

Die Evolution der ältesten Ammonoidea

(Lieferung I)

Von

H. K. Erben, Bonn

Mit Tafel 7—10 sowie 15 Abbildungen und 1 Tabelle im Text und auf 8 Beilagen

Inhaltsverzeichnis

Lieferung I	Seite
Zusammenfassung	108
Vorwort und Dank	109
I. Die Herkunft der ältesten Ammonoidea	111
Ia. Diskussion einiger unzutreffender Vorstellungen	114
Ia1) Ventraler Siphonallobus und ventromarginaler Siphon	115
Ia2) Ventralsinus des Mündungsrandes	116
Ia3) Protoconch der eingerollten Nautiloideen	116
Ia4) Protoconch der primitiven Goniatiten	117
Ia5) Protoconch der „asellati spiruliformes“	117
Ia6) Einrollungs- und Ausrollungstendenz der Ectocochleaten	119
Ia7) Die Altersfolge	120
Ib. Diskussion der Ableitung von eingerollten Nautiloideen	120
Ic. Die Ableitung von den Bactritidae	122
Ic1) Zeugnis durch Homologien im Bauplan	122
Ic2) Zeugnis aus der Ontogenie	123
Ic3) Zeugnis durch vermittelnde Zwischenformen	123
Ic4) Zeugnis durch eine progressive Reihe	124
Ic5) Zeugnis durch Iterationen und regressive Tendenzen	124
Ic6) Stratigraphische Kontrolle	125
II. Die Evolution der primitiven Ammonoidea	126
IIa. Die Hauptreihe	127
IIb. Die Seitenzweige	137
IIb1) Der <i>Pseudobactrites</i> -Zweig	138
IIb2) Der <i>Kokenia</i> -Zweig	139
IIb3) Der <i>Cyrtobactrites</i> -Zweig	139
IIb4) Der <i>Anetoceras</i> -Zweig	141
IIb5) Der <i>Mimosphinctes</i> -Zweig	143
IIb6) Der <i>Talenticeras</i> -Zweig	145
IIb7) Der <i>Teicherticeras</i> -Zweig	146
IIb8) Der <i>Convoluticeras</i> -Zweig	148
IIb9) Der <i>Gyroceratites</i> -Zweig	151
IIb10) Der <i>Mimagoniatites</i> -Zweig	155
IIb11) Der <i>Palaeogoniattites</i> -Zweig	156
IIb12) Der <i>Agoniatites-Paraphyllites</i> -Zweig	157
IIb13) Der <i>Parentites-Angurites</i> -Zweig	157
IIc. Zusammenfassende Sicht	159

32899

III. Zur Frage des Vorkommens freier Larvalstadien bei ectocochleaten Cephalopoden	161
IIIa. Frühontogenetische Entwicklung der Ammonoidea	161
IIIb. Frühontogenetische Entwicklung der Bactritina	170
IIIc. Frühontogenetische Entwicklung der Nautiloidea	173
IIId. Zusammenfassende Übersicht.	178
IIIe. Frühontogenetische Entwicklung der Hauptreihe	180
IV. Die Entwicklung der Anwachsstreifen bei den fortgeschrittenen Goniatiten	187
V. Zur taxonomischen Gliederung der ältesten und älteren Ammonoidea	191
Schriftenverzeichnis	204

Lieferung II

VI. Deskriptiver Teil

Anetoceras (Erbenoceras) sp. A

Anetoceras (Erbenoceras) sp. B

Anetoceras (Erbenoceras) sp. C

Anetoceras (Erbenoceras) sp. D

Teicherticeras desideratum (TEICHERT)

Teicherticeras „solitarium (BARRANDE)⁴⁴

Teicherticeras (?) n. sp. B

Convoluticeras coskumi n. sp.

Convoluticeras buluti n. sp.

Convoluticeras discordans n. sp.

Mimosphinctes sp. A

Talenticeras talenti n. g. et sp.

Abstract: The theories of the origin of coiled ammonoids are discussed by examining former statements in favour or against a derivation from coiled nautiloids (SPATH) or from bactritids (SCHINDEWOLF), respectively. Results of additional studies indicate an ancestorship of the Bactritidae. Evidence is represented by homologies of morphological elements of the shell, by the similarity of the early ontogenetical development, by a progressive evolutionary succession of species and genera connecting primitive goniatites with the Bactritidae, and by iterative as well as regressive tendencies indicating relationship.

The evolution of early Ammonoidea (including the Bactritidae) is studied. The main evolutionary succession leading from bactritids to coiled ammonoids seems to be: *Bactrites* — *Lobobactrites* — early *Cyrtobactrites* — *Anetoceras hunsrueckianum* — *A. aff. hunsrueckianum* — *A. (Erbenoceras) sp. A*. — *Teicherticeras* (?) n. sp. B — (?early *Convoluticeras*) — *zorgensis*-group of *Mimagoniatis* — *obesus*-group of *Mimagoniatis* — *Anarcestes* — *Anarcestidae* without umbilical opening — other groups of Ammonoidea.

In this succession some of the most outstanding features are a.o. the increase in involubility of the shell, in complexity of the suture, and in complication of the growth lines. Almost from each of the a.-m. members originate separate branches in which identical evolutionary trends may become manifested independently from the main succession. In late phylogenetic stages of some of these separate branches has been observed a regressive tendency to secondary uncoiling, to a secondary simplification of the growth lines, etc.

Further studies were made on the problem of tetrabranchiate cephalopode ontogenies. Morphological changes in early ontogenetic stages of nautiloids, bactritids and coiled ammonoids are interpreted as related to changes in the morphology of soft parts as well as to changes in life habits and environment. Under these circumstances the assumption is justified that in the early ontogeny of coiled ammonoids and extremely

advanced Bacritidae a free larval stage was developed. In primitive goniatites, generally in bacritids, and in some related orthoconic nautiloids morphological evidence indicating the same, is less pronounced but in many cases still noticeable. In other nautiloids the assumption is justified, that they had no free larval stages but that young individuals upon leaving the egg were rather similar to animals of adult stages.

In the last chapter new species and a new genus of primitive ammonoids are described.

Vorwort und Dank

Im Rahmen von Untersuchungen, die sich mit den innerhalb der primitiven Ammonoidea bestehenden phylogenetischen Zusammenhängen befassen, habe ich mich kürzlich (1962) mit der stammesgeschichtlichen Bedeutung des *Aneioceras*-Zweiges näher beschäftigt. Die hier vorgelegte Arbeit setzt sich nun mit den weiteren Vertretern der Mimosphinctidae, den Mimoceratidae und einigen Agoniatitidae, aber auch mit den Bacritidae auseinander, und bemüht sich somit um einen Gesamt-Überblick über die Evolution der ursprünglichsten Ammonoideen. Wie jede Rekonstruktion phylogenetischer Zusammenhänge ist auch das Ergebnis dieser Studie letzten Endes und zu einem großen Teil hypothetisch. Vielleicht ist daher mit der Kritik solcher Fachkollegen zu rechnen, die paläontologische Forschung auf die Analyse und Deskription beschränkt sehen möchten und die als Agnostiker einen Verzicht auf das Fahnden nach den Zusammenhängen befürworten. Ihnen sei entgegengehalten, daß diesem Versuch einer Synthese jahrelange Untersuchungen analytischer Art vorausgegangen sind und daß sich jede der hier vorgebrachten phylogenetischen Deutungen streng an den morphologischen Befund hält. Daß die Gefahr eines Irrtums bei einer Studie dieser Art weitaus größer ist als bei einer Veröffentlichung, die sich mit den Ergebnissen morphologischer Routine-Untersuchungen begnügt, liegt wohl auf der Hand. Aber schließlich kann Irrtümer nur derjenige vermeiden, der alles offenläßt und nichts aussagt. Willkommener wird jedenfalls die fruchtbare Kritik derjenigen sein, die aufgrund weiterer und neuer Erkenntnisse und Befunde zu einer Vervollständigung oder selbst zu einer Modifikation des hier entwickelten Bildes beizutragen vermögen. Ist doch — wenn sich auch die generellen Züge in der Evolution der ältesten Ammonoidea jetzt schon abzuzeichnen beginnen — durchaus damit zu rechnen, daß zukünftige weitere Funde unsere Kenntnis vervollständigen und das Bild abrunden werden.

Die Erfahrung hat gezeigt, daß zur Klärung phylogenetischer Zusammenhänge insbesondere die Kenntnis der frühontogenetischen Entwicklungsabläufe beizutragen vermag. Daher habe ich bereits eingeleitete Untersuchungen über die frühontogenetische Entwicklung der Bacritiden und Ammonoideen (1962b, c) weitergeführt. Die Ergebnisse werden mit den bei den Nautiloideen bereits bekannten Tatsachen hier in Kap. III zusam-

mengefaßt. Sie stellen einen wesentlichen Teil der Grundlagen dar, auf welchen die in Kap. II entwickelten Vorstellungen von der Phylogenie der ältesten Ammonoidea basieren.

In der hier vorgelegten Schrift bildet eine Besprechung der taxionomischen Gliederung das letzte Kapitel (V) und erscheint somit der Erörterung der phylogenetischen Zusammenhänge (Kap. II) nachgeordnet. Dies könnte den Eindruck erwecken, daß hier die Systematik von phylogenetischen Erwägungen ausgeht. Daher sei an dieser Stelle ausdrücklich betont, daß dies nicht der Fall ist. Das in Kap. V dargestellte System fußt auf den morphologischen Befunden, die in den Veröffentlichungen O. H. SCHINDEWOLFS (insbes. 1933), des Verf. (1953, 1960, 1960a), W. N. SHIMANSKIJS (insbes. 1954 und 1962), J. KULLMANNS (1960), B. I. BOGOSLOVSKIJS (1961, 1962, 1963), M. R. HOUSES (1962 und im Druck) sowie einiger weiterer Autoren, sodann aber auch in Liefg. II dieser Arbeit enthalten sind. Wenn der taxionomische Abschnitt den die Phylogenie und Ontogenie behandelnden Kapiteln räumlich nachgeordnet wurde, so geschah dies lediglich, weil die ersteren das eigentliche Anliegen dieser Publikation bilden. Das Kap. V stellt gewissermaßen einen Anhang dar, der unnötig gewesen wäre, wenn in den letzten Jahren nicht taxionomische Erwägungen vorgebracht worden wären, die den bei den primitiven Ammonoidea gegebenen Spezialisationskreuzungen nicht bzw. nicht ausreichend Rechnung getragen haben und somit geeignet sind, Verwirrung hervorzurufen.

Das Manuskript der hier vorgelegten Liefg. I war bereits Anfang 1962 weitgehend fertiggestellt. Dennoch kann es erst jetzt, mit beträchtlicher Verzögerung, in Druck gegeben werden. Dieser Umstand ist darauf zurückzuführen, daß neue, mir in Afghanistan erwachsene Verpflichtungen während eines ganzen Jahres den letzten Abschluß des Manuskripts nicht zuließen. Weitere Verzögerungen ergaben sich, als neue, von M. R. HOUSE und von B. I. BOGOSLOVSKIJ veröffentlichte Funde eine nachträgliche Berücksichtigung erforderten.

Allen, die meine Untersuchungen unterstützt haben, sei an dieser Stelle herzlicher Dank gesagt. Dies gilt in besonderem Maße für Dr. J. A. TALENT (Melbourne), der mir in wahrhaft selbstloser Weise eigenes Material von *Teichertieras* und *Talenticeras* n. g. zur Verfügung gestellt hat, dessen Veröffentlichung er ursprünglich selbst geplant hatte. Herrn Dr. M. R. HOUSE (jetzt Oxford) habe ich für das Vertrauen zu danken, mit dem er mir noch unpublizierte eigene Ergebnisse zugänglich gemacht hat, sowie für sein Einverständnis damit, daß ich hier auf sie Bezug nehme. Mein Dank gilt ferner dem Forscher-Ehepaar Prof. MALIK SAYAR und Doz. ÇAZIBE SAYAR (Istanbul), die meine Geländeuntersuchungen in der Türkei unterstützt haben, sowie den türkischen Geologie-Studenten ALI BULUT und NIHAAT COŞKUN, die mir bei Begehungen und paläontologischen Aufsammlungen an der Marmara-Küste behilflich waren. Gedankt sei ferner Doz. F. PRANTL (Praha) für bereitwilligst zur Verfügung gestelltes Material, Prof. K. J. MÜLLER (West-Berlin) und Prof. A. SEILACHER (Göttingen) für das Überlassen von Exemplaren aus dem Hunsrückschiefer, sowie Dr. J. KULLMANN (Tübingen) für das Ausleihen seiner spanischen Fundstücke.

Besonderer Dank sei der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Bad Godesberg) gesagt, die meine Untersuchungen im Rahmen des Schwerpunkt-Programmes „Neue Systematik“ gefördert hat und die erforderlichen Mittel für zwei Reisen nach der Türkei gewährt hatte. Ein Teil des hierbei aufgesammelten Materials wird in der Liefg. II (= Kap. VI) beschrieben. Ein weiterer, in meinem Auftrag von cand. geol. W. HAAS (Bonn) gesammelt, kann einer später nachfolgenden Veröffentlichung vorbehalten bleiben.

Die hier abgebildeten oder zumindest erwähnten Exemplare befinden sich in den Sammlungen der folgenden Institutionen:

AngRo	Sammlung E. Roger, Angers (M.-et-L.)
GPIBo	Geol.-Paläont. Institut, Universität Bonn
GPICc	Geol.-Paläont. Institut, Bergakad. Clausthal-Zellerfeld
GPIGö	Geol.-Paläont. Institut, Universität Göttingen
GPI Tü	Geol.-Paläont. Institut, Universität Tübingen
GSV	Geological Survey of Victoria (Australien)
MHNAng	Musee d'Histoire Naturelle, Angers (M.-et-L.)
NMP	Národní Museum, Praha (ČSR)

Die bei GPIBo-Exemplaren zitierten Zahlen stellen die Katalog-Nummern dar, unter welchen die betreffenden Stücke in der Bonner Typen-Sammlung hinterlegt sind. Die Ziffern gelten hierbei nur in Verbindung mit dem jeweiligen Autorennamen.

(Anmerkung zum nachfolgenden Text:

Wie C. TEICHERT dargelegt hat, stellen die „Nautiloidea“ keine natürliche, einheitliche Tetrabranchiaten-Gruppe dar. Wenn in dieser Arbeit der Name „Nautiloidea“ dennoch verwendet wird, so geschieht dies ausschließlich seiner Kürze und Handlichkeit wegen. Gemeint ist die Gemeinschaft aller derjenigen Ectocochleaten, die nicht den Bactritina oder Ammonoidea angehören.)

I. Die Herkunft der ältesten Ammonoidea

Das Problem der Herkunft der ältesten eingerollten Ammonoidea stand schon zu einer Zeit im Brennpunkt des Interesses, zu der die Kenntnis der ältesten Goniatiten noch äußerst lückenhaft war. Eine gründlichere, auf moderner Betrachtungsweise fußende systematische Untersuchung der ältesten Gattungen setzte allerdings erst vor drei Jahrzehnten ein (O. H. SCHINDEWOLF 1932, 1933, 1935; W. EICHENBERG 1930, 1931). Aus diesem Grunde sollen hier alle diejenigen Theorien unberücksichtigt bleiben, die vor 1930 vorgebracht worden sind. Nach diesem Zeitpunkt haben sich vornehmlich O. H. SCHINDEWOLF (1932, 1933, 1939), L. F. SPATH (1933, 1936) und J. C. A. BÖHMERS (1936) sowie in jüngerer Zeit W. E. RUTZENGEW (1957, 1960) und H. K. ERBEN (1962) mit der Frage der Abstammung der Ammonoidea befaßt.

O. H. SCHINDEWOLF leitete die eingerollten Ammonoidea von den Bactriten ab, wobei er betonte, daß den Bactriten und Goniatiten wesentliche morphologische Züge gemeinsam sind: die Merkmalskombination von ventralem Siphonallobus (Externlobus) und ventromarginaler Position

des Siphos¹ und die kugelig-eiförmige Gestalt des Protoconchs. Ferner verwies er auf die Existenz einer Gattungsreihe, die von den Bacriten zu den Goniatiten führt:

Bacrites — *Lobobacrites* — ? *Anetoceras* — *Gyroceratites* — *Mimagoniatites* — *Anarcestes* — *Werneroceras* — übrige Goniatiten.

Zugleich wies SCHINDEWOLF nach, daß in dieser Reihe eine progressive Entwicklung in folgenden Tendenzen erfolgt: Zunehmende Krümmung bis Einrollung des Protoconchs; — Zunehmende Reduktion der Nabellücke; — Zunehmende Einrollung des Gehäuses (gegenseitiges Berühren der Windungen bis Umfassen der Windungen); — Zunehmende Gliederung der Lobenlinie.

Eine andere Auffassung vertrat L. F. SPATH, der sich vor allem gegen SCHINDEWOLFS hohe Bewertung der „inneren“ Merkmale (1936: 158) sowie der Frühstadien wendete („... resemblance in the adults should often count more than similarity of the early stages.“ — 1936: 171). Die wesentlichsten Einwände SPATH's lassen sich wie folgt zusammenfassen:

a) Die ventromarginale Position des Siphos und das Vorhandensein eines Ventrallobus sollen auch bei den Nautiloidea vorkommen und daher nicht auf die Bacriten und Ammonoidea² beschränkt sein. Die Lage des Siphos ist auch bei Ammonoideen nicht unveränderlich.

b) Die Form des Protoconchs soll insofern nicht maßgeblich sein, als kugelige Protoconche auch bei eingerollten Nautiloideen (z. T. *Tarphyceras seeleyi*) und napfförmige nicht nur bei den meisten Nautiloideen, sondern auch bei primitiven Ammonoideen (*Agoniatites* und *Anarcestes*) vorkommen.

c) Die von SCHINDEWOLF angeführte Gattungsreihe und vor allem die in ihr wirksame Tendenz einer progressiven Einrollung des Gehäuses akzeptiert SPATH nicht, denn „... no series from straight to coiled are known but only such as go in the reverse direction, in Nautiloidea as well as in Ammonoidea“ (1933: 420; 1936: 162).

[Demzufolge deutet SPATH *Bacrites* als einen „orthoceratid with marginal siphuncle“ (1933: 446, 450, 459; — 1936: 166), *Lobobacrites* als einen entrollten Deszendenten der Goniatiten (1933: 420, 446, 460) und *Anetoceras* als einen in Ausrollung begriffenen Nautiliden (1936: 168).]

¹ Im Falle der Ammonoidea wäre es richtiger, in weniger verbindlicher Weise von „Siphonallobus“ und „marginalem Siphos“ zu sprechen und das Wort „ventral“ zu vermeiden, da Siphonallobus und Siphos bei einer Ammonoideengruppe, den Clymenien, bekanntlich dorsal liegen. In der Tat hat SCHINDEWOLF die weniger verbindliche Ausdrucksweise gewählt. Da jedoch der bei den Clymenien bestehende Zustand sekundär und abgeleitet ist, da die Clymenien für das hier behandelte Problem der Herkunft der Ammonoidea nicht unmittelbar von Bedeutung sind, und da Siphonallobus und Siphos bei allen übrigen Ammonoidea, insbesondere auch bei den frühen Goniatiten streng ventral liegen, sei es hier und im Folgenden aus Gründen der Übersichtlichkeit und Kürze gestattet, etwas generalisierend von „ventralem Siphonallobus“ und „ventromarginalem Siphos“ zu sprechen.

² Vgl. Fußnote 1.

d) Gegen die SCHINDEWOLFSche Ableitung macht SPATH geltend, das Erscheinen der ältesten Goniatiten erfolge vor dem der Bactriten.

Aus den beiden Publikationen von 1933 und 1936 geht hervor, daß SPATH die Ammonoidea wie folgt ableitet:

Eingerollte Nautiliden (vom Typus des *Tarphyceras*, *Barrandeoceras*, *Palaeonautilus*) — *Anarcestes* cf. *simulans* (EICHENBERG, non BARRANDE) — — convolute Goniatiten und weitere Ammonoidea.

Daneben rechnet er mit einem unbedeutenden, blind endenden Nebenzweig, der von *Anarcestes* cf. *simulans* über *Gyroceratites* zu *Lobobactrites* führt und somit Ausrollungstendenzen folgt.

Zugunsten seiner Ableitung der Ammonoidea von den nautiloiden Tarphyceratida oder Barrandeoceratida führt SPATH an:

- a) daß die letzteren Protoconche besitzen, die denjenigen der Ammonoidea ähneln,
- b) daß ihre gelegentliche convolute Einrollung der der Ammonoidea entspricht,
- c) daß ihr gelegentlich auftretender Laterallobus Beziehungen zu den Goniatiten deutlich mache,
- d) daß der Ventralsinus („hyponomic sinus“) des Mündungsrandes und der Anwachsstreifen der Ammonoidea ein Merkmal sei, „that clearly points to derivation from nautiloids“.

Einen gewissen Kompromiß zwischen den beiden im Vorstehenden dargestellten Auffassungen stellt die Ansicht von J. C. A. BÖHMERS dar, der ebenso wie SPATH eine Abstammung der Ammonoidea von convoluten Nautiloideen annimmt, wobei auch er *Anarcestes* für den primitivsten Goniatiten hält. Andererseits nähert er sich SCHINDEWOLF, indem er eine phyletische Verbindung „Orthoceraten“ — Bactriten — *Gyroceratites* (und damit das Bestehen einer Einrollungstendenz) akzeptiert. Doch soll diese Verbindung entgegen SCHINDEWOLF lediglich einen blind endenden und unbedeutenden Nebenzweig darstellen.

Im Zusammenhang mit dem in Rede stehenden Problem führt BÖHMERS ferner aus:

- a) daß entgegen SPATH und durchaus im Sinne SCHINDEWOLFS den inneren Merkmalen (Sipho und Lobenlinie) große Bedeutung zukommt,
- b) daß — wie SPATH bereits betont hatte — die Protoconche früher Ammonoideen (*Agoniatites*, *Anarcestes*) nicht kugelig bzw. eiförmig seien, sondern Anklänge an die Napfform vieler Nautiloideen-Protoconche aufweisen,
- c) daß der Protoconch der „asellati spiruliformes“ (*Gyroceratites*!) grundsätzlich verschieden von dem der „asellati ammonitiformes“

(übrige frühe Goniatiten) sei und daß zwischen beiden Protoconch-Typen keine Übergänge bestehen. Andererseits sei eine Übereinstimmung der Protoconche bei den „Orthoceratiden“, den Bactriten und *Gyroceratites* unverkennbar.

In jüngerer Zeit hat sodann W. E. RUZHENCEW die Ableitung der Ammonoidea von den Bactriten, wie sie von SCHINDEWOLF dargestellt worden war, im Grundsätzlichen akzeptiert, ohne allerdings neue Argumente beizubringen³. Ein wenig später hoben W. E. RUZHENCEW & W. N. SHIMANSKIJ sodann hervor, Bactriten und Ammonoidea hätten Larvalstadien hervorgebracht, ganz im Gegensatz zu den Nautiloidea, welchen ein Larvalstadium fehle (1954).

In zwei Veröffentlichungen (ERBEN 1962a; b) habe auch ich mich für eine Herkunft der eingerollten Ammonoidea von den Bactriten ausgesprochen, wobei ich zwar einige Ergänzungen in der von SCHINDEWOLF beschriebenen Hauptreihe vornahm, Einzelbelege jedoch der hiermit vorgelegten Publikation vorbehielt. Meine bei der Untersuchung bisher wenig oder nicht bekannter Bactritidae und primitiver Goniatiten gewonnenen Ergebnisse führen zu dem Schluß, daß der Ursprung der Ammonoidea in der folgenden Hauptreihe gegeben ist:

Orthocone longicone „Nautiloidea“ mit kugelig-eiförmigem Protoconch (Michelinoceratida?) — *Bactrites* — *Lobobactrites* — *Cyrtobactrites* sp. primit. — *Anetoceras hunsrueckianum* — *A.* aff. *hunsrueckianum* — *A.* (*Erbenceras*) sp. *A* — *Teichertoceras* (?) n. sp. *B* — (? *Convoluticeras* sp. primit.) — *zorgensis*-Gruppe von *Mimagoniatites* — *obesus*-Gruppe von *Mimagoniatites* — *Anarcestes* — Anarcestidae ohne Nabellücke — übrige Ammonoidea.

Der Einzelnachweis für diese Ableitung wird in den Kapiteln Ib—Ic erbracht werden. Es wird jedoch zuvor notwendig sein, einige mißverständliche bzw. in klarer Weise sogar unrichtige Ansichten und Darstellungen von L. F. SPATH und J. C. A. BÖHMERS zu korrigieren und damit die weitere Diskussion von unnötigem Ballast zu befreien.

Ia. Diskussion einiger unzutreffender Vorstellungen

In den Veröffentlichungen von L. F. SPATH (1933, 1936) und J. C. A. BÖHMERS (1936), die auf die Abstammung der Ammonoidea bzw. auch auf die zwischen Ammonoidea, Bactritina und Nautiloidea bestehenden Beziehungen eingehen, werden verschiedentlich Angaben gemacht und Ansichten vorgebracht, die sich bei näherer Prüfung als unzutreffend erweisen. Dies liegt ohne Zweifel daran, daß beide Autoren zwar vorzügliche Kenner der jüngeren (postkarbonischen) Ammonoideen waren, die ältesten (unterbis mitteldevonischen) Formen jedoch eigenen Untersuchungen nicht oder

³ Mit seiner Systematik der ältesten Goniatiten wird man sich allerdings nicht in allen Punkten einverstanden erklären können (vgl. S. 193).

zumindest nicht in ausreichender Weise unterzogen. In anderen Fällen bestehen ausgesprochene Mißverständnisse.

Eine ganze Anzahl dieser Mißverständnisse und Irrtümer ist bereits von O. H. SCHINDEWOLF (1932, 1933, 1935, 1939) richtiggestellt worden. Die sich aus diesen Berichtigungen ergebenden Konsequenzen sind jedoch nicht immer berücksichtigt worden, d. h., daß mehrere der zu nennenden Fehlurteile anderenorts noch bis in die jüngste Zeit hinein Eingang in Lehr- und Handbücher gefunden haben oder heute noch als angebliche Möglichkeiten zur Diskussion gestellt werden. — Die folgenden Auffassungen wären hier zu besprechen und (z. T. erneut) klarzustellen.

Ia 1) Ventraler Siphonallobus und ventromarginaler Siphon

Wie S. 112 erwähnt, verweist SPATH darauf, daß ventraler Siphonallobus und ventromarginale Lage des Siphon⁴ auch bei den Nautiloideen vorkomme. Beide Merkmale seien somit nicht auf die Ammonoidea und Bacriten beschränkt. Dagegen hat SCHINDEWOLF in Beantwortung dieses Einwandes (1939) betont, daß das gemeinsame Auftreten beider Merkmale gemeint ist. Wenn auch jedes dieser Merkmale vereinzelt für sich bei den Nautiloideen auftauchen könne, so sei doch die Kombination beider tatsächlich fast völlig auf die Ammonoidea⁵ und Bacritina beschränkt.

Neuerdings hat nun ERBEN darauf verwiesen (im Druck — A), daß es fünf Nautiloideen-Gattungen gibt, bei welchen dieses Merkmalskombinat ausnahmsweise gleichfalls auftritt. Endosiphonale Bildungen und die Form bzw. Weite des Siphon sowie die Gestalt der Siphonalduten beweisen dabei, daß es sich nicht etwa um Vertreter der Bacritida handelt. Diese Formen bringen die genannte Merkmalskombination somit im Zuge von Homoeomorphien hervor. Wesentlich ist jedoch: Das genannte Merkmalskombinat kommt bei den Nautiloideen bis auf diese seltenen Ausnahmen nicht vor.

Ferner zeigte ERBEN (1960: 18, 44), daß die bewußte Merkmalskombination bei Bacriten gelegentlich fehlen kann. Der Siphon kann hier aus seiner ventromarginalen Position ein wenig nach innen verlagert werden und es kann geschehen, daß der Ventrallobus zu einem Ventralattel wird. Dieser Zustand wird jedoch nur in Ausnahmefällen und vor allem in Altersstadien hervorgebracht, wobei es sich um ein regressives Verhalten handelt, das als „gerontische Rückbildung“ bezeichnet werden muß (1960: 18).

Abschließend und zusammenfassend muß vermerkt werden, daß die beiden oben angeführten Fälle Ausnahmen darstellen und daß — abgesehen von ihnen — die Merkmalskombination „ventraler Siphonallobus + ventromarginaler Siphon“ tatsächlich für die Bacriten und frühen Ammonoideen typisch, für die Nautiloideen jedoch völlig untypisch ist.

⁴ Vgl. Fußnote 1.

⁵ Vgl. Fußnote 1.

Ia 2) Ventralsinus des Mündungsrandes

Der Ventralsinus („hyponomic sinus“, Trichterbucht) des Mündungsrandes und der Anwachsstreifen soll SPATH zufolge für eine Ableitung der Ammonoidea von den Nautiloideen sprechen (vgl. S. 113).

Bei dieser Behauptung geht SPATH von der Annahme aus, daß der primitivste Vertreter der Ammonoidea die Gattung *Anarcestes* sei. Der Ventralsinus dieser Gattung ist nun besonders tief und aufgrund seiner subparallel gestellten Schenkel verhältnismäßig schmal. Bei den von SPATH als Ammonoideen-Vorläufer gewerteten Nautiloideen fehlt dagegen der Ventralsinus entweder völlig oder er ist nur schwach entwickelt, seicht und breit. Direkte Übergänge zwischen diesen beiden Ausbildungen sind nicht bekannt. Betrachtet man nun ausschließlich den Ventralsinus und läßt man die übrigen Merkmale unberücksichtigt, so erscheint die von SPATH befürwortete Ableitung zwar grundsätzlich möglich, aber vom Morphologischen her keineswegs besonders gestützt.

Es läßt sich jedoch nachweisen, daß *Anarcestes* keinesfalls der primitivste Goniatit ist. Die wirklich ursprünglichen Goniatiten sind vielmehr die Mimosphinctidae — und für sie ist ein noch recht unentwickelter breiter und seichter Ventralsinus typisch. Ein solcher Sinus tritt aber nicht nur (gelegentlich) bei den Nautiloideen, sondern in der Regel auch bei den Bactriten auf.

Im Gegensatz zu der Äußerung SPATHS ergibt sich somit, daß die Form des Ventralsinus (für sich allein betrachtet) eine Klärung des Problems der phylogenetischen Herkunft der Ammonoidea nicht ermöglicht.

Ia 3) Protoconch der eingerollten Nautiloideen

L. F. SPATH betonte, daß “. . . neither the form of the protoconch . . . can be used as an argument against associating the earliest goniatites with their nautilid contemporaries or forerunners” (1933: 445). Er meint, die Protoconche der von ihm als Ammonoideen-Vorläufer gedeuteten eingerollten Nautiliden seien denjenigen der primitiven Ammonoideen ähnlich. Diese Ähnlichkeit soll einmal darin bestehen, daß die betr. nautiloiden Protoconche weniger napfförmig sind als bei Nautiloideen üblich ist, und zum andern darin, daß die Protoconche der ältesten Goniatiten (bei SPATH: z. B. *Agoniatites*) beinahe noch napfförmig bzw. weniger kugelig sind als bei Ammonoideen üblich ist.

Wie aus SCHINDEWOLFS Stellungnahmen und Abbildungen (1933; 1935) hervorgeht und wie sich auch aus den Darstellungen nachfolgender Autoren (z. B. SWEET 1959; STUMBUR 1959 usw.) ergibt, besitzen nun die eingerollten Nautiloidea, insbesondere die Tarphyceratida, Barrandeoceratida usw., ausgesprochen napfförmige Anfangskammern. Ihr Protoconch ist in seinem oralen Abschnitt am breitesten und somit an dieser Stelle nicht verengt (keine „1. Wachstums-Veränderung“). Im Gegensatz zu der Angabe von

SPATH sind diese Protoconche grundsätzlich verschieden von denen der Ammonoidea. Dies spricht sehr eindringlich gegen die Annahme einer phylogenetischen Verknüpfung.

Ia 4) Protoconch der primitiven Goniatiten

Wie dem vorigen Abschnitt zu entnehmen ist, vertrat SPATH die Ansicht, der Protoconch der ursprünglichsten Goniatiten sei der Napfform der typisch nautiloiden Anfangskammern genähert. Diese Auffassung hat sich später BÖHMERS zu eigen gemacht, der für *Agoniatites* und *Anarcestes* Anfangskammern angibt, welche einen Anklang an die Napfform des Protoconchs der eingerollten Nautiloideen zeigen.

Diese Angaben sind völlig unzutreffend und die bei beiden Autoren gebrachten Abbildungen (SPATH 1933: Abb. 2f; BÖHMERS 1936: Abb. 57, 58) dürften — wie bereits SCHINDEWOLF 1939 hervorhebt — von Schliften stammen, die im Bereich des Protoconchs nicht genügend zentriert angelegt worden sind. In allen Präparaten — vor allem Freipräparaten — des Gehäuseanfangs von *Agoniatites* und *Anarcestes* habe ich beobachten können, daß die oralwärts gelegene Öffnung des Protoconchs schmaler ist als sein apicalwärts gelegener größter Durchmesser, d. h., daß die Mündung verengt („1. Wachstums-Änderung“) und der Protoconch daher \pm kugelig, auf keinen Fall aber napfförmig oder angenähert napfförmig ist.

Im übrigen muß darauf verwiesen werden, daß *Agoniatites* und *Anarcestes* entgegen der Annahme von SPATH und BÖHMERS weder die primitivsten noch die ältesten Goniatiten-Gattungen sind (*Agoniatites*: ab Unterem Mitteldevon; *Anarcestes* ab Ober-Emsium). Für die Beurteilung der Abstammung der Ammonoidea sind die in ihren Frühwindungen gegebenen Verhältnisse also nicht unmittelbar von Belang.

Ia 5) Protoconch der „asellati spiruliformes“

J. C. A. BÖHMERS vertrat die Ansicht (vgl. S. 113), daß zwar eine Entwicklungsreihe in der Folge „Orthoceraten“ — Bacriten — *Gyroceratites* besteht, daß sie aber für die Evolution der Ammonoidea wenig bedeutet und daß sie eine blind endende, von der zu den Ammonoidea führenden Hauptreihe unabhängige Seitenlinie bilde.

