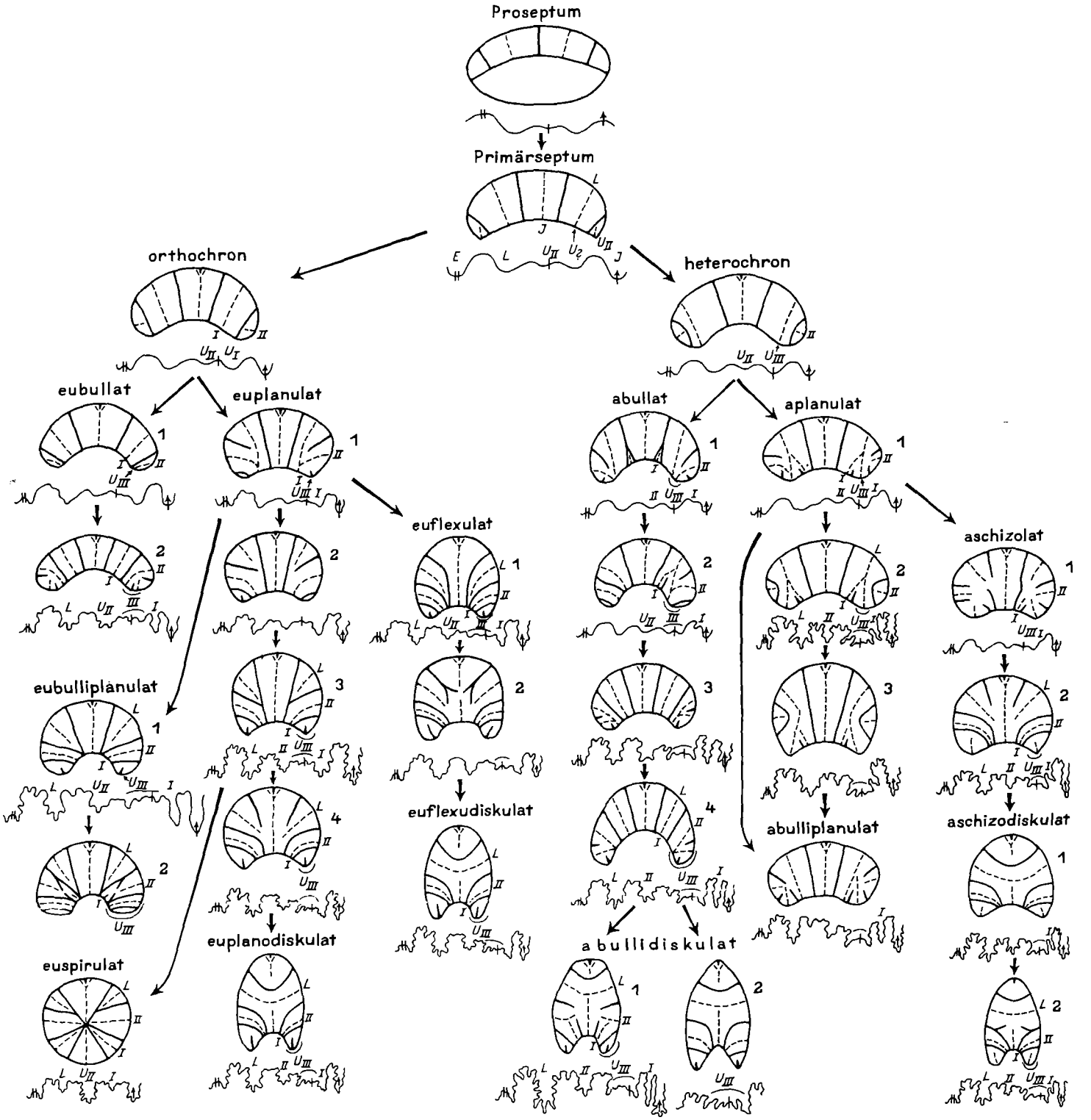
Auf ähnliche Weise kann auch das äußere Sattelachsenpaar zur Querverbindung neigen, indem sich die stark gekrümmten Achsen

in der Mitte trennen und in einen radialen und einen zentripetalen Ast teilen. Es entsteht schließlich die überwiegend laterale Abstützung. (Nr. 1; Kosmoceratidae, S. 265f.)

4. Aplanulater Haupttypus: Etwa in der Mitte zwischen Nahtlobus und interner Endigung der Hauptsattelachse bildet sich durch Anlage des neuen Lobus U_I ein schwacher Sattelachsstummel heraus. Dieser erscheint in der Lobenlinie als Einsenkung am nahtwärtigen Hang des (ursprünglichen) Internsattels. Dabei wird die seitlich gelegene äußere Sattelachse zunächst durch den sich zu einer schwachen radialen Lobenachse ausbauenden U_{II}Lobus reduziert (Nr. 1). Bei der weiteren Entwicklung bleibt der Septentypus bei breit- und hochmündigen Formen recht ähnlich. Die Zentripetalabstützung erfolgt lediglich durch die Hauptsattelachse. Der U_I/U_{III}-Sattelachsstummel entspricht der zentripetalen Resultante der von L ausgehenden, in U_{III} und U_I stark asymmetrisch spaltenden Lobenachse. Die gekrümmte Seitensattelachse und der U_{II}-Lobenachsstummel sind dagegen radial ausgerichtet. — Die Lobenlienie zeigt daher große E,L,U_{III} und I, aber nur kleine U_{II} und U_ILoben. (Nr. 2—3; Stephanoceratinae und Normannitinae, S. 247f.)

α) Abulliplanulater Nebentypus: Bei breitem Querschnitt steht dieser Septentyp zwischen dem abullaten und aplanulaten, geht aber höchstwahrscheinlich aus einem sehr frühen aplanulaten durch Verstärkung des U_I/U_{III}-Sattelachsstummels und der Hauptlobenachse L/U_I hervor. In der Jugend sind die L/U_{II}-Lobenspaltachse und die Radialausrichtung der Sattelachsstummel der Flanken noch vorhanden (rechte Seite), im Alter wird dann ein zweites zentripetales Sattelachspaar angelegt (linke Seite), ohne sich jedoch ganz zu vervollständigen. — Die Lobenlinie zeigt demgemäß einen selbständigen U_ILobus, der im Gegensatz zum abullaten Typus nahtwärtig gelagert ist. (Cadomitinae, S. 251f.)

β) Aschizolater Nebentypus: Bei rundlichem Windungsquerschnitt geht dieser Septentyp aus einem sehr frühen aplanulaten durch Medianteilung der Hauptsattelachse hervor. Die beiden Schenkel der ursprünglich gekrümmten Seitensattelachse richten sich zunächst radial (Nr. 1 rechts), dann parallel aus (links) und konnektieren schließlich mit der internen Hauptsattelachsen-Hälfte und dem U_I/U_{III}-Sattel zu stark gekrümmten Stützen. Die



Beilage 1. Ontogenie und Phylogenie von Septum und Lobenlinie bei den Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger.

externe Hauptsattelachsen-Hälfte stützt sich radial ab. — Die Lobenlinie ist jedoch trotz des grundsätzlich anderen Septentypus von der des aplanulaten Typus nicht unterscheidbar. (Pseudoperisphictinae, *Parkinsonia*, juvenil und adult pars.)

Schließlich bildet sich eine Querverbindung. Damit wird zugleich die Medianlobenachse zu Gunsten der Lobenquerachse L/L reduziert (*Parkinsonia*, adult pars + senil).

β' Aschizodiskulater Untertypus: Bei zunehmender Hochmündigkeit stützt sich das internwärts von L/L gelegene Sattelachsenpaar zusätzlich noch schwach radial ab. (*Parkinsonia compressa* (Qu.).)

IV. Allgemeine Folgerungen

Die durch O. H. Schindewolf (1923) mit Ortho- und Heterochronie bezeichnete, als grundsätzlich unterschieden erkannte Entwicklung der Lobenlinie in Form alternativer Bildungsfolge der Umbilikalloben U_I und U_{III} zeigt sich auch bei der Verfolgung der Septenausgestaltung als hochrangig. Diese Alternative liegt in der Möglichkeit begründet, die Abstützung auf den statisch meist gefestigten Windungsteil, die Naht, entweder durch eine Sattelachse oder aber durch eine Lobenachse, die einzigen Symmetrieelemente eines Gewölbes, erfolgen zu lassen. Im ersteren Falle bleibt der Bauplan der Primärsutur erhalten (Orthochronie), im zweiten wandert die Hauptlobenachse besonders intern so weit seitwärts, daß wegen des entstehenden stützfreien Raumes die Anlage einer Hilfsstütze nötig wird. Damit erfolgt aber ein wesentlicher Umbau (Heterochronie).

Diese unterschiedliche Entwicklung früher Schalenstadien stellt vermutlich eine Art intermediärer Deviation dar, wie sie in der Rezentzoologie häufig zu beobachten ist. Wie die Zoologie gezeigt hat, kann einer solchen jedoch nicht von vornherein ein hoher taxionomischer Wert beigemessen werden. Ausgangspunkt des taxionomischen Systems sind vielmehr die adulten Stadien sowohl in hohen als auch in niedrigen Rangordnungen.

Innerhalb dieser beiden Grundtypen ließen sich nun jeweils noch mehrere Baupläne erkennen, die von etwa gleichrangiger Bedeutung sind, da sie für die endgültige Ausgestaltung der Gehäusedimensionen ausschlaggebend sind. Von diesen sind jedoch nur

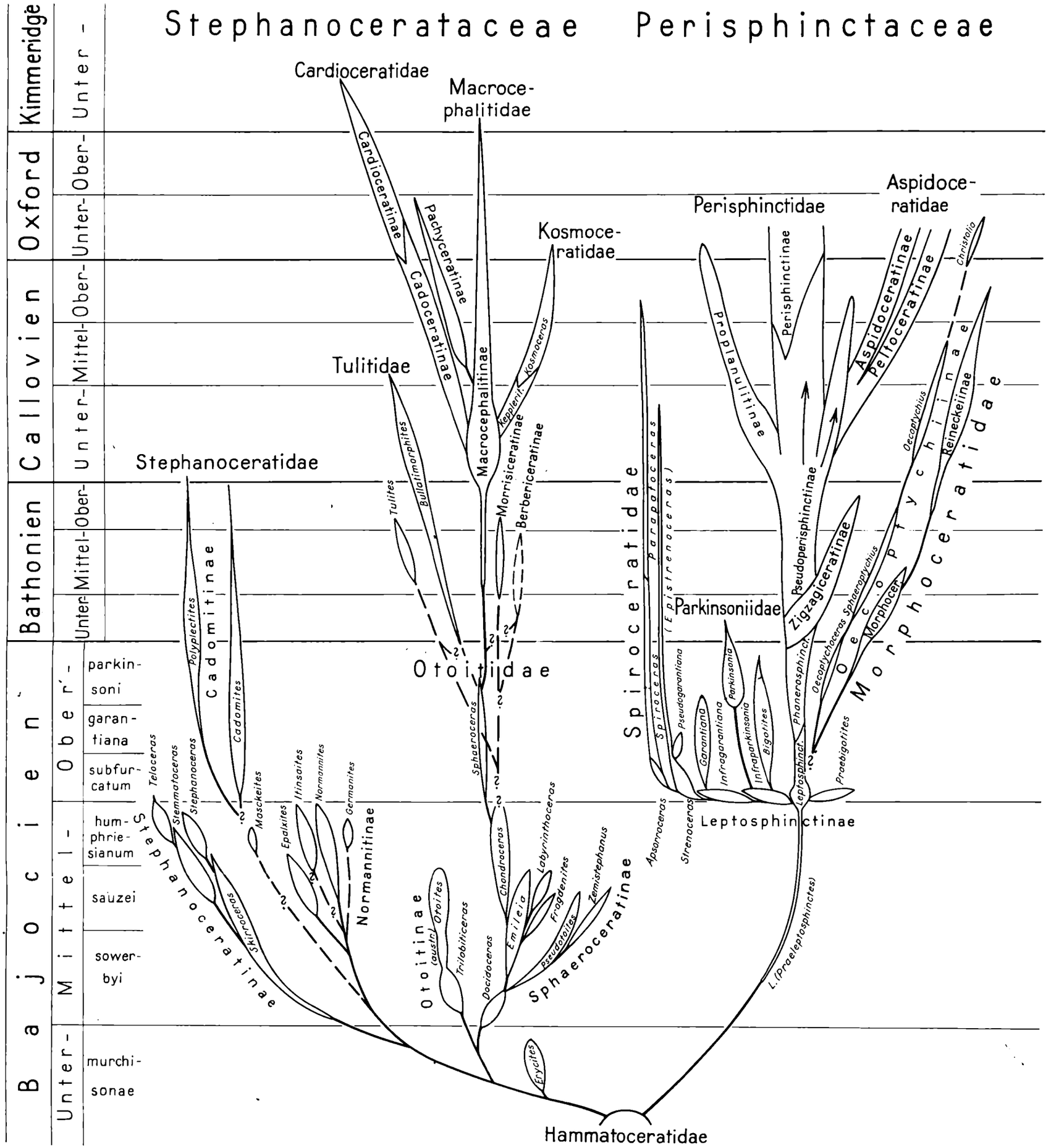
etwa die Hälfte auch in ihrer Lobenlinie grundsätzlich verschieden, wie die bullaten und planulaten Typen, auf die schon früher hingewiesen wurde. (WESTERMANN, 1954, S. 72.)

Daß die unterschiedenen Septenformen tatsächlich fixierte Typen mit eigener Entwicklung darstellen, ist besonders bei dem Umbau von fast kugeligen zu flach diskusförmigem Gehäuseformen zu beobachten. Bei den Kosmoceratidae und Cardioceratidae bleibt trotz extremer Einengung des internen Windungsteiles der tiefe U_I-Lobus in Lage und Form vollständig erhalten, während gleichgestaltete Perisphincten beispielsweise ohne diese augenscheinliche „Septenverschwendung" auskommen. Es ist also wie bei der Entwicklung jeglicher organisch bedingter Struktur auch die des Septums durch Überlagerung von „optimaler Ausgestaltungstendenz" durch „Trägheit der Erbmasse" gegeben.