Den Typus des Protoconchs, der bei diesen Formen ausgebildet ist, hatte BRANCO als den der „asellati spiruliformes“ bezeichnet. BÖHMERS wiederholte nun BRANCOS Auffassung, derzufolge zwischen diesem Typus der „spiruliformes“ und dem der „asellati ammonitiformes“ (restliche primitive Ammonoidea) keinerlei Beziehungen bestehen sollten. Sie bildet bei BÖHMERS das einzige Argument für die oben genannte phylogenetische Interpretation: „Es ist also nicht möglich, die querelliptische spiralgerollte Anfangskammer eines Goniatiten oder asellaten Ammoniten von der langelliptischen eiförmigen Anfangskammer eines asellaten spiruliformen Ce-

phalopoden abzuleiten, wozu nach BRANCO die Gyroceratiten und *Mimoceras compressus* gehören. Betrachten wir aber die Unterschiede zwischen den Anfangskammern der silurischen Nautiloideen und der unterdevonischen asellaten Goniatiten mittels Medianschnitten näher, so fallen diese Schwierigkeiten der Ableitung fort. — Die ältesten Ammonoidea, die Devongoniatiten *Anarcestes* und *Agoniatites* . . . haben keine kugelförmige, sondern näpfchenförmige Anfangskammern“ (BÖHMERS 1936: 97).

Daß die letztere Angabe unrichtig ist, wurde bereits S. 117 betont. Sie ist es in zweifacher Hinsicht: erstens sind *Anarcestes* und *Agoniatites* keineswegs die ältesten Ammonoideen — und zweitens sind ihre Protoconche durchaus nicht näpfchenförmig, sondern kugelig (1. Wachstums-Änderung!) mit noch recht schwacher Quer-Verbreiterung (vgl. auch O. H. SCHINDEWOLF 1939: 58).

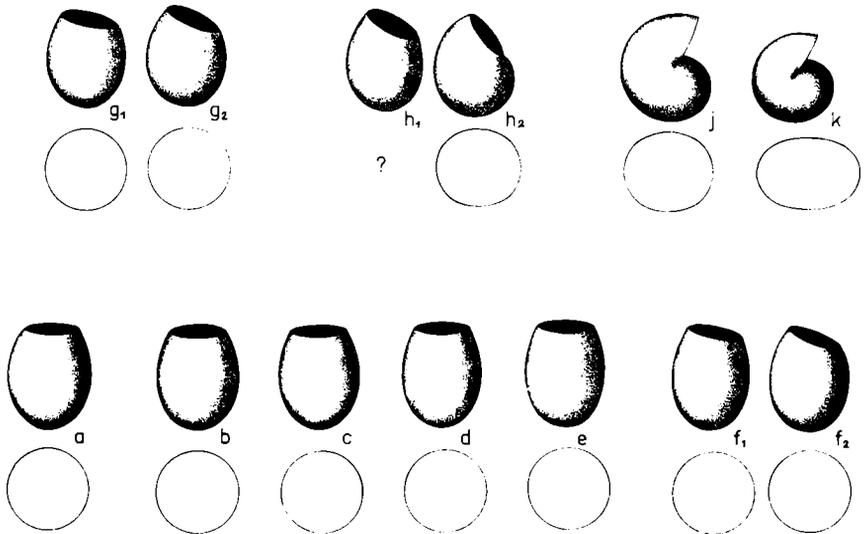


Abb. 1. Veränderungen des Protoconchs in der Evolution der Hauptreihe. (Unter jeder Lateral-Ansicht der jeweilige Querschnitt. Alle Darstellungen schwach schematisiert. Größen einander angeglichen. Anwachsstreifen und Proseptum nicht berücksichtigt.) a = Michelinoceratida der Hauptreihe — b = *Bactrites*- und *Lobobactrites*-Arten der Hauptreihe — c = *Anetoceras*- und *Erbenceras*-Arten der Hauptreihe (forme elliptique) — d = *Teicherticeras* (Beispiel: *T. lissovi* BOGOSLOVSKIJ) (forme elliptique) — e = ursprüngliche Arten von *Convoluticeras* (Beispiel: *C. erbeni* BOGOSLOVSKIJ). Forme elliptique — f = Beispiel für einen iterativen Zweig: *C. lardeuxi* ERBEN, f_1 = elliptique, f_2 = circulaire — g = *Mimagoniatites* (Beispiel: *M. zorgensis* A. ROEMER), g_1 = elliptique, g_2 = circulaire — h = *Anarcestes* (allgemein), h_1 = elliptique, h_2 = circulaire — j = *Werneroceras* und weitere paläozoische Ammonoidea. Durchwegs circulaire — k = Mesozoische Ammonoidea. Durchwegs circulaire.

Aber auch der erste, sich auf BRANCO berufende Teil dieser Aussage ist völlig irreführend. Dem Verf. haben sehr zahlreiche Protoconche aus dem Bereich der „asellati spiruliformes“ und dem der „asellati ammonitiformes“ zur Untersuchung vorgelegen, u. zw. nicht nur im Schriff, sondern weit besser noch: als völlig freipräparierte, von allen ihren Seiten der Beobachtung zugängliche Gebilde. Es ergab sich, daß die beiden Typen miteinander durch ganz allmähliche Übergänge verknüpft sind (vgl. Abb. 1)⁶ und daß sich der „spiruliformes-Typ“ im Laufe der Stammesentwicklung in der S. 114 genannten Hauptreihe langsam zu dem „ammonitiformes-Typ“ umgestaltet.

[Was den vorderen Abschluß („asellat“, „latisellat“, „angustisellat“) betrifft, so sei mit allem Nachdruck darauf verwiesen, daß der Abschluß des Protoconchs entgegen einer weitverbreiteten irrigen Ansicht nicht durch das erste Septum (Prosutur) gegeben ist! Die Bildung des Protoconchs wird vielmehr durch die 1. Wachstums-Änderung („Einschnürung“ — vgl. hierüber ERBEN 1962) abgeschlossen. Das erste Septum (Proseptum) aber wird beträchtlich später, nämlich offenbar zur Zeit der Bildung der 2. Wachstums-Veränderung eingebaut. Nicht der Vorderrand des Protoconchs ist „asellat“ oder „latisellat“ usw., sondern das später gebildete Proseptum, das von ihm völlig unabhängig ist.]

Ia6) Einrollungs- und Ausrollungs-Tendenz der Ectocochleaten

SPATH hat mit Nachdruck die Auffassung vertreten, sowohl bei Nautiloideen als auch bei Ammonoideen herrsche ausschließlich die Ausrollungs-Tendenz (vgl. S. 112). SCHINDEWOLFS Gattungsreihe und die ihr eigene progressive Einrollung seien daher nicht akzeptabel.

Für die Nautiloideen hat jedoch R. H. FLOWER (1955) gezeigt, daß Ausrollungs- und auch Einrollungs-Tendenz nebeneinander bestehen. Bei den Ammonoidea kommen Ausrollungs-Tendenzen zwar gelegentlich vor (*Palaeogoniatites*: vgl. ERBEN 1960; *Talenticeras* und *Teicherticeras*: vgl. S. 145 und 148; — ammonitische und ceratitische „Nebenreihen“). Die Zeitpunkte des Auftretens der verschiedenen Rollungsgrade bei den ältesten Ammonoidea zeigen jedoch in klarer Weise, daß die Entwicklung von lose zu enger gerollten Gehäusen führte:

primär gyrocone Formen: ausschließlich im Oberen Siegenium
 primär advolute Formen: ab Oberem Siegenium
 advolut bis konvolute Formen: ab Oberem Siegenium
 voll konvolute Formen: ab Oberem Emsium

Entgegen SPATHS Aussage lassen sich somit sowohl bei Nautiloideen als auch bei Ammonoideen neben gelegentlichen Ausrollungs-Tendenzen weiter verbreitete Einrollungs-Tendenzen durchaus nachweisen.

⁶ Die Protoconche von *Convoluticeras*, *Mimagoniatites* und *Anarcestes* nehmen eine ausgesprochene Zwischenstellung ein: sie sind nicht mehr völlig „spiruliform“, aber auch noch nicht vollständig „ammonitiform“.

Daß *Lobobactrites* kein ausgerollter Deszendent von *Gyroceratites* sein kann, haben SCHINDEWOLF 1935: 271, 1939: 62 und ERBEN 1960: 32—33 dargelegt und im einzelnen begründet. — Daß *Anetoceras* kein Nautilide (S. 112), sondern ein sicherer Vertreter der Ammonoidea ist, wies SCHINDEWOLF (1939) aufgrund der Lobenlinie und der Lage des Siphos, ERBEN (1960) aufgrund des Protoconchs nach.

I a 7) Die Altersfolge

Gegen eine Ableitung der Ammonoidea von den Bactriten machte SPATH geltend, daß die letzteren stratigraphisch jünger seien. Inzwischen hat sich jedoch herausgestellt (ERBEN 1960; ferner im Druck A), daß *Bactrites* bereits im Silur Marokkos auftritt (H. & G. TERMIER 1950). Die Gattung ist somit nicht jünger, sondern stratigraphisch älter als die frühesten Ammonoidea, denn die ältesten z. Z. bekannten Vorkommen der Goniatiten gehören dem Oberen Siegenium an (Hunsrückschiefer). — [Nebenbei: Alle Angaben über das silurische Vorkommen von Goniatiten haben sich als unbegründet erwiesen, die stratigraphischen Einstufungen der betreffenden Fundschichten als unzutreffend: F. FRECH (Karnische Alpen: Mitteldevon und Oberdevon); A. DENCKMANN (Kellerwald: Unterdevon); J. PENEAU (Massif Armoricain: Givetium oder Frasnium)].

I b. Diskussion der Ableitung von eingerollten Nautiloideen

Die Theorie einer Ableitung der Ammonoidea von eingerollten Nautiloideen — etwa von den Tarphyoceratida oder Barrandeoceratida — stammt, wie bereits erwähnt, von L. F. SPATH (1933, 1936) und J. C. A. BÖHMERS (1936). Sie wurde von O. H. SCHINDEWOLF (1935, 1939) in klarer Weise widerlegt. Wenn sie trotzdem, wie z. B. im Band L des Treatise Inv. Paleont., gelegentlich als mögliche Lösung des Problems immer noch zitiert wird, so bleibt dies unverständlich. Zugleich aber ergibt sich daraus die Notwendigkeit, die Unmöglichkeit einer derartigen Ableitung erneut hervorzuheben.

Zugunsten ihrer Theorie einer Herkunft von den eingerollten Nautiloideen führen SPATH und BÖHMERS die S. 112 und S. 113 zusammengestellten Argumente an. Diese seien im Nachfolgenden zusammenfassend diskutiert, wobei es notwendig sein wird, zahlreiche der von SCHINDEWOLF erhobenen Einwände und Widerlegungen zu wiederholen.

a) Entgegen den vorgebrachten Behauptungen sind die Protoconche der betr. eingerollten Nautiloideen von denjenigen der ältesten Ammonoideen völlig und grundsätzlich verschieden (SCHINDEWOLF). Dies gilt nicht nur für die zur Zeit von SPATH und BÖHMERS als älteste aufgefaßten Gattungen, sondern auch für die von mir in den letzten Jahren aufgefundenen tatsächlich primitivsten Ammonoideen. Die behauptete Ähnlichkeit besteht nicht (vgl. Kap. I a 3, I a 4).

[Innerhalb der Nautiloideen sind Anfangskammern, die denjenigen der primitiven Ammonoidea tatsächlich ähneln (1. Wachstums-Änderung), nur bei gewissen orthoconen longiconen Gattungen bekannt, die jedoch aus anderen Gründen als unmittelbare Ammonoideen-Vorläufer nicht in Frage kommen.]

b) Die von SPATH in Betracht gezogene convolute Einrollung mancher eingerollten Nautiloideen (z. B. *Barrandeoceras*) stellt einen weit höheren Spezialisationsgrad dar, als er den wirklich primitivsten Goniatiten (z. B. *Anetoceras*) zukommt. Dieser Umstand spricht nicht für, sondern gegen eine Ableitung der Goniatiten von eingerollten Nautiloideen.

c) Aus der Form des Ventralsinus der Ammonoidea lassen sich keinerlei Argumente für oder gegen eine Ableitung von eingerollten Nautiloideen ableiten (vgl. Kap. I a 2).

d) Es ist richtig, daß der bei eingerollten Nautiloideen (etwa *Barrandeoceras*) gelegentlich vorhandene Laterallobus dem der Ammonoidea in Form und Position entspricht. Andererseits gilt dies in gleicher Weise auch vom Laterallobus der Gattung *Lobobactrites*. Auch dieses Merkmal erlaubt keinen eindeutigen Schluß auf die phylogenetische Herkunft.

e) Die für die Ammonoidea typische Merkmalskombination „echter ventraler Siphonallobus + ventromarginale Position des Siphon“⁷ fehlt allen eingerollten Nautiloideen. Sie fehlt auch *Barrandeoceras* (vgl. SCHINDEWOLF; vgl. auch ERBEN 1960: 7). Dies spricht gegen eine Herkunft von den eingerollten Nautiloidea.

f) Der von SPATH und BÖHMERS als ältester Goniatit gedeutete *Anarcestes* cf. *simulans* EICHENBERG non BARRANDE soll als nächster Deszendent die convolute Einrollung etwa von *Barrandeoceras* weiterführen. Diese Art stellt zwar den ältesten z. Z. bekannten Vertreter der Gattung *Anarcestes* dar. Aber weder sie noch die Gattung *Anarcestes* gehören zu den ältesten und primitivsten Goniatiten: cf. *simulans* tritt im Ober-Emsium (Lauterberger Kalk) auf, während die ersten Ammonoidea wesentlich älter (Oberes Siegenium-Hunsrückschiefer) und von der konvoluten Einrollung noch sehr weit entfernt sind.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, daß die in Punkt c) und d) angeführten Argumente auch eine andere Interpretation zulassen und somit nicht beweiskräftig sind. Daneben sprechen die in Punkt a), b), und f) hervorgehobenen Tatsachen eindeutig gegen die in Rede stehende Ableitung.

Da es somit keine Anzeichen für, wohl aber schwerwiegende Argumente gegen die Annahme einer Deszendenz der Ammonoidea von eingerollten Nautiloideen gibt, sollte diese Theorie endgültig aufgegeben werden.

⁷ Vgl. Fußnote 1.

I c. Die Ableitung von den Bactritidae

An eine Herkunft der eingerollten Ammonoidea von den Bactritidae hatten bereits A. HYATT (1883: 303—310; 1889: 1—3; 1894: 361, 413, 609) und J. P. SMITH (1914: 8) gedacht. Das Problem wurde sodann von O. H. SCHINDEWOLF (1932, 1933, 1935 usw.) näher untersucht, dessen Beobachtungen diese Hypothesen entscheidend stützten. Die wichtigsten seiner Ergebnisse sind auf S. 111 in gedrängter Kürze zusammengefaßt und wiedergegeben worden. Bei meinen eigenen Untersuchungen fand ich sie am Material stets bestätigt; lediglich einige Details der von ihm zitierten, zu den Ammonoideen führenden Gattungsreihe bedurften einer leichten Modifizierung bzw. konnten ergänzt werden.

Die wichtigsten Indizien und Beweise, die eine Abstammung der eingerollten Ammonoidea von den Bactritidae so gut wie sicher erscheinen lassen, sind von SCHINDEWOLF insbesondere in seiner Veröffentlichung von 1933 beigebracht worden. Einige zusätzliche ergaben sich aus meinen Untersuchungen. Sie alle seien in den nachfolgenden Abschnitten I c 1) bis I c 6) zusammengestellt und besprochen.

I c 1) Zeugnis durch Homologien im Bauplan

Wie hier bereits mehrfach erwähnt, stimmen die Bactritidae und die ältesten Vertreter der Ammonoidea, nämlich die primitiven Goniatiten, in mehreren Grundzügen ihres Bauplanes überein. Wie H. K. ERBEN (im Druck — A) betont hat, unterscheiden sich beide im Grundsätzlichen lediglich dadurch, daß die ersteren nie voll eingerollt und die letzteren im Primärzustand nie orthocon bzw. cyrtocon sind. Auch ist der Ventrallobus der Bactritidae in der Regel kleiner, doch handelt es sich hier um einen graduellen, keinen grundsätzlichen Unterschied.

Selbst bei den ausgerollten Nebenformen der Ammonoidea bleibt, wie SCHINDEWOLF (1933: 55) dargelegt hat, mindestens die Anfangswindung voll eingerollt. Mir vorliegende Jugendwindungen von *Parapatoceras* zeigen, daß die Ausrollung in diesen Fällen nicht vor Abschluß des Larvalstadiums einsetzt, d. h., daß das Initialgehäuse bis zur 2. Wachstums-Veränderung voll eingerollt bleibt. Ob dies die allgemeine Regel ist, wäre bei weiteren Gattungen noch zu überprüfen, doch dürfte es sich wahrscheinlich so verhalten.

Innerhalb der zahlreichen genannten Übereinstimmungen finden sich naturgemäß viele gemeinsame Merkmale, die auch bei Nautiloideen anzutreffen sind, wie z. B. die orthochoanitische Ausbildung der Siphonalduten, das Vorhandensein einer konkaven Windungszone, das Vorkommen eines Laterallobus usw. Sie sind hier von sekundärer Bedeutung. Wichtiger dagegen sind, wie SCHINDEWOLF aufgezeigt hat, zwei weitere Merkmale, die bei den Bactritidae und primitiven Goniatiten homolog sind:

- a) die Merkmals-Kombination von ventralem Siphonallobus und ventromarginalem Siphon (vgl. Fußnote 1),
- b) der kugelig-eiförmige Protoconch, d. h. zugleich: die 1. Wachstums-Veränderung (= Verengung des Protoconchs an seiner Mündung).

Was die erste Homologie betrifft, so sind diese Merkmale bereits mehrfach erwähnt worden (S. 115) und ebenso die Tatsache (S. 115), daß sie ausnahmsweise auch bei fünf Nautiloideen auftreten (*Lobendoceras*, *Cyrtendoceras*, *Ventroloboceras*, *Thylacoceras*, *Catoraphiceras* — ERBEN, im Druck — A). Bei diesen nautiloiden Gattungen zeigt jedoch die besondere Weite des Siphos, das Vorhandensein endoconischer Bildungen bzw. die Form der Siphonalduten, daß die obenerwähnte Merkmalskombination in diesen Ausnahmefällen lediglich im Zuge einer Homoeomorphie hervorgebracht wird.

Auch der kugelig-eiförmige Protoconch ist bei den Bacritidae und den primitivsten Goniatiten homolog. Zwar tritt er auch bei gewissen orthoconen Nautiloideen auf (z. B. Michelinoceratida), doch erklärt sich dies wohl daraus, daß diese die Stammformen der Bacritidae darstellen dürften.

I c 2) Zeugnis aus der Ontogenie

Vergleicht man die frühen Abschnitte der Ontogenien der verschiedenen Ectocochleaten-Gruppen miteinander, so läßt sich feststellen, daß sie bei gewissen orthoconen longiconen Nautiloideen (z. B. Michelinoceratida), bei den Bacriten und bei den ältesten Goniatiten in ihren wesentlichsten Zügen übereinstimmen. Grundsätzlich anders verläuft jedoch die frühe Ontogenese der orthoconen breviconen und insbesondere auch die der eingewickelten zumeist breviconen Nautiloideen.

Dieser Umstand läßt mit eindringlicher Deutlichkeit erkennen, daß ein phylogenetischer Zusammenhang zwischen manchen orthoconen longiconen Nautiloideen (Michelinoceratida), den Bacritina und den Ammonoidea besteht. Nähere Einzelheiten seien im Kapitel III ausgeführt.

I c 3) Zeugnis durch vermittelnde Zwischenformen

Die Bacritidae und die ältesten, primitivsten Goniatiten sind durch zwei vermittelnde Zwischenformen miteinander verknüpft. Bei diesen handelt es sich um die Gattung *Cyrtobacrites* ERBEN sowie um die Art *Anetoceras hunsrueckianum* ERBEN.

Was *Cyrtobacrites* betrifft, so sind z. Z. leider nur zwei bereits recht fortgeschrittene Arten der Gattung bekannt, die zudem in mehreren Merkmalen so stark spezialisiert sind, daß zumindest diese Arten als engere Zwischenformen nicht in Betracht kommen. Die Merkmale der Gattung aber beweisen, daß die zu den Ammonoidea führende Krümmungstendenz des Gehäuses auch den Bacritidae nicht fremd ist. Primitivere, leider noch nicht aufgefundene Arten von *Cyrtobacrites* müssen als die tatsächlich vermittelnden Glieder angesprochen werden.

Ein perfektes Bindeglied stellt sodann die Art *Anetoceras hunsrueckianum* dar. Wie ERBEN (1962a) betont hat, muß diese Art ohne Einschränkung als

primitivster Vertreter der Ammonoidea gelten: „Wäre ihr Gehäuse etwas weniger gekrümmt, nämlich cyrtocon anstatt gyrocon, so würde man sie noch den Bacritidae zuzurechnen haben, deren Gehäuse bei *Cyrtobacrites* diesen Krümmungsgrad erreichen und bei *Lobobacrites* dieselbe Form der Anwachsstreifen und der Lobenlinie hervorbringen.“ Dazu kommt als weiteres Merkmal der Umstand, daß das früheste ontogenetische Stadium orthocon ist und sich somit von einem Jugendexemplar eines Bacritidae in nichts unterscheidet.

Damit aber erscheint der Übergang von den Bacritidae zu den primitivsten Goniatiten und damit zu den Ammonoidea derart gleitend, daß ein taxonomischer Grenzschnitt zwischen beiden durchaus künstlich wirkt. Auch die diagnostische Trennung wird schwierig und beschränkt sich nun auf einen einzigen, noch nicht einmal sehr ausgeprägten Unterschied: Die Gehäuse der Bacritidae sind niemals stärker als kräftig cyrtocon gekrümmt — die der eigentlichen Ammonoidea sind dagegen (im Primärzustand) niemals weniger als gyrocon gekrümmt.

Diese enge morphologische Verknüpfung sowie das oben behandelte Auftreten von Zwischenformen läßt m. E. keine andere Deutung zu als die eines phylogenetischen Zusammenhanges.

Ic 4) Zeugnis durch eine progressive Reihe

Wie bereits einleitend erwähnt (S. 114), besteht eine von den Bacritidae zu den ältesten eingerollten Ammonoidea überleitende Reihe, die schon von O. H. SCHINDEWOLF in ihren Grundzügen erkannt und von mir ergänzt worden ist. In zahlreichen Merkmalen erfolgt hier eine progressive, zu den Ammonoidea führende Entwicklung. Diese wird ausführlicher in Kap. II a besprochen werden.

Ic 5) Zeugnis durch Iteration und regressive Tendenzen

Eine phylogenetische Verknüpfung zwischen den Bacritidae und den eingerollten Ammonoidea wird auch durch die Tatsache belegt, daß bei fortgeschrittenen Bacritidae iterativ „ammonoide“ Tendenzen und bei den eingerollten Ammonoidea regressiv „bacritide“ Tendenzen hervorgebracht werden können. Bei beiden scheint es sich um Entwicklungen zu handeln, die aus derselben Veranlagung des Erbgutes und daher aus denselben (homologen) Evolutionsmöglichkeiten herrühren.

Zu den Iterationen (nicht Homoeomorphien!) der Bacritidae gehören die folgenden Tendenzen, die im allgemeinen für die eingerollten Ammonoideen typisch sind:

- a) die metamorphosenhafte, beinahe abrupte Veränderung des Mündungsrandes und der Anwachsstreifen an der 2. Wachstums-Änderung (vgl. S. 171 und S. 164 — „Quasi-Diskordanz“ —). Sie ist typisch

ammonoid und fehlt den Bacriten in der Regel, wird aber iterativ in zwei fortgeschritteneren Linien der Bacritidae hervorgebracht: Im *Pseudobacrites*-Zweig und bei den fortgeschritteneren Arten des *Cyrtobacrites*-Zweiges (Abb. 12).

- b) Die Krümmungstendenz des Gehäuses, die — abgesehen von der Hauptreihe (*Cyrtobacrites*) — auch in einem Nebenzweig, nämlich bei *Kokenia*, zum Tragen kommt.
- c) Die „ammonoide“ bikonvexe Gliederung des Mündungsrandes und der Anwachsstreifen, in der dem Ventralsinus ventrolaterale Sättel und laterale Sinusbildungen hinzugefügt werden, dazu in einem Fall (ohne konkave Windungszone! — *Pseudobacrites*) sogar der Dorsalsinus. Ferner kann die nun nicht mehr rursiradiat, sondern rectiradiat Position des Mündungsrandes bzw. der Streifen hinzutreten (Abb. 12).

Diese Tendenzen äußern sich bei *Pseudobacrites* und bei den fortgeschritteneren Arten von *Cyrtobacrites*.

- d) Der bei Bacriten an sich nicht typische Laterallobus, der abgesehen von dem der Hauptreihe angehörenden *Lobobacrites* iterativ bei *Kokenia*, sodann aber auch bei einzelnen Gattungen der weit fortgeschrittenen Parabacritidae (in beträchtlichem phylogenetischen und stratigraphischen Abstand von den primitiven Ammonoidea!) hervorgebracht wird.

Zu den atavistischen, regressiven, den bacritiden Ausgangszustand anstrebenden Tendenzen der eingerollten Ammonoidea gehören die folgenden:

- a) sekundäre Ausrollungstendenz des Gehäuses; eine Tendenz, die nicht nur bei primitiven Ammonoideen (*Teicherticeras*?, *Talenticeras* n. g., *Palaeogoniatites*, *Convoluticeras nevadense*) auftritt, sondern sich auch noch bei fortgeschrittenen Ammonoideen einstellen kann (ceratitische „Nebenformen“, ammonitische „Nebenformen“).
- b) Rückbildung des Mündungsrandes und der Anwachsstreifen, die sekundär rursiradiat und in ihrer Gliederung vereinfacht werden können (Rückbildung von Lateralsinus, Ventrolateralsattel, Dorsalsinus): *Palaeogoniatites*-Zweig (Abb. 4).
- c) Rückbildungen in der Lobenlinie, d. h. Verlust des Lateral- und des Dorsallobus: *Palaeogoniatites*-Zweig (Abb. 5).

Ic 6) Stratigraphische Kontrolle

Von morphologischen Beziehungen und Übereinstimmungen ausgehende Schlüsse dürfen, wenn sie ihre Wahrscheinlichkeit nicht verlieren sollen, in keinem krassen Widerspruch zur stratigraphischen Altersfolge

stehen. Allzu engherzig wird man bei der Betrachtung dieser Verhältnisse allerdings nicht verfahren dürfen, da neue Funde das gewonnene Bild einer stratigraphischen Verteilung der betrachteten Formen durchaus modifizieren können.

Im vorliegenden Fall und bei dem derzeitigen Kenntnisstand kann gegen die Ableitung der eingerollten Ammonoideen von den Bacritidae ein stratigraphisch fundierter Einwand nicht aufkommen: Die Bacritidae sind entgegen den Angaben von SPATH wesentlich älter als die primitivsten Goniatiten.

Weniger einfach stellt sich die Lage bei einer Einzelbetrachtung der postulierten, zu den Ammonoideen führenden Hauptreihe dar: Die meisten der betreffenden Gattungen scheinen \pm gleichzeitig, nämlich im Oberen Siegenium, aufzutauchen. Das gilt für *Ametoceras*, *Erbenoceras*, *Teichertoceras* und die *zorgensis*-Gruppe von *Mimagoniatites*. Jünger sind die weiteren Descendenten, deren älteste bekannte Vertreter aus dem Ober-Emsium stammen: Die *obesus*-Gruppe von *Mimagoniatites* und die Gattung *Anarcestes*.

(Problematisch bleibt *Convoluticeras*, dessen älteste Art erst aus dem Unter-Emsium bekannt ist, doch mag es sein, daß die Gattung einen Seitenzweig bildet, welcher der eigentlichen Hauptreihe nicht angehört.)

Jedenfalls aber steht die stratigraphische Verteilung der Glieder der Hauptreihe in keinerlei grundsätzlichem Gegensatz zu unserer Ableitung der Ammonoideen, deren Ursprung dem oben Mitgeteilten zufolge so gut wie explosiv, jedenfalls aber in einer Phase fast plötzlicher und stürmischer Entfaltung vor sich gegangen sein muß (Abb. 6). Eine Ausnahme bildet lediglich *Cyrtobactrites*, dessen Vertreter vorderhand nur aus jüngeren Schichten, nämlich aus dem Ober-Emsium bekannt sind. In diesem Einzelfall bleibt zu hoffen, daß die älteren und primitiveren Arten bald auch im Ober-Siegenium nachgewiesen werden, dessen Hunsrückschiefer in Zukunft wohl einige Individuen dieser äußerst seltenen und wenig ansehnlichen, daher auch leicht zu übersehenden Formen liefern sollte.^{7a}

II. Die Evolution der primitiven Ammonoidea

In neuerer Zeit gelang es mir, eine Anzahl von zuvor noch unbekanntem primitiven Ammonoideen aufzufinden (ERBEN 1960 und hier). Diese neuen Formen bestätigen die von SCHINDEWOLF erkannte, von den Bacriten ausgehende Entwicklungsreihe (vgl. S. 112) in ihren grundsätzlichen Zügen. Darüber hinaus vervollständigen sie unsere Kenntnis des genannten Entwicklungsganges in zahlreichen Einzelheiten. Es ergab sich aus diesen neueren Untersuchungen, daß die zu den eingerollten Ammonoidea führende Hauptreihe wie folgt lauten muß: *Bacrites* — *Lobobactrites* — *Cyrto-*

^{7a} Nachtrag: Ein neuer Fund scheint das Auftreten der Gattung im Hunsrückschiefer zu belegen (vgl. Lief. II).

bactrites sp. primit. — *Anetoceras hunsrueckianum* — *A.* aff. *hunsrueckianum* — *A.* (*Erbenoceras*) sp. A — *Teichertoceras* (?) n. sp. B — (? *Convoluticeras*) — *zorgensis*-Gruppe von *Mimagoniatites* — *obesus*-Gruppe von *Mimagoniatites* — *Anarcestes* — Anarcestidae ohne Nabellücke — restliche Ammonoidea (vgl. ERBEN 1962a und im Druck — A). Es ergab sich ferner, daß von jedem dieser genannten Glieder der Hauptreihe Seitenzweige entspringen, die eine eigene Entwicklung aufweisen. In manchen dieser Seitenzweige bestehen Tendenzen, die denjenigen der Hauptreihe entsprechen. In anderen Fällen lassen sich regressive Züge beobachten.

IIa. Die Hauptreihe

Aus einem kürzlich von Verf. entworfenen Stammbaum der Bactritina (im Druck: A) geht hervor, daß der Konservativstamm der Bactritidae von der Stammeslinie von *Bactrites* SANDB. gebildet wird, die vom Silur bis in das Perm fort dauert.

Aus dem Silur wurde die Gattung erstmals von H. & G. TERMIER 1950: Taf. 136, Fig. 31 und Taf. 137, Fig. 27—29 abgebildet. Während die Zuordnung des erstgenannten Exemplars nicht gänzlich gesichert ist, gehört das zweite dieser Gattung ohne Einschränkung an. Eine Zuordnung zu *Lobobactrites*, wie ich sie 1960: 33 versuchte, läßt sich nicht aufrechterhalten.

Daneben ist *Lobobactrites* SCHINDEWOLF aus dem Silur noch nicht bekannt geworden. Es wäre durchaus denkbar, daß der *Lobobactrites*-Stamm erst im Oberen Siegenium aus *Bactrites* hervorgeht.

Im Rahmen der Hauptreihe (Abb. 6), die von den Bactritidae zu den eingerollten Ammonoidea führt, dürfte *Cyrtobactrites* ERBEN⁸ als Deszendenz von *Lobobactrites* (ERBEN 1960: 35) und letzter Vertreter der Bactriten folgen. Die bisher allein bekannten jüngeren (Ober-Emsium! Vgl. F. LÜTKE 1961) Arten dieser Gattung sind allerdings stark spezialisiert, was die Anwachsstreifung und Mündung betrifft. Aus diesem Grund und wegen ihres geringen Alters handelt es sich bei ihnen sicherlich nicht um Glieder der Hauptreihe, sondern um späte Vertreter eines speziellen Seitenzweiges. Wohl aber ist anzunehmen, daß die noch unbekannt, etwa im Hunsrückschiefer zu erwartenden primitiven Formen von *Cyrtobactrites* der Hauptreihe angehören, da sich im Gehäuse dieser Gattung bereits die zu den Goniatiten weisende Krümmungstendenz anbahnt.

Zwischen diesem letzten Vertreter der Bactritidae und den eigentlichen eingerollten Ammonoideen vermittelt als perfekte Zwischenform die Art *Anetoceras hunsrueckianum* ERBEN, die innerhalb der Goniatiten so primitiv ist, daß man sie noch als Bactriten ansprechen müßte, wenn ihr

⁸ In einer neueren Arbeit will R. H. FLOWER (1961) *Cyrtobactrites* mit *Kokenia* in Verbindung bringen. Dagegen sprechen die von mir (1960) aufgezeigten morphologischen Unterschiede sowie der zwischen beiden Gattungen bestehende stratigraphische Abstand.

Gehäuse um einen Grad weniger gekrümmt, nämlich cyrtocon anstatt gyrocon wäre. Bemerkenswert ist ferner, daß sich ihre frühesten ontogenetischen Stadien von denjenigen der Bactriten in keiner Weise unterscheiden. Auch sie stammt aus dem Oberen Siegenium (Hunsrückschiefer).

Während alle übrigen Arten von *Anetoceras* einen eigenen, von *A. hunsrueckianum* entspringenden und in anderer Richtung führenden Seitenzweig zusammensetzen (*Anetoceras*-Zweig; ERBEN, 1962a), scheint *A. aff. hunsrueckianum* [ERBEN: 1960: Abb. 9b (non 9a) und Abb. 10, frühe und Mittelstadien] von diesem ausgeschlossen zu sein, wie sich aus der Tatsache entnehmen läßt, daß seine Berippung im Alter nicht — wie bei allen diesen Arten — grob sigmoidal und locker gestellt ist, sondern bei einer nur geringen Verstärkung und Auflockerung *hunsrueckianum* ähnlich bleibt. Da bei dieser gleichfalls aus dem Hunsrückschiefer stammenden Form die Tendenz zu einer etwas enger gyroconen Rollung der frühen und mittleren Gehäuseteile besteht, erscheint es sehr wahrscheinlich, daß sie innerhalb der Hauptreihe zwischen *A. hunsrueckianum* und (über die Art *Erbenoceras* sp. A.) *Teicherticeras* vermittelt.