Von fast ebenso großer Bedeutung wie die in der Lobenlinie sichtbaren sind die nur anhand der Septen unterscheidbaren Entwicklungslinien, da sie wie jene bekannten Stämmen entsprechen.

Auf der anderen Seite lassen sich scheinbar völlig unterschiedliche Lobenlinien wie die der Spiroceratidae aus bekannten ableiten und damit verwandtschaftsmäßig zuordnen. (S. 273.)

Bei der behandelten zentral abstützenden Primärgruppe wird das die äußere Röhrenwandung abstützende Loben- und Sättelsystem grundsätzlich zentripetal auf die interne Röhrenwandung und damit auf wiederum externe Stützelemente des vorhergehenden Umganges projiziert (Abb. 2). Wegen der intern stattfindenden starken lateralen Einengung bei gleichem Septenmaterial muß hier eine gegenseitige Be- oder Verdrängung der einzelnen, extern genug Raum findenden Stützelemente und damit eine starke Differenzierung der internen Lobenlinie erfolgen. Eine vollständig zentripetale, also allein über die Röhreninnenwandung erfolgende Abstützung findet aber nur im „reinen Typus", dem bullaten, statt, während bei der überwiegenden Mehrzahl, den „Mischtypen" PFAFF's, daneben die laterale oder radiale Abstützung erscheint, die bei zunehmender Evolution schon wegen der fehlenden zentripetalen Stützenfortsätze notwendig wird. Die interne Wandung nimmt dann entweder nur einen Teil, oder aber eine Stützenvereinigung oder einen Spaltast der externen Elemente auf. Alles dies bedingt eine recht unterschiedliche und für den Gesamtbau relativ typische Ausgestaltung der internen Stützenansätze, deren Vielfalt noch durch die sich fast nur intern auswirkende alternative Entstehungsfolge der Umbilikalloben erhöht wird. — Es folgt daraus



Beilage 2. Evolution der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger.

die ungleich stärkere Differenzierung und Bedeutsamkeit der internen Elemente der Lobenlinie als der bislang durchweg nur beobachteten externen Teile.

Die äußere Lobenlinie zeigt dagegen nur zwei grundsätzlich unterschiedene Typen, den bullaten (+ Abkömmlinge + bulliplanulaten) mit gleichgroßem Extern- und Lateralsattel und den planulaten (+ Abkömmlinge) mit weitaus größerem Externsattel.

Neben diesen Bautypen ist die allgemeine Zerschlitzungsintensität von bisher nicht genügend beachteter taxionomischer Bedeutung im Rang von Genus und Subgenus. In höheren Einheiten tritt dieses Merkmal auch im Subfamilienrang bei den Stephanocerataceae auf, bei denen die kleinen und Ohren tragenden Formen bei gleicher Größe jeweils eine geringer zerschlitzte Lobenlinie besitzen als große und ohrenlose, wie die Normannitinae und Otoitinae einerseits und die Stephanoceratinae und Sphaeroceratinae andererseits.

Von der Zerschlitzungsintensität können wiederum Eigentümlichkeiten der Lobenlinie, wie die Zweispitzigkeit (Pseudodiänie, S. 239) von externen Loben abgeleitet werden, die innerhalb verschiedener bullater Entwicklungslinien bei schwacher Zerschlitzung auftritt. Diese Erscheinung findet sich ebenso bei Senilität infolge Septenverdickung (S. 239). — Die Zerschlitzungsintensität neigt jedoch infolge ihres quantitativen Charakters sehr zu Konvergenzbildungen; demgemäß zu behandeln sind daher auch ihre Folgeerscheinungen.

Auf Grund der Septentypen ist sehr häufig eine gattungs- oder zumindest subfamilienmäßige Zuordnung von Jugendwindungen bei etwa 3—5 mm Durchmesser möglich, die bisher nicht einmal familien- oder sogar superfamilienmäßig zuzuordnen waren. Ammoneen dieser Größe finden sich aber recht oft im Aufbereitungsrückstand von Bohrkernen.

B) Phylogenie und Systematik

Die beiden Superfamilien (Beil. 2) der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae umfassen die Ammonitina des Dogger und Malm mit zentraler Septenabstützung und kielloser, gerundeter Externseite sowie deren Abkömmlinge.

Die Abgrenzung beider Superfamilien gegeneinander hat von jeher große Schwierigkeiten gemacht, und etliche Familien

werden von den verschiedenen Autoren hier oder dorthin gestellt.

O. H. SCHINDEWOLF (1925, S. 316) hat versucht, die Trennung anhand der alternativen frühontogenetischen Lobenlinien-Entwicklung vorzunehmen und kam anhand zahlreicher Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß den Stephanoceratacea ausschließlich Heterochronie, den Perisphinctaceae dagegen Ortho- und Heterochronie eigen wäre. Die Pseudoperisphintidae und Aspidoceratidae wurden also trotz ihrer Heterochronie ursprünglich bei den Perisphincten und die Parkinsoniidae wegen der Heterochronie (von *Parkinsonia*), auch gemäß der allgemein üblichen Meinung, bei den Stephanoceraten belassen. Da sich innerhalb der so umgrenzten Stephanoceratacea keine Orthochronie zeigte, gelangte dieser Autor (1952) schließlich zu der Auffassung, daß diesen unterschiedlichen Suturentwicklungen Superfamilienrang zukäme. Pseudoperisphinctidae und Aspidoceratidae wurden demgemäß ebenfalls den Stephanoceraten zugerechnet.

Demgegenüber rechnet W. J. ARKELL (1950) außer diesen Familien auch die Parkinsoniidae zu den Perisphincten und leitet beide Superfamilien getrennt von den Hammatoceraten ab.

Weitere Lobenlinienuntersuchungen haben nun gezeigt, daß auch bei sicheren Stephanoceratacea, nämlich den Tulitidae, orthochrone Entwicklung vorkommt und daß *Garantiana* im Gegensatz zu der nahe verwandten *Parkinsonia* ebenfalls Orthochronie besitzt. — Es ist das einer der seltenen Fälle, in denen dieses Merkmal in den Genusrang hinabsteigt.

Daraus resultiert, daß Ortho- und Heterochronie nicht zur Definition der Superfamilien verwandt werden können. Deshalb sind auch die typisch perisphinctenhaften Pseudoperisphinctidae und Aspidoceratidae, ohne nähere Untersuchungen zu erfordern, bei den Perisphincten zu belassen.

Parkinsonia entwickelt sich aus der weitnabligen und dünnen *Infraparkinsonia* n. gen. mit Orthochronie, die wiederum zu den Leptosphinctinea, den ältesten „echten" Perisphincten überhaupt (Perisphinctidae nach ARKELL, 1950), zu stellen ist. Somit gehört *Parkinsonia* zweifellos zu den Perisphinctaceen.

Neue Untersuchungen haben nun gezeigt, daß *Garantiana* und *Strenoceras* (SCHINDEWOLF, 1953) Orthochronie besitzen, und daher nach der Auffassung SCHINDEWOLF's ohnehin zu den Perisphincten

zu stellen wären. Auch wird *Parkinsonia* im Alter Perisphincten zum Verwechseln ähnlich, und der ebenfalls hierher gerechnete *Bigotites* zeigt starke Perisphinctenmerkmale.

Auf die so abgegrenzten Stephanocerataceen entfallen sämtliche bullaten und aplanulaten Typen, also 3 Haupttypen, während den Perisphinctaceen des Dogger nur der euplanulate und aschizolate Typus, also nur 1 Haupttypus, eigen sind.

A) Superfamilia **Stephanocerataceae** P. SMITH, 1913.

(Syn. Stepheocerataceae S. BUCKMAN, 1919) Bullate, planulate und diskulate Gehäuse mit ununterbrochen und durchweg knicklos verlaufenden Externrippen, ohne Einschnürungen.

Als Ursprung käme *Erycites* aus der *murchisonae*-Zone des Unterbajocien in Betracht. Es scheint dort bereits eine Trennung in die beiden großen Gruppen der planulaten und bullaten Formen vorzuliegen. Jedoch ist die Lobenlinie durch starke Reduktion des Externsattels deutlich von der der Stephanoceraten unterschieden, während *Hammatoceras* bereits einen ähnlicheren Lobenlinientypus zeigt. So erscheint die Vorläuferschaft von *Erycites* doch fraglich. — In der tiefen *sowerbyyi*-Zone (*discites*-Subzone) treten die Stephanoceratidae und Otoitidae anscheinend gleichzeitig mit BUCKMAN's heterogenem (hier geteilten) „*Docidoceras*" auf.

I. Familia **Stephanoceratidae** NEUMAYR, 1875 (Syn. Stepheoceratidae S. BUCKMAN). Septenbau aplanulat oder abulliplanulat.

a) Subfamilia **Stephanoceratinae** (NEUMAYR, 1875)

Meist große Formen mit einfacher Mündung und kleinem, dem U_{III} angeschlossenen U_ILobus.

Die Stephanoceratinae treten mit *Skirroceras perfectum*, *planulatum* und dem wohl ebenfalls hierher zu stellenden „*Docidoceras*" *biforme*, S. BUCKMAN spp. (T. A., Taf. 276), bereits in der *discites*-Subzone auf, entfalten sich aber erst in der *sauzei*-Zone. Hier entwickelt *Skirroceras* einen Formenreichtum (S. BUCKMAN, T. A.), der wahrscheinlich einigen Subgenera entspricht.

Wohl in der tiefsten *sauzei*-Zone geht aus *Skirroceras* das kurzlebige *Stemmatoceras*-Subgenus *Kumatostephanus* hervor, das anscheinend an der Grenze zur *humphriesianum*-Zone bereits wieder erlischt, kurz zuvor aber *Stemmatoceras* s. str. erscheinen läßt. Dieses Sub-

genus bringt ebenso wie das erst in der höchsten *sauzei*-Zone an *Skirroceras* ex gr. *macrum* (Qu.) anschließende *Stephanoceras* in der *humphriesianum*-Subzone seine größte Formenfülle in weltweiter Verbreitung hervor.

Während sich *Stemmatoceras* mit *S. subcoronatum* (Oppel) anscheinend ziemlich kontinuierlich in *Teloceras* der *blagdeni*-Subzone fortsetzt, das mit seltenen Nachläufern noch in die *subfurcatum*-Zone hineinreicht, erlischt *Stephanoceras* nach starker Verarmung in der *blagdeni*-Subzone.

1. *Skirroceras* S. Buckman, 1921 [Typus *S. macrum* (Qu.)]
   (Incl. *Kallistephanus*, *Oecostephanus*, *Scolekostephanus*, *Rhytostephanus*, *Mollistephanus*, S. Buckman genn.)

   Außerordentlich weitnabelige und nur langsam an Querschnitt zunehmende Formen mit unterschiedlich stark zerschlitzter Lobenlinie. *Sowerbyi*- + *sauzei*-Zone.

2. *Stephanoceras* Waagen, 1889 [Typus *S. humphriesianum* (Sow.)]
   (Syn. *Stepheoceras*; incl. *Kreterostephanus* S. Buckman).

   Mitteldicke bis dicke und ziemlich eng bis mittelweit genabelte Formen mit gerundetem Querschnitt und stark zerschlitzter Lobenlinie. *Humphriesianum*-Zone.

3. *Stemmatoceras* Mascke, 1907] Typus *S. frechi* (Renz) = „*A. coronatus*" (Qu., non Schloth.] (Syn. *Gibistephanus*).

   Lobenlinie nur schwach zerschlitzt. (Obere) *sauzei*- + *humphriesianum*-Zone.

   α) *Stemmatoceras (Stemmatoceras)*
   Meist mitteldicke und mittelweit genabelte Formen mit rhomboidem Querschnitt (Flankenkante). (Obere *sauzei*- +) *humphriesianum*-Zone.

   β) *Stemmatoceras (Kumatostephanus)* S. Buckman, 1922 [Typus *S. kumaterus* (S. Bu.)].
   Ziemlich flache und mäßig weit genabelte Formen mit ovalem Querschnitt und auch extern sehr kräftigen gerundeten Rippen. (Obere) *sauzei*-Zone.

4. *Teloceras* Mascke, 1907 [Typus *T. blagdeni* (Sow.)].
   Sehr dicke Formen mit kaum mittelweitem Nabel und breitem, umgekehrt trapezoiden Querschnitt. (Externseite flach). Lobenlinie intensiv zerschlitzt. *Blagdeni*-Subzone (+ unt. *subfurcatum*-Zone).

b) Subfamilia **Normannitinae** WESTERMANN, 1954.

Kleine bis mittelgroße, meist flache und weitnabelige Formen mit Ohren. Septen aplanulat, U_I Lobus also klein und an U_{III} angeschlossen. *Sauzei-* + *humphriesianum*-Zone.

Der grundsätzlich unterschiedene Bau der Lobenlinie gab bereits Anlaß zur Aufstellung der scharf getrennten Subfamilien Otoitinae und Normannitinae (WESTERMANN, 1954, S. 62, 72), die, im Gegensatz zu ARKELL (Bath., S. 75), getrennt abgeleitet wurden. Die Familie Otoitidae umfaßte beide Subfamilien in ihrer Definition als Gruppe kleiner Stephanocerataceen mit schwach zerschlitzter Lobenlinie, mit Ohren sowie mit Rippen, die sich grundsätzlich über der größten Windungsbreite teilen.

Die angeblichen Übergangsformen dieser Subfamilien werden von L. F. SPATH (1939) und ARKELL (1954, S. 568) in weitgenabelten Otoites (*O. antipodus* ARKELL) und in *Trilobiticeras* gesehen. Dieses älteste Genus gehört aber gemäß der Lobenwiedergabe durch WHITEHOUSE (1924) bereits einwandfrei zu den Otoitinae. Die Evolution der Otoitinae zeigt ebenso wie die der Normannitinae und deren übergeordneten Familien eine Entwicklung von weitgenabelten flachen zu enggenabelten dicken Formen. Die Frühformen aus der *sowerbyi*-Zone sind besonders im westpazifischen Raum zahl- und formenreich und scheinen von hier ihren Ausgang genommen zu haben.