Innerhalb der Hauptreihe wird sodann die advolute Einrollung bei der Untergattung *Anetoceras* (*Erbenoceras*) BOGOSLOVSKIJ erreicht, wenigstens in den mittleren Gehäusestadien. Der Hauptreihe dürfte lediglich die im Oberen Siegenium nachgewiesene Art *A. (E.)* sp. A angehören (vgl. Abb. 8), die mit ihrem Berippungstyp sowie ihrer noch weitgehend abgestreckten und in die Krümmung noch verhältnismäßig wenig einbezogenen Endwindung an die primitiven *Anetoceras*-Arten erinnert, andererseits aber durch die advolute Einrollung ihrer mittleren Gehäusestadien bereits zu *Teicherticeras* weist.

Als nächstfolgendes Glied der Hauptreihe ist die Gattung *Teicherticeras* ERBEN zu nennen, die mir mit zwei Gehäusefragmenten verschiedener Wachstumsstadien [*T. (?)* n. sp. B] nunmehr auch aus dem Hunsrückschiefer und damit dem Oberen Siegenium vorliegt. Während auch hier die stratigraphisch jüngeren Arten einen eigenen Seitenzweig zusammensetzen, dürfte der Hauptreihe lediglich dieser älteste Vertreter der Gattung angehören.

An *Teicherticeras* schließt (hier zur Gattung erhoben) *Convoluticeras* ERBEN an, das insofern morphologisch zwischen *Teicherticeras* und *Mimagoniatites* vermittelt, als seine Anwachsstreifung und Skulptur *Teicherticeras*, seine Einrollungsverhältnisse und Lobenlinie aber *Mimagoniatites* entsprechen. Ob diese morphologische Zwischenstellung auch Ausdruck einer phylogenetischen Mittlerposition ist, muß aber noch fraglich bleiben, da der älteste Vertreter von *Mimagoniatites* schon im Oberen Siegenium auftritt, während *Convoluticeras* [allerdings mit der an sich offenbar bereits fortgeschritteneren Art *C. nevadense* (MILLER)] erst im Unter-Emsium ange troffen wurde. Sollte sich *Convoluticeras* in Zukunft auch im Oberen Siegenium nachweisen lassen, so wird man diesen ältesten Vertreter der Gattung

als vermittelndes Glied der Hauptreihe werten müssen. Im anderen Falle wäre sie als jüngerer Seitenzweig von *Teicherticeras* mit parallel zu *Mimagoniatis* verlaufender Eigenentwicklung zu deuten.

Direkt oder durch Vermittlung noch unbekannter primitiver *Convoluticeras*-Arten schließt an *Teicherticeras* die *zorgensis*-Gruppe von *Mimagoniatis* an, die mit *M. falcistria* (FUCHS) schon im Hunsrückschiefer anzutreffen ist. Die sich aus ihr entwickelnde *obesus*-Gruppe ist erheblich jünger und erst ab Ober-Emsium nachgewiesen⁹. Sie leitet zu den primitiveren, noch eine Nabellücke besitzenden *Anarcestes*-Arten (SCHINDEWOLF 1933) über, die gleichaltrig sind, und die ihrerseits die Vorfahren jener auch in der Anfangswindung voll eingerollten Anarcestiden darstellen, die vom Eifium ab bekannt und allgemein als Wurzel aller übrigen Ammonoideen-Familien anerkannt sind.

Der phylogenetische Zusammenhang innerhalb dieser Hauptreihe geht aus der Tatsache hervor, daß in dieser Reihenfolge der Formen eine kontinuierliche bzw. \pm kontinuierliche progressive Entwicklung der wichtigsten Merkmale erfolgt. Dies gilt für:

- a) den Einrollungsgrad des Gesamtgehäuses
- b) den Einrollungsgrad der Anfangswindung
- c) den Einrollungsgrad des Protoconchs
- d) den Querschnitt der Gehäuseröhre (bzw. der Windung)
- e) den Gesamtverlauf der Anwachsstreifen und der Mündung
- f) deren Gliederung
- g) die Gliederung der Lobenlinie
- h) die frühontogenetische Entwicklung.

Es mag genügen, wenn im folgenden die in der Hauptreihe bestehenden Tendenzen in etwas allgemeinerer und kürzerer Form besprochen werden.

a) Einrollungsgrad des Gesamtgehäuses (Abb. 7, 8, 11):

Wie bereits von O. H. SCHINDEWOLF erkannt, liegt bei der Herausbildung der eigentlichen Ammonoidea die Tendenz zur zunehmenden Einrollung vor. Das bei *Bactrites* und *Lobobactrites* noch orthocone Gehäuse krümmt sich cyrocon bei *Cyrtobactrites*, wird weit gyrocon bei *Anetoceras hunsrueckianum* und eng gyrocon (bis auf die noch abgestreckte Endwindung) bei *A. aff. hunsrueckianum*.

Bei *A. (Erbenoceras) sp. A* wird das Gehäuse mit Ausnahme der Endwindung advolut. Wahrscheinlich bei *Teicherticeras* (?) n. sp. B greift die Advolubilität auch auf die Endwindung über. Bei *Mimagoniatis* (und *Convoluticeras*) verbleibt das Frühstadium von $1\frac{1}{4}$ Windungen (ERBEN 1960) noch im advoluten Zustand. Anschließend an dieses Stadium wird eine konkave Windungszone hervorgebracht. Somit umfassen sich die mittleren

⁹ Einstufung des Calcaire La Grange durch ERBEN & Coautoren (1959), des Lauterberger Kalkes durch F. LÜTKE (1961) und des Schönauer Kalkes durch ERBEN (aufgrund eines Nachweises von *Palaeogoniatis lituus* — noch unveröffentlicht).

und späten Windungen und werden jetzt konvolut. Der Punkt der einsetzenden Konvolubilität verlagert sich bei den verschiedenen *Mimagoniatites*-Arten in immer frühere ontogenetische Stadien (vgl. Abb. 2, 3). Wie O. H. SCHINDEWOLF aufgezeigt hat (1933: Abb. 22—24), liegt er sodann bei den primitiveren Anarcesten in einem äußerst frühen Stadium und bei den fortgeschritteneren sogar an der Mündung des Protoconchs. Der konvolute Formzustand des Gesamtgehäuses wird sodann bei allen denjenigen nachfolgenden Ammonoideen beibehalten, bei welchen keine sekundäre Ausrollung des Gehäuses erfolgt.

b) Krümmungsgrad der Anfangswindung und des Protoconchs (Abb. 1, 2):

Mit Erreichen der gyroconen Krümmung des frühen Gehäuses bildet sich im Bereich der ersten Windung ein Fenster, die Nabellücke, die um so umfangreicher ist, je geringer die Krümmung der Längsachse des Protoconchs und der Krümmungsgrad dieser Anfangswindung bleiben. In der Regel verhält es sich so, daß der Einrollungsgrad in den frühesten ontogenetischen Stadien geringer bleibt als in den späteren (mit Ausnahme der späten Altersstadien, in welchen er erneut nachlassen kann, doch ist dies ein sekundärer Zustand). Wird doch gerade in diesen frühesten Anfangsteilen bis zu einem gewissen Grad das Bacriten-Erbe der gänzlich mangelnden oder nur geringen Gehäuse-Einrollung bzw. -Krümmung rekapituliert. In der Evolution der Hauptreihe erfolgt die zunehmende Krümmung und Einrollung der 1. Windung weit langsamer als die der späteren Windungen und die des Protoconchs zögernder noch als die der ersten Windung.

Der Protoconch ist bei den ursprünglichsten Formen der Hauptreihe in der Regel gerade gestreckt. Dies gilt für *Bacrites*, *Lobobacrites*, *Cyrtobacrites*¹⁰, *Aneloceras humsrueckianum*, *Erbenoceras* sowie primitive *Teichertiaceras*- und *Convoluticeras*-Arten. Bei fortgeschrittenen Arten von *Convoluticeras* erfolgt sodann eine leichte Krümmung in der Längsachse des Protoconchs, die sich bei den verschiedenen *Mimagoniatites*-Arten noch steigert, wobei allerdings der Krümmungsgrad innerhalb der Populationen etwas variiert. Zu einer ausgesprochenen Einrollung kommt es sodann, wie SCHINDEWOLF gezeigt hat, erst beim Übergang von den primitiveren zu den weiter fortgeschrittenen Anarcestiden.

Mit der zunehmenden Krümmung des Protoconchs und der Anfangswindung ist eine fortschreitende Verringerung der Nabellücke gekoppelt

¹⁰ Bei den drei Bacriten-Gattungen kommt allerdings gelegentlich eine schiefe Abknickung des Protoconchs vor. Sie ist jedoch endogastrisch gerichtet und hat daher mit der exogastrischen Krümmungs- bzw. Einrollungstendenz der Bacritina und älteren Goniatiten nichts gemeinsam. Es scheint ferner, daß sie auf recht fortgeschrittene Arten beschränkt ist. (Bei *Pseudobacrites*. — Bei *Cyrtobacrites* nur im Fall von *asinuatus* ERBEN bekannt; innerhalb von *Bacrites* und *Lobobacrites* bisher nur bei jüngeren = oberdevonischen Arten beobachtet). Für die Angehörigen unserer Hauptreihe ist sie somit ohne Bedeutung.

(Abb. 2), die innerhalb der Hauptreihe orthogenetisch erfolgt. Auch auf sie hat bereits O. H. SCHINDEWOLF (u. a. 1933) verwiesen.

Ähnliches wie für die Krümmung des Protoconchs gilt für die der Anfangswindung. Hier hatte schon J. BARRANDE 1867 bei *Mimagoniatites* eine „forme elliptique“ von einer „forme circulaire“ unterschieden (vgl. ERBEN 1950). 1960 konnte ich sodann zeigen, daß die forme elliptique auch bei manchen anderen der ältesten Goniatitengattungen verbreitet ist und ich beschränkte (1960: 3—4) die Anwendung dieses Ausdrucks auf die Anfangswindungen solcher Individuen, bei welchen der unmittelbar an den

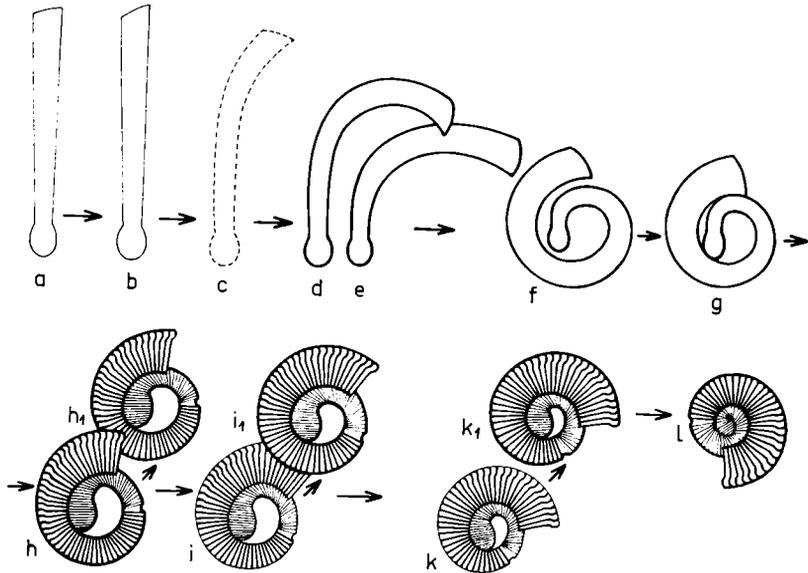


Abb. 2. Das Initialgehäuse sowie die Häufigkeitsverteilung der forme elliptique und der forme circulaire in der Hauptreihe. (Schwach schematisiert. Größen einander angeglichen. Kräftige Kontur = betr. Form allein oder vorherrschend. Schwächere Kontur = betr. Form zurücktretend.) a = *Michelinoceratida* und *Bactrites*-Arten der Hauptreihe. b = *Lobobactrites*-Arten der Hauptreihe. c = *Cyrtobactrites*-Art der Hauptreihe (vorläufig hypothetisch). d = *Anetoceras* (Hauptreihe: *humsrueckianum* ERBEN) elliptique allein (— 2. Nabellücke!). e = *Erbenoceras* (Beispiel: *advolvens* ERBEN) elliptique allein (— 2. Nabellücke!). f = *Teichertoceras* (Hauptreihe: n. sp. B) elliptique allein (— 2. Nabellücke!). g = *Convoluticeras*, ursprüngliche Art. (Beispiel: *erbeni* BOG.) elliptique allein (— 2. Nabellücke!). h = *Mimagoniatites* (Art mit großer Nabellücke. 2. Wachstums-Änderung bei etwa 90° stehend) (Beispiel: *M. aff. secundus* BARRANDE, in ERBEN 1960.) h = elliptique häufig, h₁ = circulaire häufig. i = *Mimagoniatites* (Art mit kleiner Nabellücke. 2. Wachstums-Änderung bei etwa 130° stehend) (Beispiel: *M. zorgensis* (A. ROEMER.)) i = elliptique seltener, i₁ = circulaire häufig. k = *Anarcestes* (Nabellücke klein. 2. Wachstums-Änderung bei etwa 160° stehend). k = elliptique selten, k₁ = circulaire häufig. l = *Werneroceras* und alle weiteren Ammonoidea. (Ohne Nabellücke. 2. Wachstums-Änderung bei etwa 250° oder weiter.) — Durchwegs forme circulaire. (e, g = nach BOGOSLOVSKIJ 1963. Alle übrigen nach eigenen Beobachtungen.)

Protoconch anschließende Windungsabschnitt wesentlich bis zumindest deutlich geringer gekrümmt ist als die nachfolgenden Windungsteile. Es zeigte sich bei weiteren Untersuchungen (ERBEN 1960, 1962 c), daß bei den ältesten Goniatiten bis etwa zu den primitiveren Anarcestiden beide Formen der Anfangswindung innerhalb der Populationen nebeneinander vorkommen können und daß die Häufigkeits-Verteilung der beiden Ausbildungen bei den verschiedenen Gliedern der Hauptreihe ein recht bezeichnendes Bild ergibt. Das gleiche gilt für den Krümmungsgrad des in der forme elliptique an den Protoconch unmittelbar anschließenden Windungsstückes (Abb. 2):

Bei *Anetoceras hunsrueckianum* ist das an den Protoconch anschließende Windungsstück zunächst völlig orthocon, sodann leicht cyrtococon^{10a}. Dasselbe gilt (den Abbildungen BOGOSLOVSKIJ's 1963: Abb. 4, 5; Taf. 2, Fig. 6, 7 zufolge) auch für die ursprünglichen Vertreter von *Erbenoceras*, *Teichertoceras* und *Convolutoceras*. Die Einrollung der Anfangswindung ist hier noch so locker, daß bei den primitiveren *Anetoceras*- und *Erbenoceras*-Arten eine Vorstufe der „zweiten Nabellücke“ die Regel sein dürfte. Eine typische „zweite Nabellücke“ (vgl. ERBEN 1960c) scheint sodann bei den ursprünglicheren *Teichertoceras*- und *Convolutoceras*-Arten vielleicht noch die Regel oder zumindest häufig zu sein. Zugleich mit ihr ist auch die typische „forme elliptique“ erreicht.

Was die Häufigkeits-Verteilung der beiden Ausbildungen elliptique und circulaire innerhalb der Populationen betrifft, so ist sie in Abb. 2 dargestellt. Aus dieser Übersicht geht hervor, daß bei den älteren Gliedern der Hauptreihe die forme elliptique (bzw. ihre Vorstufe) vorwiegt und daß sie im Zuge der stammesgeschichtlichen Entwicklung durch die forme circulaire verdrängt wird, die sodann bei allen jüngeren an die Anarcestidae anschließenden Ammonoiten typisch ist.

Daß die geringere Krümmung der frühontogenetischen Teile bei der forme elliptique wie eine atavistische „Reminiszenz an den orthoconen (heute wäre hinzuzufügen: und cyrtococonen) Ausgangszustand der bactritiden Vorfahren“ wirkt, hatte ich bereits 1950 hervorgehoben. Allerdings zog ich damals weder wie HYATT — dessen Ansicht von SPATH 1933: 448 und 1936: 179 widersprochen worden ist — daraus den Schluß, es handle sich um eine phylogenetisch bedeutsame Erscheinung, noch hielt ich hier eine echte Rekapitulation von Vorgängerstadien für gegeben. Diese Einstellung war durch die Tatsache bedingt, daß damals die forme elliptique wie eine seltene, in ihrem Vorkommen auf den recht fortgeschrittenen *Mimagoniatis fecundus* (BARR.) beinahe beschränkte Sondererscheinung anmuten mußte. Da sich inzwischen jedoch ihre relative Häufigkeit gerade bei den ältesten und primitivsten Ammonoiten-Gattungen herausgestellt hat,

^{10a} Bei W. E. RUZHENCEW (1960: Abb. 123 b) sind die Verhältnisse unzutreffend rekonstruiert.

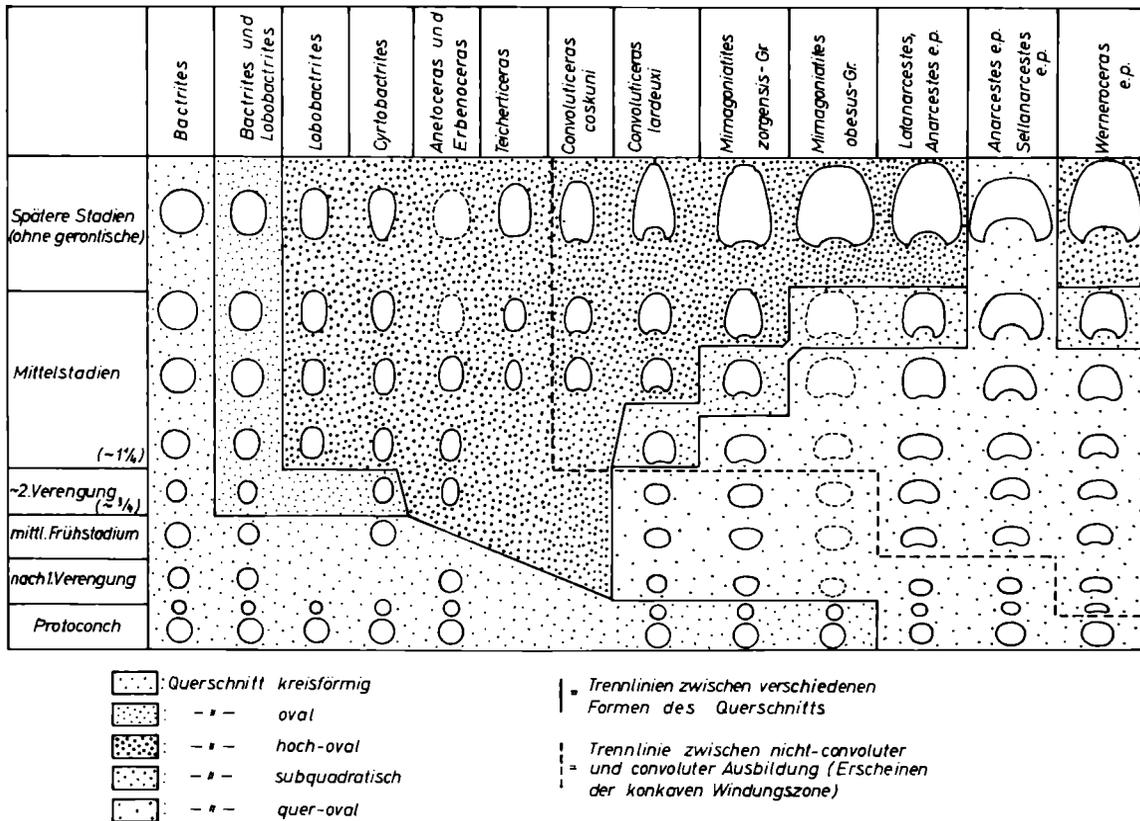


Abb. 3. Übersicht über die ontogenetischen Veränderungen des Windungs-Querschnitts bei den Vertretern der Hauptreihe und einigen verwandten Formen.
 (Vgl. den Text S. 133! — Schwach schematisiert. Größen einander angeglichen.)

erscheint die Bedeutung der forme elliptique nunmehr unter einem gänzlich neuen Aspekt. Sie kann nun sicherlich nicht mehr als bloße atavistische Enthemmung kryptomerer Anlagen verstanden werden, wohl aber als Ausdruck phylogenetisch noch nicht gänzlich fixierter Krümmungsverhältnisse im Gehäuse der frühen Ammonoideen. Die forme elliptique entspricht somit nicht etwa einer anomalen atavistischen Reversion, die als Ausnahme neben einer etwa „normalen forme circulaire“ auftreten würde, sondern einer frühontogenetischen Reminiszenz an Formzustände der Vorfahren (ERBEN 1962c). Die forme circulaire ihrerseits bedeutet einen neuen Formzustand, der innerhalb der Population zunächst bei selteneren Individuen auftaucht, sich im Verlauf der Phylogenese jedoch schließlich völlig durchsetzt.

c) Querschnitt der Gehäuseröhre bzw. der Windungen:

Die Umbildung des Querschnittes der Gehäuseröhre folgt im ersten Teil der Hauptreihe von *Bactrites* bis zu *Anetoceras hunsrueckianum* und offensichtlich bis zu *Teicherticeras* dem palingenetischen Entwicklungsgang. Die Verhältnisse komplizieren sich allerdings im zweiten Abschnitt der Hauptreihe (Abb. 3).

Bei *Bactrites* ist der Querschnitt des Protoconchs kreisrund, und ein ähnlicher Querschnitt wird auch in allen nachfolgenden Stadien beibehalten oder er wird in diesen hoch-oval (in dorsoventraler Erstreckung). Die frühen Stadien von *Lobobactrites* entsprechen im Querschnitt der Gehäuseröhre denjenigen von *Bactrites*, während die späteren Stadien schmaler hoch-oval werden. Der Ontogenese der bekannten Arten von *Cyrtobactrites* zufolge dürfte die Entwicklung des Querschnittes bei dieser Gattung im wesentlichen wie bei *Lobobactrites* verlaufen. Auch bei *Anetoceras hunsrueckianum* gleicht die ontogenetische Entwicklung des Windungsquerschnittes in ihren grundsätzlichen Zügen der des Querschnittes von *Lobobactrites*, doch scheint er schon in einem etwas früheren Stadium schmal hoch-oval zu werden. Der Frühabschnitt der Ontogenese von *Teicherticeras* dürfte sich den Abbildungen BOGOSLOVSKIJ's zufolge ähnlich gestalten. Für den Windungsquerschnitt scheint hier dasselbe zu gelten wie für *Anetoceras hunsrueckianum*.

Eine auffallende Veränderung im Entwicklungsgang des Windungsquerschnittes tritt sodann in der Hauptreihe von derjenigen phylogenetischen Stufe ein, in der erstmals Konvolubilität des Gehäuses erreicht wird, was bei *Mimagoniatites* der Fall ist. Hier erscheint nämlich im Larvalstadium zwischen der 1. und 2. Wachstums-Änderung ganz unvermittelt ein neues Merkmal: der querovale Windungsquerschnitt¹¹. Auch dieses Merkmal

¹¹ Allerdings scheint der quer-ovale Windungsquerschnitt innerhalb der Ontogenese von der Konvolubilität unabhängig zu sein, denn er stellt sich bei *Mimagoniatites* und iterativ bei *Convoluticeras lardeuxi* bereits in einem Moment ein, in dem noch keine konkave Windungszone ausgebildet ist.

verhält sich zum Teil noch palingenetisch, und zwar insofern, als es bei den nachfolgenden Anarcesten auf ein noch früheres ontogenetisches Stadium — und zwar das embryonale —, den Protoconch, übergreift, der von nun an bei allen nachfolgenden Ammonoideen bis zu den kretazischen Gattungen quer-oval bis quer-elliptisch bleibt. Andererseits aber folgt es zugleich auch einem ausgesprochen proterogenetischen Entwicklungsmodus, denn im Verlaufe der weiteren phylogenetischen Entwicklung der Hauptreihe (*Zorgensis*-Gruppe von *Mimagoniatites* — *obesus*-Gruppe von *Mimagoniatites* — *Anarcestes*) setzt es sich fortlaufend in immer spätere ontogenetische Stadien fort, wobei es die schmal hoch-ovale Form des Windungsquerschnittes schrittweise verdrängt (Abb. 3).

Abb. 4. Übersicht über die ontogenetische Veränderung der Anwachsstreifen bei den Vertretern der Hauptreihe und einige Beispiele iterativer Entwicklung. (I und II = Positionen der 1. und 2. Wachstums-Änderung. Größen einander angeglichen.)

Unterste Horizontalfolge: Die Vertreter der Hauptreihe.

Embryonalstadium (unterhalb I) und Larvalstadium (unterhalb II) zunächst noch glatt. Postlarvale Anwachsstreifen rursiradiat. *Mimagoniatites*/*Anarcestes*/*Werneroceras* sodann mit embryonalen und larvalen Anwachsstreifen sowie mit Quasi-Diskordanz, d. h., mit Wechsel von rursiradiater zu rectiradiater Position sowie Reduktion des Dorsalsattels und Umbildung der Ventralbucht bei II.

Mittlere Horizontale: Beispiele für iterative Entwicklung. Von links nach rechts:

Bactrites gracilior CLARKE. — Iteration durch Auftreten embryonaler und larvaler Anwachsstreifen.

A. (Erbenoceras) advolvens ERBEN. — Iteration durch leichte Andeutung einer Vorstufe des Lateral sinus.

Teichberticeras (subg.) *lenzi* HOUSE. — Iteration durch Anlage eines initialen Lateral sinus. (Rekonstruiert nach einer Abbildung bei M. R. HOUSE.)

Convoluticeras lardouxii ERBEN. — Iteration durch schwache Andeutung einer Vorstufe der Quasi-Diskordanz (Reduktion des Dorsalsattels, vorübergehend rectiradiate Position des Flankenabschnitts der Anwachsstreifen) und durch leichte Andeutung einer Vorstufe des Lateral sinus.

Convoluticeras tenuis (BOGOSLOVSKIJ). — Iteration durch fast rectiradiate Position der Anwachsstreifen. (Korrektur: betr. Lateral sinus vgl. Abb. 9.)

Obere Horizontale: Beispiele für iterative und regressive Entwicklung. Von links nach rechts:

Pseudobactrites bicarinatus FERRONNIERE. — Iteration durch Ausbildung der Quasi-Diskordanz (Rückbildung von Ventralbucht und Dorsalsattel bei II und Wechsel von rursiradiater zu rectiradiater Stellung) sowie durch Anlage von Lateral sinus und Dorsal sinus.

Cyrtobactrites asinuatus bzw. *sinuatus* ERBEN. — Iteration durch Ausbildung der Quasi-Diskordanz (Rückbildung von Ventralbucht und Dorsalsattel bei II und Wechsel von rursiradiater zu rectiradiater Stellung) sowie durch Anlage eines Lateral sinus.

Gyroceratites. — Iteration durch rectiradiate Stellung und Ausbildung eines Lateral sinus.

Convoluticeras discus (ERBEN). — Iteration durch rectiradiate Stellung und Ausbildung einer schwachen Vorstufe des Lateral sinus.

Palaeogoniatites lituus (BARRANDE). — Regressive Tendenz bei sekundär rursiradiater Position, sekundärer Rückbildung des Lateral sinus und sekundärem Verlust des Dorsal sinus.

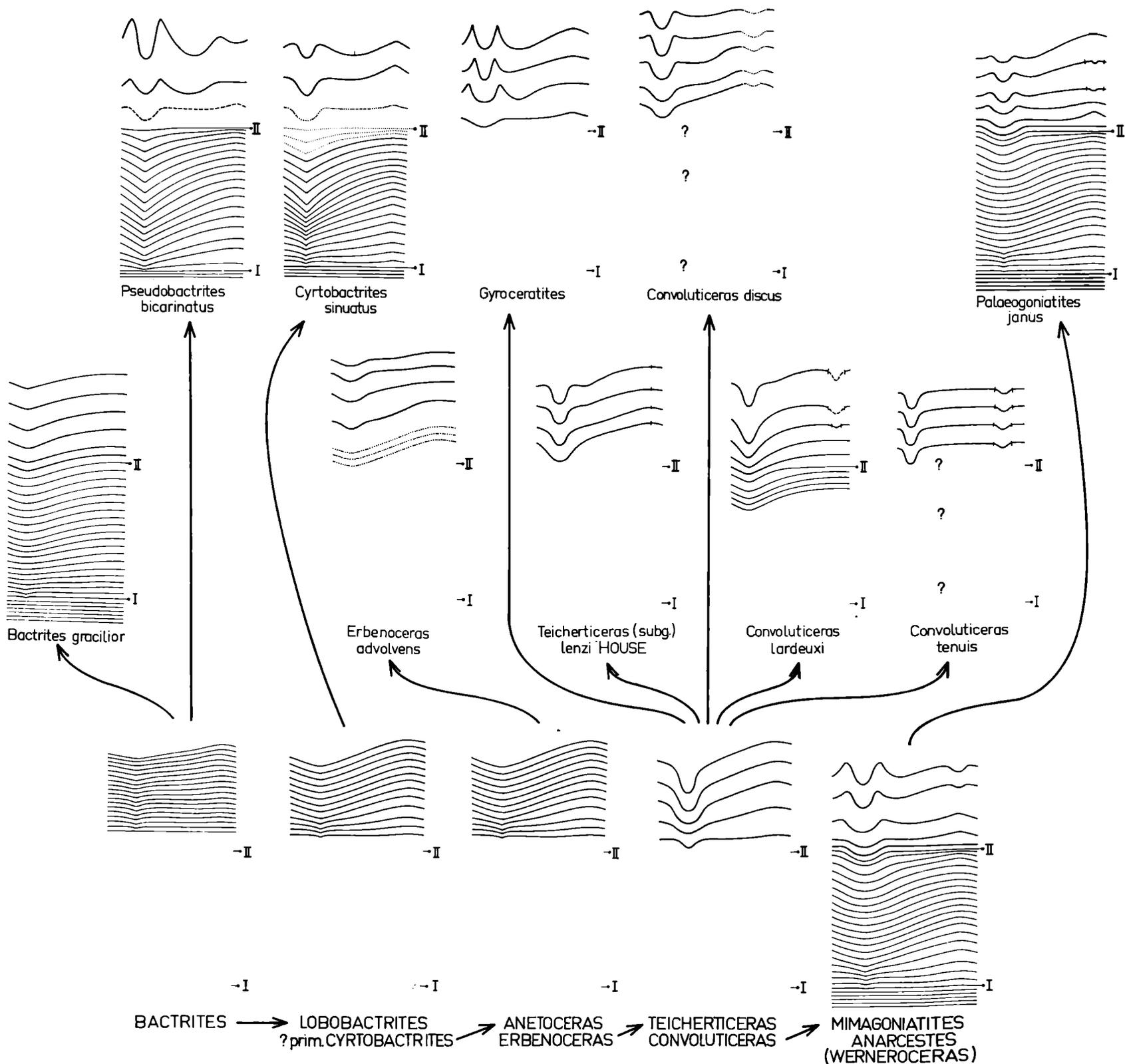


Abb. 4 (Legende s. S. 134 unten).

Am weitesten ist diese Entwicklung wohl bei *Anarcestes lateseptatus* und bei *Sellanarcestes wenkenbachi* fortgeschritten, wo der quer-ovale Windungsquerschnitt sich beinahe bis zu den Spätstadien fortsetzt. Daneben erscheint allerdings der hoch-ovale bei manchen Anarcesten im Alter immer noch, wenn auch nur in recht verschwächter Form. Ob es sich dabei um den Ausdruck relativer Primitivität dieser Formen handelt oder um eine gerontisch bedingte Regressionstendenz der Alterswindungen, wird sich erst klären lassen, wenn die Stammesgeschichte der ältesten *Anarcestes*-Vertreter etwas besser bekannt sein wird.

d) Gesamtverlauf der Anwachsstreifen und des Mündungsrandes:

Die in der gesamten Hauptreihe bezüglich des Verlaufs der Anwachsstreifen und des von ihnen angezeigten Randes der Mündung zu verzeichnende Tendenz führt von einer schwach rursiradiaten über eine stark rursiradierte bis zur völlig rectiradiaten Stellung der Streifen (Abb. 4).

Bei *Bactrites* stehen die Streifen während aller Stadien der Ontogenese schwach rursiradiat geneigt. Bei den Adult-Stadien von *Lobobactrites* verstärkt sich sodann ihre rursiradierte Stellung. Diese Ausbildung wird in allen ontogenetischen Stadien aller Glieder der Hauptreihe bis zu *Convoluticeras* beibehalten. Erst bei *Mimagoniatites* wird als neues Merkmal die rectiradierte Position hervorgebracht, und zwar in den auf die 2. Wachstums-Änderung folgenden post-larvalen Stadien (vgl. ERBEN 1962 b), während die vorausgehenden larvalen Stadien bis zur 2. Wachstums-Änderung („première varice“ GRANDJEAN, „Anfangs-Einschnürung“ BÖHMERS) die rursiradierte Neigung der Anwachsstreifen der Vorfahren (*Bactrites* bis *Cyrtobactrites* sp. primit., *Anetoceras*, *Erbenceras*, *Teicherticeras* und *Convoluticeras*) rekapitulieren. Diese ontogenetische Entwicklung wird im gesamten zweiten Teil der Hauptreihe und weit über diese hinaus beibehalten. (Für weiteres vgl. Kapitel IV.)

e) Gliederung der Anwachsstreifen und des Mündungsrandes

Bezüglich dieses Merkmals läßt sich innerhalb der Hauptreihe die Tendenz zu kontinuierlicher Komplikation feststellen. Aus Abb. 4 geht hervor, daß erstmalig bei *Lobobactrites* ein stärkerer Dorsalsattel erworben wird, daß sich dieser sodann erstmalig bei *Convoluticeras* bzw. *Mimagoniatites* zu einem Dorsalsinus umbildet und daß die weiteren Elemente Ventrolateralsattel und Lateralsinus erstmalig bei *Mimagoniatites* auftauchen, um sodann im zweiten Teil der Hauptreihe beibehalten zu werden.

Es zeigt sich ferner, daß die Frühstadien recht weitgehend die Anwachsstreifen der phylogenetischen Vorformen rekapitulieren.

So wird die bactritid einfache Form der Anwachsstreifen von *Lobobactrites* in den Frühstadien von *Mimagoniatites* an in der Hauptreihe bis hinauf zu den fortgeschrittenen Anarcesten beibehalten, und erst in den an die 2. Wachstums-Änderung anschließenden Stadien werden sodann die über den Ventralsinus und Dorsalsattel hinausgehenden Elemente der Anwachsstreifung hervorgebracht. (Nicht näher berücksichtigt wird hier die

sekundäre Vereinfachung der Anwachsstreifen, die bei manchen Windungen des fortgeschrittenen Alters erfolgen kann.)

Es ist recht bezeichnend, daß der Dorsalsinus in demjenigen phylogenetischen Moment hervorgebracht wird, in dem erstmals eine konkave Windungszone angelegt wird, also bei *Convoluticeras* bzw. *Mimagoniatites*. Auch innerhalb der ammonoiden Ontogenese scheinen die Zeitpunkte des Erscheinens des Dorsalsinus und der konkaven Windungszone \pm zusammenzufallen (ERBEN 1960: 97, 111, Abb. 19, 21, 22, 23 usw.). Es scheint somit, als bestünde zwischen den beiden Merkmalen ein direkter, ursächlicher Zusammenhang.

f) Gliederung der Lobenlinie (Abb. 5):

Die phylogenetische Entwicklung der Lobenlinie, die sich bei der Entwicklung der ältesten Goniatiten aus den Bactritidae vollzieht, hat O. H. SCHINDEWOLF erkannt und beschrieben (u. a. 1933). Abgesehen davon, daß *Gyroceratites* aus der Hauptreihe ausscheidet und daß sich zwischen *Anetoceras* und *Mimagoniatites* als weitere Glieder dieser Reihe *Erbenoceras*, *Teicherticeras* und möglicherweise *Convoluticeras* einschalten, verändert sich in der bei SCHINDEWOLF dargestellten Entwicklung nichts: Der Ventrallobus (E — Externlobus) erscheint erstmals bei *Bactrites*. Bei *Lobobactrites* tritt der Laterallobus (L) hinzu. Dieser primitive Typ der Lobenlinie wird innerhalb der Hauptreihe bis zu *Teicherticeras* beibehalten. Ein Dorsallobus (I — Internlobus) erscheint in dieser Reihe zum ersten Mal bei *Mimagoniatites*. (Für den Fall, daß *Convoluticeras* tatsächlich der Hauptreihe angehören sollte, würde er allerdings erstmalig bei dieser Gattung auftreten). Damit sind alle Protoloben hervorgebracht und der Ausgangszustand (E—L—I) der ammonoiden Lobenlinie geschaffen. Erst im Zuge der weiteren, an die primitiven Anarcesten anschließenden Entwicklung treten innerhalb der Lobenlinie die Metaloben hinzu: Umbilikal-Loben (U) bzw. auch Adventivloben (A) ¹².

Die Beschreibung der weiteren und späteren Entwicklung der Lobenlinie (Lobenspaltung—Sattelspaltung; U-Typus und A-Typus) würde über den Rahmen dieser Arbeit weit hinausführen. Ihre Erforschung ist gleichfalls O. H. SCHINDEWOLF zu verdanken, der sie in mehreren Publikationen (zuletzt 1954) bekannt gemacht hat.

Die vorstehenden Angaben beziehen sich auf die Primärsutur und die sich aus ihr entwickelnden Lobenlinien, also auf die postlarvalen Stadien (vgl. ERBEN 1962 b). In bezug auf die erste Sutura wäre zu erwähnen, daß alle Glieder der Hauptreihe asellat sind. Wohl läßt sich generell eine Haupt-

¹² Daneben wird der Dorsallobus auch in zwei von der Hauptreihe unabhängigen Seitenzweigen hervorgebracht: im *Mimosphinctes*-Zweig (KULLMANN, BOGOSLOVSKIJ) und im *Agoniatites—Paraphyllites*-Zweig (SCHINDEWOLF). Ebenso kann der Umbilikallobus iterativ erscheinen: *Agoniatites—Paraphyllites*-Zweig (SCHINDEWOLF). Auch der Adventivlobus kann iterativ — und vorzeitig — schon in einem frühen Seitenzweig angelegt werden: *Parentites—Angurites*-Zweig (vgl. S. 158).

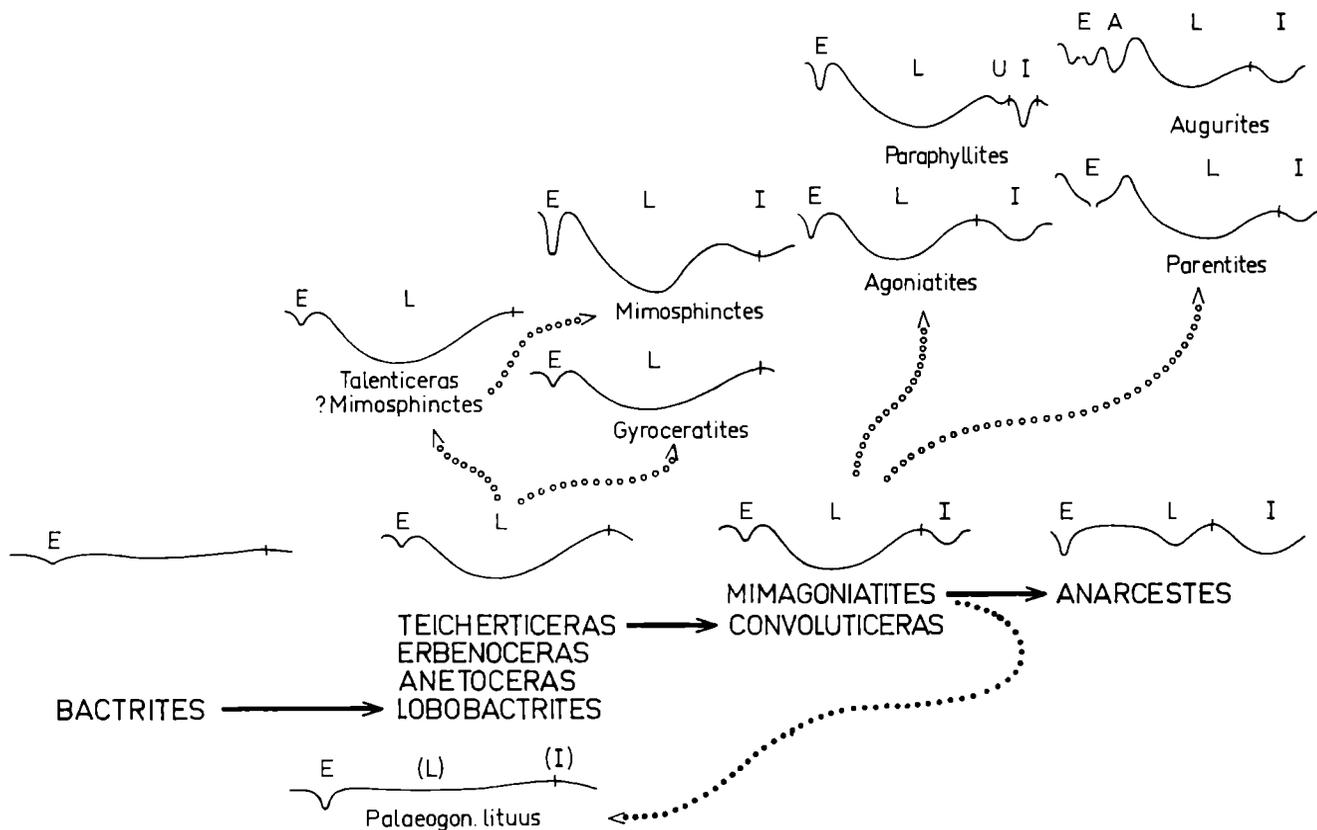


Abb. 5. Evolution der adulten Lobenlinien bei der Hauptreihe sowie einigen iterativen Seitenzweigen und einer regressiven Seitenlinie. (Größen einander angeglichen. — E = Ventrallobus; L = Laterallobus; I = Dorsallobus; U = Umbilikallobus; A = Adventivlobus. — Voll ausgezogene Pfeile = Hauptreihe. — Hohl punktierte Pfeile = iterative Entwicklung in Seitenzweigen. — Dick punktiertes Pfeil = regressive Entwicklung in einem Seitenzweig.) (*Mimosphinctes* nach KULLMANN 1960, *Parentites* und *Augurites* nach BOGOSLOVSKIY 1961.)

tendenz feststellen, nämlich die Umformung einer völlig geraden, ventral und dorsal in keiner Weise modifizierten ersten Sutur (= asellat s. str.) wie sie bei den primitiveren Gattungen gegeben ist (*Bactrites*¹³, *Lobobactrites*, *Anetoceras* usw.) zu einer Ausbildung, bei der in einer echten Prosutur ventral und dorsal noch recht schwach entwickelte Sättel (= asellat s. l.) hervorgebracht werden, die allerdings dem latisellaten Zustand noch nicht voll entsprechen (vgl. *Werneroceras* in SCHINDEWOLF 1933: Taf. 4, Fig. 1 bzw. 1929: Taf. 1, Fig. 1). Aufgrund des für die Beobachtung der frühen Lobenlinien i. a. wenig günstigen Erhaltungszustandes des bisher vorliegenden Materials ließ sich der eigentliche Übergang (bei *Mimagoniatites* ? bei den frühen Anarcesten ?) allerdings noch nicht genauer lokalisieren.

h) Die zunehmende Komplizierung der frühontogenetischen Entwicklung

Vergleicht man, beginnend mit den Michelinoceratida, die Initialgehäuse der Glieder der Hauptreihe, so läßt sich feststellen, daß hier ein Evolutionsprozeß abläuft, in dem sich die frühontogenetische Entwicklung allmählich komplizierter gestaltet (Abb. 14). Er ist gekennzeichnet durch eine zunehmende Verstärkung der Metamorphose, die bei den fortgeschrittenen Ammonoidea schließlich im Endzustand so stark ausgeprägt ist wie bei keiner anderen Gruppe der ectocochleaten Cephalopoden. Eine detaillierte Beschreibung dieses phylogenetischen Vorgangs kann erst im Kapitel IIIe gegeben werden. Hier sei lediglich vorausgeschickt und hervorgehoben, daß auch in dieser Hinsicht innerhalb unserer zu den Ammonoideen führenden Hauptreihe ein nicht zu übersehender Zusammenhang besteht.

II b. Die Seitenzweige

Wie bereits erwähnt, entspringen jeweils aus den einzelnen Gliedern der Hauptreihe Nebenreihen, die z. T. eine Eigenentwicklung durchlaufen, z. T. aber auch Tendenzen der Hauptreihe von dieser unabhängig und mit parallelem Verlauf wiederholen. Dies gilt in erster Linie für die zunehmende Einrollung, für den Ausbau der Lobenlinie, für die Tendenz zur rectiradiaten Anordnung der Anwachsstreifen und für das Bestreben, im Mündungsrand bzw. in der Anwachsstreifung den Lateralsinus, den Ventrolateralsattel sowie den Dorsalsinus hervorzubringen. Andererseits sind in manchen dieser Seitenzweige auch regressive Tendenzen festzustellen, die anzeigen, daß die

¹³ Ein einziges Exemplar mag bei *Bactrites* zunächst allerdings dagegen sprechen, da der Gehäuseanfang in dem an den Protoconch anschließenden Septum einen Ventrallobus zu zeigen scheint (Original BRANCO 1885: Abb. 1; in SCHINDEWOLF 1933: Taf. 3, Fig. 2). Das Stück lag mir nicht vor, so daß ich nicht beurteilen kann, ob dieser Lobus nicht etwa nur durch eine zufällige Beschädigung des Septalrandes vorgetäuscht wird. Bei allen von mir untersuchten Gehäuseanfängen von *Bactrites* war jedenfalls in der ersten Sutur kein Ventrallobus ausgebildet.

1921, HORNY 1957, ERBEN 1960)¹⁴. Dieser Bacritenzweig (Abb. 7) ist sicherlich von der zu den eingerollten Ammonoideen führenden Entwicklungsreihe völlig unabhängig. Dennoch weist er iterativ eine der Tendenzen dieser Hauptreihe auf, und zwar in bezug auf den Mündungsrand bzw. die Anwachsstreifen: diese werden im Adult-Stadium in einer für die Bacritina ganz ungewöhnlichen und nur den fortgeschritteneren Ammonoideen-Gattungen der Hauptreihe zukommenden Weise gegliedert. Sie werden bikonvex, d. h., sie gliedern sich jederseits des Ventralsinus in Ventrolateralsattel, Lateralsinus und Dorsolateralsattel. Dazu tritt bei dem Endglied des Seitenzweiges, nämlich bei *Ps. bicarinatus* FERR., noch ein deutlicher Dorsalsinus (Abb. 12).

Auch die rectiradiare Anordnung der Streifen ist für die Bacriten ungewöhnlich und hier ebenso wie ihre Quasi-Diskordanz iterativ, nämlich parallel zu der in der Hauptreihe bei *Mimagoniatites* erreichten, entstanden.

Daß auch die Versteifung der Ventralseite bzw. der Mündung durch Ventrolateralkanten einen Parallellfall bildet, hat ERBEN (1960) betont, der sie mit der bei *Gyroceratites*, also in einer Nebenreihe der Ammonoideen vorkommenden, verglich.

II b 2) Der *Kokenia*-Zweig

Die Gattung *Kokenia* HOLZAPFEL bildet einen weiteren kurzen Seitenzweig, der offenbar von der *Bacrites*-Linie abspaltet (ERBEN 1960). Ein Zusammenhang mit *Cyrtobacrites*, wie er von R. H. FLOWER angenommen wird, ist unwahrscheinlich.

Die bisher bekannten Arten *K. obliquecostata* HOLZAPFEL und *K. tenuis* (BARRANDE) stammen beide aus dem Givetium (für letztere vgl. I. CHLUPAČ 1960). Der *Kokenia*-Zweig ist somit bedeutend jünger als die zu den Goniatiten führende Hauptreihe. Dennoch wiederholt er unabhängig gewisse Tendenzen, die für diese bezeichnend sind. Hierbei handelt es sich einmal um die allgemeine Krümmungstendenz des Gehäuses, zum anderen aber auch um die Lobenlinie, die wie bei *Lobobacrites*, *Anetoceras* und *Teichertiaceras* gestaltet ist.

II b 3) Der *Cyrtobacrites*-Zweig

Wie bereits erwähnt, dürften wohl nur die primitivsten und bisher noch nicht aufgefundenen älteren Arten der Gattung *Cyrtobacrites* ERBEN der zu den eingerollten Goniatiten führenden Hauptreihe angehören.

¹⁴ *Pseudobacrites bicarinatus* liegt mir nunmehr in einem Exemplar auch aus den oberemsischen Kalken von Yunus bei Pendik (Türkei, Marmara-Küste) vor. — Das Vorkommen im Kellerwald kann entgegen bisherigen Angaben nicht mehr als unter-emsisch bezeichnet werden, da der Schönauer Kalk aufgrund neuerer Funde dem Ober-Emsium zugeordnet werden muß. Demzufolge ist *Pseudobacrites* aus Schichten, die älter wären als Ober-Emsium, noch nicht bekannt.

Die aus dem Ober-Emsium stammenden Arten *C. asinuatus* und *C. sinuatus*¹⁵ sind bereits wesentlich höher spezialisiert und müssen wohl einen eigenen kleinen Seitenzweig bilden (Abb. 7). Wie in den meisten anderen, kommt es auch in diesem Seitenzweig zu einer iterativen Bildung: der Herausgestaltung von Ventrolateralsätteln und jederseits einem Lateralsinus in den Anwachsstreifen bzw. im Mündungsrand. Auch die rectiradiate Stellung der Streifen stellt eine der Tendenzen der Hauptreihe dar.

In den frühontogenetischen Stadien, insbesondere im Larvalstadium, werden allerdings die primitiveren *Lobobactrites*-Merkmale rekapituliert; die Anwachsstreifen sind noch einfach und kaum gegliedert, ihre Position noch stark rursiradiat (vgl. ERBEN 1960: Abb. 6 a 1, a₂, Taf. 1, Fig. 5c. — Hier: Abb. 4).

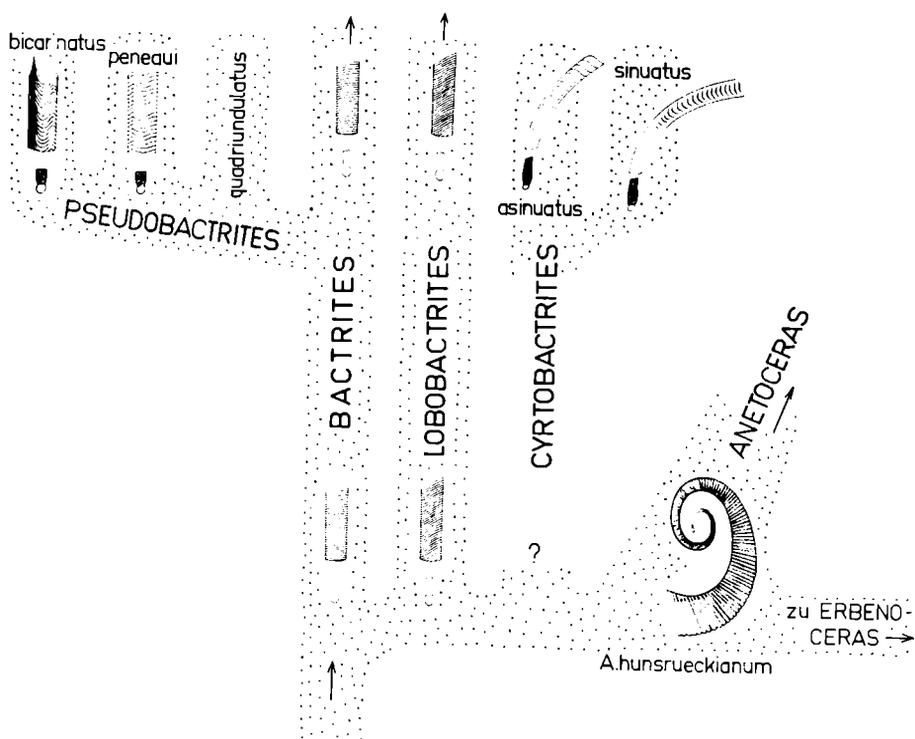


Abb. 7. Detail-Ausschnitt aus dem Stammbaum der ältesten Ammonoidea. — Die Hauptreihe von *Bactrites* bis *Anetoceras*. — Der *Pseudobactrites*-Zweig und der *Cyrtobactrites*-Zweig. (Fossil-Darstellung etwas schematisiert. Größen einander angeglichen.)

¹⁵ Zu den bisher bekannten Exemplaren kommen als neue, vom locus typicus und aus dem stratum typicum stammende Stücke hinzu: 1 Exemplar von *C. asinuatus*, 1 Fragment von *C. sp. indet.* (beide GPIBo); 1 Exemplar von *C. sinuatus*: La Grange (GPIBo).

II b 4) Der *Anetoceras*-Zweig

Eine erste Darstellung dieses Zweiges habe ich 1962 a: Abb. 2 versucht. Sie hat sich inzwischen in manchen Punkten bestätigt. In anderen haben neue Funde Modifikationen bzw. auch weitgehende Ergänzungen dieses ursprünglichen Bildes ermöglicht (Abb. 8). Die Gesamtheit der verzweigten phylogenetischen Seitenlinien, die von der Mehrzahl der *Anetoceras*-Arten gebildet werden, bezeichnete ich 1962a etwas summarisch als „*Anetoceras*-Zweig“, obwohl strenggenommen mindestens zwei Gruppen von Seitenlinien zu unterscheiden sind: die *Anetoceras*-Gruppe und die *Erbenoceras*-Gruppe. In beiden Fällen sind die Wurzeln in der Hauptreihe zu suchen.

Dem entsprechenden Abschnitt der Hauptreihe gehören wohl nur drei *Anetoceras*-Formen an: *A. hunsrueckianum*, *A. aff. hunsrueckianum*¹⁶ und *A. (Erbenoceras) sp. A.* In dieser phylogenetischen Folge krümmt sich die an den Protoconch und den nachfolgenden orthokonen Abschnitt anschließende Initialwindung des Gehäuses in zunehmendem Maße, rollt sich das Gesamtgehäuse in seinen mittleren Stadien enger ein und verstärkt sich das Relief der verhältnismäßig eng gestellten nicht sigmoidal verlaufenden Rippen.

Von *A. aff. hunsrueckianum* dürfte die *Anetoceras*-Gruppe ihren Ausgang nehmen. Es scheint, daß sie sich aus zwei Linien zusammensetzt. Die eine führt zu *A. recticostatum* (Oberes Siegenium bis Unter-Emsium), einer bereits enger gyrokonen Art mit groben, auf den späten Mittel- oder den Endwindungen rectiradiaten Rippen. Diese innerhalb von *Anetoceras* ungewöhnliche rectiradiete Ausrichtung der Skulptur-Elemente stellt ein fortschrittliches Merkmal dar, das parallel zu der gleichen, in der Hauptreihe gegebenen Tendenz hervorgebracht wird. Bei *A. recticostatum* ist es somit Ausdruck einer iterativen Entwicklung.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß sich diese Linie in dem (ober-?) emsischen *A. (n. subg.?) n. sp. (Lief. II)* fortsetzt, wo sodann enge Einrollung (Advolubilität) erreicht wird. Die rectiradiete Ausrichtung der Rippen erfaßt hier nur die Mittelstadien. Die Rippen der Endwindung werden erneut rursirradiert, sind gleichfalls kräftig und grob und werden zugleich sigmoidal.

Die zweite Linie dürfte zu dem unter-emsischen *A. arduennense s. str. (= sensu STEININGER)* führen. Die spezifischen Merkmale dieser Art sind nicht bekannt. Über die Tendenzen dieser Linie sind Aussagen somit nicht

¹⁶ Als *A. aff. hunsrueckianum* bezeichne ich hier nicht nur das von mir 1960: Abb. 9b nach OPPRZ dargestellte Individuum, sondern vorläufig auch diejenigen Exemplare, die dem von SCHINDEWOLF 1935: Taf. 19, Fig. 8 abgebildeten gleichen. Ferner möchte ich auch die 1962a: Taf. 1, Fig. 3—5 abgebildeten Initialgehäuse hier einordnen. Diese Formen dürfen nun nicht mehr (wie noch 1960: Abb. 10) mit *A. arduennense* zusammengefaßt werden, da dieser Arname neuerdings strikt auf den STEININGERSCHEN Holotyp beschränkt bleiben muß (vgl. ERBEN 1962a: 22). Sie provisorisch auch weiterhin als „*arduennense auct.*“ zu bezeichnen, dürfte sich wegen der Gefahr von Mißverständnissen nicht empfehlen.

möglich, doch kann wenigstens festgestellt werden, daß auch in ihr die Entwicklung zu groben, sigmoidal geformten Rippen führt.

Die zweite Gruppe wird von den — wie sich nun gezeigt hat — zahlreichen und auch schon im Oberen Siegenium auftretenden Arten von *Anetoceras* (*Erbenoceras*) gebildet (Abb. 8). Für diese ist bezeichnend, daß das Gehäuse in einzelnen Stadien oder zur Gänze advolut wird. Die Gruppe wiederholt also eine der Entwicklungs-Tendenzen der Hauptreihe. Sie verfolgt damit auch dieselbe Tendenz wie *Anetoceras* (n. subg. ?) n. sp., ohne aber zu rectiradiater Stellung der Rippen zu neigen.

An der Wurzel der Gruppe steht die der Hauptreihe angehörende sp. A, von der eine Linie zu sp. B und möglicherweise (— jedoch im Unter-Emsium noch nicht belegt —) weiter zu der ober-emsischen Reihe *advolvens* — aff. *advolvens* — *solitarium* führt. Während sp. A noch nicht-sigmoidale, dicht gestellte und somit noch etwas an *hunsrueckianum* erinnernde Rippen besitzt, werden diese bei allen nachfolgenden Arten der Reihe deutlich sigmoidal und gröber. Die Dichte ihrer Anordnung nimmt schon bei sp. B und sodann noch mehr bei *advolvens* ab. Eine weitere Tendenz ist die der zunehmenden Einrollung des Gehäuses, insbesondere der Entwindung. Sie führt dazu, daß bei dem Endglied *solitarium* die mittleren Windungen den quasi-advoluten Zustand beibehalten und sich die Endwindung diesem Zustand außerordentlich nähert. Bei den letzten Gliedern der Reihe, beginnend mit *E. advolvens*, stellt sich zudem eine weitere Tendenz ein, auf die ich 1962a: 25 aufmerksam gemacht habe. Es handelt sich um die Neigung, auf der Ventral- und Ventrolateralseite der Alterswindung schwache Schaltrippchen hervorzubringen.

Von dieser Hauptlinie spaltet bereits im Ober-Siegenium ein kleiner Seitenzweig ab, der von *E. sp. D* gebildet wird. Hier sind — wesentlich beschleunigt — dieselben Tendenzen gegeben: gröbere Ausbildung, sigmoidaler Verlauf und gelockerte Anordnung der Rippen sowie zunehmende Einrollung, die hier sogar bis zur Advolubilität der Endwindung führt. Nur die Tendenz zur Ausbildung von Schaltrippchen konnte noch nicht beobachtet werden.

Neben der letztgenannten entspringt aus der oben beschriebenen Hauptlinie, gleichfalls im Oberen Siegenium und wahrscheinlich aus sp. A, ein weiterer Seitenzweig, der zu sp. C und vielleicht noch weiter bis zu dem unter-emsischen *E. erbeni* HOUSE führen dürfte. *E. sp. C* führt den Berippenstyp von sp. A weiter, besitzt jedoch offenbar ein insofern enger eingerolltes Gehäuse, als sich die Endwindung dem advoluten Gehäuseteil nicht unbeträchtlich nähert. — Wie erwähnt, wäre nicht ausgeschlossen, daß sich im Unter-Emsium die Art *E. erbeni* HOUSE anschließt. Bei ihr wird Advolubilität auch der Endwindung erreicht. (M. R. HOUSE rechnet sogar mit der Möglichkeit von Konvolubilität.) Die Tendenz zu sigmoidalem Verlauf sowie zur Vergrößerung und zur lockeren Stellung der Rippen

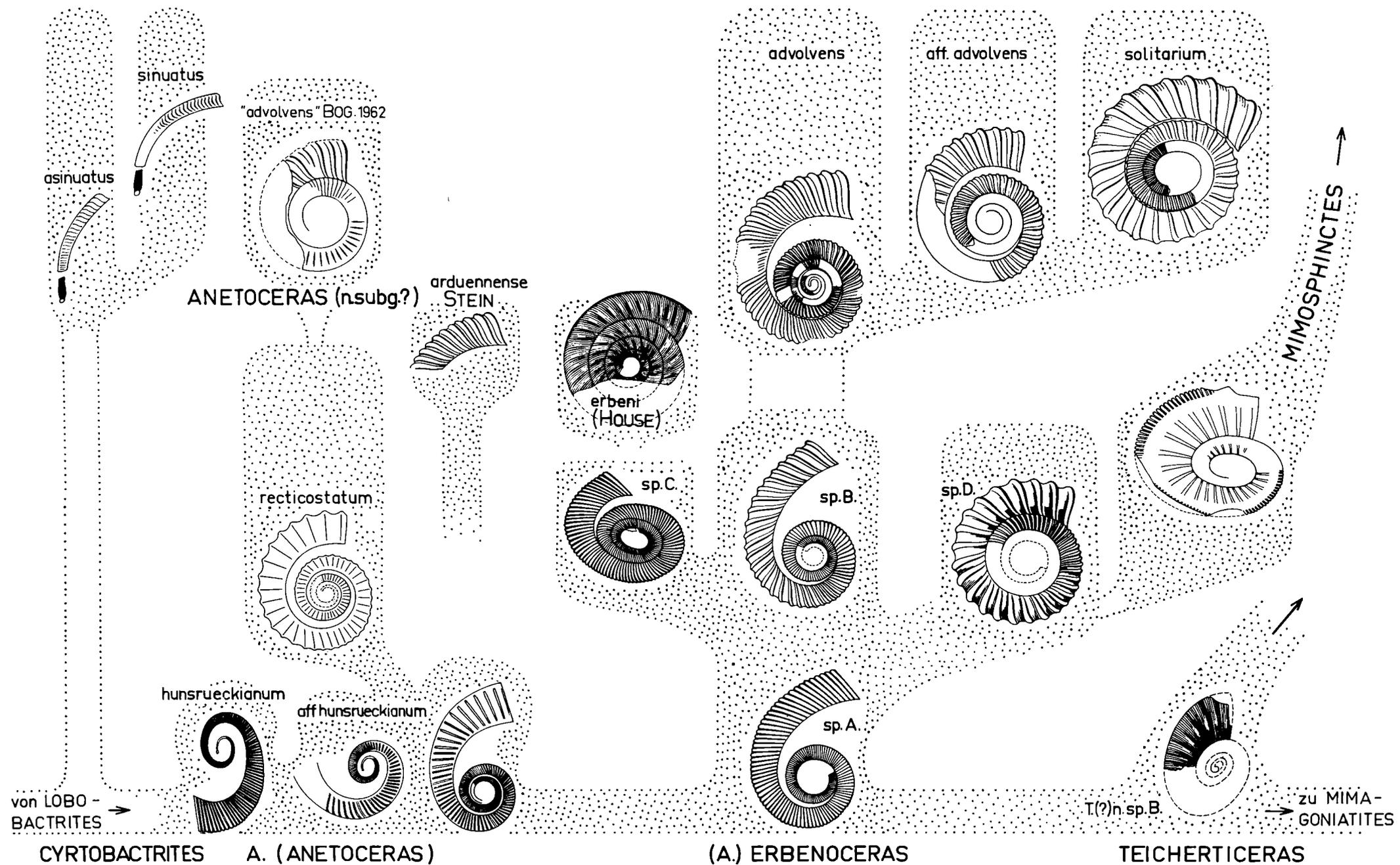


Abb. 8. Detail-Ausschnitt aus dem Stammbaum der ältesten Ammonoidea. — Die Hauptreihe von *Cyrtobactrites* bis *Teicherticeras*. — Der *Anetoceras*-Zweig. (Fossil-Darstellung etwas schematisiert. Größen einander angeglichen. Für Synthetogramme vgl. ERBEN 1960. — *E. erbeni* nach M. R. HOUSE, im Druck. „*advolvens*“ nach BOGOSLOVSKIJ 1962.)

fehlt hier. Dagegen scheint sich eher eine Neigung zur Verschwächung des Rippenreliefs anzudeuten.

(Die Kenntnis dieser nordamerikanischen Form verdanke ich dem freundlichen Entgegenkommen von Dr. M. R. HOUSE, der sie in einem in Druck befindlichen Manuskript beschreibt. Ihm sei für seine kollegiale Unterstützung an dieser Stelle herzlichst Dank gesagt.)

Faßt man die vorstehenden Befunde zusammen, so ergibt sich, daß innerhalb des gesamten *Anetoceras*-Zweiges eigenständige Tendenzen bestehen, die iterativ in verschiedenen Linien nebeneinander auftauchen:

- a) die Auflockerung der Berippungsdichte,
- b) die in groben Rippen resultierende Verstärkung des Skulpturreliefes,
- c) die Neigung zu sigmoidalem Verlauf der Rippen.

Eine andere Tendenz, nämlich die zur Anlage von ventralen und ventrolateralen Schaltrippchen, verläuft parallel zu der bei einer anderen Gattung, *Mimosphinctes*, gegebenem.

Auch im Vergleich mit der Hauptreihe, die von den Bactritidae zu den eingerollten Goniatiten führt, lassen sich im *Anetoceras*-Zweig iterative Tendenzen feststellen:

- a) die allgemeine Tendenz zu zunehmender Einrollung,
- b) die vereinzelte Tendenz zu rectiradiater Orientierung der Rippen und Anwachstreifen.

II b 5) Der *Mimosphinctes*-Zweig

Trotz der erstaunlichen Spezialisationshöhe seiner Skulptur ist *Mimosphinctes* EICHENBERG mit eine der ältesten und ursprünglichsten Goniatitengattungen. Sein besonderes Alter geht aus seinem ersten Auftreten im Hunsrückschiefer hervor, das bereits von O. H. SCHINDEWOLF (1935) erwähnt wurde und das ich wiederholt bestätigt fand¹⁷. Seine Primitivität ergibt sich aus dem Umstand, daß die Gehäuse ursprünglich advolut bis quasi-advolut sind (ERBEN 1960) und daß auch die übrigen charakteristischen Merkmale der Mimosphinctidae vorliegen (Nabellücke?, rursiradiate Anwachstreifen ohne Lateralsinus).

Die Arten von *Mimosphinctes* setzen einen eigenen Seitenzweig zusammen (Abb. 10), der vom Oberen Siegenium bis in das Ober-Emsium reicht und der sich von *Erbenoceras* herleiten dürfte. Für diese phylogenetische Herkunft spricht eine Reihe von Zügen, die beiden Gattungen gemein sind:

- a) Die grundsätzliche Form des Windungsquerschnitts (in beiden Fällen hochoval mit verschmälertem Ventralseite).
- b) Der rursiradiate Verlauf und die ventral nicht verschwächte Ausbildung der Skulpturrippen.

¹⁷ Mir liegen mehrere z. T. relativ große Exemplare von *Mimosphinctes* aus dem Hunsrückschiefer und damit dem Oberen Siegenium vor (GPIBo). Eine artliche Bestimmung ist jedoch nicht möglich, da die Schalen flachgedrückt sind. In der Skulptur, der Nabelweite und der Zunahme an Windungshöhe scheinen keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den jüngeren bisher bekannten Arten zu bestehen. (Vgl. Lief. II.)

- c) Der Umstand, daß beide Gattungen die Tendenz zur Herausbildung von Schaltrippen aufweisen (vgl. S. 142), die den Aspekt von Spaltrippen annehmen können (neben dem Vorkommen echter Spaltrippen bei *Mimosphinctes*).

Leider ist die Lobenlinie der ursprünglicheren *Mimosphinctes*-Arten noch nicht bekannt. Doch ist zu vermuten, daß auch in diesem Merkmal Übereinstimmung bestehen würde (Abb. 5).

[J. KULLMANN hält allerdings (1960: 480, 481) die Lobenlinie von *Mimosphinctes* ganz allgemein für höher spezialisiert, da er annimmt, daß der Dorsallobus, den er bei *M. cantabricus* festgestellt hat, allgemein für die Gattung typisch sei (vgl. seine Diagnose). Dies erscheint mir trotz des durch BOGOSLOVSKIJ 1963 erbrachten Nachweises eines Dorsallobus bei einer zweiten Art, *M. tenuicostatus*, noch nicht ganz gesichert, und so vermag ich auch eine „Verbindung von *Mimosphinctes* zu *Mimagoniatites*“ nicht zu erkennen. In der Annahme einer Verbindung *Anetoceras* (bzw. *Erbenoceras*) — *Mimosphinctes* stimmen KULLMANN und ich aber wohl völlig überein.]