Viel problematischer ist dagegen die Abgrenzung beider Subfamilien gegen die Stephanoceratinae einerseits und die Sphaeroceratinae andererseits. So besitzen die Normannitinae mit *Itinsaites*, der wiederum zu *Normannites* nahe Beziehungen zeigt, starke Homöomorphien zu *Stemmatoceras*, so daß relativ dicke Spezies wie *Itinsaites latansatus* und *formosus* (BUCKMAN) bei unvollständiger Erhaltung und ohne Lobenlinie (weniger intensiv zerschlitzt) nicht immer sicher abgetrennt werden können und durchweg auch für *Stemmatoceras* gehalten worden sind. Dasselbe ist mit *Epalxites* und *Teloceras* der Fall (WESTERMANN, 1954, S. 247). Von den Otoitinae ist *Otoites* in der Jugend häufig nicht von Sphaeroceratinae, so besonders *Emileia* und *Frogdenites*, zu unterscheiden. Daher zieht ARKELL (Bath., S. 75 und 1954, S. 572) diese ebenso wie den stark ähnelnden *Pseudotoites* und einen Teil von *Docidoceras* zu den Otoitidae. Schließlich blieben dann bei den

„Sphaeroceratidae" nur noch *Sphaeroceras*, *Chondroceras* und *Labyrinthoceras*. Es wird jedoch auch die nahe Verwandtschaft von *Labyrinthoceras* mit *Emileia* zugegeben, so daß eine familienmäßige Trennung keinesfalls gerechtfertigt erscheint.

Die Untersuchungen des Septenbaues haben nun ergeben, daß der unterschiedlichen Lobenlinie von Otoitinae und Normannitinae Septentypen verschiedener Hauptgruppen zugrunde liegen, denen einerseits (aplanulat) sämtliche Stephanoceratinae des Mittel-Bajocien, andererseits (abullat) sogar alle Familien der Sphaeroceraten-Macrocephaliten-Reihe, wie Sphaeroceratinae, Macrocephalitidae, Cardioceratidae und Kosmoceratidae angehören. Diese Septen- und Lobenlinientypen besitzen also mindestens Familienrang.

Um diesen Ergebnissen Rechnung zu tragen, ist es erforderlich, die bisher unter Otoitidae vereinigten Otoitinae und Normannitinae zu trennen und den Familien „Sphaeroceratidae" (damit wieder zu Otoitidae werdend) bzw. Stephanoceratidae zuzuordnen. So erhalten die nicht immer scharf erkennbaren Grenzen zugleich nur Subfamilienrang.

Die Definitionen der Subfamilien bleiben völlig bestehen. Ihre Phylogenie wurde bereits eingehend behandelt (WESTERMANN 1954, S. 60 ff.).

1. *Normannites* MUNIER-CHALMAS, 1892 (Typus *N. orbignyi* S. BUCKMAN).
   Rippenteilung regelmäßig dichotom. *Sauzei-* + *humphriesianum*-Zone.

   α) *Normannites (Normannites)*
   Formen mit ± ovalem Querschnitt, stets über der größten Windungsbreite spaltenden Rippen und schwach zerschlitzter Lobenlinie. *Sauzei-* + *humphriesianum*-Zone.

   β) *Normannites (Gerzenites)* WESTERMANN, 1954 (Typus *N. rugosus* WEST.).
   Formen mit umgekehrt trapezoidem Querschnitt (flacher Externseite), im Alter brettartigen Rippen und besonders schwach zerschlitzter Lobenlinie. *Sauzei-* + tiefste *humphriesianum*-Zone.

   γ) *Normannites (Parallites)* WESTERMANN, 1954 (Typus *N. parallelus* WEST.).

Formen mit ovalem Querschnitt, frühzeitig teilenden dünnen Rippen und ziemlich stark zerschlitzter Lobenlinie. Obere? *humphriesianum*-Zone.

δ) *Normannites (Platystomites)* WESTERMANN, 1954 (Typus *N. platystomus* WEST.).
Formen mit äußerst breitem, umgekehrt trapezoidem Querschnitt und schwach zerschlitzter Lobenlinie. Untere *humphriesianum*-Zone.

2. *Itinsaites* MCLEARN, 1927 (Typus *I. itinsae* MCL.) (Syn. *Metaxytes*).
Formen mit ovalem oder rhomboidem, meist breitem Querschnitt und mindestens abwechselnd 2- und 3fach spaltenden ziemlich kräftigen Rippen. (Obere sauzei-?) *humphriesianum*-Zone.

3. *Epalxites* MASCKE, 1907 [Typus *E. anceps* (QUENSTEDT)].
Formen mit umgekehrt trapezoidem Querschnitt und in kräftigen Knoten mindestens 3fach spaltenden Rippen. *Sauzei*- + tiefste *humphriesianum*-Zone.

4. *Germanites* WESTERMANN, 1954 (Typus *G. bicostatus* WEST.).
Formen mit sehr schmalen Querschnitt und besonders extern sehr feinen Rippen. Obere ? *humphriesianum*-(Sub-)Zone.

α) *Germanites (Germanites)*
Formen mit extrem schmalem, im Alter subquadratischem Querschnitt und dichotom ohne Knoten spaltenden Rippen. Lobenlinie sehr schwach zerschlitzt.

β) *Germanites* **(Germanoides) n. subgen.** (Typus *G. nodosus* WESTERMANN, 1954).
Formen mit 2- bis 3fach in kleinen Knoten spaltenden Rippen und schwach zerschlitzter Lobenlinie.

5. *Masckeites* BUCKMAN, 1920 (Typus *M. densus* S. BU.) (Stellung nicht gesichert; s. u.).
Frühzeitig evolvierend, Skulptur sehr dünn und dicht. *Humphriesianum*-Zone.

c) Subfamilia **Cadomitinae** n. subfam.

Kleine bis große, flache bis mitteldicke Formen mit ovalem oder rhomboidem Querschnitt. Bes. Externrippen sehr fein und scharf, in kleinen Dornen spaltend. Septen abulliplanulat, U_ILobus groß und nahtwärtig. Ober-Bajocien und Bathonien (Callovien ?).

Die Aufstellung der Subfamilie gründet sich auf den Septentypus, der zwischen dem abullaten und aplanulaten steht (ebenso die Lobenlinie, Abb. 3 a).

Als Vorläufer der Cadomitinae käme besonders auf Grund seiner Skulptur *Masckeites* in Betracht, der bislang erst in einer Art und einem Stück (?) bekannt ist und durch WESTERMANN (1954, S. 332 bis 334, Abb. 142 und Taf. 32, Fig. 1) beschrieben und neu abgebildet wurde. Die hier (Abb. 3 b) gegebene Neuabbildung der senilen äußeren Lobenlinie[1] zeigt jedoch so starke Abweichungen der Umbilicalloben und des Lateralsattels von *Cadomites* (Abb. 3 a) und *Polyplectites* (Beil. 1; WESTERMANN, 1954, S. 337), daß eine nähere Verwandtschaft stark angezweifelt werden muß. Immerhin erscheint bei der starken Evolutionsabänderung von *Masckeites* ein wesentlich unterschiedener Bau der Lobenlinie mittlerer Stadien von der lediglich vorliegenden senilen nicht ausgeschlossen. — Verläßliche Angaben werden sich erst nach eingehenden Untersuchungen, vor allem auch der internen Lobenlinie, an neuem Material machen lassen. *Masckeites* bleibt daher mit Vorbehalt bei den Normannitinae und die Ableitung der Cadomitinae noch offen.

Die Subfamilie umfaßt kleine, beohrte und große, einfachmündige Formen, also ein ähnliches Formenpaar wie die Otoitidae und

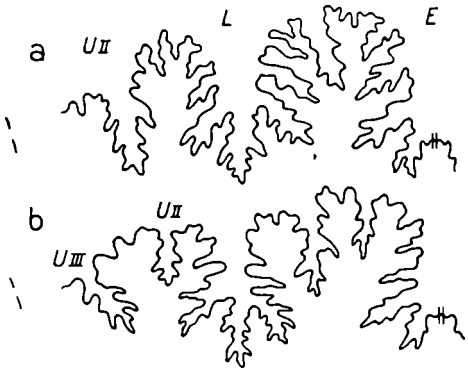


Abb. 3. Alterslobenlinien von a) *Cadomites* cf. *orbignyi* GROSS., Ober-Bajocien von Hontoria bei Burgos, Norspanien, bei 36 mm Durchmesser (Hannover, A. f. B. b, 193); b) *Masckeites densus* S. BUCKMAN, Holotypus, aus der *humphriesianum*-Zone von Dorset, England, bei 46 mm Durchmesser.

[1] Die neue Wiedergabe, die von der BUCKMAN'schen erheblich abweicht, ist der Freundlichkeit der Herren Dr. R. v. MELVILLE und CASEY, G. S. M. London, zu verdanken.

Stephanoceratidae (excl. Cadomitinae). Diese Gruppierungen gaben bereits MUNIER-CHALMAS (1892) Anlaß, einen Sexualdimorphismus anzunehmen. Dieser wurde bei den genannten Familien bereits mehrfach widerlegt und schließlich abgetan und muß aus Analogiegründen bei den Cadomitinae als recht unwahrscheinlich gelten (WESTERMANN, 1954, S. 68), zumal auch hier noch nicht sich nur in Mündung und Größe unterscheidende Formen gefunden werden.

Wegen unzureichenden Materials ist eine einwandfreie Trennung der beiden Genera jedoch noch nicht durchführbar, weil hinsichtlich der Dimensionen anscheinend Übergänge vorhanden sind (WESTERMANN, 1954, S. 335). Jedenfalls sind beide ziemlich nahe verwandt.

Die Cadomitinae scheinen in Nordwestdeutschland gänzlich zu fehlen.

1. *Cadomites* MUNIER-CHALMAS, 1892 [Typus *C. deslongchampsi* (DRFE.) ORB.].
   (Syn. *Stegeostephanus*; incl. *Polystephanus* BUCKMAN).
   Große Formen von mittlerer bis großer Dicke, mittelweitem Nabel und einfacher Mündung. Ober-Bajocien + Bathonien (Callovien?).
2. *Polyplectites* MASCKE, 1907 [Typus *P. linguiferus* (ORB.)].
   Durchweg kleine und ziemlich weitnabelige Formen von geringer bis mittlerer (?) Dicke, mit Ohren. Ober-Bajocien + Bathonien (Callovien ?).

Bisher nur aus dem Bathonien mit Sicherheit bekannt, konnte *Polyplectites* nun mit dem am gröbsten berippten *P. dorni* ROCHÉ auch in der *subfurcatum*- oder *garantiana*-Zone von Nordspanien nachgewiesen werden WESTERMANN 1955, S. 524). *Cadomites* und *Polyplectites* erscheinen so als selbständige Deszendenten.

II. Familia **Otoitidae** MASCKE, 1907 (Syn. Sphaeroceratidae S. BUCKMAN, 1920).

Mitteldick scheibenförmige bis kugelrunde Formen mit höchstens mittelweitem Nabel und abullatem Septenbau im Bajocien. Wohnkammer meist stark egredierend und sich verengend. U_1Lobus groß und internwärtig. *Sowerbyi*- bis *parkinsoni*-Zone.

Die Abtrennung der meist unter „*Sphaeroceras*" geführten „Bullaten" des Oberdogger wurde bereits von POMPEKJI (1901, 1910) und WANDERER (1906) vor allem wegen des abweichenden

Jugendstadiums empfohlen und von S. BUCKMAN (1920) durch Benennung dieser Fromengruppe als Tulitidae vorgenommen.

a) Subfamilia **Otoitinae** (MASCKE, 1907).

Kleine bis mittelgroße Formen mit Ohren. *Sowerbyi-* + *sauzei*-Zone.

Trilobiticeras erscheint bereits zusammen mit *Docidoceras* in der *discites*-Subzone Englands und in etwa gleichalten Schichten Australiens (ARKELL 1954, S. 571). Aus ihm entwickelt sich *Otoites* über weitgenabelte Formen, wie sie aus Australien mit *Otoites* (subgen. indet.) *australis* und *woodwardi* (CRICK) in schlechter Erhaltung bekannt geworden sind. *Otoites* (s. str.) beginnt in der oberen *sowerbyi*-Zone mit den mittelweit genabelten *O. antipodus* ARKELL und *delicatus* S. BUCKMAN und wird in der *sauzei*-Zone schnell dick und engnabelig (WESTERMANN, 1954, S. 61, 121), um bereits am Ende der *sauzei*-Zone zu erlöschen.

Infolge äußerst mangelhafter Erhaltung des Generotypus von *Pseudotoites* gelang es erst ARKELL (1954), anhand von Urstück und Vergleichsmaterial dieses australische Genus als großwüchsig und einfachmündig zu identifizieren. Es gehört demgemäß zu den Sphaeroceratinae, und zwar in die Verwandtschaft von *Emileia*[2].

1. *Otoites* MASCKE, 1907 [Typus *O. sauzei* (ORB.)].
   Engnabelige Formen mit mäßig breitem Querschnitt. Obere *sowerbyi-* + *sauzei*-Zone.
   Subgen. indet. [Typus *O. australis* (CRICK)]: etwa mittelweit genabelt und ziemlich flach. Obere (?) *sowerbyi*-Zone.
2. *Trilobiticeras* S. BUCKMAN, 1919 (Typus *T. trilobitoides* BUCKMAN).
   Etwa mittelweit genabelte Formen mit extrem breitem Querschnitt. Untere *sowerbyi*-Zone.

b) Subfamilia **Sphaeroceratinae** (S. BUCKMAN, 1920).

Seltener kleine als große Formen, ohne Ohren. *Sowerbyi-* bis *parkinsoni*-Zone.

Die Subfamilie bildet zweifellos eine genetische Einheit und kann nicht in zwei Familien auseinandergerissen werden (S. 249).

---

[2] Die von WESTERMANN, 1954 S. 62, 124, unter „*Pseudotoites*" zusammengefaßte Formengruppe meint die des *Otoites australis*, ist also nicht mit *Pseudotoites* identisch.