Neben den oben genannten übereinstimmenden bringt der *Mimosphinctes*-Zweig jedoch auch eigene, selbständige Tendenzen hervor. Typisch ist dabei für alle bekannten Arten die angedeutete Abflachung der Flanken und z. T. auch der Ventralseite, wobei jedoch auch eine gewisse Variabilität nicht zu übersehen ist. Besonders auffallend ist vor allem die komplizierte Skulptur. In diesem letzteren Merkmal eilt der *Mimosphinctes*-Zweig der Entwicklung aller übrigen älteren Ammonoidea weit voraus.

Auch in diesem Seitenzweig stellen sich völlig unabhängige Tendenzen ein, die ansonsten für die zu den übrigen Goniatiten führende Hauptreihe charakteristisch und somit im *Mimosphinctes*-Zweig iterativ sind: die zunehmende Einrollung des Gehäuses und die Anlage eines Dorsallobus in der Lobenlinie.

Über den Status der Advolubilität führt die fortgeschrittene Art *tenuicostatus* BOGOSLOVSKIJ hinaus, bei der ihr Autor im Gegensatz zu den ursprünglicheren Arten das Vorhandensein einer konkaven Windungszone festgestellt hat. Es wäre ferner nicht unmöglich, daß auch bei *M. cantabricus* KULLMANN — zumindest bei innerhalb der Population vereinzelt Individuen — der konvolute Zustand erreicht wird.

(Das gelegentliche Vorkommen einer konkaven Windungszone und damit konvoluter Einrollung bei *M. cantabricus* führt KULLMANN auf Verdrückung zurück. Nach Untersuchung des Originalmaterials, das mir von Herrn Dr. KULLMANN freundlicherweise zur Verfügung gestellt worden ist, vermag ich mir kein abschließendes Urteil zu bilden. Im Einzelfall läßt sich eine dorsale Einwölbung beobachten, die oralwärts wieder ausklängen kann. In einem auch von KULLMANN erwähnten Fall dürfte dabei tatsächlich Verdrückung vorliegen, in anderen Fällen muß dies zweifelhaft bleiben. Bei dieser Lage halte ich es für möglich, daß innerhalb der Population vielleicht noch keine Einheitlichkeit besteht und daß manche Individuen von *cantabricus* „versuchsweise“ bereits echte kleine konkave Windungszone anlegen, daß dies aber nur vorübergehend in einzelnen Wachstumsstadien geschieht und sich dieses neue Merkmal somit noch nicht völlig durchgesetzt hat.)

Was das Vorkommen des Dorsallobus in der Sutura betrifft, so ist es bei beiden Arten, *cantabricus* und *tenuicostatus*, durch KULLMANN (1960) und

BOGOSLOVSKIJ (1963) nachgewiesen worden¹⁸. Es bleibt jedoch fraglich, ob der Dorsalabschnitt der Lobenlinie bei den anderen, den völlig advoluten Arten *bipartitus*, *tripartitus*, n. sp. A und *M. sp.* (des Hunsrückschiefers) ebenfalls einen Dorsallobus aufweist. Aufgrund sehr zahlreicher Analogien erscheint mir die Vermutung eher gerechtfertigt, daß bei diesen Arten bei konstant fehlender konkaver Windungszone nicht ein Dorsallobus, sondern (noch) ein Dorsalsattel ausgebildet sein dürfte.

Neben diesen weiter oben als iterativ gewerteten Tendenzen tritt im *Mimosphinctes*-Zweig noch eine weitere, allerdings nicht iterative Entwicklungsrichtung auf, nämlich die Neigung zur Rückbildung der Skulptur auf der Endwindung des Gehäuses. Sie läßt sich in zwei Seitenlinien beobachten. In der *cantabricus-tenuicostatus*-Linie äußert sie sich bei der letztgenannten Art in einer Verschwächung bis Rückbildung der ventralen Rippenabschnitte. In der anderen, von *M. n. sp. A* gebildeten Seitenlinie sind es vor allem die Flankenabschnitte der Rippen, die einer Abschwächung des Reliefs unterworfen sind.

Zugleich erfolgt hier eine sekundäre Vereinfachung der Skulptur. Die Rippen der Endwindung sind nicht mehr gegabelt. Ebenso wie im Falle des *Talenticeras*-Zweiges wird man auch hier bei *M. n. sp. A* in diesem Phänomen eine Rückkehr zum Rippentyp von *Anetoceras* und *Erbenoceras* und damit den Ausdruck einer regressiven Tendenz erblicken dürfen.

II b 6) Der *Talenticeras*-Zweig

Einen kurzen und jüngeren — da offenbar mitteldevonischen — von *Mimosphinctes* entspringenden Seitenzweig (Abb. 10) stellt die neue Gattung *Talenticeras* dar (Beschreibung in Lief. II).

Bis zu den mittleren Wachstumsstadien werden hier die *Mimosphinctes*-Merkmale rekapituliert: die Form der Lobenlinie, die abgeflachten Flanken, die durch Rippengabelung bzw. -einschaltung gekennzeichnete Skulptur und die Advolubilität der Windungen. Dann jedoch werden die späten Windungen sekundär der Ahnenform *Anetoceras* (*Erbenoceras*) ähnlich, eine Reversion, die sich schwach im Windungsquerschnitt, stärker in der sekundären Vereinfachung der Skulptur und in der gyroconen Ablösung der Spätwindung äußert.

Die Gesamttenenz ähnelt hier der bei *Mimosphinctes* n. sp. A gegebenen. Bei der durch diese Art innerhalb des *Mimosphinctes*-Zweiges vertretenen Speziallinie wird die Skulptur im Alter in ganz ähnlicher Weise vereinfacht. Die Regression geht dort allerdings nicht so weit wie bei *Talenticeras*, u. zw. insofern, als der für *Mimosphinctes* typische Windungsquerschnitt und Einrollungsmodus auch im Alter beibehalten bleibt.

¹⁸ KULLMANN nimmt das Auftreten des Dorsallobus in die Diagnose von *Mimosphinctes* auf. Solange jedoch die Lobenlinien der advoluten Arten und insbesondere des Generotyps *M. tripartitus* nicht bekannt sind, muß fraglich bleiben, ob dies nicht eine zu enge Fassung der Gattungsdiagnose darstellt.

II b 7) Der *Teicherticeras*-Zweig

Daß der älteste Vertreter von *Teicherticeras* ERBEN der Hauptreihe angehören muß, die von den Bactriten zu den eingerollten Goniatiten führt, ist bereits erwähnt worden. Diese Ansicht wird durch einige neue, aus dem Hunsrückschiefer — und damit aus dem Oberen Siegenium — stammende Funde gestützt [vgl. *T.* (?) n. sp. B — Lief. II]. Anders verhält es sich offenbar mit den jüngeren Vertretern dieser Gattung. Sie setzen einen Seitenzweig zusammen, der bisher leider nur sehr unvollkommen bekannt ist (Abb. 9).

Umfang und Gliederung der Gattung *Teicherticeras* sind beim gegenwärtigen Kenntnisstand noch unklar, weil manche Arten bisher nur mit Gehäusefragmenten belegt werden konnten und andere nur unvollständig untersucht sind. Immerhin zeichnet sich schon jetzt die Möglichkeit ab, innerhalb des ziemlich weiten Gattungsbereiches auf morphologischer Grundlage mehrere untergeordnete Typen auszuscheiden.

Der Generotyp, *T. desideratum* (TEICHERT, non WALCOTT), zeichnet sich durch einen ovalen, im Ventralteil gut gerundeten Windungsquerschnitt und eine (mindestens gelegentlich) ein wenig abgelöste Alterswindung aus. Zwar äußert sich C. TEICHERT (1948) hinsichtlich des letzteren Merkmals recht vorsichtig, doch zeigt sowohl der von ihm abgebildete Gehäuse-Querschliff als auch die Seitenansicht des Holotyps, daß TEICHERTS Vermutung gerechtfertigt ist. Entsprechendes gilt von der Art *desideratum* (WALCOTT, non TEICHERT), u. zw. aufgrund der bei A. K. MILLER (1938) gebrachten Seitenansicht des Gehäuses, der Angaben von M. R. HOUSE (1962) sowie eigener Beobachtungen an einem mir vorliegenden Gipsabguß des Holotyps. Ein mir zur Verfügung stehender guter Silicon-Abguß des Holotyps von *T. „solitarium“* (BARRANDE 1877: Taf. 522, Fig. 5—6) zeigt, daß auch hier die Ventralseite gerundet ist und daß die in BARRANDES Abbildung sonderbarerweise fortgelassene Endwindung auch bei dieser Art schwach evolutive wird.

Von diesem durch gerundete Ventralseite und leicht evolutive Endwindung gekennzeichneten Typus weicht ein anderer ab, bei dem die Ventralseite etwas abgestumpft, gut abgeflacht oder sogar von ventrolateralen Kanten begrenzt ist. Die Einrollungsverhältnisse sind nicht bei allen Arten klar, doch ist sehr wahrscheinlich, daß allgemein die Alterswindung nicht abgelöst und somit ebenso advolut ist wie die übrigen vorausgehenden Gehäuseteile. Advolubilität liegt jedenfalls bei *T. lissovi* vor, bei dem die Ventralseite BOGOSLOVSKIJS Darstellung (1963: Abb. 4) zufolge bei schwacher Eigenwölbung doch zugleich auch eine gewisse Abflachung erkennen läßt. Hierher wäre ferner wohl auch *T.* n. sp. A zu stellen (ERBEN 1962: 66), wobei ich annehme, daß die bei ihm beobachteten Einrollungsverhältnisse der Endwindung tektonisch überprägt sind. Seine stark abgeflachte Ventralseite wird von fast scharfen ventrolateralen Kanten begrenzt. Für den Fall des Zutreffens der generischen Einstufung mag ferner wohl auch *T.* (?) n.

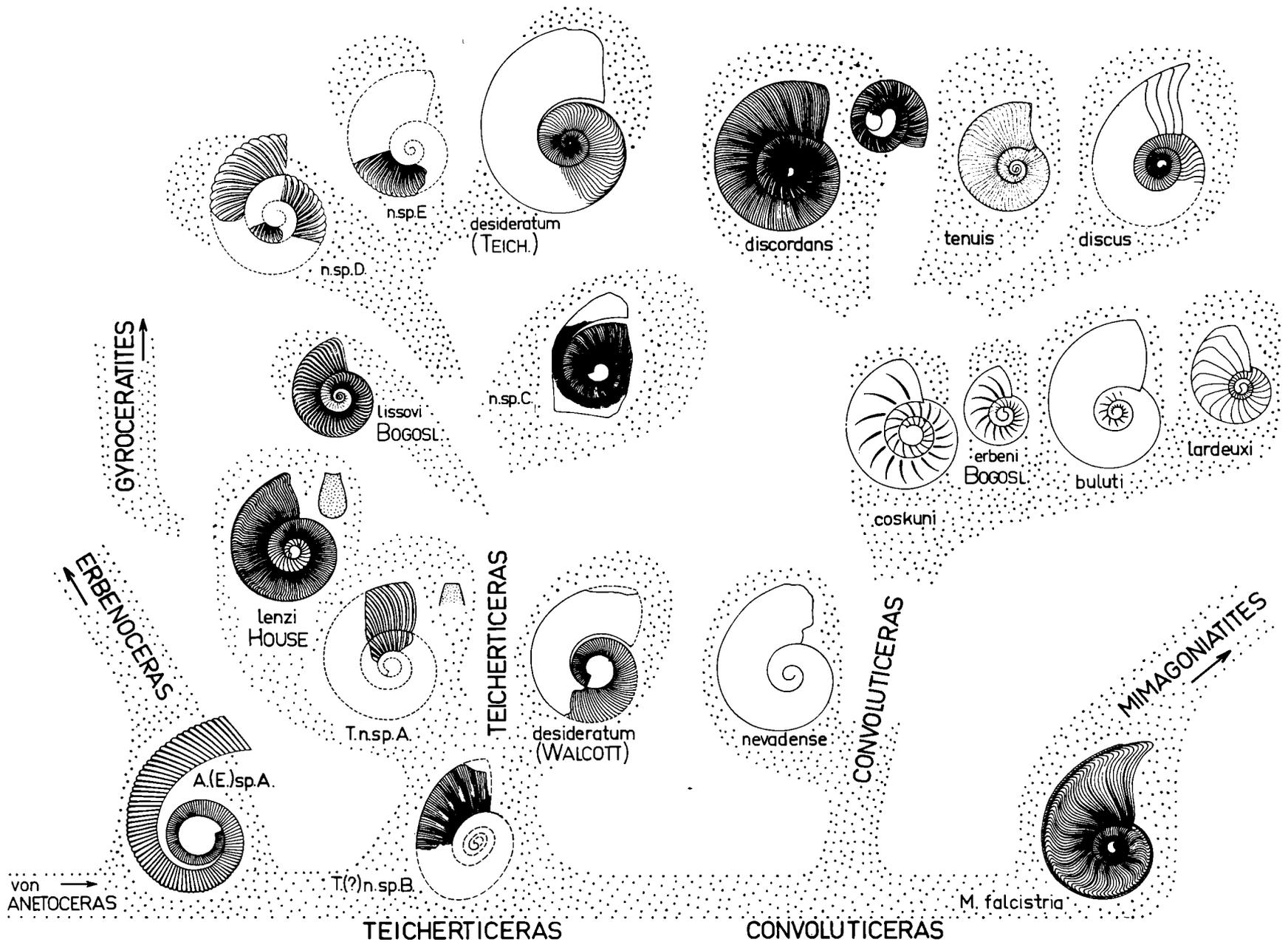


Abb. 9. Detail-Ausschnitt aus dem Stammbaum der ältesten Ammonoidea. — Die Hauptreihe von *Erbenoceras* bis *Mimagoniatites*. — Der *Teicherticeras*-Zweig und der *Convoluticeras*-Zweig. (Fossil-Darstellungen etwas schematisiert. Größen einander angeglichen. Die Individuen von *T. n. sp. A*, *C. nevadense* und *C. coskuni* sind entschalt, zeigen daher die Anwachsstreifen nicht. Lobenlinien fortgelassen. — *T. lenzi* nach M. R. House 1963.)

sp. B hier einzuordnen sein, denn im Falle dieser Art liegen Anzeichen für eine angedeutete schwache Abflachung der Ventralseite vor. Die ventrolateralen Kanten scheinen allerdings stumpf kantig gerundet und noch nicht ausgesprochen zugespitzt zu sein. Der advolute Status der Alterswindung ist hier noch nicht belegt.

Er ist es bei *T.* (n. subg.) *lenzi* HOUSE^{18a}, das daneben auch über eine deutlich abgeplattete Ventralseite und scharf ausgeprägte Ventrolateral-Kanten (fast schon Kiele) verfügt, und damit die charakteristischen Züge der oben genannten Gruppe in vollem Umfang besitzt. Ein auffallendes, zusätzliches Merkmal verleiht *lenzi* HOUSE jedoch einen gewissen morphologischen Abstand von ihr. Es ist dies das Auftreten eines kleinen orientären Lateralsinus der Anwachsstreifen.

Ein weiterer Vertreter von *Teicherticeras* bleibt vorläufig noch etwas problematisch: *T.* (subg. ?) n. sp. D (= *desideratum* TEICHERT partim, 1948: Taf. 16, Fig. 2, non cetera). Diese Art unterscheidet sich von *desideratum* (TEICHERT, non WALCOTT) durch das Fehlen eines schwachen Lateralsinus der Anwachsstreifen.

Wie aus der vorstehenden Arten-Übersicht hervorgeht, kommen im sehr weit gefaßten Bereich der Gattung Arten mit voll advoludem Gehäuse vor, daneben aber auch Arten, deren Endwindung ein wenig gyrocon ist. Es ist nun recht schwierig, zu entscheiden, welcher von beiden Rollungszuständen innerhalb der Gattung der phylogenetisch ursprünglichere ist. Die schwach evolute Endwindung könnte wie bei *A.* (*Erbenoceras*) noch — d. h. primär — evolut und noch nicht in die Advolubilität des Gehäuses einbezogen sein, welche die ontogenetisch vorausgehenden Windungen in jedem Fall bereits ergriffen hat. Eine andere Möglichkeit besteht in der Annahme, daß die gyrocone Endwindung wie etwa bei *Talenticeras* und *Palaeogoniatites* sekundär evolut ist und sich von dem advoluten Gehäuseteil in regressivem Entwicklungsgang bereits wieder abgelöst hat. Eine letzte Entscheidung kann nur bei Berücksichtigung der stratigraphischen Altersfolge gefällt werden. Leider aber liegt die bei der ältesten Art n. sp. B bekannte Endwindung bisher nicht in situ, sondern nur als isoliertes Fragment vor. Zukünftige vollständigere Funde werden die Entscheidung bringen. — Da aber die eine gyrocone Endwindung aufweisenden Arten von *Teicherticeras* zugleich eine gerundete Ventralseite aufzuweisen pflegen, die Arten mit advoluter Endwindung aber eine abgeflachte, und da n. sp. B in bezug auf die Ventralseite offenbar dem letzteren Typ zuneigt, scheint mir die Vermutung nahezuliegen, daß diese älteste Art auch eine voll advolute Endwindung besaß. Bis zum Beweis des Zutreffens oder des Gegenteils kann diese Annahme als Arbeitshypothese Verwendung finden.

^{18a} Nachtrag: vgl. HOUSE, M. R. & PEDDER, A. E. H.: Devonian goniatites and stratigraphical correlations in Western Canada. — *Paleontology*, 6 (3), London 1963.

Die Stellung von *T.* (?) n. sp. B innerhalb der Hauptreihe wird durch diese Problematik nicht unmittelbar berührt. Stellt sich die Endwindung — wie hier angenommen — als advolut heraus, so ist mit ihr das Gesamtgehäuse advolut und die Art würde sodann auch in dem Merkmal des Rollungsmodus eine sehr deutliche Mittelstellung zwischen *A.* (*Erbenoceras*) sp. A und *Mimagoniatites* bzw. *Convoluticeras* als benachbarten Gliedern der Hauptreihe einnehmen. Sollte sich jedoch ergeben, daß die Endwindung dieses ältesten *Teicherticeras* doch noch etwas evolut ist, so setzt er den bei *Erbenoceras* vorausgehenden Rollungsmodus zwar im Prinzip fort. Doch auch in diesem Fall würde *Teicherticeras* (?) n. sp. B über den Formzustand seines Vorgängers *Erbenoceras* sp. A hinausführen und eine gewisse Mittlerstellung einnehmen: Bei den anderen *Teicherticeras*-Arten bleibt die gyrocone Endwindung nur noch wenige mm vom voll advoluten Gehäuseteil entfernt, und der Krümmungsgrad der bei n. sp. B bekannten, aber isoliert aufgefundenen Endwindung zeigt an, daß sie — falls überhaupt evolut — vom advoluten Gehäuseteil auch bei dieser Art nur noch sehr wenig entfernt sein kann.

Was nun den *Teicherticeras*-Seitenzweig betrifft, so ist unter Zugrundelegung der oben entwickelten Arbeitshypothese anzunehmen, daß der leicht evolutive Zustand der Endwindungen von *desideratum* (TEICHERT, non WALCOTT) und *desideratum* (WALCOTT, non TEICHERT) sekundär, nämlich im Zuge regressiver Tendenzen erreicht worden ist.

Daneben zeigen sich im *Teicherticeras*-Zweig mit Sicherheit auch iterative Tendenzen, u. zw. insofern, als die erste Andeutung von lateralen Sinusbildungen der Anwachsstreifen in zwei Seitenlinien parallel zur Hauptreihe und unabhängig von ihr hervorgebracht wurde: bei *lenzi* HOUSE und bei *desideratum* (TEICHERT).

Man könnte versucht sein, an eine Iteration auch in bezug auf eine von der Hauptreihe unabhängige Ausbildung der konkaven Windungszone zu denken, da TEICHERT 1948: 66 es für möglich hält, daß die Spur einer solchen bei einem Einzel-Individuum von *T. desideratum* auftritt. Ich meine jedoch, daß hier echte Konvolubilität nicht vorliegen dürfte: Die erwähnte Einsenkung soll „not more than the merest fraction of a millimeter deep“ sein und die entsprechende Abbildung (1948: Taf. 1, Fig. 5) zeigt nichts, was als echte Konkavzone gewertet werden könnte, es sei denn, man wolle eine Schrägverschiebung zweier Windungen so deuten, die an einer Stelle (offenbar tektonisch bedingt) auftritt.

II b 8) Der *Convoluticeras*-Zweig

Daß *Convoluticeras* ERBEN von *Teicherticeras* abspaltet, darf mit gutem Recht angenommen werden, doch bleibt der Zeitpunkt noch fraglich, zu dem dies erfolgte. Aufgrund ihrer Merkmale erscheint die Gattung *Convoluticeras* wie eine Mittlerform zwischen *Teicherticeras* (Übereinstimmung im grundsätzlichen Verlauf der Skulptur und der Anwachsstreifen), und *Mimagoniatites* EICHENBERG (Konvolubilität, Dorsallobus). Es wäre somit möglich, daß ihre primitivsten Vertreter der Hauptreihe angehören. Diese

Vermutung kann jedoch erst dann als bestätigt gelten, wenn es in Zukunft gelingen sollte, primitive *Convoluticeras*-Arten im Oberen Siegenium nachzuweisen. (Theoretisch besteht immerhin die Möglichkeit, daß die hier mit Vorbehalt zu *Teicherticeras* gestellte n. sp. B konvolut ist und daher zu *Convoluticeras* gehört. Aus in Lief. II zu nennenden Gründen ist dies aber wenig wahrscheinlich.) Z. Z. kann die Gattung erst vom Unter-Emsium an als bekannt gelten. Gerade die älteste bekannte Art, *C. nevadense* (MILLER), zeigt aber so spezielle Züge, daß sie nicht als primitivster Vertreter der Gattung gelten kann. Ihr Auftreten im Unter-Emsium spricht somit dafür, daß die wesentlich primitivere Art *C. coskuni* n. sp. oder deren Vorläufer bisher unentdeckt auch im Unter-Emsium und vielleicht sogar schon im Ober-Siegenium auftreten.

Alle bekannten Arten von *Convoluticeras* setzen einen mehrfach gegabelten Seitenzweig der frühen Ammonoideen zusammen (Abb. 6 und 9). Wie erwähnt, dürfte die ursprünglichste Art *C. coskuni* n. sp. sein (vgl. Lief. II). Von ihr ausgehend, scheint im Ober-Emsium die Entwicklung in einer Seitenlinie über *C. erbeni* BOGOSLOVSKIJ und *C. buluti* n. sp. (vgl. Lief. II) zu *C. lardeuxi* ERBEN zu führen¹⁹. Die hier wirksamen Tendenzen sind: Schrittweise Rückbildung der Skulptur, zunehmende Hochmündigkeit, Verschmälerung der Ventralseite und Vertiefung der konkaven Windungszone (also Zunahme der Konvolubilität). Mit Ausnahme der Rückbildung der Skulptur handelt es sich durchwegs um Tendenzen, die iterativ sind, da sie unabhängig von der genannten Linie des *Convoluticeras*-Zweiges auch in der Hauptreihe gegeben sind.

In die weitere Verwandtschaft von *buluti* n. sp. und *lardeuxi* gehört offenbar auch *Convoluticeras nevadense* (MILLER 1938), das HOUSE (1962) nicht ganz zutreffend bei *Teicherticeras* einstufen wollte (vgl. Lief. II). In dieser unter-emsischen Abzweigung aus noch unbekanntem Vorläufer der *buluti-lardeuxi*-Linie wird ein hoher Spezialisationsgrad erreicht: wie bei *Palaeogoniatites*, *Talenticeras* und offenbar auch manchen *Teicherticeras*-Arten eine Ausrollungstendenz im Alter. Die Endwindung wird sekundär advolut (vgl. HOUSE 1962: Abb. 1).

Zwei weitere, aber recht spezielle kurze Seitenlinien lassen sich sodann im Eifium feststellen, beide mit durchaus eigenen Tendenzen und beide wahrscheinlich von *C. coskuni* n. sp. herstammend. Die erste dieser beiden Stammeslinien wird von der Art *Convoluticeras discus* (ERBEN) gebildet. Für sie ist bezeichnend, daß die Anwachsstreifen über lange Strecken der Ontogenese zwar in der für alle Mimosphinctidae typischen Weise rursiradiat bleiben, daß sie aber darüber hinaus vor allem im Alter bereits Andeutungen des Ventrolateralsattels und des Lateralsinus, ja sogar schon die Tendenz zu rectiradiater Stellung zeigen (ERBEN 1953: Abb. 8). Diese

¹⁹ Die letztgenannte Art liegt mir nunmehr in einem Exemplar (GPIBo) auch aus dem Lauterberger Kalk der Rothäuser Klippe bei Bad Lauterberg vor (Ober-Emsium).

Merkmale werden auch in der Hauptreihe, u. zw. erstmalig bei *Mimagoniatites* hervorgebracht. In der *discus*-Linie des *Convoluticeras*-Zweiges entstehen sie jedoch unabhängig hiervon und als iterative Bildung (Abb. 4).

[Von „*Mimagoniatites*“ *discus* (ERBEN 1953: Taf. 19, Fig. 7) meine ich jetzt — trotz meiner Erwägungen von 1960 (: 64) —, daß es sich um einen Vertreter von *Convoluticeras* handelt. Dafür spricht, daß die Anwachsstreifen doch schon auf relativ frühen Windungen rursiradiat gestellt sind, wie ich bei einer erneuten Untersuchung des Holotyps beobachtete. Wäre *discus* eine Art von *Mimagoniatites*, bei der im Alter eine Regression zu rursiradiater Stellung der Anwachsstreifen stattfindet (wie etwa bei dem von *Mimagoniatites* abspaltenden *Palaeogoniatites*), so wäre zu erwarten, daß zumindest die frühen, u. zw. die an die zweite Wachstumsänderung anschließenden Stadien *mimagoniatitid* wären, d. h. *rectiradiat* und *echt bikonvexe* Anwachsstreifen hätten. Bei *discus* bleiben die Streifen jedoch wie bei *Convoluticeras* während fast der gesamten Ontogenese rursiradiat. Ihre i. A. rursiradiat Position ist bei dieser Art also nicht durch gerontische regressive Tendenz bedingt. Unter diesen Umständen kann die in fortgeschrittenen Stadien auftretende Andeutung von Ventrolateralsattel und Lateral sinus eine Zuordnung zu *Mimagoniatites* entgegen der ursprünglichen Annahme nicht stützen, sondern muß als Iterativbildung bewertet werden²⁰. Die 1960: 64 auf die Altersstadien von *Mimagoniatites bohemicus* (BARRANDE) bezogenen Anmerkungen bleiben hiervon jedoch unberührt.]

Die zweite Seitenlinie wird durch *C. discordans* n. sp. (vgl. Lief. II) gebildet. Auch sie ist stark spezialisiert. Die sie kennzeichnende Eigenschaft besteht in der Herausbildung parabelartiger Diskordanzen in der Anwachsstreifung (Abb. 9 — periodische Wachstums-Unterbrechungen des Mündungsrandes?) der frühen postlarvalen Stadien, wie sie bei keinem anderen primitiven *Goniatiten* auftreten.

Schließlich sei noch eine weitere kurze Seitenlinie erwähnt, die gleichfalls im Eifilium bestand und ebenso wie die beiden zuvor genannten aus *C. coskumi* n. sp. hervorgegangen sein mag. Sie wird von der Art *Convoluticeras tenuis* (BOGOSLOVSKIJ) gebildet.

Bezüglich der Anwachsstreifen dieser Art sei vermerkt, daß sie in ihrer von BOGOSLOVSKIJ (1961) beschriebenen und am Exemplar abgebildeten Gliederung insofern noch ebenso primitiv sind wie die aller anderer *Mimosphinctidae*, als auch bei ihnen ein echter Lateral sinus und ein Ventrolateralsattel noch fehlen. Ferner stehen diese Anwachsstreifen wahrscheinlich auf derselben nur relativ fortgeschrittenen Stufe, wie sie bei *Convoluticeras* allgemein üblich ist (bereits vorhandener Dorsalsinus). Sie sind also hinsichtlich ihrer Gliederung nicht fortgeschrittener als allgemein die Streifen der anderen *Mimosphinctidae* — wohl aber bezüglich ihrer Position, da sie sich bereits recht weitgehend der *rectiradiaten* Gliederung nähern, die für fortgeschrittenere Glieder der Hauptreihe typisch ist (*Mimagoniatites*, *Anarcestes* und weitere *Anarcestinae*).

²⁰ J. KULLMANN faßt (1960: 479, Fußnote 2) *discus* als Übergangsform zwischen *Convoluticeras* und *Mimagoniatites* auf und hielt daher die generische Selbständigkeit von *Convoluticeras* für nicht gesichert. Diese Bedenken kann ich nicht teilen: der älteste *Mimagoniatites* stammt aus dem Oberen Siegenium (*falcistria* FUCHS im Hunsrückschiefer), die angebliche Übergangsform *discus* aus dem Eifilium!

In dieser von *C. tenuis* gebildeten und bisher nur aus dem Ural bekannten Seitenlinie werden nun iterativ drei Entwicklungsrichtungen eingeschlagen, die zu der Entwicklung der Hauptreihe parallel verlaufen: a) die soeben erwähnte beinahe rectiradiäre Stellung der Anwachsstreifen, und b) die Tendenz zu zunehmender engerer Einrollung des frühontogenetischen Gehäuses durch in immer frühere Stadien vorverlegtes Umfassen der Windungen bzw. Entstehen der konkaven Windungszone und c) ein schwacher initialer Lateralsinus.

[Für die Art *tenuis* hat B. I. BOGOSLOVSKIJ 1961 die neue Gattung *Laganites* begründet. Die sehr engen Beziehungen zu *Convoluticeras* sind dabei auch schon von ihm hervor gehoben worden, doch glaubte er, Unterschiede von Gattungsrang festgestellt zu haben: Bei *Laganites* soll BOGOSLOVSKIJ zufolge die Gehäuseform abweichend und der Protoconch größer sein. Ferner soll der letztere trotz Fortbestehens der Nabellücke bereits von der ersten Windung umfaßt werden, was bedeutet, daß hier die konkave Windungszone früher (nach 1 ganzen Windung) angelegt wurde als bei den bisher bekannten *Convoluticeras*-Arten (nach $1\frac{1}{4}$ Windungen).

Alle diese Merkmale ergeben allerdings nur einen graduellen, nicht aber einen prinzipiellen Unterschied gegenüber *Convoluticeras*. Grundsätzliche Verschiedenheit der Gesamtform des Gehäuses besteht nicht mehr, wenn man die neuen *Convoluticeras*-Arten *C. coskuni* n. sp. und *C. discordans* n. sp. mit berücksichtigt. Verschiedenheit in der Größe des Protoconchs ist innerhalb der meisten primitiven Ammonoideen-Gattungen gegeben (z. B. bei *Gyroceratites*, *Convoluticeras*, *Mimagoniatites*) ohne daß man sie zur Abspaltung neuer taxonomischer Einheiten benützen könnte. Die Differenz im ersten Auftreten des Umfassens der Windungen ist minimal (Unterschied von $\frac{1}{4}$ Windung). In all diesen Punkten handelt es sich also um quantitative, nicht aber um qualitative Unterschiede.

Aufgrund des Fehlens von wirklich durchgreifenden Unterschieden, andererseits aber auch wegen der weitgehenden Übereinstimmung (u. a. im Fehlen eines Lateralsinus sowie eines echten Ventrolateralsattels in der noch nicht bikonvexen Anwachsstreifung) meine ich, daß *Laganites* mit *Convoluticeras* identisch ist.]

II b 9) Der *Gyroceratites*-Zweig

Die Gattung *Gyroceratites* v. MEYER ist von O. H. SCHINDEWOLF (1933, 1935, u. a.) als ein Bindeglied zwischen den Bacriten und den eingerollten Ammonoideen aufgefaßt worden. L. F. SPATH (1933: 450) und J. C. A. BÖHMERS (1936: 99) rechnen zwar gleichfalls damit, daß sich *Gyroceratites* von den Bacritidae herleitet, meinen jedoch, daß es sich dabei um einen Seitenzweig handelt. Diesen läßt SPATH als „degenerated branch“ (1933) offenbar blind enden, während BÖHMERS an ihn die „asellati spiruliformes“ anschließen will²¹. Bei der nunmehr weiter fortgeschrittenen Kenntnis der ältesten Ammonoidea läßt sich wohl keine dieser Vermutungen länger aufrechterhalten.

Eine direkte Ableitung der Gattung von den Bacritiden oder — in speziellerer Form — von *Lobobacrites* erscheint nicht mehr möglich. *Gyroceratites* ist bereits ein typischer, weitgehend fortgeschrittener Vertreter der älteren Goniatiten. Zumindest erscheint die Gattung wesentlich fortgeschrittener als die heute näher bekannten wirklich primitivsten Goniatiten

²¹ Vgl. Kap. Ia 5.

(Mimosphinctidae), was aus ihrer advoluten Einrollung und vor allem der sehr spezialisierten Anwachsstreifung [Abb. 4 — zugespitzter hoher Ventrolateralsattel, tiefer Ventral sinus, tiefer und breiter Lateral sinus, rectiradiat (!) Position der Streifen] klar hervorgeht. Der zwischen den Bacriten und den eingerollten Ammonoideen vermittelnden Hauptreihe gehört sie sicher nicht an.

In diese Richtung scheint auch die stratigraphische Verbreitung der Gattung zu weisen. Der primitivste Vertreter der Goniatiten, *Anetoceras hunsrueckianum*, und eine Reihe von primitiven Ammonoideen sind bereits im Ober-Siegenium (Hunsrückschiefer) festgestellt worden. *Gyroceratites* scheint hingegen erst im Emsium, möglicherweise sogar erst im Ober-Emsium aufzutreten: bei W. EICHENBERG (1930, 1931) und bei ERBEN (1953) noch als unter-emsisch angeführte Vorkommen haben sich inzwischen als ober-emsisch herausgestellt. O. H. WALLISER hält zwar (1962: 566) für möglich, daß die Gattung schon im Oberen Siegenium (Hunsrückschiefer) erscheint, da ihm vorliegende Abdrücke „im Aufrollungsmodus gut mit *G. laevis* übereinstimmen“. Abgesehen davon, daß es ein fast aussichtsloses Unterfangen ist, bei Schiefer-Erhaltung an bloßen Fossilabdrücken feststellen zu wollen, welcher Aufrollungsmodus (Advolubilität?, Konvolubilität? oder die Kombination beider?) vorliegt, verliert die Annahme WALLISERS auch durch einen sehr bemerkenswerten Fund von M. R. HOUSE beträchtlich an Gewicht. Die von HOUSE untersuchte neue Art *Teicherticeras* (n. subg.) *lenzi* dürfte mit sehr großer Wahrscheinlichkeit die Wurzel des *Gyroceratites*-Stammes darstellen — und für sie wird ein Alter von Emsium (vielleicht Unter-Emsium?) angenommen.