Aus *Erycites*-ähnlichen Hammatoceaten (s. S. 247) geht in der *discites*-Subzone die Subfamilie mit *Docidoceras* hervor. Vermutlich aus den weit genabelten und ziemlich flachen Formen (*Docidoceras biforme* und *angulatum* S. BUCKMAN) dieses besonders in den Dimensionen stark differenzierten Genus [excl. *Skirroceras perfectum* (S. BUCKMAN)] entsteht in der mittleren *sowerbyi*-Zone in Europa das Genus *Emileia* mit ziemlich flachen oder bereits dicken Formen (*E. catamorpha* und *crater* S. BUCKMAN) durch Nahtwärtswanderung der größten Windungsbreite (Flankenkante). In der oberen *sowerbyi*- und in der *sauzei*-Zone gelangt *Emileia* zu reicher Entfaltung und bildet frühzeitig über *Emileia* ex gr. *cadiconica* S. BU. den beknoteten Seitenast *Frogdenites*. Aus *Emileia* ex gr. *multifida* S. BU. geht in der *sauzei*-Zone das eng genabelte und überaus feinrippige *Labyrinthoceras* hervor.

Als Hauptstamm entwickelt sich aus *Emileia* das mannigfaltige *Chondroceras* mit kugelrunden und äußerst eng bis ziemlich flach scheibenförmigen und mittelweit genabelten Formen verschiedenster Größe. Dieser durch starken Rippenvorschwung und schmale Umbonalrippen ausgezeichnete europäische Stamm leitet mit dem neuguineanischen *Chondroceras* ***boehmi*** **n. sp.** (Holotypus „*Sphaeroceras* cf. *submicrostoma*, GOTTSCHE" in BOEHM, 1912, Taf. 2, Fig. 4) über in die äußerst eng genabelten und durch gerade, besonders auf den Flanken starke Rippen ausgezeichneten ostpazifischen Subgenera *Defonticeras* und *Saxitoniceras*. — Vermutlich aus *Chondroceras boehmi* erwächst ebenfalls im westpazifischen Raum das als *Tulites*-Vorläufer anzusehende Subgenus *Praetulites* n. subgen. mit Nabelkante, kurzen starken Umbonal- und ziemlich dicken vorschwingenden Externrippen. Der zwischen der vermutlichen *humphriesianum*-Zone und dem Mittelbathonien liegende große Intervall kann vielleicht ebenso wie bei *Parkinsonia* (S. 269) auf der Umkehrung des Septentypus (hier von abullat nach eubullat) beruhen.

Daneben entwickelt sich im westpazifischen Raum frühzeitig (mittl. bis obere *sowerbyi*-Zone) ebenfalls aus *Docidoceras* ein eigener, stärker als der europäische skulptierter Stamm. *Pseudotoites* setzt mit Arten [*P. emilioides* ARKELL und *robiginosus* (CRICK)] ein, die *Emileia brocchii* (SOW.) außerordentlich ähneln, entwickelt aber dann eine viel stärkere Flankenskulptur. Diese ist in Form kräftiger Knoten bei Ausglättung der Externseite schließlich für

den wohl von ihr abzuleitenden *Zemistephanus* kennzeichnend, der in der unteren *sauzei*- oder der *sowerbyi*-Zone den typischen *Teloceras*-Charakter vorwegnimmt.

So entwickelt sich im Kreuzungsgebiet von mediterranem und pazifischem Reich außer globalen Formen auch ein eigenständiger Stamm, der sich über den Pazifik ausbreitet.

1. *Sphaeroceras* BAYLE, 1878 [Typus *S. brongniarti* (SOW)].
   Kleine kugelrunde Formen mit fast geschlossenem Nabel (gesamtes adultes Stadium, ab 3—5 mm ∅). *Subfurcatum*- bis *garantiana*- *(parkinsoni-?)* Zone.
2. *Docidoceras* S. BUCKMAN, 1919 (Typus *D. cylindroides* S. BU.).
   Meist große Formen mit mittelweitem bis ziemlich weitem Nabel und ovalem bis rhomboidem Querschnitt. Kleine Flankenknoten. *Discites*-Subzone.

Hierher gehören neben der Typspezies mit Sicherheit nur *D. biforme*, wahrscheinlich *D. planulatum*, S. BUCKMAN spp.

3. *Emileia* S. BUCKMAN, 1898 [Typus *E. brocchii* (SOW.)].
   Meist große Formen mit sich dem Halbkreis nähernden Querschnitt; im Alter allmählich, aber stark evolvierend. Mittlere *sowerbyi*- bis *sauzei*-Zone.
   α) *Emileia (Emileia)*
   Große Formen mit gerundeten Rippen, ohne Dornen. Mittl. *sowerbyi*- bis *sauzei*-Zone.
   β) *Emileia (Frogdenites)* S. BUCKMAN, 1921 (Typus *E. spiniger* S. BU). (Incl. *Emileites*)
   Mittelgroße Formen mit ziemlich scharfen Flankenrippen und kleinen Dornen. *Sauzei*-Zone.
4. *Labyrinthoceras* S. BUCKMAN, 1919 (Typus *L. perexpansum* S. BU).
   Große, eng genabelte und auf Flanken und Externseite überaus zahlreich berippte Formen mit gerundetem Querschnitt. *Sauzei*-Zone.

Die Synonymieerfassung unter *Sphaeroceras* durch SPATH (1936, S. 13) wurde bereits durch ARKELL (1952, S. 78) rückgängig gemacht.

5. *Chondroceras* MASCKE, 1907 [Typus *C. gervillii* (SOW.)][3].
   Kleine bis mittelgroße, eng bis ziemlich weit genabelte Formen mit halbkreisförmigem oder sich diesem nähernden Querschnitt.

[3] z. Z. durch Verf. in monographischer Bearbeitung.

Rippen durchweg stark vorschwingend. Ohne Knoten. Mündung häufig delphinulat. *Sauzei-* + *humphriesianum*-Zone.

α) *Chondroceras (Chondroceras).*
Kleine, dicke und eng genabelte Formen mit stark zerschlitzter Lobenlinie. *Humphriesianum*-Zone.

β) *Chondroceras*, n. subgen. indet. (Typus n. sp.).
Kleine, mitteldicke bis ziemlich flache und mittelweit genabelte Formen mit schwach zerschlitzter Lobenlinie. *Humphriesianum*-Zone.

γ) *Chondroceras(Defonticeras)* McLearn, 1927 [Typus *C. defontii* (McL.)].
Mittelgroße, dicke und sehr eng genabelte Formen, im Alter mit kräftigen, geraden Rippen. Lobenlinie intensiv zerschlitzt. *Sauzei-* + *humphriesianum*-Zone.

δ) *Chondroderas (Saxitoniceras)* McLearn, 1927 [Typus *C. allani* (McL.)].
Mittelgroße, mitteldicke Formen mit ziemlich engem Nabel und besonders kräftiger Berippung. Lobenlinie nur schwach zerschlitzt. *Sauzei/humphr.*-Zone.

Die Synonymieerfassung unter Subgenus *Defonticeras* durch Spath (1932, S. 10) wird hiermit wegen der starken Unterschiede in Dimensionen und Skulptur, vor allem aber der geringer zerschlitzten Lobenlinie rückgängig gemacht.

ε) *Chondroceras* (?) **(Praetulites) n. subgen.** [Typus **C. kruizingai n. sp.**, Holotypus„ *Sphaeroceras gadohense*" (Kruizinga, 1926, Taf. 14, Fig. 3—4), non Boehm].
Große Formen mit ziemlich engem Nabel und kräftigen kurzen Rippen auf der Flankenkante fast über der Naht. Externrippen kräftig und vorschwingend. *Sauzei/humphriesianum*-Zone.

6. *Pseudotoites* Spath, 1939 [Typus *P. leicharti* (Neumayr, 1885)].
Große Formen mit annähernd halbkreisförmigem Querschnitt (*Emileia*-ähnlich) und kräftigen, zu Knoten ansteigenden Flankenrippen. *Sowerbyi*-(+*sauzei*-?)Zone.

7. *Zemistephanus* McLearn, 1927 [Typus *Z. richardsoni* (Whiteaves, 1876)].
Große Formen mit annähernd umgekehrt-trapezoidem Querschnitt (*Teloceras*-ähnlich) und kräftigen, in dicken Knoten

oder hohen Dornen endenden Flankenrippen. Externrippen dagegen nur schwach und fein. *Sowerbyi/sauzei*-Zone.

III. Familia **Tulitidae** S. Buckman, 1921.

Meist große und dicke, eng bis mittelweit genabelte Formen mit gleichmäßig gewölbter Externseite und stark vorschwingenden Umbonal- und Externrippen. Septenbau eubullat, U_ILobus also groß und etwas schief nahtwärtig. Bathonien + Unter-Callovien.

Die Septen- und Lobenlinien-Untersuchungen (Abb. 3—4) haben die isolierte Stellung der Tulitidae bestätigt. Diese blieben trotz ihrer monographischen Bearbeitung (Arkell Bath.) in ihrer Abgrenzung und systematischen Stellung noch sehr problematisch (id., S. 82 ff.).

Innerhalb der Stephanocerataceae besitzen nur die Tulitidae eine orthochrone Lobenlinien-Entwicklung (Abb. 4) und sind diesen daher als höchstmögliche Rangordnung, eben als Familie, unterzuordnen. Eine Abtrennung ist jedoch nicht gerechtfertigt,

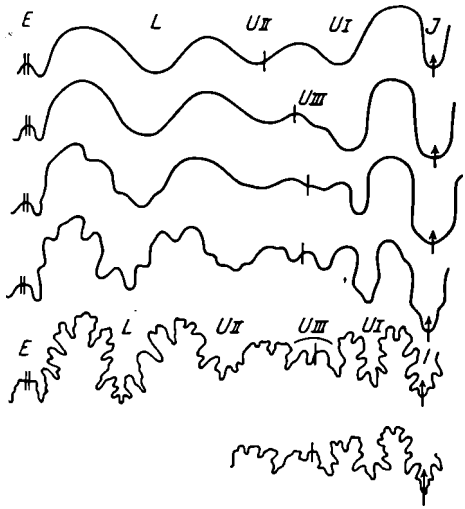


Abb. 4.

Abb. 5.

Abb. 4. Orthochrone Entwicklung der Lobenlinie von *Bullatimorphites hannoveranus* (J. Römer) aus der *aspidoides*-Zone von Hildesheim von der 3. Lobenlinie bis zu 10 mm Durchmesser (Hannover, A. f. B., b 178).

Abb. 5. Vergleichsweise eine adulte Lobenlinie einer *Gravesia* aus dem Unter-Portland der Porta Westfalica bei 18 mm Durchmesser. Bei starker Homöomorphie der Schale mit Tulitidae, bes. *Tulites*, gleicht diesen auch die Lobenlinie.

da sie wahrscheinlich mehrstämmig aus den Sphaeroceratinae hervorgehen. — Der Ortho-/Heterochronic-Alternative entspricht bei den Stephanocerataceae eine wesentlich höhere systematische Rangordnung als bei den Perisphinctaceae (S. 246).

Die Abgrenzung gegen die Macrocephalitidae bereitet ARKELL (Bath.; 1951) dadurch Schwierigkeiten, daß er zwar *Lycetticeras* und schließlich auch *Morrisiceras* jener Familie zuordnet, die kleinen *Schwandorfia* und *Krumbeckia*, die den Jugendwindungen obigen Gattungen z. T. stark ähneln, jedoch bei den Tulitidae beläßt.

Berbericeras, *Schwandorfia* und *Krumbeckia* erinnern zugleich so stark an Otoitidae, so besonders an *Chondroceras*, daß sie als Berbericeratinae n. subfam. möglicherweise in oder in Nähe des abullaten Sphaeroceratinae Macrocephalitinae/Stammes gehören. Bestimmte Angaben werden sich jedoch erst nach Untersuchung der Septenverhältnisse machen lassen. Die unterschiedlichen Mündungen sind wohl nur von sekundärer Bedeutung.

Als Vorläufer von *Tulites* wurde bereits der westpazifische *Chondroceras* (?) *(Praetulites)* herangezogen, dessen Alter (*humphriesianum*-Zone) keineswegs gesichert ist. *Bullatimorphites* kann mit den ältesten Arten, wie *B. ymir* (OPPEL) aus dem Unter-Bathonien, am leichtesten von *Sphaeroceras* abgeleitet werden, obwohl auch hier *Chondroceras*, und zwar das Nominatsubgenus, durchaus in Betracht gezogen werden muß. Im höheren Bathonien und unteren Callovien entwickelt *Bullatimorphites* Formen mit aberranter Wohnkammer *(Kheraiceras)* und Zwergformen (Subgenus *Bomburites*), mit denen der Stamm anscheinend erlischt. *Tulites* ist dagegen nur kurzlebig und bislang nur aus dem Mittel-Bathonien bekannt.

1. *Tulites* S. BUCKMAN, 1921 (Typus *T. tula* S. BU.)
   Große Formen mit halbkreisförmigem Querschnitt und kurzen starken Rippen auf der Flankenkante. Im Alter allmählich evolvierend. Mittel-Bathonien.
   α) *Tulites (Tulites)* (Syn. *Tulophorites*, *Madarites*, *Sphaeromorphites*).
   Rippen gleichmäßig und stark werdend. U_{II}Lobus infolge des sehr breiten Querschnitts pseudodiänid.
   β) *Tulites (Rugiferites)* S. BUCKMAN, 1921 [Typus *T. rugifer* (S. BU.)].
   (Syn. *Pleurophorites*.)

Rippen ungleichmäßig und nur mittelstark werdend. U_{II}Lobus infolge des mäßig breiten Querschnitts unregelmäßig triänid.

2. *Bullatimorphites* S. Buckman, 1921 (Typus *B. bullatimorphus* S. Bu.).

   Meist große, typisch „bullate" Formen mit gerundetem Querschnitt und auf Flanken und Externseite etwa gleichen Rippen. Wohnkammer plötzlich egredierend, häufig scaphitoid. Bathonien + Unter-Callovien.

Untersuchungen an einem reichen Material der diesem Genus weitgehend homöomorphen Genera *Chondroceras* und *Sphaeroceras* haben gezeigt, daß die Ausbildung glattrandiger Mündungen selbst innerhalb von Arten recht unterschiedlich sein und von typisch delphinulat bis zur einfach schräg abgeschnittenen Röhre variieren kann.

Es liegen auch eine Anzahl *Bullatimorphites* ex gr. *microstoma* (Orb.) (ex Coll. Rollier, Zürich[4]) aus dem Schweizer Jura vor, von denen einige mehr oder weniger delphinulate, andere dagegen einfache Mündungen besitzen. — Der Ausgestaltung glattrandiger Mündungen kann daher grundsätzlich kein taxionomischer Wert zuerkannt werden.

Bomburites ist somit bestenfalls Subgenus zu *Bullatimorphites* und umfaßt nur Zwergformen (also nicht „*Sphaeroceras aeropus*" Petitclerc, der zum Nominatsubgenus gehört). Der runde, abgesetzte und kräftige Kragenwulst scheint immerhin typisch zu sein.

α) *Bullatimorphites (Bullatimorphites)*
   Große Formen. Bathonien + Unter-Callovien.

β) *Bullatimorphites (Bomburites)* Arkell, 1952 [Typus *B. devauxi* (Gross.)].
   Zwergformen mit rundlichem kräftigem und abgesetztem Kragenwulst. Unter-Callovien.

3. *Kheraiceras* Spath, 1924 [Typus *K. cosmopolitus* (Perona & Bonarelli)].

   Formen mit den Durchmesser übertreffender Dicke, geschlossenem Nabel und zweimal rechtwinklig (typisch scaphitoid) abknickender Wohnkammer. Unter-Callovien.

---

[4] Freundlichst zugesandt durch Herrn Dr. Hantke.

IV. Familia **Macrocephalitidae** S. BUCKMAN, 1922 (Syn. Mayaitidae, Eucycloceratidae, Grayiceratidae, SPATH famm.).

(Kleine?) mittelgroße bis große, durchweg eng genabelte Formen mit meist gerundeter Externseite und Flanke. Septenbau abullat, U_ILobus also groß und internwärtig (Abb. 6). Mittel-Bathonien bis Oxford (Kimmeridge?).

Die Familie ist gemäß der im Oberdogger relativ scharf getrennten Faunenreiche sicherlich in sich mehrstämmig; das gleiche gilt dann für ihre Deszendenten (Cardioceratidae und Kosmoceratidae). Die Taxionomie wird im Anschluß an SPATH (Kaech; 1932), ROMAN (1938), ARKELL (Bath.), IMLAY (1953) und DONOVAN (1953) vorgenommen, und zwar unter besonderer Berücksichtigung homöomorpher phylogenetischer Abschnitte.

Die Tulitidae werden im Gegensatz zu der bisherigen Auffassung (SPATH, 1932) nicht als Anzestralen herangezogen, zumal in den Morrisiceratinae n. subfam. (?und den Berbericeratinae n. subfam.) bereits gleichaltrige Macrocephalitidae bekannt sind und im Mediterrangebiet selbst schon Macrocephalitinae vorzuliegen scheinen (REHBINDER, 1912, S. 198). Daß diese erst im Mittel-Bathonien erscheinen, kann nicht sehr verwundern, da gleiches von den Tulitidae bekannt ist (ARKELL, Bath., S. 83).

Die Anzestralen sind zweifellos in den Sphaeroceratinae und wahrscheinlich in *Sphaeroceras* aus dem Ober-Bajocien zu suchen (S. 256). Die europäischen Morrisiceratinae entwickeln sich vielleicht ebenso wie die mediterranen Berbericeratinae aus *Chondroceras*, wenn diese bislang auch noch nicht aus dem Ober-Bajocien nachgewiesen werden konnten. Im arktischen Reich erscheint die Familie mit *Arctocephalites* wahrscheinlich erst im Unter-Callovien

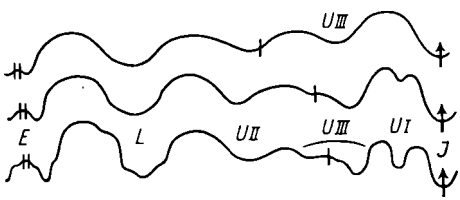


Abb. 6. Heterochrone Entwicklung der Lobenlinie von *Macrocephalites* sp. aus der *macrocephalus*-Zone von Hildesheim bei 1—3 mm Durchmesser (Hannover, b 180).

(IMLAY, 1952, S. 980; ARKELL, Bath., S. 117)[5]. Die starke äußerliche Ähnlichkeit von *Arctocephalites (Cranocephalites)* und *Chondroceras (Defonticeras)*, die durch mindestens 7 globale Zonen getrennt sind, wird für eine Konvergenzbildung und *Arctocephalites* für ein Abkomme von *Macrocephalites* gehalten (SPATH, 1932, S. 10 ff.). Nur *Xenocephalites* ist rein pazifisch. — Es muß also ein mehrfacher Faunenaustausch zwischen den einzelnen Faunenreichen stattgefunden haben.

a) Subfamilia **Macrocephalitinae** (S. BUCKMAN, 1922).

Mittelgroße bis große Formen, Flanken und Externseite etwa gleich stark berippt. Mittel-Bathonien (?) bis Oxford (Kimmeridge?).

1. *Macrocephalites* ZITTEL, 1884 [Typus *M. macrocephalus* (SCHLOTH.)].
   Subgenera: *Indocephalites* SPATH, 1928, *Pleurocephalites* S. BUCKMAN, 1926, *Kamptokephalites* S. BU., 1926, *Dolikephalites*, S. BU., 1923.
2. *Arctocephalites* SPATH, 1928 [Typus *A. arcticus* (NEWTON)]. (Incl. *Lilloetia*, *Buckmaniceras*.)
   Subgenus: *Cranocephalites* SPATH, 1932.
3. *Xenocephalites* SPATH, 1928 [Typus *X. neuquensis* (STEHN)].
4. *Mayaites* SPATH. 1924 [Typus *M. maya* (SOW.)]. (Incl. *Epimayaites*, *Dhosaites*, *Prograyceras*.)

b) Subfamilia **Morrisiceratinae n. subgen.**

Große Formen mit seitlich frühzeitig ausglättender Berippung. Bathonien.

1. *Morrisiceras* S. BUCKMAN, 1930 (Typus *M. sphaera* S. BU.). (Syn. *Morrisites*, *Pionoceras*.)
2. *Lycetticeras* ARKELL, 1953 (Typus *L. lycetti* ARKELL).

---

[5] K. HOFFMANN fand erstmals in Nordwestdeutschland (Bohrung Wiag Dollbergen 2, Hannover) eine *Reineckeia*, und zwar in der *aspidoides*-Zone des Ober-Bathonien (mündl. Mitt.). — Dieses ist der älteste Fund des Genus, der wegen der großen Seltenheit von *Reineckeia* in diesem Raum besonders merkwürdig ist. Die Umdatierung der ursprünglich für Ober-Bathonien gehaltenen Fauna des borealen Reiches anhand einer reicheren Reineckeien-Fauna wird dadurch aber wohl nicht ernstlich in Zweifel gezogen.

c) Subfamilia **Berbericeratinae n. subfam.** [Mit Vorbehalt hierher.]

Kleine, *Chondroceras*-ähnliche Formen des (Mittel-)Bathonien.

1. *Berbericeras* ROMAN, 1933 (Typus *B. sekikensis* ROMAN).
2. *Schwandorfia* ARKELL, 1951 (Typus *S. marginata* ARKELL)
3. *Krumbeckia* ARKELL, 1951 (Typus *K. reuteri* ARKELL) (mit geringem Vorbehalt hierher).

V. Familia **Cardioceratidae** HYATT, 1892.

Kleine bis große Formen mit triangulidem Querschnitt (zumindest innen). Septenbau abullidiskulat. U_ILobus daher groß und internwärtig (Abb. 7). Callovien bis Unter-Kimmeridge.

Die Familie beginnt mit der proterogenetischen Ausbildung eines trianguliden Windungsquerschnitts in frühen adulten Stadien (also ab 4—8 mm ∅, vgl. WESTERMANN, 1954, S. 65) von Macrocephalitinae. Schwierigkeiten der taxionomischen Abgrenzung entstehen jedoch, da nach SPATH (1932) auch bei Macrocephalitidae, so bei *Morrisiceras* und *Arctocephalites (Cranocephalites)*, triangulide Frühstadien vorkommen können, jedoch nicht die Regel sind, und andererseits auch Cardioceratidae nicht immer diesen typischen Querschnitt aufzuweisen haben, wie z. B. einige *Cadoceras*-Spezies. Die Abgrenzung erfolgt also im Rahmen einer Generalisierung dieser Merkmale auf Genus-Ebene.

Die Familie geht noch im Unter-Callovien in Europa mit *Cadoceras* aus *Macrocephalites* und im arktischen (und NE.-pazifischen) Reich mit *Arcticoceras* (+ *Cadoceras*) aus *Arctocephalites* (+ Morrisiceratinae ?, *Cadoceras* spp. IMLAY's (1953) aus westl. USA.) hervor. Im mediterranen Reich fehlt sie jedoch. Beide Stämme führen unter Verstärkung und proterogenetischer Ausbreitung des trianguliden Querschnitts über *Quenstedtoceras* verschiedener Subgenera *(Eboraciceras* bzw. *Longaeviceras)* zu den Cardioceratinae, die durch

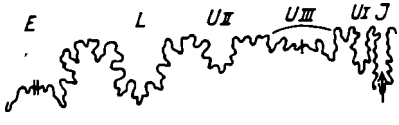


Abb. 7. Alterslobenlinie von *Quenstedtoceras lamberti* (Sow.) aus der *lamberti*-Zone bei Gifhorn (Bohrung Calberlah 3) bei 27 mm Durchmesser (Hannover, A. f. B., b 181).

abgesetzten Zopfkiel ausgezeichnet sind und sich im unterem Oxford reich entfalten (SIEGFRIED, 1952). *Chamoussetia* gehört wohl in die frühe (Cadoceratinae), *Goliathiceras* in die späte (? Cardioceratinae) Stammreihe. Daneben entwickeln sich vom Mittel-Callovien bis Oxford die durch starke gerundete Flankenknoten ausgezeichneten Pachyceratinae, zu denen *Erymnoceras* im Mittel-Callovien und der recht ähnliche *Tornquistes* im Ober-Oxford gestellt werden.

a) Subfamilia **Cardioceratinae** (HYATT, 1892).

Bis ins Alter triangulide Formen mit abgesetztem Zopfkiel. Oxford + Unter-Kimmeridge.

1. *Cardioceras* NEUMAYR & UHLIG, 1881 [Typus *C. cordatum* (SOW.)].
   (Incl. *Vertebriceras*, *Korytoceras*.)
   Subgenera: *Goliathiceras*, *Prionodoceras*, S. BUCKMAN, 1920, subgenn., *Amoeboceras* HYATT, 1900.

b) Subfamilia **Cadoceratinae** (HYATT, 1900).

Nur selten bis ins Alter triangulide Formen, Kiel nicht abgesetzt. Callovien (Unter-Oxford).

1. *Cadoceras* FISCHER, 1882 [Typus *C. sublaeve* (SOW.)].
   Subgenera: *Pseudocadoceras* S. BUCKMAN, 1918, *Paracadoceras* CRICKMAY, 1930, ? *Stenocadoceras* IMLAY, 1953.
2. *Arcticoceras* SPATH, 1924 [Typus *A. isthmae* (KAYSERLING)].
3. *Chamoussetia* DOUVILLÉ, 1912 [Typus *C. chamousseti* (ORB.)].
4. *Quenstedtoceras* HYATT, 1877 [Typus *Q. lamberti* (SOW.)].
   (Syn. *Prorsiceras*, *Bourkelamberticeras*, *Lamberticeras*, *Weissermeliceras*.)
   Subgenera: *Longaeviceras*, *Vertumniceras*, *Eboraciceras*, *Pavlowiceras* S. BUCKMAN, subgenn. 1918—1920,

c) Subfamilia **Pachyceratinae** (S. BUCKMAN, 1918).

Formen mit kräftigen gerundeten Flankenknoten. Mittel-Callovien bis Unter-Oxford.

1. *Pachyceras* BAYLE, 1878 [Typus *P. lalandi* (ORB.)].
2. *Erymnoceras* HYATT, 1900 [Typus *E. coronatum* (BRUG.)]. (Hierher?)
3. *Tornquistes* LEMOINE, 1910 [Typus *T. helvetiae* (TORNQU.)]. (Hierher?)

VI. Familia **Kosmoceratidae** HAUG, 1887.

Kleine bis große, meist flache und hochmündige Formen mit flach abgestumpfter Externseite (zumindest innen). Septenbau abullidiskulat. Lobenlinie (Abb. 8) wie bei Cardioceratidae. Callovien (+ Unter-Oxford).

Die Stammesentwicklung erfolgt ganz analog zu den Cardioceratidae; Die Familie geht durch seitliche Kompression und externe Abflachung des Querschnitts im höheren? Unter-Callovien aus den Macrocephalitinae hervor. Dabei entspricht *Kepplerites* den Cadoceratinae und *Kosmoceras* den Cardioceratinae. Die Kosmoceratidae besitzen also längst nicht die Entwicklungsbreite wie die Cardioceratidae.

Alle anderen, noch von ROMAN (1938) hierher gestellten Genera wie *Parkinsonia*, *Garantiana*, *Strenoceras*, *Spiroceras*, *Ermoceras* usw. stellen lediglich Konvergenzentwicklungen dar, worauf bereits besonders SCHINDEWOLF (1923, S. 360) hinwies. — Die Kosmoceratidae umfassen nur den oben aufgezeigten Stamm der Macrocephaliten-Deszendenten.