Gyroceratites dürfte wohl einen von der Hauptreihe ziemlich entfernten Seitenzweig bilden (Abb. 6 und 10). Der noch nicht querverbreiterte larvale Windungsquerschnitt, die schmal hoch-ovale Form des adulten, das Fehlen einer konkaven Windungszone, die Abwesenheit eines Dorsallobus der Sutura und das Fehlen eines Dorsal sinus der Anwachsstreifen sprechen dafür, daß sich die Gattung von einer Wurzel herleitet, die primitiver als *Mimagoniaticeras* und *Convoluticeras* ist. Unter diesen Umständen war von vornherein anzunehmen, daß *Gyroceratites* von einer der ursprünglicheren *Teicherticeras*-Arten abstammt. Noch vor Abschluß meines Manuskriptes fand diese meine Annahme eine Bestätigung durch die erwähnte neue, von M. R. HOUSE (vgl. S. 147) begründete Art *Teicherticeras* (n. subg.) *lenzi*. Dr. M. R. HOUSE — dem für das kollegiale Entgegenkommen, mit dem er mir seine Unterlagen zugänglich machte, recht herzlicher Dank gesagt sei — hatte diese Art bereits selbst in Verbindung mit *Teicherticeras*, zugleich aber auch mit *Gyroceratites* gebracht, und ich vermag ihm darin nur beizupflichten. Mit beiden Gattungen gemeinsam sind der Aufrollungsmodus (durchwegs advolut), die Lobenlinie und — im Prinzip — der Windungsquerschnitt (abgeflachte Ventralseite, ventrolaterale Kanten, fast schon Kiele). Eine ausgesprochene Mittelstellung nehmen die Anwachsstreifen ein: sie sind noch primitiv und

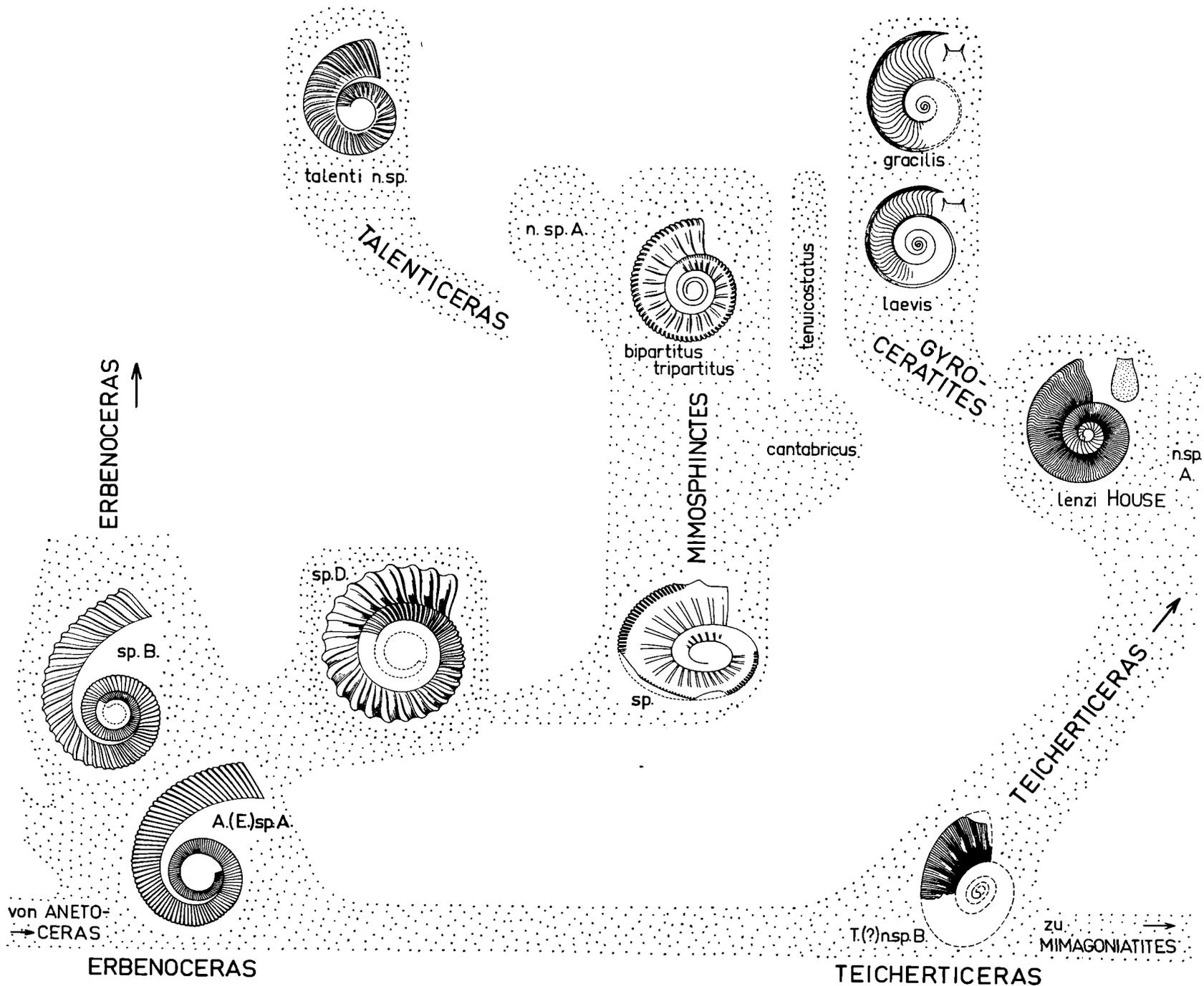


Abb. 10. Detail-Ausschnitt aus dem Stammbaum der ältesten Ammonoidea. — Der *Mimosphinctes*-Zweig, der *Talenticeras*-Zweig und der *Gyroceratites*-Zweig. (Fossil-Darstellung etwas schematisiert. Größen einander angeglichen.)

ausgesprochen rursiradiat wie bei *Teicherticeras*, haben aber bereits einen Lateralsinus und Ventrolateralsattel, wenn diese Bildungen auch bei weitem noch nicht so ausgeprägt sind, wie dies bei dem typischen *Gyroceratites* der Fall ist. Entsprechendes gilt für die ventrolateralen Kanten: Sie sind wesentlich stärker ausgebildet als bei *Teicherticeras* n. sp. A und entsprechen beinahe bereits den kielartigen Ventrolateral-Kanten mancher *Gyroceratites*-Vertreter bzw. deren frühontogenetischen Stadien. Alles in allem erfüllt *lenzi* HOUSE sämtliche Voraussetzungen eines zwischen *Teicherticeras* und *Gyroceratites* vermittelnden Bindegliedes.

Die innerhalb des *Gyroceratites*-Zweiges bestehenden phylogenetischen Zusammenhänge sind noch unklar und werden es wohl noch so lang bleiben müssen, wie die in Böhmen auftretenden Arten dieser Gattung nicht revidiert sind. Für den Gesamt-Zweig gilt, daß in ihm eine auffallende generelle Eigentendenz entwickelt ist: eine Zuschärfung bzw. Zuspitzung besonders hoher Ventrolateralsättel, wie sie in ähnlicher Form bei keiner anderen der älteren Goniatiten-Gattungen wiederkehrt. — [Hier sei hervorgehoben: Die Spitze des Ventrolateralsattels liegt in der äußeren Basalhälfte der Kiel-Lamelle, so daß der Anwachsstreifen auf der Außenfläche der vollständig erhaltenen Lamelle schräg nach rückwärts verläuft (vgl. ERBEN 1960: Taf. 4, Fig. 7). WALLISERS Skizze Abb. 1 gibt diese Verhältnisse nicht ganz zutreffend wieder.] — Eine andere, gleichfalls ungewöhnliche Eigentendenz stellt sich in der Herausgestaltung der bereits erwähnten ventrolateralen Kiel-Lamellen ein.

Iterativer Art ist ein weiterer genereller Zug, nämlich die Tendenz, die Anwachsstreifen rectiradiat auszurichten. Er ist unabhängig von der gleichen, in der Hauptreihe mit *Mimagoniatites* einsetzenden Tendenz erworben worden.

Das wohl auffälligste Merkmal von *Gyroceratites* — die Ausbildung ventrolateraler Kiel-Lamellen — ist lange unbekannt geblieben. Ihr Vorkommen konnte ich erstmalig 1953, dann erneut 1960 beobachten. Da derartige Bildungen bei den zuvor schon seit langer Zeit bekannten Arten (*gracilis*, *laevis*) nicht festgestellt waren, mußte der Eindruck entstehen, als handle es sich hier um eine Sonderentwicklung innerhalb von *Gyroceratites*, und so habe ich 1960 die Lamellen bzw. Kiele tragenden Arten von *Gyroceratites* in einer eigenen Untergattung *Lamelloceras* zusammengefaßt, von der ich annahm, daß sie innerhalb von *Gyroceratites* eine Parallel-Entwicklung zu der Linie *laevis-gracilis* durchläuft.

Dagegen hat sich kürzlich O. H. WALLISER (1962) gewendet, der die Auffassung vertrat, die Lamellen tragende Art *dorsolamellatus* ERBEN sei mit *gracilis* BRONN 1835, die gleichfalls lamellate Unterart *armoricanus* ERBEN mit *laevis* (EICHENBERG 1931) identisch und das Fehlen von Kiel-Lamellen sei bei den genannten älteren Arten lediglich durch ihren Erhaltungszustand vorgetäuscht (regelmäßige Steinkernerhaltung bei *gracilis*; bei *laevis* Schalenbeschädigung).

WALLISERS Darlegungen erschienen zwar plausibel, doch war ihr Zutreffen keineswegs so erwiesen, wie man nach der Bestimmtheit seiner Formulierungen hätte meinen können: Im Falle der angenommenen Identität von *gracilis* und *dorsolamellatus* verweist WALLISER darauf, daß ihm aus dem Wissenbacher Schiefer (als stratum typicum) einige Exemplare von *Gyroceratites* vorliegen, die „ . . . in der Ausbildung des Steinkerns vollkommen mit der Titellart *gracilis* im Sinne der älteren Autoren übereinstimmen. . .“, und

bei denen anhaftende Schalenreste Lamellen-Kiele erkennen lassen. Das ist an sich nichts Neues, denn zwei entsprechende Exemplare hatte ich bereits 1960 selbst erwähnt, eines davon auf Taf. 4, Fig. 7, sogar abgebildet. Dieses Vorkommen lamellater Gyroceratiten im Wissenbacher Schiefer konnte für die Klärung der Frage nach der Identität oder Verschiedenheit der Arten *dorsolamellatus* und *gracilis* jedoch keineswegs entscheidend sein. Eine Zugehörigkeit zu *gracilis* war zwar denkbar, da „der Steinkern mit *gracilis* übereinstimmt“, sie war aber keineswegs bewiesen, und WALLISER hat sich weit vorgewagt, als er diese Exemplare uneingeschränkt als *gracilis* bezeichnete (1962:571), obwohl der Besitz von Kiel-Lamellen bei dieser Art nicht erwiesen war. Diagnosen- und definitionsgemäß waren sie — solange das Vorkommen derartiger Lamellen bei *gracilis* nicht nachgewiesen werden kann — zu *dorsolamellatus* zu stellen, was mir — um WALLISERS recht energische Ausdrucksweise zu zitieren — gar nicht so „unsinnig“ erscheint.

Ein Beweis wurde auch durch WALLISERS graphischen Vergleich der Meßwerte (1962: Abb. 2) nicht erbracht, denn die Merkmals-Alternative lamellat/nicht-lamellat wird durch ihn nicht erfaßt. Was aber die Korrelation der übrigen Gehäuse-Merkmale wie WH/WB u. dgl. betrifft, so hätte sich dieses Bild auch dann ergeben können, wenn eine weitgehende Parallel-Entwicklung zweier verwandter Arten „*gracilis*“ und „*dorsolamellatus*“ vorlag, die sich lediglich in der Ausbildung der Ventralseite unterscheiden. Analoges gilt für das Verhältnis der Arten „*laevis*“ und „*armoricanus*“.

Ein wirklicher Beweis hätte lediglich dann vorgelegen, wenn WALLISER an den Holotypen von *gracilis* und *laevis* nachgewiesen hätte, daß die mittels dieser Typen durch BRONN und EICHENBERG gekennzeichneten Arten ebenso wie *dorsolamellatus* und *armoricanus* Lamellen-Kiele besitzen. Beide Holotypen sind jedoch verschollen, so daß die Artnamen *gracilis* und *laevis* substanzlos geworden sind und WALLISER gezwungen ist, für die BRONNSche Art von 1835 ein Exemplar von SANDBERGER 1850 und für die EICHENBERGSche Art von 1931 ein von WALLISER selbst gesammeltes Stück als Neotypus in Erwägung zu ziehen. Da ein Neotypus mit dem ursprünglichen Holotypus nicht nur hinsichtlich Fundort und Fundschicht übereinstimmen muß, sondern in Analogie hierzu auch dessen Beschreibung und Abbildung weitgehend ähneln müßte, und da die ursprünglichen Autoren BRONN und EICHENBERG die Existenz von Kiel-Lamellen nicht beobachtet haben, müßten auch die Neotypen frei von Lamellen sein. Wäre doch bei einer Auswahl von morphologisch in diesem wichtigen Merkmal abweichenden Neotypen die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß der auswählende Autor dem Artnamen subjektiv und unbewußt einen ihm nicht zukommenden morphologischen Gehalt unterstellt.

Solche Situationen werden sich immer dann ergeben, wenn man forciert darangeht, Artnamen konservieren zu wollen, deren Geltungsbereich aufgrund des Verlustes des Holotyps zur Fiktion geworden ist. Eine solche Situation liegt auch hier vor: Der Beweis, daß die ausgewählten Neotypen tatsächlich die Arten BRONNS und EICHENBERGS repräsentieren werden, läßt sich in diesem Fall nicht liefern. Auch den Beweis, daß die ursprünglichen Holotypen der Arten *gracilis* und *laevis* — und damit die Arten selbst — Kiel-Lamellen besitzen haben, mußte WALLISER schuldig bleiben. Nach Lage der Dinge kann er gegenwärtig auch gar nicht erbracht werden.

Verzichtet man nun darauf, hier Aussagen mit Bestimmtheit vorbringen zu wollen, so ist zu bemerken, daß der Beweis für die Behauptung O. H. WALLISERS zwar noch aussteht, daß aber das Zutreffen einer entsprechenden Vermutung von vornherein durchaus wahrscheinlich schien. Diese Wahrscheinlichkeit hat sich jetzt durch den von M. R. HOUSE beschriebenen Fund der wahrscheinlichen Ancestralform von *Gyroceratites* entscheidend erhöht, da schon dieser Vorläufer ventrolaterale kielartige Kanten aufweist und es nicht wahrscheinlich ist, daß von ihm innerhalb von *Gyroceratites* eine Linie *laevis-gracilis* ausging, in der diese Sondermerkmale wieder rückgebildet worden wären (— obwohl auch das nicht völlig ausgeschlossen wäre). Unter diesen neuen Umständen sind die Vorstellungen O. H. WALLISERS jetzt als Arbeitshypothese zu akzeptieren.

Im übrigen erwächst aus der Kenntnis der Ancestralform *Teicherticeras* (n. subg.) *lenzi* HOUSE ein neues Problem. Zur Zeit der Abfassung meines 1960 publizierten Manuskriptes galten manche Vorkommen von *G. laevis* allgemein noch als unter-emsisch. Daraus ergab sich meine Erwägung, daß „bei den stratigraphisch älteren Arten die Zunahme an Windungshöhe langsam, bei den jüngeren schneller erfolgt“. Dies ist von WALLISER (1962: 568) sodann übernommen und ausgebaut worden, der Formen des Grenzbereichs Ems/Eifel den Formen „des Ems“ gegenüberstellt, dabei zu prinzipiell gleichen Vorstellungen kommt und meine Auffassung wiederholt, die Formen *armoricanus* (bei ihm *laevis* genannt) und *dorsolamellatus* (bei ihm als *gracilis* zitiert) seien phyletisch eng miteinander verknüpft. Unter Berücksichtigung der oben angedeuteten Tendenzen und Altersverhältnisse würde dies bedeuten, daß am Anfang der Entwicklung eine Art mit langsamer Zunahme an Windungshöhe (*laevis*) stehen würde. Die Ancestralform *T.* (n. subg.) *lenzi* HOUSE aber weist — allein schon in den frühontogenetischen Stadien — eine Zunahme an Windungshöhe auf, die bereits wesentlich schneller erfolgt als bei „*laevis* des Ems“. Hier ergibt sich anscheinend eine Diskrepanz, die deutlich zeigt, daß unsere Kenntnis der Arten, der Zusammenhänge und der Tendenzen innerhalb des *Gyroceratites*-Zweiges noch recht unvollkommen ist. Vielleicht klärt sich das hier aufgezeigte Problem, wenn die *Gyroceratiten* oder zu ihnen überleitende *Teicherticeraten* aus dem Unter-Ems bekannt sein werden, was heute noch nicht der Fall ist. Denn wenn WALLISER auch — recht verallgemeinernd — von „Ems“ spricht, so ist doch festzuhalten, daß alle bisher publizierten Exemplare von *laevis* (und von emsischen *Gyroceratites* überhaupt) den neueren stratigraphischen Einstufungen zufolge ausschließlich aus dem Ober-Ems stammen.

II b 10) Der *Mimagoniatites*-Zweig

Der von den *Bactritidae* zu den eingerollten Ammonoidea führenden Hauptreihe gehören innerhalb von *Mimagoniatites* sicherlich nur wenige Arten an. In Frage kommen mit großer Wahrscheinlichkeit *Mimagoniatites falcistria* (FUCHS) aus dem Hunsrückschiefer²² und wohl auch *M. obesus* ERBEN (Abb. 11).

Im übrigen scheinen bei *Mimagoniatites* mehrere Stammeslinien zu bestehen, die ebenso wie dies bei *Anetoceras* der Fall ist, einen aus der Hauptreihe entspringenden Seitenzweig zusammensetzen. Genauer ist dieser noch nicht bekannt, doch lassen sich in generellen Zügen schon jetzt einige Arten-Gruppen unterscheiden, die phylogenetisch verknüpft sein dürfen: die *zorgensis*-Gruppe, die *obesus*-Gruppe, die *Parentites*-Linie und vielleicht auch eine *tabuliformis*-Linie.

Die *zorgensis*-Gruppe stellt sicherlich die älteste und konservativste Stammeslinie dar. Kennzeichnend ist für sie, daß die Zunahme der Windungshöhe in den Mittel- und Spätstadien ziemlich schnell vor sich geht. Der querovale Windungsquerschnitt der frühontogenetischen Stadien wird schon in den frühen Mittelstadien aufgegeben, der Windungsquerschnitt tendiert im Laufe der weiteren Ontogenese zu abgeflachten Flanken bei etwas abgeplatteter Ventralseite, und die Alterswindungen werden hochoval [vgl. Abb. 3. — Beispiele: *zorgensis* (ROEM.), *erbeni* KULLMANN, *bobemicus* (BARRANDE) usw.].

²² Die Zugehörigkeit dieser Art zu *Mimagoniatites* kann nunmehr aufgrund neuer Funde, die mir aus dem Hunsrückschiefer vorliegen (GP1Bo), als erneut bestätigt gelten.

Die *obesus*-Gruppe dürfte sich wohl aus der *zorgensis*-Gruppe herleiten und ist jedenfalls die jüngere von beiden. Für sie ist charakteristisch, daß die Zunahme an Windungshöhe allgemein recht zögernd abläuft. Der in den Frühstadien gleichfalls querovale Windungsquerschnitt bleibt lange — bis in die Mittelstadien — beibehalten, und die Alterswindungen werden bei gewölbten, stärker konvergierenden Flanken und gerundeter Ventralseite verhältnismäßig breit dreieckig [vgl. Abb. 3 — Beispiel: *obesus* ERBEN, *zorgensis* BOGOSLOVSKIJ 1962: Taf. 4, Fig. 6, non ROEMER].

Die *Parentites*-Linie fasse ich entgegen BOGOSLOVSKIJ nicht als selbständige Gattung, sondern als einzelne Stammeslinie innerhalb des *Mimagoniatites*-Zweiges auf. Die Gehäusegestalt und ihre ontogenetische Entwicklung ähneln denen der *zorgensis*-Gruppe. Eine eigenständige Tendenz besteht jedoch darin, daß die Schenkel des Ventrallobus stark nach vorn divergieren und dieser daher deutlich erweitert erscheint [Beispiel: *M. (P.) praecursor* BOGOSLOVSKIJ]. [Vgl. Abb. 5.]

Es mag sein, daß auch *M. tabuliformis* KULLMANN eine eigene kleine Seitenlinie darstellt, die aus der *zorgensis*-Gruppe entspringt. Kennzeichnend ist hier die Tendenz zu dünn scheibenförmiger Gehäusegestalt, wie sie — allerdings weniger ausgeprägt — auch in der *Parentites*-Linie anklingt.

Die meisten Linien des *Mimagoniatites*-Zweiges haben die Wurzeln für neue taxionomische Einheiten abgegeben: Die phyletische Verbindungsbahn von der Basis der *zorgensis*-Gruppe zur *obesus*-Gruppe und ihre Fortsetzung von der *obesus*-Gruppe zu *Anarcestes* ist als ein Teil der Hauptreihe zu betrachten, die von den Bactriten zu den eingerollten Goniatiten führt. Die *Parentites*-Linie dürfte, wie BOGOSLOVSKIJ wohl mit Recht annimmt, den Ursprung der Gattung *Augurites* darstellen.

II b 11) Der *Palaeogoniatites*-Zweig

Ein anderer, innerhalb des Rahmens der frühen Ammonoidea gleichfalls weiter von der Hauptreihe entfernter Seitenzweig wird von den Arten der Gattung *Palaeogoniatites* HYATT gebildet. Wie H. K. ERBEN (1960: 119—121) aufgezeigt hat, dürfte sich dieser Zweig — vermutlich im Ober-Emsium — von der *zorgensis*-Gruppe der Gattung *Mimagoniatites* abspalten (Abb. 11, 4, 5).

Der kurzlebige *Palaeogoniatites*-Zweig fällt durch besondere regressiv Tendenzen auf (vgl. ERBEN 1960: 104). Hier wären vor allem zu nennen: a) die sekundär gyrocone Form der Altersstadien, die durch Entrollung der Windungen erreicht wird und — b) die sekundär rursirradiate Stellung der Anwachsstreifen des mittleren und des Altersstadiums [primär ist sie für die Mimosphinctidae kennzeichnend]. Regressiv wirken im Spätstadium des Gehäuses ferner: c) der Verlust der konkaven Windungszone [sie fehlt auch den meisten Mimosphinctidae], d) die Rückbildung des Laterallobus, e) die Rückbildung des Dorsallobus [— er fehlt auch den meisten Mimosphinctidae], f) die Rückbildung des Lateralisinus [— dto. —] und g) die Rückbildung der Ventrolateralsättel der Anwachsstreifung [— dto. —].

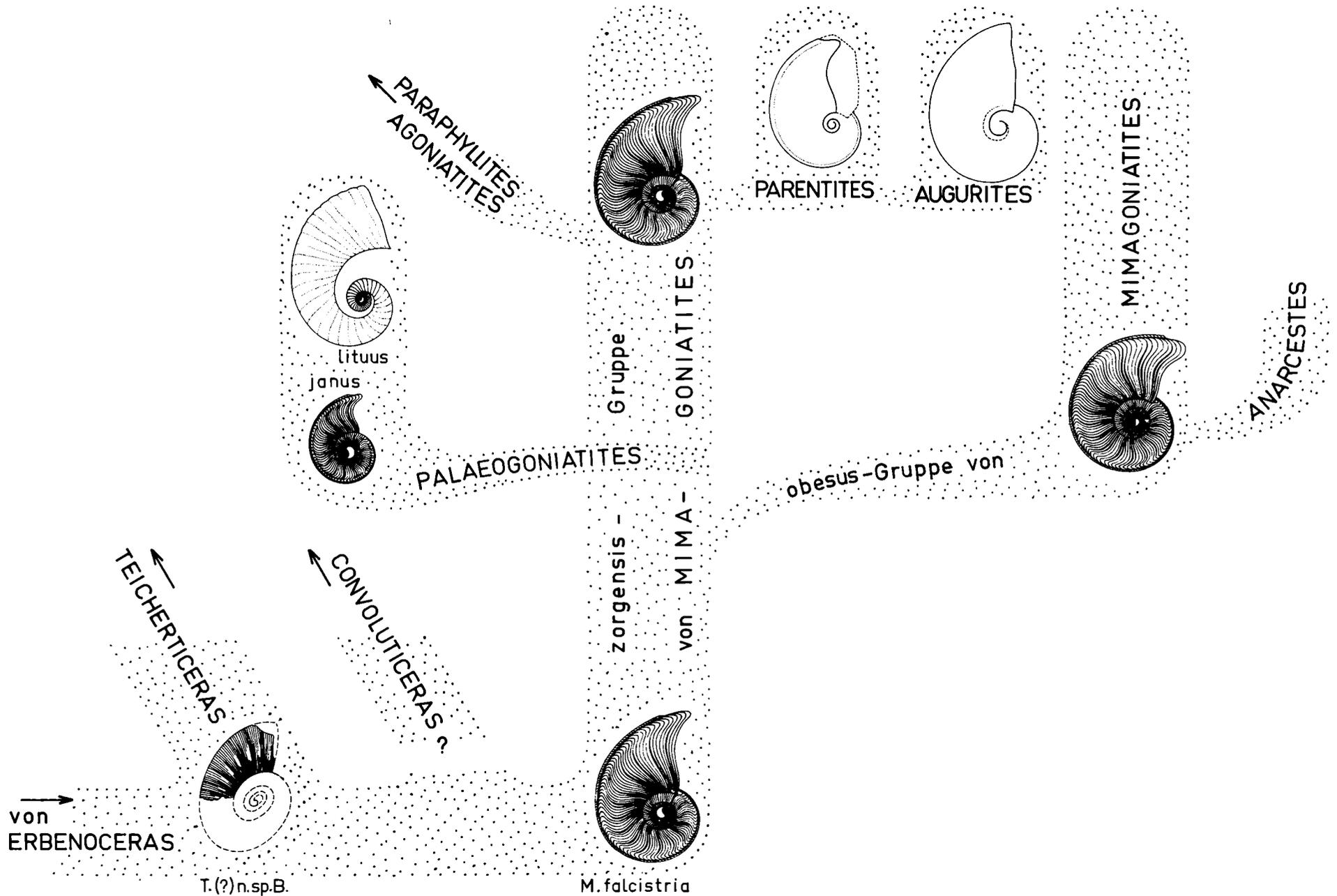


Abb. 11. Detail-Ausschnitt aus dem Stammbaum der ältesten Ammonoidea. — Die Hauptreihe von *Teicherticeras* bis *Anarcestes*. — Der *Palaeogoniatites*-Zweig, der *Agoniatites-Paraphyllites*-Zweig und der *Parentites-Augurites*-Zweig. (Fossil-Darstellung etwas schematisiert. Größen einander angeglichen. Bei *Augurites* keine Anwachsstreifen dargestellt, bei *Parentites* nur einer.)

In allen diesen Merkmalen verfolgt der *Palaeogoniatites*-Zweig phylogenetische Tendenzen, die denjenigen entgegengesetzt sind, welche in der von den Bactriten zu den eingerollten Ammonoideen führenden Hauptreihe so charakteristisch sind.

II b 12) Der *Agoniatites-Paraphyllites*-Zweig

Die Kenntnis dieses Seitenzweiges ist O. H. SCHINDEWOLF zu verdanken (1933), der nachgewiesen hat, daß die Gattungen *Mimagoniatites* EICHENBERG — *Agoniatites* MEEK — *Paraphyllites* HYATT in der genannten Reihenfolge und phylogenetischen Verknüpfung einen eigenen Zweig bilden.

Diesen hat bereits SCHINDEWOLF als einen Seitenzweig erkannt, welcher der von den Bactriten zu den eingerollten Ammonoideen führenden Hauptreihe nicht angehört. Gleichwohl bestehen in diesem Seitenzweig einige der Tendenzen, die für die Hauptreihe charakteristisch sind: a) die Reduktion der Nabellücke, b) die Quer-Verbreiterung des Protoconchs und c) die Rückverlagerung des Beginns der Konvolubilität (konkave Windungszone) in die Larvalstadien (d. h., in die vor der 2. Wachstums-Änderung liegenden Windungsteile). Diese Merkmale werden in jenem Abschnitt der Hauptreihe wirksam, der die folgenden Glieder umfaßt: *Mimagoniatites* — *Anarcestes* — *Anarcestidae* ohne Nabellücke. Im *Agoniatites-Paraphyllites*-Zweig werden sie unabhängig und iterativ hervorgebracht (Abb. 14).

II b 13) Der *Parentites-Augurites*-Zweig

Ein weiterer Seitenzweig eilt der Gesamtentwicklung der älteren Ammonoidea weit voraus, obwohl auch er nachweislich noch zu den älteren und primitiveren Gruppen gehört (Abb. 11). Die Entdeckung und Beschreibung der beiden ihn zusammensetzenden, bisher als einzigen bekannten Formen *Parentites* und *Augurites* ist B. I. BOGOSLOVSKIJ zu verdanken.

Parentites BOGOSLOVSKIJ 1961 ist von seinem Autor mit Recht in die Nähe von *Mimagoniatites* gestellt worden. Tatsächlich entspricht die einzige bekannte Art *P. praecursor* scheibenförmig werdenden *Mimagoniatites*-Arten (z. B. *tabuliformis* KULLMANN 1960) in allen grundsätzlichen Zügen (Nabellücke, Anwachsstreifen, Einrollungsmodus, Ventrolateralfurchen, Gliederung der Lobenlinie, Entwicklung des Windungsquerschnitts) so weitgehend, daß lediglich ein einziger Unterschied besteht: Der Ventrallobus von *Parentites* ist umfangreicher (Abb. 5), da seine Schenkel nach vorn etwas stärker divergieren. Dieser Unterschied erscheint zu gering, als daß man ihm gattungs-unterscheidenden Rang beimessen könnte. Ich fasse *Parentites* daher als Untergattung von *Mimagoniatites* auf.

Für die zweite Form *Augurites mirandus* BOGOSLOVSKIJ 1961 hat ihr Autor wohl mit Recht nicht nur eine neue Gattung, sondern sogar eine neue Familie geschaffen. Der Begründung einer neuen Unterordnung möchte ich mich allerdings nicht anschließen. Zwar entsprechen die Nabellücke, bis zu

einem gewissen Grade die Gehäuseform, die bikonvexe Anwachsstreifung, die geringe konkave Windungszone und der breite, die Flanke einnehmende Laterallobus sowie das Fehlen von Umbilikalloben noch durchaus *Mimagoiatites* bzw. dessen Untergattung *Parentites*. Aber die Gliederung der ventralen und ventrolateralen Teile der Lobenlinie weicht sehr stark ab und erinnert, wie BOGOSLOVSKIJ völlig mit Recht hervorhebt, an oberdevonische Formen, z. B. die Beloceratidae (Abb. 5).

In der Terminologie der Lobenlinie folgt der Autor dem zwar im Grunde morphogenetischen, aber dennoch verfehlten Verfahren RUZHENCEW'S (1949). Daher faßt er den breiten lateralen Lobus von *Augurites* als ursprünglichen „Umbilikallobus“ bzw. in diesem Fall als einen aus dem „Umbilikallobus“ der Primärsutur (in unserer Terminologie: Laterallobus) hervorgegangenen „Omnilaterallobus“ auf. Als „Ventrallobus“ bezeichnet BOGOSLOVSKIJ — wiederum RUZHENCEW folgend — den gesamten ventrolateralen und ventralen Abschnitt der Lobenlinie, der sich an den Laterallobus („Omnilaterallobus“) anschließt. Bei dieser Auffassung erscheint sodann der sog. „Ventrallobus“ als insgesamt fünfteilig. Zweifelsohne ist aber dieser sog. „Ventrallobus“ ein Komplex, der aus genetisch verschiedenen Komponenten zusammengesetzt ist, und nur sein zentraler Teil kann dem echten Ventrallobus entsprechen. Aus dieser Sicht, und der gleichfalls morphogenetischen, aber von der phylogenetischen Ammonoideen-Wurzel ausgehenden Terminologie O. H. SCHINDEWOLF'S (1928, 1929, 1951, 1954, 1960) folgend, wird man hier anders interpretieren müssen: Der zugespitzte, ventralwärts auf den Laterallobus folgende Lobus (hier: Lobus X genannt) dürfte wahrscheinlich einen Adventivlobus darstellen. Ventralwärts von ihm erstreckt sich sodann ein echter Ventrallobus, der durch einen sehr niedrigen, orientären, in der Mitte leicht eingezogenen Mediansattel geteilt wird, wie er in ähnlicher Form z. B. bei *Ponticeras* entwickelt ist (vgl. SCHINDEWOLF 1951: Abb. 4 b). Ob der hier Lobus X genannte Lobus genetisch wirklich ein echter Adventivlobus ist, oder ob es sich bei ihm vielleicht um den genetischen (aber auswärts verschobenen) Laterallobus handelt, wird sich mit letzter Sicherheit erst beurteilen lassen, wenn der frühontogenetische Entwicklungsgang bekannt ist. (BOGOSLOVSKIJ'S früheste Lobenlinie ist bei einer Windungshöhe von 12,5 mm beobachtet worden, ist somit entgegen seinen Angaben nicht mehr frühontogenetisch.) Es ist jedoch außerordentlich wahrscheinlich, daß der Lobus X tatsächlich adventiv ist, denn bei dem noch eine Nabellücke aufweisenden *Augurites* handelt es sich allem Anschein nach um einen über *M. (Parentites)* abgespaltenen Descendenten von *Mimagoiatites*. Bei allen Agoniatitidae (und Mimoceratidae) behält der genetische Laterallobus seine Position in der Mitte der Flanke bis in das Alter bei. Dies dürfte somit auch für *Augurites* gelten. Wenn aber der Flankenlobus dieser Gattung tatsächlich der genetische Laterallobus ist, dann kann der Lobus X gar nichts anderes sein als ein Adventivlobus.