Septum und Lobenlinie bleiben trotz der starken Dimensionsabänderungen ebenso wie bei den Cardioceratidae intern fast unverändert, während sie im übrigen ohne Schwierigkeiten von dem abullaten Typus abzuleiten sind. Der U_ILobus zeigt an den untersuchten *Kosmoceras aculeatum* EICHW. von Hannover noch ausgesprochene internwärtige Lage (Abb. 8), im Gegensatz zu den von BRINKMANN (1929, S. 12) und SCHINDEWOLF (1953, Abb. 5) gegebenen Abbildungen.

Die Kosmoceratidae sind ebenfalls auf das arktisch-europäische und pazifische Faunen-Reich beschränkt.

1. *Kosmoceras* WAAGEN, 1869 [Typus *K. spinosum* (SOW.)]. (Syn. *Lobokosmokeras*, *Hoplikosmokeras*, *Bikosmokeras*, *Kuklokosmokeras*, *Anakosmokeras*.)

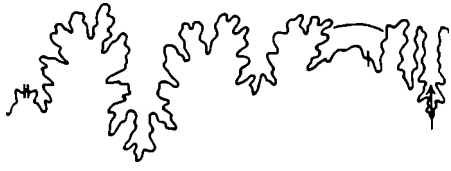


Abb. 8. Adulte Lobenlinie von *Kosmoceras (Spinikosmokeras) aculatum* EICHW. aus dem Mittel-Callovien von Hannover bei 24 mm Durchmesser (Hannover, A. f. B., b 182).

Subgenera: *Spinikosmokeras*, *Zugokosmokeras*, *Gulielmiceras*, ? *Gulielmites*, S. BUCKMAN subgenn. 1923—1926.

2. *Kepplerites* NEUMAYR, 1892 [Typus *K. gowerianus* (SOW.)]. [Syn. *Galilaeiceras*, *Toricelliceras*, *Galilaeanus*, *Galilaeites*, *Toricellites*, *Gulielmia*, *Yakounites*, *Yakounoceas*, *Catasigaloceras*]. Subgenera: *Seymourites* KILIAN & REBOUL, 1909; *Sigaloceras* HYATT, 1900; *Gowericeras* S. BUCKMAN, 1921.

B') Superfamilia **Perisphinctaceae** WEDEKIND, 1917.

Deszendenten der Leptosphinctinae, durchweg mit Einschnürungen.

I. Familia **Perisphinctidae** STEINMANN, 1890.

(Syn.: Spiroceratacea ARKELL.)

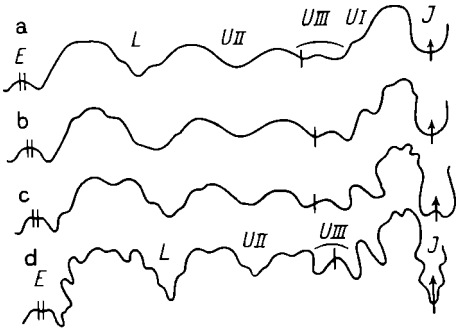
Die Familie umfaßt den Hauptstamm der Perisphinctaceen.

a) Subfamilia **Leptosphinctinae** ARKELL, 1950.

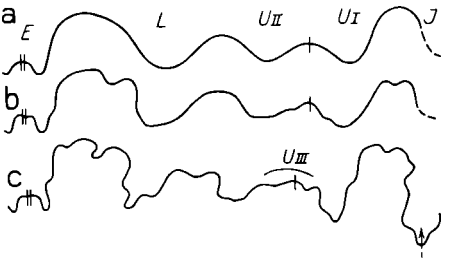
Kleine bis mittelgroße, äußerst weit genabelte Perisphincten mit durchweg sehr langsamer Zunahme des Querschnitts. Dieser ist in der Jugend breiter als hoch, im Alter häufig subquadratisch. Die Rippen teilen sich meist dichotom mit oder ohne Knoten und sind in mittleren Stadien extern unterbrochen. Septenbau euplanulat oder euflexulat. (Mittel- +) Ober-Bajocien. (+ Unter-Bathonien).

Nach äußerst seltenen Vorläufern erfolgt an der Basis des Ober-Bajocien, in der *phaulus*-Subzone (untere *subfurcatum*-Zone), die plötzliche reiche Entfaltung der Leptosphinctinae. Diese Subzone ist als „Leptosphinctes-Hemera" BUCKMAN's (T. A., 1923) aus England, als „Leptosphincten-Schichten" BENTZ's (1928, S. 140; ALTHOFF, 1926) von Bielefeld und schließlich als „*phaulus*-Schichten" WESTERMANN's (1954, S. 49) von Alfeld, Hannover, und einigen Bohrungen Nordwestdeutschlands bekannt geworden. Dasselbe Alter ist für die „Praebigotiten-Knollen" WETZEL's (1936), ebenfalls von Bielefeld, durch *Infraparkinsonia phaula* (BUCKMAN) erwiesen, aus denen *Praebigotites* und der Garantianen-Vorläufer „*Garantiana*" *primitiva* beschrieben wurden. — Von *Infraparkinsonia inferior* (und *rota?*)(BENTZ) stammt zweifellos die erst später einsetzende Parkinsonia ab.

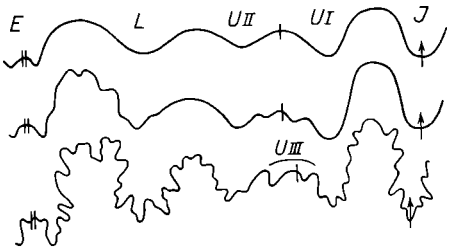
Bei „*Parkinsonia*" *inferior* konnte derselbe euplanulate Septenbau wie bei „*Caumontisphinctes*" *phaulus* nachgewiesen werden



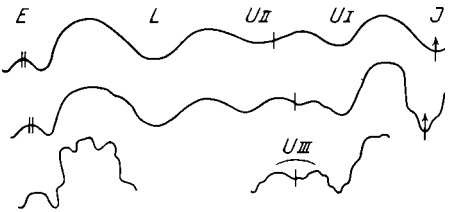
10



11



12



13

14

Abb. 10. Heterochrone Entwicklung der Lobenlinie von ***Parkinsonia acris*** Wetzel (a—c; Hannover, A. f. B., b 185) und ***depressa*** Wetzel (d; Hannover, A. f. B., b 186) aus der *parkinsoni*-Zone von Bielefeld bei 2—8 mm Durchmesser.

Abb. 11. Orthochrone Entwicklung der Lobenlinie von ***Garantiana (Garantiana) garantiana*** (Orb.) (a—b; Hannover, A. f. B., b 187) und ***dubia*** (Qu.) (c; Hannover, A. f. B., b 192) aus der *garantiana*-Zone von Bielefeld bei 1—4 mm Durchmesser.

Abb. 12. Orthochrone Entwicklung der Lobenlinie von ***Garantiana (Subgarantiana) alticosta*** Wetzel aus der *garantiana*-Zone von Bielefeld bei 1—10 mm Durchmesser (Hannover, A. f. B., b 189).

Abb. 13. Orthochrone Entwicklung der Lobenlinie von ***Pseudogarantiana dichotoma*** (Bentz) aus der *garantiana*-Zone von Bielefeld bei 1—3 mm Durchmesser (Hannover, A. f. B., b 190).

Abb. 14. Vermutlich heterochron entwickelte Lobenlinie von ***Bigotites*** cf. ***tuberculatus*** Nicol. aus der *garantiana*-Zone von Bielefeld (a—b; Hannover, A. f. B., b 191) bei 6 und 11 mm und von Burgos, Nordspanien (c—d; Hannover, A. f. B., b 188) bei 8 und 20 mm Durchmesser.

(Abb. 9). Sie besitzen also dieselbe orthochrone Lobenlinie wie *Praebigotites westfalicus* WETZEL und Leptosphinctes (?) (SCHINDEWOLF, 1953, S. 127). *Parkinsonia* entwickelt dagegen seine Lobenlinie heterochron (Abb. 10) mit aschizolatem Septentypus. Diese beiden *Parkinsonia*-Vorläufer gehören dem neuen Genus *Infraparkinsonia* an, das die beknoteten Leptosphincten mit vorgeneigten Externrippen umfaßt („*Caumontisphinctes*" *phaulus*, *bifurcus*, *nodatus*, „*Leptosphinctes*" *coronarius* und? „*Pseudobigotella*", S. BUCKMAN spp. et genn.).

Dagegen besitzt *Infragarantiana* n. gen. gerade und gegenüberstehende Externrippen. Hierher zu stellen ist auch der von A. BENTZ (1928, S. 169) eingehend diskutierte „Ammonites" *caumonti* ORB., der damit endlich taxionomisch eingehängt werden kann. Er gehört tatsächlich in die Nähe von *Strenoceras*, nämlich in dessen unmittelbare Vorläuferschaft.

Einschnürungen scheinen bei *Infraparkinsonia* und *Infragarantiana* zu fehlen.

Leptosphinctes besitzt dagegen feine, knotenlose Rippen, die im Alter von den Flanken ausgehend ausglätten können, und zahlreiche Einschnürungen. Während die Externrippen bei *Leptosphinctes* s. str. gerade stehen, sind sie beim Subgenus *Caumontisphinctes* stark prorsocostat. *Leptosphinctes* hat anscheinend in der Jugend Ohren (*L. cleistus* S. BUCKMAN), im Alter dagegen eine glattrandige Mündung. Ein analoger Fall wurde durch SCHINDEWOLF von *Procerites* bekannt (1925, S. 319).

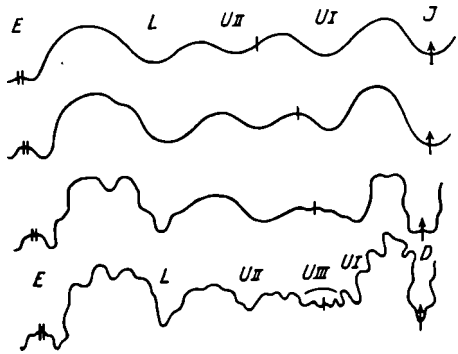


Abb. 9. Orthochrone Entwicklung der Lobenlinie von *Infraparkinsonia phaula* (BUCKM.) aus der *phaulus*-Subzone von Alfeld (Schurf Gerzen), Hannover, bei 1—5 mm Durchmesser (Hannover, A. f. B., b 68 h).

Aus *Infraparkinsonia* geht noch in der *subfurcatum*-Zone *Bigotites* und in der oberen *garantiana*-Zone *Parkinsonia* hervor. Aus *Infragarantiana* entwickeln sich sehr schnell *Garantiana* und *Strenoceras*, während sich *Leptosphinctes* in *Phanerosphinctes* fortzusetzen, *Praebigotites* dagegen zu erlöschen scheint.

Die Ableitung der Pseudoperisphinctinae und Zigzagiceratinae von den Leptosphinctinae macht wenig, die der Morphoceratidae dagegen größere Schwierigkeiten.

Die ältesten Leptosphinctinae und damit ältesten Perisphinctaceae überhaupt sind der von ARKELL (1954, S. 591) als solcher erkannte „*Morphoceras*" JAWORSKI's (1926, S. 416, Taf. 13, Fig. 8) aus der Argentinischen Kordillere (vorliegend) und der durch IMLAY (1925, S. 979) aus Alaska angeführte „Leptosphinct"; beide gehören dem unteren Mittel-Bajocien an. JAWORSKI's Exemplar weicht in der Lobenlinie und durch frühzeitige Glättung der Flanken so stark vom Generotypus ab, daß es nur als Subgenus *Praeleptosphinctes* n. subgen. zu *Leptosphinctes* gestellt werden kann. Als direkter Deszendent ist der zum gleichen Subgenus gehörende *L. davidsoni* S. BUCKMAN anzusehen. — Die Ableitung der Leptosphinctinae von den Harpocerataceae, speziell den Hammatoceratidae, ist recht wahrscheinlich.

1. *Leptosphinctes* S. BUCKMAN, 1920 (Typus *L. leptus* S. BU.).
   Subgenera: *Caumontisphinctes* S. BU., **Praeleptosphinctes n. subgen.**
   (Typus *L.* **jaworskii n. sp.** = „*Morphoceras* nov. sp. indet. cf. *Defrancei* d'ORB." in JAWORSKI, 1926, s. o.).
2. *Phanerosphinctes* S. BUCKMAN, 1921 (Typus *P. phanerus* S. BU.).
   (Incl. *Glyphosphinctes* S. BU.)
3. *Praebigotites* WETZEL, 1936 (Typus *P. westfalicus* WTL.).
   (Lectotypus n. Autorwahl: Fig. 1.)
4. **Infraparkinsonia n. gen.** [Typus *I. inferior* (BENTZ, 1928)].
   (Incl. ? *Pseudobigotella* S. BU.)
5. **Infragarantiana n. gen.** [Typus *I. primitiva* (WETZEL, 1936)].

b) Subfamilia **Pseudoperisphinctinae** (SCHINDEWOLF, 1923).

Pseudoperisphinctes SCHINDEWOLF selber gehört wegen seines aschizolaten Septenbaues in Übereinstimmung mit SCHINDEWOLF (1923, 1925) ebenso wie *Procerites* SIEMIRADSKI (ROLLIER, 1922,

Taf. 2) bereits einem Seitenzweig an, der mit *Pseudoperisphinctes* zu den Aspidoceratidae führt, während die von ARKELL (1950) ebenfalls hierher gerechnete *Grossouvreia* SIEM. mit euplanulatem Septenbau dem Perisphincten-Hauptstamm einzuordnen ist.

In Analogie zu den Parkinsoniinae ist die Ableitung der lobenlinienmäßig ebenso differenzierten Pseudoperisphinctinae von den Leptosphinctinae recht wahrscheinlich. Stephanocerataceen, etwa *Germanites* (S. 251) (SCHINDEWOLF, 1925, S. 318), kommen dagegen als Anzestralen kaum in Betracht.

II. Familia **Parkinsoniidae** S. BUCKMAN, 1920.

Diese Familie ist trotz ihres häufigen und stets beachteten Vorkommens phylogenetisch und taxionomisch ungemein unterschiedlich behandelt worden und bietet bis heute grundsätzliche Fragen, deren Lösung wir jetzt näherzukommen scheinen.

Parkinsonia BAYLE geht aus *Infraparkinsonia* der *phaulus*-Subzone (*subfurcatum*-Zone) hervor, erscheint aber erst in der oberen *garantiana*-Zone, und zwar sofort in großer Zahl (S. 255). Diese Verzögerung kann vielleicht auf den frühontogenetischen Septenumbau zurückgeführt werden, der einen neuen Entwicklungszweig zu erschließen scheint. — *Parkinsonia* entwickelt sich im wesentlichen einheitlich von weit genabelten und grob berippten zu engnabeligen und feinrippigen Formen, mit denen der Stamm im Unter-Bathonien erlischt.

Die mehrfach versuchte Ableitung der *Parkinsonia* von *Garantiana* entspricht also nicht den Tatsachen. Die angeblichen Garantianen-Stadien junger Parkinsonien wurden bei Untersuchungen verschiedener Spezies nicht gefunden. Vielmehr besteht bei beiden Genera die früheste Externskulptur in sehr feinen durchlaufenden „Perisphincten-Rippen", wie sie auch die Leptosphinctinae besitzen.

Garantina HYATT geht aus *Infragarantiana* hervor und gelangt sofort zu reicher Entfaltung, wobei nach WETZEL (1954, S. 571) die Subgenera in der Reihenfolge *Orthogarantiana*, *Garantiana* und *Subgarantiana* erscheinen und jeweils mehrstämmig (nebeneinander lebend!) auseinander hervorgehen. Die Subgenera sind demgemäß keine genetischen Einheiten, sondern nur recht

unscharf horizontal abgrenzbare homöomorphe Gruppen. Der euplanulate Septenbau mit der orthochronen Lobenlinien-Entwicklung (Abb. 13—14) von *Infragarantiana* bleibt erhalten. *Garantiana* besitzt bei fast mittlerer Dicke einen mittelweiten Nabel und eine einfache, ohrenlose Mündung.

Dagegen ist *Pseudogarantiana* BENTZ (Abb. 13) mit *P. nodosa* (BENTZ) von *Strenoceras* ex gr. *rotundum* BENTZ ohne Schwierigkeiten abzuleiten (WETZEL, 1954, S. 571) und besitzt bei flacher und weitnabeliger Form große Ohren (wie *Strenoceras*). Das ehemalige Subgenus besitzt fraglos Genus-Rang.

„*Praeparkinsonia*" SCHMIDTILL & KRUMBECK, 1931, beruht allem Anschein nach lediglich auf geringfügiger Anomalität der externen Rippenstellung der typischen *Garantiana* und kommt somit als Synonym in Wegfall.

Strenoceras HYATT ist eine der phylogenetisch und taxionomisch umstrittensten Gattungen überhaupt und gab erst jüngst Anlaß zu diesbezüglichen Untersuchungen (SCHINDEWOLF, 1953). Die Meinungen haben sich dahingehend entwickelt, *Strenoceras* entweder als Abkömmling der Spiroceratidae und mit diesen als Spiroceratacea zu den Lytoceratina zu rechnen (ARKELL, 1950, S. 359; BASSE, 1952, S. 607) oder aber sie den „echten" Perisphincten einzugliedern, wobei von ihnen die Ableitung der Spiroceratidae für nicht unmöglich gehalten wird, die Parkinsonien im übrigen aber bei den Stephanoceraten belassen werden (SCHINDEWOLF, 1953). In beiden Fällen wird also *Strenoceras* von den (restlichen) Parkinsoniidae durch taxionomische Grenzen von Superfamilien- und höherem Rang geschieden.

Strenoceras besitzt in seiner Skulptur bis etwa 15 mm ∅ und in seinem ebenfalls euplanulaten Septenbau so große Ähnlichkeit mit den Leptosphinctinae, so besonders mit *Infragarantiana*, daß seine Ableitung von dieser Subfamilie keine Schwierigkeiten macht. Dafür sprechen außerdem sein plötzliches Erscheinen an der Basis des Ober-Bajocien und die starken Homöomorphien des bereits durch BENTZ (1928, S. 198) als „Vermittler" zwischen *Strenoceras* und *Garantiana* erkannten jetzigen Genus *Pseudogarantiana*. — Die von ROLLIER (1922, Taf. 2) angenommene und von BENTZ (1924, S. 137) vermutete Deszendenz von *Tmetoceras* ist damit hinfällig.

Strenoceras gehört daher ebenfalls zu den Parkinsoniidae und ist mit *Garantiana* mindestens so gut verwandt wie diese mit *Parkinsonia*.

Bigotites NICOLESCO (i. S. BENTZ', 1924, S. 175 ff.) geht noch in der oberen *subfurcatus*-Zone aus *Infraparkinsonia* hervor und entfaltet sich in der *garantiana*-Zone. Die Ontogenie entspricht anfangs ganz der von *Infraparkinsonia*, erst in mittleren Stadien wird der Parkinsonien-Habitus recht unterschiedlich perisphinctenhaft überprägt. Der Septenbau ist aschizolat bis aschizodiskulat (Abb. 14).

In der gemeinsamen Zugehörigkeit zu den Perisphintaceae wird der perisphinctoide Habitus von *Bigotites* als taxionomisch genügend berücksichtigt angesehen und das Genus wegen seiner Homöomorphien mit *Infraparkinsonia* und *Parkinsonia* als Subfamilie Bigotitinae ebenfalls zu den Parkinsoniidae gestellt. — Die Abgrenzung von *Bigotites* gegen im Alter ähnliche (konvergente) „echte" Perisphincten muß anhand der jugendlichen und mittleren ontogenetischen Stadien in vielen Fällen noch erfolgen.

Eine von WETZEL (1936, S. 537) für möglich gehaltene Zweistämmigkeit von *Bigotites* in Gestalt einer teilweisen Ableitung („normannische Formen" NICOLESCO's, 1916, Taf. 6, Fig. 3—9) von *Garantiana* muß für sehr unwahrscheinlich gelten.

a) Subfamilia **Parkinsoniinae** (S. BUCKMAN, 1920).
Ohne Einschnürungen.

1. *Parkinsonia* BAYLE, 1878 [Typus *P. parkinsoni* (SOW.)].
2. *Garantiana* HYATT, 1900 [Typus *G. garantiana* (ORB.)].
   Subgenera: *Orthogarantiana* und *Subgarantiana* BENTZ, 1928.
3. *Pseudogarantiana* BENTZ, 1928 [Typus *P. dichotoma* (BENTZ)].
4. *Strenoceras* HYATT, 1900 [Typus *S. bajocense* (DEFR.)].
   Subgenus: *Epistrenoceras* BENTZ, 1928.

b) Subfamilia **Bigotitinae n. subfam.**

Mit Einschnürungen.
Bigotites NICOLESCO, 1918 [Typus *B. haugi* (NICOL.)].
(Incl. *Bigotella*, *Vermisphinctes*, *Prorsisphinctes*, *Spathia* (?), *Stomphosphinctes*?.)

III. Familia **Spiroceratidae** Hyatt, 1900.

Über die bisherige Taxionomie und phylogenetische Einordnung der vom Juvenilstadium an völlig abgerollten[6] Formen des Dogger umfassende Familie wurde schon in Verbindung mit *Strenoceras* kurz berichtet.

Den angeblich ältesten Spiroceratiden machte Quenstedt (1886/87, S. 599, Taf. 70, Fig. 45) in einem einzigen Bruchstück bekannt, das aus dem „Lias δ" stammen soll. Verdächtig ist, daß er dieses entgegen seiner sonstigen Gewohnheit mit ähnlichen Formen des Ober-Bajocien zusammen beschreibt und abbildet. Die angebliche Fundschicht erbrachte trotz großen Fossilreichtums und großangelegter Schürfe (Frentzen) kein weiteres Exemplar irgendeiner aufgerollten Form. Das Alter dieses einen Bruchstückes muß daher zumindest als keineswegs gesichert gelten, zumal Quenstedt solche Irrtümer durch Erwerb aus unzuverlässiger Hand bekanntermaßen mehrfach unterlaufen sind. — Dieses Stück ist Typus und einziges Bruchstück des Genus *Arcuceras* Potonie, 1929. — Die Aufstellung einer eigenen Familie „Arcuceratidae" Arkell, 1950, erscheint aber keineswegs gerechtfertigt.

Der von H. Thalmann (1923, S. XXII) aus dem Unter-Bajoceen der Schweiz beschriebene „*Helicoceras alpinum* n. sp." wurde bereits von Potonié (1929, S. 217) als nicht zu den „ammonitischen Nebenformen" gehörend erkannt. Es handelt sich möglicherweise um einen *Tmetoceras* mit aberranter Wohnkammer. Solche sich im Alter frei auswindende Formen sind besonders bei Arietitinae und Aegoceratinae bekannt (mündl. Mitt. K. Hoffmann).

Die ältesten Spiroceratidae sind also aus der *subfurcatum*-Zone nachgewiesen. Damit fällt zugleich die Vermutung Arkell's (1950, S. 359), *Strenoceras* könnte ein eingerollter Spiroceratid sein. Dieser Gedanke wäre ohnedies abwägig, da die Spiroceratiden schließlich aus normalen Formen hervorgegangen sind, eine völlige Entwicklungsumkehr aber für unwahrscheinlich gelten muß.

---

[6] Die von Schindewolf (1934, S. 271 und 1951, S. 29, Abb. 17) bei *Spiroceras* nachgewiesene normale Einrollung des 1. Umganges (Embryonalstadium) wurde von Spath (1933, S. 427) bestritten. Nach ihm soll die Embryonalkammer kugelig sein und den 1. Umgang nicht berühren. An Potonie's Material scheint das Embryonalstadium niemals erhalten gewesen zu sein, denn er beschreibt ebenfalls offene Anfangsstadien (1929, S. 226, 230).

Die geradezu verblüffende Ähnlichkeit der Skulptur von *Spiroceras*, *Apsorroceras* einerseits und *Strenoceras* andererseits ist bekannt und wurde bereits des öfteren zur phylogenetischen Verknüpfung verwandt. Gegen eine solche wurde bislang die stark abweichende Lobenlinie ins Feld geführt und als übergeordnetes Merkmal angesehen.

Betrachtet man die Lobenlinie als Verwachsungslinie des Septums und dieses wiederum unter statischen Gesichtspunkten, so zeigt sich, daß die juvenile Umgestaltung des Spiroceraten- (spirulaten) Septums von dem normalen des Larvalstadiums (1. Umgang + Embryonalkammer), des dem Strenoceraten- (euplanulaten) Septum gleicht, keine Schwierigkeiten macht, daß es vielmehr auf diese Weise umgestaltet werden muß, um die Abrollung zu ermöglichen. Die Spiroceratidae stützen die Röhre radial über Kreuz ab. Dieser Typus ist der theoretisch günstigste bei völliger Abrollung. Hierbei müssen der sonst so kleine U_{II}-Lobus ebensogroß wie E und I, L und U_{III} aber reduziert werden (Beil. 1). Aus den vorzüglichen Wiedergaben SCHINDEWOLF's (1951, Abb. 17 und Taf. 1, Fig. 5—7) geht diese Entwicklung deutlich hervor.

Die Spiroceratidae sind als *Strenoceras*-Abkömmlinge in die nächste Verwandtschaft der Parkinsoniidae und damit ebenfalls zu den Perisphinctaceae zu stellen. Damit entfällt zugleich die Superfamilie Spiroceratacea ARKELL, 1950. Ihre Stellung unter Lytoceratina ist ebenso völlig irreführend wie eine solche von *Strenoceras* (SCHINDEWOLF, 1953, S. 123).

Die Evolution erfolgt von *Apsorroceras* HYATT über *Spiroceras* QU. (Syn. *Patoceras*) nach *Parapatoceras* S. BUCKMAN, mit dem der Stamm anscheinend im Unter-Oxford erlischt.

IV. Familia **Morphoceratidae** HYATT, 1900.

a) Subfamilia **Oecoptychiinae n. subfam.**

Die Genera *Oecoptychoceras* S. BUCKMAN aus dem Ober-Bajocien, *Sphaeroptychius* LISSAJOUS aus dem Bathonien und *Oecoptychius* NEUMAYR aus dem Callovien gehören allem Anschein nach einem gemeinsamen Stamm an, der möglicherweise in *Christola* ROLLIER des Oxford fortsetzt. *Oecoptychius* besitzt eine eigene

eubulliplanulate Septenbauweise, die gemäß der hohen Lage des juvenilen und adulten U_{III}Lobus im Gegensatz zu *Morphoceras* (SCHINDEWOLF, 1953, S. 125) wahrscheinlich orthochron herausgebildet wird (Taf. 1., Tübingen, Geol. Inst.). Dieser Septentypus kann nur von dem euplanulaten Typus und die Subfamilie daher weder von den Otoitidae noch von den Stephanoceratidae, sondern anscheinend ebenso wie die Morphoceratinae (ARKELL, 1950, S. 362) nur von den Leptosphintinae (oder deren Vorläufern) abgeleitet werden.

Damit ist die monophyletische Ableitung der Perisphinctaceae aus dem Leptosphinctinae-Stamm, entgegen vielen zweifelnden Stimmen, im Sinne ARKELL's (1950, S. 362) sehr wahrscheinlich gemacht, obwohl der Umfang der Superfamilie besonders auf Kosten der Stephanoceraten immer mehr zugenommen hat. Als Anzestralen der Leptosphinctinae kommen wie bei den Stephanoceraten ebenfalls die Harpoceratacea des Unter-Bajocien in Betracht.

C) Angeführtes Schrifttum

ALTHOFF, W.: Übersicht über die Gliederung der mesozoischen Schichten bei Bielefeld. — Ber. naturforsch. Ver. Bielefeld, **5**, S. 1—20, Bielefeld, 1928.

ARKELL, W. J.: Monograph of the English Bathonian ammonites. — Paleontogr. Soc., London 1950. [Bath.].

A classification of Jurassic ammonites. — J. Paleontol., **24**, 3, 354 bis 364, Menasha 1950.

A middle Bathonian fauna from Schwandorf, northern Bavaria. — Schweizer. palaeontol. Abh., **69**, 1—18, Taf. 1—3, Basel 1951.