Der dem Eiflium angehörende *Parentites-Augurites*-Zweig entspringt aus *Mimagoniatites*, wobei lediglich fraglich bleibt, ob er sich aus der *zorgensis*-Gruppe direkt ableitet, oder unter Vermittlung scheibenförmiger Arten, z. B. *tabuliformis*. Er endet offenbar blind, d. h. ohne phylogenetische Deszendenten hervorzubringen. Die Tendenzen dieses Seitenzweigs bestehen in Folgendem:

- a) Tendenz zur Scheibenform des Gehäuses bei Verschmälerung (*Parentites*) bis Zuschärfung der Ventralseite (*Augurites*).
- b) Tendenz zur Bildung eines spätontogenetischen Nabel-Callus (*Augurites*), der innerlich bleibt (da er äußerlich mit Anwachsstreifen bedeckt ist).
- c) Tendenz zur Verbreiterung des Ventrallobus (*Parentites*) und zur Ausbildung eines ventralen Mediansattels (*Augurites*).
- d) Tendenz zur Ausbildung eines zusätzlichen ventro-lateralen Lobenelementes (Adventivlobus).

Iterativ sind dabei die unter c) und d) genannten Tendenzen, die parallel zur Hauptentwicklung des gesamten Goniatitenstammes verlaufen. In diesem wird die Bildung von Adventivloben allerdings nicht vor dem Givetium (*Maenioceras* und *Tornoceras*) erreicht, die Bildung eines ventralen Median-sattels nicht vor dem Frasnium (z. B. Gephuroceratidae, Pharciceratidae). Insofern ist das vorzeitige (iterative) Erscheinen dieser Tendenz in dem primitiven (— Nabellücke! —) und älteren (— Eiflium! —) *Parentites-Augurites*-Zweig höchst ungewöhnlich und auffallend.

IIc. Zusammenfassende Sicht

Aus den vorausgehenden Kapiteln geht — in knapper Kürze dargestellt — folgender Befund hervor:

Die Entwicklung, die von den orthoconen Bactritidae zu den voll eingero-llten Ammonoidea führte, dürfte sich im Siegenium (offenbar im Ober-Siegenium) mit überraschender Schnelligkeit beinahe „explosiv“ abge-spielt haben (vgl. Abb. 6, 7, 8, 11). Die in den Kapiteln I c 1 bis I c 6 auf-geführten Beobachtungen deuten darauf hin, daß sie in einer Hauptreihe verlief, deren Glieder die folgende Reihenfolge einnehmen:

Bactrites — *Lobobactrites* — *Cyrtobactrites* sp. primit. — *Anetoceras huns-rueckianum* — *A. aff. hunsrueckianum* — *A. (Erbenoceras)* sp. A — *Teicherticeras* (?) n. sp. B — (? *Convoluticeras* sp. primit.) — *zorgensis*-Gruppe von *Mimagoniatites* — *obesus*-Gruppe von *Mimagoniatites* — *Anarcestes* (mit rest-licher Nabellücke) — Anarcestiden ohne Nabellücke — übrige Goniatiten.

Die Umbildungstendenzen bestehen in Folgendem:

- a) Zunehmende Krümmung bis Einrollung des Gehäuses, die im phylogenetischen Entwicklungsgang im wesentlichen von späteren Windungen bis in die onto-genetischen Frühstadien zurückschreitet (palingenetischer Entwicklungsgang). (Abb. 7, 8, 11 — Abb. 2.)

- b) Zunehmende Ausgestaltung der Lobenlinie in der phylo- (und onto-) genetischen Reihenfolge Ventrallobus (E) — Laterallobus (L) — Dorsallobus (I) (palingenetischer Entwicklungsgang). (Abb. 5.)
- c) Zunehmende Komplikation der Anwachsstreifen in der Reihenfolge Ventralsinus — Ventrolateralsattel — Lateral sinus — Dorsolateralsattel — Dorsalsinus (palingenetischer Entwicklungsgang). (Abb. 4.)
- d) Umorientierung der Anwachsstreifen von rursiradiater zu rectiradiater Position. (Abb. 4.)
- e) Allmähliche Umgestaltung des Windungsquerschnitts in der Reihenfolge: rundlich — oval — hochoval — gedrungen oval — queroval. Hier ist ein recht komplizierter Entwicklungsgang zu beobachten: In der ersten Hälfte der Hauptreihe, von *Bacrites* bis zu *Anetoceras* (? und *Teichertoceras*), verläuft die Entwicklung palingenetisch. Von (? *Convoluticeras* und) *Mimagoniatites* ab erscheint sodann ein protrogenetischer Entwicklungsgang, u. zw. insofern, als im Larvalstadium (zwischen 1. und 2. Wachstums-Änderung) als neues Merkmal die quer-ovale Form des Windungsquerschnitts auftaucht und als sich dieses neue Merkmal im Laufe der Phylogenese in immer spätere ontogenetische Stadien fortsetzt. Zugleich aber folgt es auch dem palingenetischen Prinzip, da es bei *Anarcestes* und allen weiteren Gliedern der Hauptreihe auch auf die frühesten ontogenetischen Stadien, u. zw. den Protoconch übergreift. (Vgl. Abb. 3.)
- f) Verstärkung der Merkmalswechsel in den frühontogenetischen Gehäuseteilen und somit offenbar auch eine Verstärkung der Metamorphose (vgl. Kap. III. e.). (Abb. 14.)

Aus zahlreichen Gliedern der Hauptreihe entsprangen ferner Seitenzweige, die sich in manchen Fällen in mehrere Äste gliederten und denen die überwiegende Mehrzahl der Arten der unterdevonischen, primitiven Goniatiten angehört. Diese blind endenden Seitenzweige haben in jedem Fall eine Eigenentwicklung durchlaufen. Auffallend ist daneben, daß in ihnen des öfteren iterative Tendenzen auftraten, d. h. einzelne Tendenzen wirksam wurden, die denjenigen der Hauptreihe entsprechen, aber in den Seitenzweigen unabhängig von der Hauptreihe entwickelt und weiter verfolgt wurden (Zunahme im Einrollungsgrad, Ausgestaltung der Lobenlinie, Komplikation bzw. Umorientierung der Anwachsstreifen). In einem Fall verlief die Entwicklung sogar mit überstürzter Schnelligkeit: im *Parenitites-Augurites*-Zweig wurden Mediansattel und Adventivlobus früher hergebracht als in der Hauptreihe.

Daneben fällt auf, daß späte Angehörige der Seitenzweige in manchen Fällen regressiven Tendenzen folgten und daß einzelne ihrer Merkmale eine Rückkehr zu bereits verlassenen phylogenetischen Vor-Zuständen anstrebten. Dies gilt vor allem für Ausrollungstendenzen, in einem Fall (*Palaeogoniatites*) aber auch für die sekundäre Vereinfachung der Lobenlinie und der Anwachsstreifen. Dieses nicht allzu seltene Auftreten regressiver Tendenzen bei Seitenzweigen, die der Wurzel eines neuen Stammes (Goniatiten) zeitlich und phylogenetisch nahestehen, läßt vermuten, daß manche der in der Hauptreihe erreichten Formzustände zwar generell, aber vielleicht doch noch nicht endgültig fixiert gewesen sind.

III. Zur Frage des Vorkommens freier Larvalstadien bei ectocochleaten Cephalopoden

Wird die Ontogenie der Cephalopoden behandelt, so besteht bei Zoologen und insbesondere in zoologischen Lehrbüchern die Neigung, die Verhältnisse, die bei den rezenten endocochleaten Coleoidea angetroffen werden, als für die gesamte Klasse bezeichnend anzusehen bzw. darzustellen. Darauf folgt sodann der Hinweis auf eine auffallende Sonderstellung bzw. Spezialisationshöhe der Cephalopoden, welchen in dieser Sicht eine Ontogenie zugeschrieben wird, die von der der übrigen conchiferen Mollusken außerordentlich stark abweicht: Die Furchung ist bei den übrigen Conchiferen total, inaequal und spiralig — sie soll bei „den“ Cephalopoden dagegen discoidal und bilateral sein. Bei den übrigen Conchiferen werden in frühontogenetischen Entwicklungsabschnitten in der Regel und im ursprünglichen Entwicklungsgang freie Larvalstadien hervorgebracht — bei „den“ Cephalopoden sollen sie dagegen fehlen. — Es besteht Einigkeit in der Ansicht, daß die genannten abweichenden Züge der Ontogenese auf den besonders hohen Dottergehalt der extrem teleocithalen Eier der Coleoidea zurückzuführen sind.

Diese Gleichsetzung der Ontogenie der Coleoidea mit der der gesamten Cephalopoda mag durch die Wahrscheinlichkeit gestützt sein, daß ähnliche Bedingungen (Fehlen freier Larvenstadien) auch beim ectocochleaten rezenten *Nautilus* vorliegen dürften, dessen frühe Ontogenie zwar noch unbekannt ist, dessen Eier jedoch gleichfalls ziemlich groß und dotterreich sind. Gerechtfertigt ist eine derart verallgemeinernde Übertragung auf die gesamte Klasse jedoch nicht, denn ein großer Teil der fossilen Cephalopoden weist frühontogenetische Gehäusestadien auf, die deutliche Zäsuren der Entwicklung (wohl als Ausdruck einer Metamorphose) erkennen lassen und deren relativ geringe Größe dafür spricht, daß sie aus kleineren und wohl auch relativ dotterärmeren Eiern hervorgegangen sein dürften. Dies gilt vorwiegend — aber nicht allein — für die Ammonoidea.

IIIa. Frühontogenetische Entwicklung der Ammonoidea

Im Fall der Ammonoidea wurde von seiten der Paläontologen schon seit langer Zeit eine Gliederung der frühontogenetischen Entwicklung in einzelne Phasen für wahrscheinlich gehalten. So unterschied A. HYATT (1889) folgende Abschnitte: a) Das Stadium der Bildung eines aus Conchyolin bestehenden Protoconchs sowie einer kalkigen Anfangskammer²³, — b) ein

²³ Die Berührungsstelle zwischen beiden bzw. der Rest des ersteren sollte HYATT zufolge durch die Narbe (cicatrix) dargestellt werden. O. H. SCHINDEWOLF (1933) erbrachte sodann den Nachweis, daß eine Conchyolin-Kammer nicht existiert hat und daß die tatsächliche Initialkammer die kalkige ist. Auf diese ist in der Folgezeit die Bezeichnung Protoconch übertragen worden. — In neuerer Zeit sind russische Autoren dazu

(Fortsetzung s. S. 162)

neponisches Stadium, — c) ein neanisches Stadium. Diese Gliederung ist, wie eine Nachprüfung am Material ergab, im Grundsätzlichen durchaus berechtigt und richtig. Leider aber beschränkte sich HYATT nicht auf sie allein. Er ergänzte sie durch eine beträchtliche Zahl von zusätzlichen Substadien (ana-, meta-, para-neanisch usw.), deren Unterscheidung willkürlich, ziemlich subjektiv und morphologisch nicht ganz gerechtfertigt war, wodurch ihre Glaubwürdigkeit weitgehend eingeschränkt wurde. In der Tat werden heute selbst die auf einer zutreffenden Untergliederung beruhenden Bezeichnungen „nepionisch“ und „neanisch“ mit einem solchen Mißtrauen bedacht, daß sie sich trotz ihrer Priorität wohl kaum erneut einbürgern werden. Auch der Versuch G. WESTERMANN's (1958: 444, Abb. 4), die beiden Namen erneut einzuführen, blieb ergebnislos.

Der Abschluß des „nepionischen“ Stadiums ist scharf gekennzeichnet. Bereits HYATT beobachtete hier ein „annular swelling“. F. GRANDJEAN sprach von einer „première varice“ (1910), J. CH. A. BÖHMERS von einer „Anfangseinschnürung“ (1936). Wo es sich weder um eine echte Einschnürung noch um eine Gesamtverengung des Gehäuses handelt, liegt — wie E. D. CURRIE (1944) zeigte — mindestens eine plötzliche Veränderung der Wachstumsrate vor („change in growth ratio“).

In neuerer Zeit hat sich H. K. ERBEN (1962b) erneut mit den frühontogenetischen Abschnitten des Ammonoideen-Gehäuses befaßt. Dabei unterschied er zwei konstante Wendepunkte in der Morphogenese:

- a) die 1. Wachstums-Änderung (durch orale Verengung am Vorderrand des Protoconchs),
- b) die 2. Wachstums-Änderung (annular swelling HYATT; première varice GRANDJEAN; Anfangseinschnürung BÖHMERS; change in growth ratio between 2nd and 3rd half whorl — CURRIE).

Was das zwischen diesen morphologischen Marken vor sich gehende schalen-ontogenetische Geschehen betrifft, so dürfte es nach ERBEN bei den primitiven Ammonoideen in folgender Weise vor sich gegangen sein (l. c. — hier jedoch detaillierter dargestellt) (vgl. Abb. 12, 4):

1. Phase: Bildung des Protoconchs von seiner Initialkappe bis zum vorderen Rand.

Anwachsstreifen oft nicht ausgeprägt, in anderen Fällen vorhanden.

Mündungsrand (und Anwachsstreifen) noch nicht gegliedert.

(Fortsetzung der Fußnote von S. 161)

übergangen, den Ausdruck Protoconch auf solche Anfangskammern zu beschränken, die oral etwas verengt sind. Für alle übrigen verwenden sie die russische Bezeichnung „natschalnaja kamera“ (= Anfangskammer). Da es sich jedoch — wie SCHINDEWOLF bewiesen hat — durchaus um homologe Gebilde handelt, erscheint eine terminologische Trennung nicht empfehlenswert.

Abschluß der 1. Phase durch 1. Wachstums-Änderung. Während dieser erfolgt: stets eine erste Verengung der Gehäuseröhre im oralen Abschnitt des Protoconchs, dann meist eine sekundäre Erweiterung (Ausnahme: primitivste Ammonoiten —. Die sekundäre Erweiterung der Gehäuseröhre wird bei Ammonoiten mit voll konvoluter Anfangswindung im Längsschliff ventral kaum bis nicht evident; hier äußert sie sich vor allem in der seitlichen Vorwölbung der Flanken).

Die \pm plötzliche Bildung einer kleinen Ventralbucht der Anwachsstreifen (und des Mündungsrandes), falls diese hervorgebracht worden waren.

2. Phase: Bildung der anschließenden Teile der Gehäuseröhre bis zur 2. Wachstums-Änderung.

Anwachsstreifen (vgl. Mündungsrand) entweder noch nicht bis kaum ausgeprägt (Schale glatt) oder deutlich.

Im letzteren Fall: Zunehmende Verbreiterung und Vertiefung der Ventralbucht und Bildung eines breit vorgewölbten Dorsal-

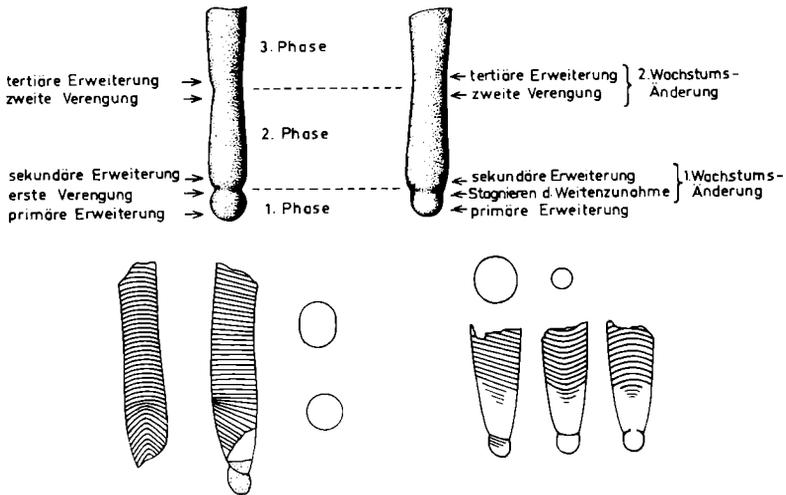


Abb. 12. Morphologie und Terminologie bei dem Modus A der frühen Tetrabranchiaten-Ontogenese. (Schematische Darstellung ohne Berücksichtigung der Anwachsstreifung und der Septen.) Darunter: Frühontogenetische Stadien des Gehäuses von *Pseudobactrites*. (Wachstums-Änderungen und Quasi-Diskordanz der Anwachsstreifen.) Links: *Pseudobactrites bicarinatus* FERRONNIERE, La Grange bei Chalones (M.-ct.-L.); Calcaire La Grange (sehr hohes Ober-Emsium). Dorsalansicht und Lateralansicht (Ventralseite rechts). Gehäusequerschnitt vor und nach der 2. Wachstums-Änderung. (GPIBo. 52.) Rechts: *Pseudobactrites* cf. *peneau* ERBEN, La Grange bei Chalones (M.-ct.-L.) Calcaire La Grange (sehr hohes Ober-Emsium); Lateral-, Ventral- und Dorsalansicht. Querschnitt im Protoconch und vor der 2. Wachstums-Änderung. (GPIBo. 53.)

sattels. Noch kein echter Ventralsinus (Trichterbucht) und noch kein Lateralsinus. Position stark rursiradiat.

Schalenoberfläche noch ohne Rippen bzw. Knotenskulptur.

Bildung des 1. Septums (Proseptums) und damit der 1. Sutura (Prosutura) am Vorderrand des Protoconchs oder etwas weiter oralwärts. Damit wird der Protoconch zur Luftkammer. Der Rest der Gehäuseröhre bleibt Wohnkammer.

Abschluß der 2. Phase durch 2. Wachstums-Änderung. Während dieser erfolgt: Eine zweite Verengung der Gehäuseröhre bzw. Schalenverdickung (innere Einschnürung), oder zumindest ein abrupter Wechsel in der Zunahme an Windungshöhe und -breite. Sodann tertiäre Erweiterung der Gehäuseröhre.

Falls Anwachsstreifen (Mündungsrand) zuvor nicht oder kaum sichtbar waren: ihr \pm plötzliches Sichtbarwerden.

Falls sie zuvor sichtbar waren: bisweilen eine \pm plötzliche Reduktion ihrer Gliederung, und zwar durch sekundäre Verengung der ventralen Bucht (und bei primitiven Gattungen mit Nabellücke auch durch völlige Rückbildung des dorsalen Sattels). (Abb. 13.) Bei Formen, die im adulten Zustand rectiradiat Anwachsstreifen aufweisen: \pm plötzliche Umstellung von rursiradiat zu rectiradiat Orientierung (alle diese Erscheinungen: „Quasi-Diskordanz“ — Abb. 13).

3. Phase: Bildung aller späteren Teile des Gehäuses.

In den Anwachsstreifen (Mündungsrand): Zunächst Herausbildung des definitiven Ventralsinus (Trichterbucht) aus der sekundär verengten ventralen Bucht, und — wo vorhanden — Entstehung des Lateralsinus. Sodann allmähliche Herausbildung der definitiven Form der Anwachsstreifen aus diesem Ausgangszustand.

Erste Anlage der Rippen bzw. Knotenskulptur.

Bildung des 2. Septums (Primärseptum). Dabei erste Reduktion der Kammerhöhe, konstant zwischen 1. und 2. Septum, d. h., in der 2. Kammer.

Anlage der Primärsutura, sodann allmähliche Herausbildung der definitiven Lobenlinie aus diesem Ausgangszustand.

Aus der vorstehenden Darstellung ergibt sich, daß in der Schalenontogenie der typischen Ammonoideen ein zweimaliger, sehr ausgeprägter Merkmalswechsel vor sich geht. Im Laufe des ersten (1. Wachstums-Änderung) erfolgt eine Verengung und anschließende Erweiterung der Mündung und die Anlage einer initialen Ventralbucht. Der zweite Entwicklungseinschnitt (2. Wachstums-Änderung) ist weit durchgreifender. Er hat eine Veränderung in der Ausbildung der Mündungsweite (= Weite der Ge-

häuseröhre), der Lobenlinie und der Schalenoberfläche (Skulptur) zur Folge bzw. zusätzlich oft auch des Mündungsrandes und der Anwachsstreifen.

Wesentlich ist ferner, daß manche Merkmale in den beiden frühen Phasen eine Eigenentwicklung durchlaufen, die von der Entwicklung der 3. Phase \pm unabhängig ist. Es fällt ferner auf, daß die definitive Entwicklung mancher Merkmale ihren Ausgang nicht etwa von der in der 1. oder 2. Phase vorliegenden Ausbildung nimmt, sondern erst nach der 2. Wachstums-Änderung einsetzt. Dies gilt in ganz besonderem Maße für die Lobenlinie, wie O. H. SCHINDEWOLF (1929, 1942, 1954: Abb. 18) gezeigt hat, der nachweisen konnte, daß die Prosutur und die Primärsutur einander nicht nur morphologisch völlig übergangslos gegenüberstehen, sondern daß beide im Laufe der Zeiten auch eine völlig verschiedene Evolution durchlaufen, und daß die Entwicklung der definitiven Lobenlinie ihren Ursprung nicht etwa schon in der Prosutur, sondern erst in der Primärsutur hat. Ein ähnlicher, wenn auch nicht ganz so krasser Fall liegt bei denjenigen Anwachsstreifen (vgl. Mündungsrand) vor, bei welchen die in der 2. Phase und die in der 3. Phase vorliegenden Ausbildungen voneinander durch eine sekundäre Vereinfachung ganz auffallend geschieden sind (Quasi-Diskordanz, Abb. 13).

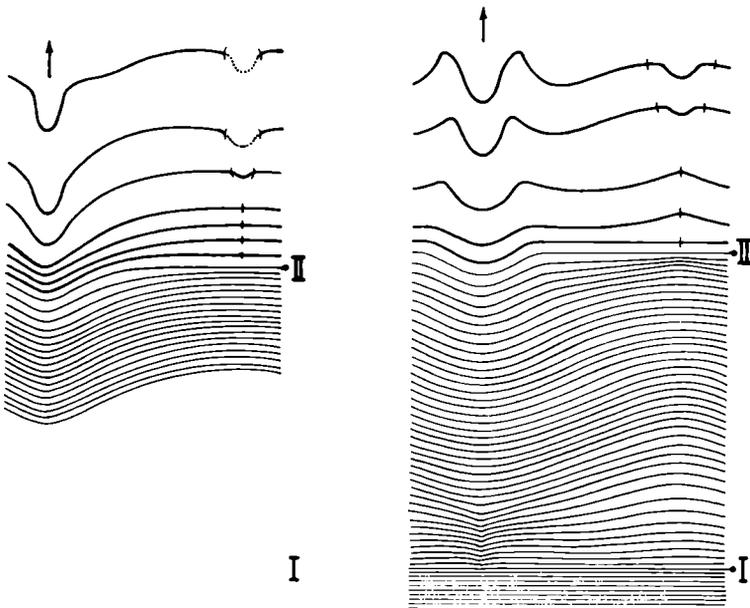


Abb. 13. Frühontogenetische Entwicklung der Anwachsstreifen (und Mündungsänder) bei fortgeschrittenen älteren Goniatiten. (Schwach schematisiert. Größen einander angeglichen. I und II = Positionen der 1. und 2. Wachstums-Änderung.) Links: Andeutung einer Quasi-Diskordanz, erworben durch iterative Entwicklung. (*Convoluticeras lardeuxi* ERBEN.) Rechts: Typische Quasi-Diskordanz in der Hauptreihe (*Mimagoniatices*, *Anarcestes*).

Ganz zweifelsohne spiegeln die \pm plötzlichen Umbildungen der Anwachsstreifen und des Mündungsrandes entsprechende Veränderungen der vorderen Regionen der Weichteile wider. Für die abrupte Umgestaltung des Septalrandes (Lobenlinie) kann ferner nur eine Umorganisation in den rückwärtigen Partien der Weichteile eine befriedigende Erklärung liefern. Die schalen-ontogenetischen Entwicklungs-Zäsuren legen somit Zeugnis für die Existenz einer echten Metamorphose ab, die auch die Weichteile erfaßte. Hinzu kommt der Umstand, daß die frühontogenetischen Gehäuseabschnitte der Ammonoidea bis zur 2. Wachstums-Änderung von so geringer Größe sind, daß der Schluß gerechtfertigt ist, ihre Eier seien bei weitem nicht so groß und so dotterreich gewesen wie die der rezenten Coleoidea und des *Nautilus*.

Alle diese Umstände deuten mit großer Eindringlichkeit darauf hin, daß typische Ammonoidea im Verlauf ihrer frühontogenetischen Entwicklung eine Metamorphose durchliefen und freie Larvenstadien hervorgebracht haben.

Mit dem Vorkommen von Larvalstadien bei Ammonoideen hatte bereits O. H. SCHINDEWOLF gerechnet, der das Proseptum als larvale Bildung aufgefaßt hatte. KNAPP (1908: 10), E. D. CURRIE (1944) und Z. G. BALASHOW (1953) faßten den gesamten Gehäuseanfang der Ammonoideen bis zur 2. Wachstums-Änderung als Embryonal-Bildung auf. Dagegen hielt W. J. ARKELL (1957: L101) den Protoconch für den Sitz der Larve und die 2. Wachstums-Änderung lediglich für das Ende „of the first post-larval stage“. G. WESTERMANN bezeichnete die ganze erste Windung als larval. Eine nähere Begründung für diese Interpretationen, die das Embryonalstadium völlig unberücksichtigt lassen, haben beide Autoren allerdings nicht gegeben. Eine andere Ansicht vertraten W. N. SHIMANSKIJ (1948, 1954) und H. K. ERBEN (1962b), die meinten, der Protoconch sei embryonal, der Rest des Initialgehäuses bis zur 2. Wachstums-Änderung sei larvalen Ursprungs²⁴. Allerdings stützten sich alle diese Erwägungen jeweils nur auf wenige Merkmale, oder berücksichtigten in etwas einseitiger Weise lediglich die bei den rezenten Coleoidea gegebenen und beim rezenten *Nautilus* wahrscheinlichen Verhältnisse. Daß aber die bei diesen rezenten und besonders weit fortgeschrittenen Formen gewonnenen Erkenntnisse nicht auf die Ammonoidea übertragen werden können, wurde auf S. 161 bereits dargelegt. Unter Berücksichtigung aller weiter oben im einzelnen aufgezeigten Merkmalswechsel und vor allem der Ontogenie der übrigen conchiferen Mollusca komme ich nunmehr zu einer etwas mehr ins Detail führenden Deutung.

Der zwischen der 1. und 2. Wachstums-Änderung liegende Abschnitt des frühen Gehäuses darf wohl nicht als embryonal aufgefaßt werden. Da-

²⁴ Einem Hinweis in Z. G. BALASHOW 1953 ist zu entnehmen, daß diese Deutung der „Anfangs einschürung“ (= 2. Wachstums-Änderung) erstmalig von SHULGA-NESTENKO 1926 erwähnt worden ist.

gegen spricht m. E. die hier erstmalig einsetzende Gliederung des Mündungsrandes, in welchem nun ein orientäres Aequivalent der Trichterbucht in Form einer breiten ventralen Einbuchtung angelegt wird. Ob diese bereits einer noch unvollständigen Vorstufe des Trichters oder einem umfangreicheren Velum Raum gegeben hat, wird sich nicht mehr mit Sicherheit entscheiden lassen. Nach allem, was über die frühontogenetische Entwicklung der übrigen Conchiferen (mit Ausnahme der Coleoidea und anderer besonders fortgeschrittener Formen) bekannt ist (Abb. 15), mag das letztere wahrscheinlicher sein. Hinzu kommt, daß das frühontogenetische Gehäuse dieses Stadiums (2. Phase) anfangs noch über gar kein, später über nur ein Septum verfügte, daher eine voll ausgebildete Schwebeapparatur (vielkammeriger gasgefüllter Phragmokon) noch nicht besaß. Ein aktives differenziertes Schwimmvermögen dürfte somit noch gefehlt haben, und auch dies scheint mir eher für den Besitz eines Velums zu sprechen. Jedenfalls wird man die ventrale Bucht des Mündungsrandes in der einen oder anderen Weise mit einem Lokomotionsorgan in Verbindung zu bringen haben. Daraus aber folgt, daß der Gehäuseabschnitt der 2. Phase erst nach dem Schlüpfen, also post-embryonal angelegt sein dürfte. Er ist somit und aufgrund der in diesem Kapitel zuvor genannten Erwägungen ganz entschieden als larval aufzufassen.

Der im frühontogenetischen Gehäuse vorausgehende Teil, der Protoconch, zeigt keinerlei Gliederung des Mündungsrandes (= der Anwachsstreifen)²⁵, die auf selbständige Beweglichkeit dieses frühen Entwicklungsstadiums schließen ließe. Daher ist die Annahme gerechtfertigt, der Protoconch sei im Ei, und vor erfolgtem Schlüpfen, also embryonal gebildet worden.

In der Zusammenfassung der vorstehenden Erwägungen darf somit vermutet werden, daß bei typischen Ammonoideen die frühontogenetische 1. Phase embryonal, die 2. Phase larval und die 3. Phase postlarval gewesen ist.

Es scheint jedoch, als seien noch weitergehende Schlüsse möglich, wenn auch ein weiteres Vordringen in Einzelheiten den Wahrscheinlichkeitsgrad ihres Zutreffens natürlich etwas herabsetzt. Von marinen, freie Larvalstadien bildenden, rezenten Conchiferen ist bekannt, daß das letzte Larvalstadium in der Regel das einer Veliger oder einer modifizierten Veliger-Larve ist (vgl. Abb. 15). Bei Gastropoden, Pelecypoden und Scaphopoden verfügt diese Veliger bereits über ein larvales Gehäuse, welches in dem Grad seiner Differenzierung und in seinem Umfang durchaus so weit fortgeschritten ist, wie das bei den Ammonoideen mit Erreichen der 2. Wachstumsänderung der Fall ist. Bei Pelecypoden liegt z. B. bereits Zweiteiligkeit vor, bei Scaphopoden bereits ventrale Verschmelzung der Lappen des Proto-

²⁵ Daß der Vorderrand, d. h. die Mündung des Protoconchs, nicht dem Verlauf der Prosutur entspricht, ist S. 119 dargelegt worden.

Mantels. Besondere Vergleichsmöglichkeiten bieten viele marine rezente Gastropoden, bei welchen ein Aequivalent (Homologon?) der 2. Wachstums-Änderung am Ende des Larvalgehäuses²⁶ z. T. sehr deutlich ausgeprägt ist: Einsetzen der postlarvalen Skulptur, Änderung der Windungshöhe und -breite bzw. des Windungsquerschnittes, Schwielenbildung als Analogon einer Einschnürung (bzw. sogar die bekannte Heterostrophie). Dieser Umstand und vor allem auch die S. 167 mitgeteilte Wahrscheinlichkeit eines bereits in diesem Stadium bestehenden Velums lassen es möglich erscheinen, daß die 2. Phase in der frühontogenetischen Entwicklung der typischen Ammonoidea der voll ausgebildeten Veliger-Larve der übrigen Conchiferen entsprechen mag (vgl. Abb. 15 h).

Was nun den offensichtlich embryonalen Protoconch betrifft, so ist sehr wahrscheinlich, daß der ihm zugeordnete, sich im Ei entwickelnde Organismus im späteren Abschnitt dieser Entwicklungsphase in einigen Einzelheiten seines Bauplans bereits recht differenziert gewesen ist. Hierfür sprechen mehrere Umstände: Der größte Durchmesser des Protoconchs beträgt bei primitiven Ammonoideen $\pm 0,6$ bis $0,75$ mm und bleibt bei fortgeschritteneren nur wenig unter diesen Ausmaßen. Allein schon für die Trochophora-Larven (Trochosphären) mariner Gastropoden werden aber Größenordnungen von $\pm 0,18$ mm angegeben. Der späte Embryo der Ammonoidea dürfte somit wesentlich größer gewesen sein als die Trochophora-Larven mariner Gastropoden.

Ferner ist zu bedenken, daß der (embryonale) Protoconch der Ammonoidea bereits aus der Kalkschale besteht, ja, daß er in vielen Fällen sogar schon Anwachsstreifen erkennen läßt (Agoniatitidae, Anarcestidae, Gephyrocercatidae usw.). Das bedeutet, daß in der späteren Embryonal-Phase ein orimentärer Mantel bereits so weit ausgebildet gewesen sein dürfte, daß er Schalensubstanz sekretieren konnte. Im Rahmen der übrigen Conchiferen ist dies zumindest bei der frühen Trochophora noch nicht der Fall. Hier wird in frühen und mittleren Trochophora-Stadien allenfalls vom Epithel der Schalendrüse eine aus Conchyolin bestehende Initialkappe gebildet, die zwar später calcifiziert werden kann, aber in keinem Fall Anwachsstreifen trägt. Die Bildung der Anwachsstreifen tragenden Kalkschale erfolgt erst bei beginnender Ausbildung des Proto-Mantels, also i. a. beim Übergang zum Veliger-Stadium oder — da sich die Stadien ja nicht scharf trennen lassen — allenfalls im sehr späten Trochophora-Stadium.

²⁶ Bei den Gastropoden wird (vgl. Treatise Inv. Paleont., Bd. I) das gesamte Larvalgehäuse bis zum Aequivalent unserer 2. Wachstums-Änderung als „Protoconch“ bezeichnet und dem post-larvalen Teleoconch gegenübergestellt. Dem Protoconch der Ammonoidea entspricht jedoch lediglich ein relativ kleiner apicaler Abschnitt (der allerdings zumeist nicht abgegliedert ist). Um Mißverständnisse zu vermeiden, sollte daher für die Gesamtheit des Larvalgehäuses der Gastropoden besser ein anderer Ausdruck, etwa „Prodissoconch“ benützt werden.

Schließlich sei hervorgehoben, daß bei marinen Gastropoden gelegentlich ein Äquivalent der ammonioidealen 1. Wachstums-Änderung (wenn auch selten) vorkommt, u. zw. in Form einer schwachen Verengung der Gehäuseröhre, wie sie z. B. bei *Patella vulgata* und *Haliotis tuberculata* LIN. angedeutet sein kann. Diese Wachstums-Änderung ist bei der frühen Veliger-Larve bereits vorhanden und wird vielleicht schon im späten Trochophora-Stadium angelegt. Die am Vorderrand des (embryonalen) Ammonoideen-Protoconchs befindliche 1. Wachstums-Änderung entspricht somit \pm vielleicht dem späten Trochophora-Stadium oder eher dem frühen Veliger-Stadium mariner Gastropoden.