ARKELL, W. J. & PLAYFORD, P. E.: The Bajocian ammonites of Western Australia. — Phil. Trans. roy. Soc. London, B, **651**, Vol. 237, 547 bis 605, Taf. 27—39, London 1954.

BASSE, E.: Ammonoidea s. str. — In: PIVETEAU, Traité de Paléontologie, **2**, 581—588, Paris (Masson) 1952.

BAYLE, E. & ZEILLER, R.: Explication de la carte géologique de la France, **4**, Atlas, 176 Taf., Paris (Impr. nat.) 1887. — [In: DUFRÉNOY & BEAUMONT: Carte géologique de la France.]

BENTZ, A.: Die Garantianen-Schichten von Norddeutschland mit besonderer Berücksichtigung des Brauneisenoolithhorizontes von Harzburg. — Jb. preuß. geol. L.-A., **45**, 113—193, Taf. 4—9, Berlin 1924.

Über Strenoceraten und Garantianen, insbesondere aus dem mittleren Dogger von Bielefeld. — Jb. preuß. geol. L.-A., **49**, 138—206, Taf. 14—19, Berlin 1928.

BOEHM, G.: Die Südküsten der Sula-Inseln Taliabu und Mangoli. — 4.: Unteres Callovien. — Palaeontographica, Suppl. 4, 3, 1912. — [1912 a].
— Unteres Callovien und Coronatenschichten zwischen Maccluer Golf und Geelvink Bai. — Nova Guinea, **6**, Geol. 1, Leiden 1912. — [1912 b]
BRINKMANN, R.: Monographie der Gattung Kosmoceras. — Abh. Ges. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., N. F., **13**, 4, Göttingen 1929.
BUCKMAN, S. S.: (Yorkshire) Type Ammonites. London 1913—1925. [T. A.].
DONNOVAN, D. T.: The Jurassic and Cretaceous stratigraphy and palaeontology of Traill ø, east Greenland. — Medd. Gronland, **111**, 4, 1—150, Taf. 1—25, Kopenhagen 1953.
DOUVILLÉ, R.: Études sur les Cardiocératidés de Dives, Villers-sur-Mer et quelques autres gisements. — Mém. Soc. géol. France, **19**, 45, Paris 1912.
IMLAY, R. W.: Correlations of the jurassic formations of North America, exclusive of Canada. — Bull. geol. Soc. America, **63**, 953—992, New York 1952.
Callovian (Jurassic) ammonites from the United States and Alaska. — Geol. Surv. prof. paper, **249**, 1—108, Taf. 1—55, Washington 1953.
JAWORSKI, E.: Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie des Lias, Doggers, Tithons und der Unterkreide in den Kordilleren im Süden der Provinz Mendoza (Argentinien). — 1.: Lias und Dogger. — Geol. Rdsch., **17** a (Festschr.), 373—427, Taf. 11—13, Berlin 1926.
KRUIZINGA, P.: Ammonieten en eenige andere Fossielen uit de Jurassische Afzettigen der Soela Eilanden. — [In: BROUWER, Geolog. Onderzoek. in den Oostelijken Oost-Indischen Archipel.] — Jb. Mijnewesen Ned. O.-Indien, **54**, Verh., 1, Ged. 1925.
MASCKE, E.: Die Stephanoceras-Verwandten in den Coronatenschichten von Nordwestdeutschland, 38 S., Göttingen 1907.
MCLEARN, F. H.: Some Canadian Jurassic faunas. — Trans. roy. Soc. Canada, (3), **21**, Sect. 4, 61—73, Taf. 1, Ottawa 1927.
Contributions to the stratigraphy and paleontology of Skidegate Inlet, Queen Charlotte Islands, B. C. — Canada, Dep. Mines, Nat. Mus., Bull., **54**, 1—38, Taf. 1—16, Ottawa 1929.
MUNIER-CHALMAS, M.: Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme sexual chez les ammonites, — Bull. Soc. géol. France, S. CLXXI, Paris 1892.
NICOLESCO, C.: Sur un niveau genre de Périsphinctidés (Bigotella) de l'Oolithe Ferrugineuse de Bayeux (Calvados). — Bull. Soc. géol. France, 4. Ser., **16**, 153—179, Taf. 4, Paris 1916.
PFAFF, E.: Über Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehung zur Suturlinie. — Jber. niedersächs. geol. Ver., **4**, 208—222, Hannover 1911.
POMPECKJ, J. F.: Die Juraablagerungen zwischen Regensburg und Regenstauf. — Geognost. Jh., **14**, München 1901.
— Zur Rassenpersistenz der Ammoniten. — Jber. niedersächs. geol. Ver., **3**, Hannover 1910.

POTONIÉ, R.: Die ammonitischen Nebenformen des Dogger (*Apsorroceras, Spiroceras, Parapatoceras*). — Jb. preuß. geol. L.-A., L, Berlin 1929.

QUENSTEDT, F. A.: Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. — 2. Brauner Jura, Stuttgart 1886—1887.

REHBINDER, B.: Argiles Mediojurassiques a minerai de fer le long du côte sud-quest des hauteurs entre Cracovie et Wieluń. — Mém. Com. géol., N. S., **74**, 1912.

ROLLIER, L.: Phylogénie des Ammonoides. — Ecl. geol. Helvetiae, **18**, 3, 358—360, Taf. 20—22, Basel 1922.

ROMAN, F.: Les ammonites jurassiques et crétacées. — Essai de genera. 554 S., 53 Taf., Paris (Masson) 1938.

SCHINDEWOLF, O. H.: Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Neoammonoidea WDKD. — Zbl. Mineral. etc. 1923, 337—350 u. 359—370, Stuttgart 1923.

— Entwurf einer Systematik der Perisphincten. — Neues Jb. Mineral. etc., B.-B., **52**, B, 309—343, Stuttgart 1925.

— Zur Systematik der Perisphincten. — Neues Jb. Mineral. etc., B.-B., 55, B, 497—517, Stuttgart 1926.

— Zur Stammesgeschichte der Cephalopoden. — Jb. preuß. geol. L.-A., **55**, 258—283, Taf. 19—22, Berlin 1934.

— Zur Morphogenie und Terminologie der Ammoneen-Lobenlinie. Paläontol. Z., **25**, 11—34, Taf. 1, Stuttgart 1951.

— Über Strenoceras und andere Dogger-Ammoniten. — Neues Jb. Geol. Paläontol., Mh., 1953, 119—130, Stuttgart, 1953.

SCHMIDTILL, E. & KRUMBECK, L.: Über die Parkinsonien-Schichten Nordbayerns mit besonderer Berücksichtigung der Parkinsonien-Schichten Nordwestdeutschlands. — Jb. preuß. geol. L.-A., **51**, 819—894, Taf. 82—91, Berlin 1931.

SIEGFRIED, P.: Die Heersumer Schichten im Hildesheimer Jura-Zug. Geol. Jb., **67**, 273—360, 10 Texttaf., Hannover 1952.

SPATH, L. F.: Revision of the Jurassic cephalopod fauna of Kachh (Cutch). — Palaeont. Indica, N. S., **9**, 2, Calcutta 1927—1933. — [Kachh].

— The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovian deposits of Jameson Land (east Greenland). — Medd. Grønland, **87**, 7, 1—158, Taf. 1—26, Kopenhagen 1932.

— The evolution of the Cephalopoda. — Biol. Rev., 418—462, Cambridge 1933.

— On Jurassic ammonites from western Australia. — J. roy. Soc. W. Australia, **25**, Perth 1939.

THALMANN, H.: *Helicoceras opalinum* nov. sp. aus dem Aalénien des Pletschbaches bei Mürren (Berner Oberland). — Mitt. Naturf. Ges. Bern, S.-B. 1923, S. XXII—XXIV, Bern 1923.

WANDERER, K.: Die Jura-Ablagerungen am Westrande des Bayrischen Waldes zwischen Regenstauf und Bodenwöhrerbucht. — Neues Jb. Mineral. etc., B.-B., **21**, Stuttgart 1906.

WEDEKIND, R.: Über Lobus, Suturallobus und Inzision. — Zbl. Mineral. etc., **8**, 185—195, Stuttgart 1916.

WETZEL, W.: Über einige stammesgeschichtlich interessante Ammonitenarten des obersten Bajocien. — Neues Jb. Mineral. usw., B.-B., 75, B, 527—542, Stuttgart 1936.

— Die Bielefelder Garantianen, Geschichte einer Ammonitengattung. — Geol. Jb., **68**, 547—586, Taf. 11—14, Hannover 1954.

WHITEHOUSE, F. W.: Some Jurassic fossils from Western Australia. — J. roy. Soc. W. Australia, **11**, 1—13, Perth 1924.

WESTERMANN, G.: Monographie der Otoitidae (Ammonoidea); *Otoites*, *Trilobiticeras*, *Itinsaites*, *Epalxites*, *Germanites*, *Maseckeites (Pseudotoites*, *Polyplectites) Normannites*. — Geol. Jb., Beih. 15, 364 S., 33 Taf., 149 Abb., 5 Tab., Hannover 1954.

— Biostratigraphische Untersuchungen im Jura südlich der Sierra de la Demanda (Nord-Spanien). — Geol. Jb., **70**, 515—534, Abb. 1—3. Hannover 1955.

D) Register der Genera und Subgenera (incl. Synonyma)

Amoeboceras 264
Anakosmokeras 265
Apsorroceras 273
Arcticoceras 263, **264**
Arctocephalites 261, **262**, 263
Arcuceras 272

Berbericeras 259, **263**
Bigotella 271
Bigotites 247, 268, **271**
Bikosmokeras 265
Bomburites 259, **260**
Bourkelamberticeras 264
Buckmaniceras 262
Bullatimorphites 259, **260**

Cadoceras 263, **264**
Cadomites 252, **253**
Cardioceras 264
Catasigaloceras 266
Caumontisphinctes 266, 267, **268**
Chamoussetia 264
Chondroceras 249, 255, **256/57**, 259—61
Christolia 273
Cranocephalites **262**, 263

Defonticeras 255, **257**, 262
Dhosaites 262
Docidoceras 247, 249, 255, **256**
Dolikephalites 262

Eboraciceras 263, **264**
Emileia 249, 250, 255, **256**
Emileites 256
Epalxites 249, **251**
Epimayaites 262
Epistrenoceras 271
Ermoceras 265
Erycites **247**, 255
Erymnoceras 264

Frogdenites 249, 255, **256**

Galilaeanus 266
Galiaeiceras 266
Galilaeites 266
Garantiana 240, 246, 265, 268—70, **271**
Germanites **251**, 269
Germanoides 251
Gerzenites
Gibbistephanus 248
Glyphosphinctes 268
Goliathiceras 264
Gowericeras 266
Grossouvria 269
Gulielmia 266
Gulielmites 266

Hammatoceras 247
Helicoceras 272
Hoplikosmokeras 265

Infragarantiana 240, 267, **268**, 269—70
Infraparkinsonia 240, 246, 266—67, **268**, 269, 271
Indocephalites 262
Itinsaites 249, **251**

Kallistephanus 248
Kamptocephalites 262
Kepplerites 265, **266**
Kheraiceras 259, **260**
Korytoceras 264
Kosmoceras 265
Kreterostephanus 248
Krumbeckia 259, **263**
Kuklokosmokeras 265
Kumatostephanus 247, **248**

Labyrinthoceras 250, 255, **256**
Lamberticeras 264
Leptosphinctes 240, 267, **268**
Lilloetia 262
Lobokosmokeras 265
Longaeviceras 263, **264**
Lycetticeras 259, **262**

Madarites 259
Macrocephalites **262**, 263
Masckeites **251**, 252
Mayaites 262
Mollistephanus 248
Morphoceras 274
Morrisiceras 259, **262**, 263
Morrisites 262

Normannites 249, **250**

Oecoptychius 240, **273**
Oecoptychoceras 273
Oecostephanus 248
Orthogarantiana 269, **271**
Otoites 249, **254**

Pachyceras 264
Paracadoceras 264
Parallites 250
Parapatoceras 273
Parkinsonia 243, 246—47, 265—66, 268—69, **271**
Patoceras 273
Pavlowiceras 264
Phanerosphinctes 268
Pionoceras 262
Platystomites 251
Pleurocephalites 262
Pleurophorites 259
Polyplectites 252, **253**
Polystephanus 253
Praebigotites 240, 266—67, **268**
Praeleptosphinctes 268
Praeparkinsonia 270, **271**
Praetulites 255, **257**, 259
Prionodoceras 264
Procerites 267—68
Prograyceras 262
Prorsiceras 264
Prorsisphinctes 271
Pseudobigotella 267, **268**
Pseudocadoceras 264
Pseudogarantiana 270, **271**
Pseudoperisphinctes 268—69
Pseudotoites 249, 255, **257**

Quenstedtoceras 263, **264**

Rhytostephanus 248
Rugiferites 259

Saxitoniceras 255, **257**
Schwandorfia 259, **263**
Scolecostephanus 248
Seymourites 266
Sigaloceras 266
Skirroceras 247, **248**, 255
Sphaeroceras 250, 253, **256**, 259 bis 261
Sphaeromorphites 259
Sphaeroptychius 273
Spathia 271
Spinikosmokeras 266

Spiroceras **265**, 273
Stegeostephanus 253
Stemmatoceras 247, **248**, 249
Stenocadoceras 264
Stephanoceras 248
Stepheoceras 248
Stomphosphinctes 271
Strenoceras 240, 246, 265, 267—68, 270, **271**, 272—73
Subgarantiana 269, **271**

Teloceras **248**, 249, 256
Tmetoceras, 270, 273
Toricelliceras 266
Toricellites 266
Tornquistes 264
Trilobiticeras 249, **254**
Tulites 255, **259**
Tulophorites 259

Vermisphinctes 271
Vertebriceras 264
Vertumniceras 264

Weissermeliceras 264

Xenocephalites 262

Yakounites 266
Yakounoceras 266

Zemistephanus 266
Zugokosmokeras 266

Bei der Schriftleitung eingegangen am 5. Juli 1955.