Die Größe des Protoconchs, seine Kalkschale, seine gelegentliche Anwachsstreifung und seine orale Verengung scheinen also darauf hinzuweisen, daß die späteren Embryonal-Stadien der Ammonoideen etwa dem späten Trochophora-Stadium oder dem frühen Veliger-Stadium mariner Gastropoden gleichzusetzen sind. Es spricht somit manches dafür, daß in der frühontogenetischen Entwicklung der Ammonoidea der dem Trochophora-Stadium entsprechende Entwicklungsabschnitt und vielleicht sogar auch der der frühen Veliger in das Ei verlegt war und daß aus dem Ammonoideen-Ei ähnlich wie im Fall vieler mariner Gastropoden (mit Ausnahme der Archaeogastropoda) eine Veliger-Larve schlüpfte.

In den vorausgehenden Abschnitten bin ich bei der Deutung der frühontogenetischen Ammonoideen-Stadien so vorgegangen, daß ich aus auffallend kurzfristigen Merkmalsänderungen auf einen Wechsel in der Lebensweise bzw. in der Weichteil-Organisation und damit auf eine Metamorphose geschlossen habe. Dies bedeutet zugleich, daß die schalen-morphologischen Veränderungen und die ontogenetischen Zeitpunkte eines Umbaus gewisser Partien der Weichteile sowie eines Wechsels in der Lebensweise als zusammenfallend gedacht sind. Wie die Ontogenien rezenter mariner Gastropoden zeigen, ist dies jedoch nicht immer der Fall. So z. B. kann der Wechsel von larvaler zu postlarvaler Skulptur bzw. von glatter zu skulptierter Schalenoberfläche der Gastropoden (vgl. 2. Wachstums-Änderung der Ammonoideen) schon einige Zeit vor dem letzten Metamorphoseschritt, also noch während des späten Veliger-Stadiums, erfolgen, und fällt bei Opisthobranchiern die Heterostrophie nicht immer mit diesem Metamorphoseschritt zeitlich genau zusammen (entspricht zeitlich aber doch stets dem Wechsel von planktonischer zu vagil benthonischer Lebensweise). Zwischen den ontogenetischen Zeitpunkten der „Schalen-Metamorphose“ und der „Weichteil-Metamorphose“ kann somit eine kleine Differenz bestehen. Diese scheint sich auch bei den Ammonoideen anzudeuten, da — wie weiter oben ausgeführt — manches dafür spricht, daß der Wechsel vom Trochophora-Äquivalent zum Veliger-Stadium nicht völlig mit dem Zeitpunkt der 1. Wachstums-Änderung zusammenfallen mag. Vielleicht koinzidierten daher auch die Zeitpunkte der 2. Wachstums-Änderung und des Abschlusses des Veliger-Stadiums nicht absolut. Doch da es sich bei den rezenten Gastropoden nur um relativ geringe Zeit- bzw. Entwicklungs-Differenzen handelt, so dürften diese auch bei den Ammonoideen nicht sehr beträchtlich gewesen sein, und dürften die Verhältnisse bei ihnen wenigstens in der weitest möglichen Annäherung zutreffend gedeutet sein.

Ein weiterer und früherer Metamorphose-Schritt ist schalen-ontogenetisch leider nicht feststellbar: die Ablösung des zur Schalendrüse invagi-

nierten Schalenepithels durch den Proto-Mantel und damit der Übergang von der conchyolingeformten Initialkalotte zur Kalkschale. Es wäre möglich, daß die hornige Initialkappe abgeworfen wurde, bevor es zur Bildung der Kalkschale kam, und daß sie in diese nicht einbezogen wurde. Es wäre jedoch ebenso möglich — und auch dieser Fall ist bei rezenten Conchiferen bekannt —, daß sie sekundär verkalkte und somit in den Apex des Protoconchs mit einbezogen wurde. Wenn nun der Übergang von der Initialkappe zur eigentlichen Schale in diesem letzteren Fall durch nachträgliche Calcifizierung des Initialteils maskiert sein kann, so wäre doch zu erwarten, daß er morphologisch zumindest durch das Einsetzen der Anwachsstreifen gekennzeichnet wird. Leider aber sind die frühesten Anwachsstreifen des Protoconchs — soweit dieser sie überhaupt erkennen läßt — in der Regel so zart, daß sie bei seiner Freipräparation fast nie erhalten bleiben und stets abgerieben werden. Ferner muß bedacht werden, daß die von Anwachsstreifen freie Initialkalotte nur winzige Ausmaße besessen haben kann.

IIIb. Frühontogenetische Entwicklung der Bactritina

Auch für die Bactritina hat W. N. SHIMANSKIJ (1948, 1954) das Vorkommen von freien Larvalstadien angenommen. Wie im folgenden zu zeigen ist, geschah dies z. T. wohl mit Recht.

Bei den Bactritina (wenigstens bei den Bactritidae, deren Ontogenie ja bekannt ist) lassen sich dieselben Entwicklungs-Zäsuren beobachten (vgl. ERBEN, im Druck A) wie bei den Ammonoidea, und auch bei ihnen sind die frühontogenetischen Gehäusestadien so gering an Größe, daß das Vorkommen extrem telolecithaler Eier und damit ein Fehlen freier Larvalstadien nicht angenommen werden kann.

In den grundsätzlichen Zügen gleicht die frühe Ontogenie der Bactritidae so weitgehend derjenigen der primitivsten Goniatiten (Abb. 14) und ähnelt sie so sehr der der weiteren Ammonoidea, daß es genügen mag, wenn hier nur die wenigen Ausnahmen erwähnt werden:

1. Phase: Wie bei den Ammonoideen.

Der Protoconch trägt jedoch in der Regel keine Anwachsstreifen (bis auf seltene Ausnahmen).

Abschluß der 1. Phase durch 1. Wachstums-Änderung.

Diese ist meistens fast ebenso deutlich ausgebildet wie bei den Ammonoidea. Die sekundäre Erweiterung der Gehäuseröhre ist jedoch hier seltener entwickelt. [Bisweilen ist die orale Verengung des Protoconchs im Vergleich zu der der Ammonoidea etwas weniger bis sehr schwach ausgeprägt, so vor allem bei fortgeschritteneren bzw. stratigraphisch jüngeren Formen (vgl. den Extremfall bei O. H. SCHINDEWOLF 1959: Taf. 121, Fig. 9).]

Dies kann sogar so weit führen, daß eine tatsächliche Verengung der Gehäuseöhre am Vorderrand des Protoconchs nicht erfolgt (vgl. A. K. MILLER, 1938: Taf. 4, Fig. 8, und SCHINDEWOLF 1959: Taf. 121, Fig. 7, 8)²⁷. Dennoch liegt auch in solchen Fällen eine echte Wachstums-Änderung vor, und zwar insofern, als die Kontinuität in der Zunahme der Weite des Protoconchs unterbrochen wird und die Weite für das letzte Stadium der Protoconchbildung plötzlich konstant bleibt. Ferner auch insofern, als sich in diesem Fall ebenso plötzlich eine erneute Intensivierung dieses Weitenwachstums als Beginn der 2. Phase anschließt. Das Ergebnis ist ein auch morphologisches Äquivalent der oralen Verengung des Protoconchs (vgl. Abb. 12).

2. Phase: Wie bei den Ammonoidea, aber mit folgenden Ausnahmen:

Die Anwachsstreifen fehlen meist oder sind nur schwach angedeutet. Stärker ausgeprägt sind sie nur bei weiter fortgeschrittenen Formen.

In allen Fällen entspricht ihre Gliederung und ihre rursiradiete Position vollständig den Anwachsstreifen der 2. Phase der Ammonoidea.

Die Prosutur ist als solche nur schwach gekennzeichnet. Zwar unterscheidet auch sie sich von der Primärsutur durch das Fehlen eines Ventrallobus (vgl. Fußnote S. 137), doch da ihr ventraler und ihr dorsaler Abschnitt ohne Sattelbildung gerade gestreckt bleiben, ist der morphologische Gegensatz zur Primärsutur weniger evident.

Abschluß der 2. Phase durch 2. Wachstums-Änderung. Oft ähnlich wie bei den Ammonoidea, aber mit folgenden Unterschieden:

Die zweite Verengung der Gehäuseöhre ist — wofern sie überhaupt ausgebildet wird — weit schwächer und weniger abrupt, der Übergang von dieser Verengung zur tertiären Erweiterung weit aus sanfter und gleitend.

Falls Anwachsstreifen in der 2. Phase noch nicht sichtbar waren, werden sie jetzt deutlicher und zeigen dieselbe Gliederung und Ausrichtung wie die der 2. Phase der Ammonoidea.

Falls Anwachsstreifen schon in der 2. Phase sichtbar waren, setzen sie sich in der Regel unverändert und ohne Reduktion ihrer Gliederung über die 2. Wachstums-Änderung fort. Sekundäre Vereinfachung und plötzliche Umstellung zu rectiradiater Position („Quasi-Diskordanz“) erfolgen nur in jenen wenigen Ausnahmefällen, in welchen im adulten Zustand eine rectiradiete Orientierung der Anwachsstreifen typisch ist und somit eine besonders weit fortgeschrittene Art vorliegt (Abb. 12, 4, 14).

²⁷ Bei SCHINDEWOLFS Fig. 7 u. 8 mag es sich vielleicht um Vertreter der Parabactritidae handeln.

3. Phase: Wie bei den Ammonoidea, aber mit folgenden Ausnahmen:

In der Regel wird die breite Ventralbucht des Mündungsrandes und der Anwachsstreifen, wie sie für die 2. Phase (auch bei den Ammonoidea) typisch ist, in der 3. Phase beibehalten. Ein verschmälerter Ventralsinus als typische, schmale Trichterbucht wird nur bei wenigen Ausnahmen angelegt: dann — wie bei gewissen Ammonoidea — zu Beginn der 3. Phase. Dasselbe gilt für die rectiradiäre Neu-Orientierung der Anwachsstreifen.

Ausbildung der Skulptur (hier höchstens Falten anstelle von Rippen), Anlage der Primärsutur und erste Reduktion der Kammerhöhe konstant zwischen dem ersten und zweiten Septum erfolgen im Grundsätzlichen wie bei den Ammonoidea.

Bei einem ins einzelne gehenden Vergleich der frühontogenetischen Entwicklung der Bactritidae mit der der Ammonoidea ist jeweils die phylogenetische Entwicklungshöhe der in Betracht gezogenen Form zu berücksichtigen. Dabei zeigt sich, daß weitgehendere Übereinstimmungen nur bei fortgeschritteneren Bactritidae-Typen bestehen. So z. B. sind Anwachsstreifen in der 2. Phase (vgl. *Mimagoniatites*, *Agoniatites*, *Anarcestes* u. a.) nur bei dem stratigraphisch jüngeren, oberdevonischen *Bactrites gracilior* CLARKE beobachtet worden (vgl. Abb. 4) sowie bei den besonders spezialisierten Formen *Pseudobactrites bicarinatus* FERRONNIERE und *Cyrtobactrites sinuatus* ERBEN. Eine Quasi-Diskordanz der Anwachsstreifen (vgl. *Mimagoniatites*, *Agoniatites*, *Anarcestes*) brachten nur wenige, weit fortgeschrittene Bactritidae hervor, nämlich wiederum *Pseudobactrites bicarinatus* (vgl. Abb. 4, 12) *Cyrtobactrites sinuatus* und wohl auch *C. asinuatus*. Andererseits zeigt sich, daß zu einem näheren Vergleich — auch mit den am weitesten entwickelten Bactritidae — nur die primitivsten Goniatiten herangezogen werden können, da die Prosutur nur bei ihnen ungegliedert bleibt, wie dies ja bei den Bactritina allgemein der Fall ist.

Vergleicht man nun das Gros der Bactritidae mit der Hauptmasse der Ammonoidea (ohne bei letzteren die primitivsten Goniatiten mit zu berücksichtigen), so ergibt sich zwar immer noch eine deutliche Ähnlichkeit der Frühstadien, aber doch auch das Auftreten gewisser Unterschiede. Diese bestehen darin, daß bei den Bactritidae

- a) eine sekundäre Erweiterung der Gehäuseröhre an der 1. Wachstums-Änderung oft noch nicht erfolgt,
- b) eine zweite Verengung der Gehäuseröhre an der 2. Wachstums-Änderung oft noch fehlt bzw. nur sehr schwach angedeutet ist,
- c) die erste Sutura (Prosutura) stets einfach und ungegliedert bleibt.

Durchwegs in allen Fällen bleiben dennoch vier typische Umstände konstant, die mit den Frühstadien der Ammonoideen gemeinsam sind:

- a) die geringe Größe der Frühstadien, die für relativ geringen Dottergehalt der Eier spricht,
- b) das Vorhandensein der 1. Wachstums-Änderung,
- c) das Fehlen eines Ventrallobus in der ersten Sutur und somit deren Sonderstellung als eine Art von Prosutur,
- d) die geringe Höhe der zweiten Kammer (zwischen Proseptum und Primärseptum), die im Vergleich zu der des Protoconchs reduziert ist.

Aus diesen Tatsachen läßt sich schließen, daß die Bactritina (bzw. zumindest die Bactritidae) wohl ebenso wie die Ammonoidea freie Larvalstadien hervorgebracht haben, daß auch bei ihnen der Abschluß des Protoconchs mit dem Ende der Embryonal-Phase zusammenfällt und daß auch hier ein Larvalstadium (?Veliger) nachfolgte. Zugleich aber kann auch kein Zweifel daran bestehen, daß die Metamorphose der Bactriten weitaus weniger ausgeprägt und ihre Larve sicherlich weit einfacher gebaut war, als dies bei den Ammonoidea der Fall gewesen ist.

IIIc. Frühontogenetische Entwicklung der Nautiloidea

Die ersten Abschnitte der Ontogenie sind bei den Nautiloideen weit weniger bekannt als bei den Ammonoideen. Dies gilt vor allem für die orthoconen Formen, deren Frühstadien kaum jemals im Zusammenhang mit dem adulten Gehäuse gefunden werden, während sie sich bei eingerollten Formen im Schutze der umgebenden Windungen in der Regel erhalten. Ungeachtet aller bestehenden Schwierigkeiten hat in jüngster Zeit eine Arbeit von W. N. SHIMANSKIJ & F. A. ZHURAWLEWA (1961) einen wesentlichen Fortschritt unserer Kenntnisse ermöglicht.

Im Falle des rezenten *Nautilus* haben W. N. SHIMANSKIJ (1948, 1954), Z. G. BALASHOW (1953, 1957) und andere Autoren angenommen, daß freie Larvalstadien nicht hervorgebracht werden, sondern daß alle frühontogenetischen Entwicklungsabschnitte in das Ei verlegt sind. Es sollen hier also, wie bei den rezenten Coleoidea, nach der Embryonal-Phase wahrscheinlich bereits weit entwickelte Jungtiere schlüpfen. Diese Überlegung hat viel für sich, doch darf sie nicht ausnahmslos auf alle Nautiloideen übertragen werden, wie dies ursprünglich bei SHIMANSKIJ und auch bei BALASHOW geschah.

Soweit ontogenetische Frühstadien von fossilen Nautiloideen bekannt sind — die der Ellesmeroceratida u. a. kennt man leider nicht mit Sicherheit —, zeigt sich, daß mindestens zwei grundsätzlich verschiedene Entwicklungsmodi gegeben sind. Zum Zweck der leichteren Verständigung sei der eine als Modus A, der andere als Modus B bezeichnet (Abb. 14). Ein dritter sei Modus B 1 genannt.

Im Falle des **Modus A** weist die frühontogenetische Entwicklung eine nicht unbeträchtliche Ähnlichkeit mit der frühen Ontogenese der Bactritidae auf sowie eine etwas entferntere Ähnlichkeit mit der der primitivsten

Ammonoidea. Auch im Falle des Modus A lassen sich zumeist zwei Entwicklungs-Zäsuren beobachten. In jedem Falle aber ist die erste \pm deutlich ausgeprägt.

1. Phase: Bildung des Protoconchs.

Dieser zumeist ohne — stets jedoch ohne kräftigere — Anwachsstreifen.

Abschluß der 1. Phase durch die 1. Wachstums-Änderung.

Hier gilt ohne Einschränkung dasselbe wie im Fall der Bactriten (vgl. S. 170).

2. Phase: Bildung der anschließenden Teile der Gehäuseröhre. Wie bei den Bactriten fehlen die Anwachsstreifen zumeist oder erscheinen nur schwach angedeutet. Stärkere Ausprägung ist seltener.

In vielen Fällen entspricht die Gliederung des Mündungsrandes und der Anwachsstreifen sowie deren rursiradiater Stellung völlig der auch für die 2. Phase der Bactriten und der Ammonoideen typischen Ausbildung.

Einen Unterschied gegenüber den Ammonoideen und Bactriten bildet der Umstand, daß die Sutura des ersten Septums als Pro-sutura nicht kenntlich ist, da sie sich von den späteren Suturen in nichts unterscheidet.

Abschluß der 2. Phase durch die 2. Wachstums-Änderung:

Hier gilt dasselbe wie im Fall der Bactritidae (vgl. S. 171), und zwar sowohl für die zweite Verengung der Gehäuseröhre als auch für den Mündungsrand und die Anwachsstreifen sowie schließlich für den Umstand, daß auch hier die zwischen erstem und zweitem Septum liegende Kammer im Vergleich zum Protoconch in der Regel etwas erniedrigt ist²⁸.

Eine Abweichung besteht jedoch darin, daß eine eventuelle sekundäre Vereinfachung der Anwachsstreifen in abruptem Entwicklungsgang bisher noch nicht beobachtet wurde und ebenso wenig eine kurzfristige Umstellung von rursiradiater zu rectiradiater Position. Eine „Quasi-Diskordanz“ ist darum bisher noch nie bekannt geworden, wohl aber gelegentlich eine entsprechende, aber mehr gleitende Entwicklung.

3. Phase: Wie bei den Bactriten, und zwar in allen S. 172 erwähnten Merkmalen, jedoch mit einem Unterschied, der Mündungsrand und Anwachsstreifen betrifft:

In manchen Fällen wird — wie bei den Bactriten — die ventrale Bucht der 2. Phase auch in der 3. Phase beibehalten und ebenso

²⁸ Eine der keineswegs häufigen Ausnahmen: Mittleres Exemplar der untersten Reihe in Abb. 21a bei SHIMANSKIY & ZHURAWLEWA 1961 (nach ПОСТРА).

die rursiradiate Position der Streifen. Zumeist aber erfolgt spätestens in der Gegend der 2. Wachstums-Änderung eine rectiradiate Neu-Orientierung der Streifen — falls diese nicht von vornherein rectiradiat standen — und zugleich eine Rückbildung der ventralen Bucht sowie des dorsalen Sattels, ohne daß ein definitiver Ventral sinus (schmale Trichterbucht) gebildet würde. Diese Änderungen erfolgen jedoch niemals in abrupter Weise.

Es zeigt sich somit, daß der Modus A ähnlich verläuft wie die frühe Ontogenie der Bactriten, mit Ausnahme des Gegensatzes von erster und zweiter Suture. Für die Deutung ist maßgeblich, daß:

- a) auch hier eine geringe Größe der Frühstadien für einen relativ geringen Dottergehalt der Eier spricht,
- b) auch hier eine 1. Wachstums-Änderung besteht,
- c) die zweite Kammer (zwischen erstem und zweitem Septum) im Vergleich zum Protoconch fast immer in ihrer Höhe reduziert ist,
- d) an der Stelle der 2. Wachstums-Änderung gelegentlich eine — wenn auch nur sanfte — Verengung der Gehäuseröhre erfolgt.

Aus diesen Tatsachen läßt sich schließen, daß auch beim Modus A der Nautiloideen wahrscheinlich oft freie Larvalstadien hervorgebracht worden sind. Vor allem aber, daß auch bei ihm der Abschluß der Protoconch-Bildung mit dem Ende der Embryonalphase zusammenfallen dürfte und daß auch hier oft ein freies Larvenstadium nachfolgte, zumindest aber in allen denjenigen Fällen, in welchen die 2. Wachstums-Änderung ausgebildet ist. Die Metamorphose ist im Modus A jedoch in der Regel noch weniger ausgeprägt als bei den Bactriten und weitaus schwächer als bei den Ammonoidea. Die Larve dürfte daher noch weit einfacher gebaut gewesen sein.

Im Falle des **Modus B** bestehen keinerlei grundsätzliche Übereinstimmungen mit den frühontogenetischen Merkmalen der übrigen ectocochleaten Cephalopoden, wohl aber mit denen des rezenten *Nautilus*.

Bezeichnend ist beim Modus B, daß sich eine 1. Phase und 2. Phase nicht unterscheiden lassen, da die beiden Wachstums-Änderungen der Ammonoidea, der Bactriten und des Modus A ausnahmslos unterbleiben.

Der Protoconch ist im typischen Fall oral nicht verengt (Kegelform), sondern sein Weitenwachstum setzt sich kontinuierlich in dem der anschließenden Abschnitte der Gehäuseröhre fort (Abb. 14 B, A). Im atypischen Fall kann eine leichte Veränderung im Zunahmegrad der Weite angedeutet sein (vgl. Abb. 14c), doch ist sie sehr schwach und erreicht jedenfalls niemals das Ausmaß einer wirklichen Verengung.

Auch eine zweite Wachstums-Änderung wird — zumindest in der bei Ammonoideen bekannten Weise — nicht hervorgebracht. Der sie kennzeichnende Unterschied von Pro- und Primärsuture entfällt, da bei diesen

Nautiloideen die Sutur während der gesamten frühen Ontogenie grundsätzlich gleichbleibt. Dazu kommt, daß die erste Reduktion der Kammerhöhe im typischen Fall nicht etwa in dem Moment der 2. Wachstums-Änderung (zwischen erstem und zweitem Septum) erfolgt, sondern weitaus später²⁹. Auch eine Verengung der Gehäuseöhre oder eine bemerkenswertere Änderung in der Zunahme der Windungshöhe und -breite unterbleibt³⁰.

Immerhin lassen sich jedoch andere schalen-morphologische Marken feststellen, die auch beim rezenten *Nautilus* bekannt sind und auf die bei ihm und bei fossilen Nautiloideen u. a. W. N. SHIMANSKIJ, BALASHOW (1953), STUMBUR (1959) verwiesen haben. Bei dem rezenten *Nautilus* ist schon die zweite Kammer höher als der Protoconch. Die Kammerhöhe nimmt sodann weiter zu, verringert sich jedoch anschließend bis zu einem relativen Minimum (7. oder 8. Kammer) (Abb. 14 B). An dieses schließt sich sodann eine weitere, diesmal definitive Höhenzunahme der Kammern an.

Für STUMBUR ist als morphologische Marke der Beginn der Reduktionstendenz der Kammerhöhe maßgeblich, der allerdings, da die Differenzen anfangs äußerst geringfügig sind, nur schwer festzustellen ist. Weitaus auffallender erscheint der Wechsel von der oben erwähnten minimalsten Kammerhöhe (Reduktions-Maximum) zur sekundären Erhöhung. Mit anderen Worten: Während STUMBUR und andere russische Autoren wie z. B. SHIMANSKIJ & ZHURAWLEWA (1961: 69) den Wechsel von der letzten etwas erhöhten zur nächsten etwas erniedrigten Kammer als bedeutsamer ansehen (letzte höhere Kammer: embryonal — erste etwas reduzierte: post-embryonal), könnte man den Wechsel von der nachfolgend maximal reduzierten Kammer („noch embryonal“) zur nächsten erneut erhöhten („post-embryonal“) nicht nur für auffallender, sondern auch für maßgeblicher halten. Aber auch bei den Ammonoidea ist ein bedeutsamer Entwicklungs-Einschnitt (dort: Wechsel larval/postlarval) in der ersten reduzierten Kammer (zwischen Pro- und Primärsutur) ausgedrückt und nicht etwa im gelegentlich unmittelbar nachfolgenden Reduktions-Maximum (vgl. ERBEN, 1962, Abb. 3: 5, 13, 14 und 27. Rubrik von unten). Unter diesem Aspekt wird man den genannten Autoren folgen müssen und nicht etwa die Stelle des Reduktionsmaximums, sondern die des Einsetzens der Reduktionstendenz als Ausdruck eines neuen ontogenetischen Entwicklungsabschnittes deuten.

Ferner fällt auf, daß der Gehäuseanfang glatt bleibt bzw. eine von der späteren Skulptur abweichende Feinskulptur trägt. Eine derartige, in diesem Fall reticulate Feinskulptur beobachtete ich auch am Gehäuseanfang des rezenten *Nautilus pompilius* (vgl. Abb. 14 B; Taf. 10, Fig. 1). Der Übergang zur Definitiv-Skulptur liegt noch vor jenem Abschnitt der Gehäuseöhre, der die in ihrer Höhe am stärksten reduzierte Kammer enthält.

²⁹ Wo zwischen erstem und zweitem Septum dennoch eine Reduktion erfolgt, liegt eine Modifizierung des Modus B vor: vgl. S. 178.

³⁰ Eine bisher einzigartig erscheinende Ausnahme könnte im Falle eines frühontogenetischen Gehäuses von *Pseudofordiceras* sp. vorliegen (MILLER & THOMAS 1936: Taf. 96, Fig. 10 — vgl. auch RUZHENCEW & SHIMANSKIJ 1954: Taf. 3, Fig. 6), das zwar keine 1. Wachstumsänderung aufweist, aber anscheinend eine 2. Wachstums-Änderung in Form einer Einschnürung sowie einer Quasi-Diskordanz der Anwachsstreifen enthält. Allerdings wäre zu prüfen, ob diese Veränderungen hier nicht etwa durch die Verheilung einer Schalenverletzung vorgetauscht werden.

Schließlich wird noch das Vorkommen einer auffallenden „Einschnürung“ erwähnt (BALASHOW), die ich in den frühontogenetischen Gehäuseteilen des rezenten *Nautilus* kurz vor der an Höhe reduzierten siebenten oder achten Kammer gleichfalls festgestellt habe. Allerdings ist der Ausdruck „Einschnürung“ irreführend. Eine wirkliche Verengung der Gehäuseröhre liegt keinesfalls vor und auch keine bedeutsamere Verdickung der Schale, wohl aber ein Abstoßen der Anwachsstreifen aneinander, und zwar im Verlauf einer unregelmäßigen Grenzlinie (vgl. Abb. 14 B), die eine Wachstumsunterbrechung des Mündungsrandes kennzeichnet (vgl. Texttaf. 4, Fig. 1 in SHIMANSKIJ 1954).

Alle diese morphologischen Marken: Verschwinden der initialen Feinskulptur bzw. Einsetzen der Definitiv-Skulptur, (Einsetzen der Reduktion der Kammerhöhe) und — wo vorhanden — die Wachstumsunterbrechung am Mündungsrand fallen zwar strenggenommen örtlich nicht zusammen, sind einander jedoch z. T. ziemlich benachbart³¹.

Die Zone ihres Auftretens grenzt ein Initialgehäuse ab, dessen Größe wechselt. Immer aber ist der so begrenzte Gehäuseanfang ganz unvergleichlich größer als das durch die 2. Wachstums-Änderung begrenzte Initialgehäuse der Ammonoideen, der Bactriten und derjeniger orthoconen longiconen Nautiloideen, die dem Modus A folgen.

Im Falle der typischen Ausbildung des Modus B ist — wie gezeigt werden konnte — eine in mehrere Abschnitte gegliederte Metamorphose sicherlich nicht gegeben, vielmehr liegt nur ein einziges, recht großwüchsiges, durch die oben erwähnte ziemlich späte und nur schwach ausgeprägte Entwicklungs-Zäsur abgeschlossenes Frühstadium vor. Der entsprechende Entwicklungs-Einschnitt wurde von SHIMANSKIJ, BALASHOW, STUMBUR und anderen Autoren als Abschluß des Embryonalstadiums gedeutet.

Aufgrund des dargelegten Befundes erscheint mir diese Deutung vollauf gerechtfertigt. Trifft sie zu, so ist anzunehmen, daß im typischen Falle des Modus B nicht nur der Protoconch, sondern auch die anschließenden Teile der Gehäuseröhre embryonal gebildet worden sind und daß hier freie Larvenstadien nicht hervorgebracht wurden.

In den unmittelbar vorausgehenden Ausführungen habe ich den Modus B aus Gründen der klareren Darstellung und des verstärkten Gegensatzes gegenüber dem Modus A so beschrieben, als ob er unvariabel sei. Zugleich wies ich jedoch in einer Fußnote (S. 176) auf die Existenz von Abwandlungen dieses Entwicklungsganges hin.

³¹ STUMBUR zieht in seine Betrachtungen (1959) bei fossilen Nautiloideen auch die Verstärkung des Krümmungsgrades des Gehäuses mit ein, die jedoch stets wesentlich früher erfolgt als die übrigen Merkmalswechsel. Mir will scheinen, als ob dieses Merkmal der Krümmung für generelle Betrachtungen der Ontogenie weniger bedeutsam ist und daß es eher für die Beurteilung speziellerer phylogenetischer Verhältnisse Bedeutung erlangt (vgl. „forme elliptique“ S. 131).

In der Tat ist der Modus B in seiner typischen Ausbildung nur bei folgenden Gruppen ausgebildet: bei allen Nautilida, bei vielen Michelino-*ceratida* — dort neben Modus A — und bei manchen Tarphyceratida. Bei Auswertung der von ZHURAWLEWA (in SHIMANSKIJ & ZHURAWLEWA 1961) in äußerst verdienstvoller Weise zusammengetragenen Befunde ergibt sich, daß bei den Nautiloidea daneben noch eine Abwandlung des Modus B verbreitet ist, die hier als **Modus B₁** beschrieben werden soll:

Wie im Fall des Modus B fehlt allgemein die 1. Wachstums-Änderung. Der Protoconch ist napf- oder kegelförmig; seine Weitenzunahme erfolgt ohne Unterbrechung kontinuierlich oder kann in seiner oralen Hälfte höchstens stagnieren (vgl. den Protoconch von *Lituites perfectus* in SCHINDEWOLF 1933). Eine Weitenabnahme, also eine orale echte Verengung, erfolgt auch hier in keinem Fall.

In der Regel ist auch eine 2. Wachstums-Änderung wie im Fall des Modus B schalenmorphologisch nicht oder kaum ausgeprägt (manche Oncoceratida).

Im Unterschied zum Modus B beginnt jedoch die Reduktion der Kammerhöhe nicht erst nach dem Einbau einer ganzen Reihe von Septen, sondern bereits in der zweiten, d. h. in der auf den Protoconch nachfolgenden Kammer, oder spätestens in der dritten.

Darin ist eine gewisse Beziehung zum Modus A angedeutet, von dem sich der Modus B₁ jedoch durch das völlige Fehlen der 1. und 2. Wachstums-Änderung (als Verengung bzw. Erweiterung der Gehäuseröhre) unterscheidet. Ob auch bei ihm eine Art von Larvalstadium postuliert werden darf, muß fraglich bleiben. Berücksichtigt man mehr die Wachstums-Änderungen der Gehäuseröhre, so wird man weniger geneigt sein, mit einem Larvalstadium zu rechnen. Wird jedoch der Beginn der Reduktion der Kammerhöhe mehr hervorgehoben, so wird man hier eher an die Möglichkeit eines — allerdings noch sehr wenig differenzierten — freien Larvenstadiums denken, zumal das Initialgehäuse in diesen Fällen weit kleiner (und das Ei dotterärmer) gewesen sein muß als im Fall des Modus B.

III d. Zusammenfassende Übersicht

Aus den Abschnitten IIIa—c geht hervor, daß bei den ectocochleaten Cephalopoden im wesentlichen drei verschiedene Grundtypen der Gehäuseanfänge vorkommen und daher drei verschiedene frühontogenetische Entwicklungsgänge angenommen werden müssen. Daß zwischen ihnen Übergänge bestehen und daß auch innerhalb dieser einzelnen Grundtypen Abwandlungen nicht selten sind, ändert nichts an dieser Tatsache, ja, dieser Umstand erscheint sogar als völlig natürlich, wenn man die bei den rezenten conchiferen Mollusken (in abgestecktem Rahmen) ja gleichfalls ziemlich wechselhaften Verhältnisse vergleicht.

Die hier unterschiedenen Grundtypen der frühen Tetrabranchiaten-Ontogenese sind folgende:

Modus A:

Auftreten einer 1. Wachstums-Änderung (erste Verengung = orale Weiten-Verringerung des Protoconchs) und bei höher organisierten Formen auch einer 2. Wachstums-Änderung (zweite Verengung und tertiäre Erweiterung) der Gehäuseröhre.

Erste Reduktion der Kammerhöhe in der 2. Kammer.

Initialgehäuse relativ klein.

Modus B:

1. und 2. Wachstums-Änderung nicht ausgebildet.

Erste Reduktion der Kammerhöhe in späteren Kammern (frühestens etwa ab 5. Kammer) erfolgend.

Initialgehäuse relativ groß.

Modus B₁:

Wie Modus B, aber erste Reduktion der Kammerhöhe ähnlich wie bei dem Modus A (d. h., in der 2. oder 3. Kammer).

Initialgehäuse kleiner als beim Modus B.

Eine abweichende Typengliederung findet sich bei W. N. SHIMANSKIJ (1962: 54—56), der drei frühontogenetische Ausbildungen unterscheiden will: die „Nauta“-, die „Seminauta“- und die „Nautella“-Form. Diese Bezeichnungen möchte ich nicht übernehmen. Laut SHIMANSKIJ sollen „Nauta“ und „Seminauta“ dem frühen, aber post-embryonalen und nicht-larvalen Jugendstadium der Octopoda und Decapoda vergleichbar sein und die „Nautella“ der Veliger-Larve der Gastropoden entsprechen. In beiden Fällen erscheinen daher eigene Bezeichnungen entbehrlich. Aber auch die von SHIMANSKIJ gewählte Abgrenzung der Typen scheint mir nicht geglückt, da nicht ganz konsequent. „Nauta“ und „Seminauta“ unterscheiden sich im Grundsätzlichen überhaupt nicht und weichen voneinander nur geringfügig, nämlich lediglich in der Krümmung des „Seminauta“-Gehäuses ab. Andererseits besteht kein grundsätzlicher Unterschied zwischen SHIMANSKIJS „Nautella“ der Nautiloidea und den frühontogenetischen Stadien der Bactritina und Ammonoidea. Und schließlich bleibt der hier als B₁ bezeichnete Entwicklungsmodus der Nautiloidea bei SHIMANSKIJ als Eigentyp völlig unberücksichtigt. Aus allen diesen Gründen möchte ich meinen, daß die hier vorgelegte Unterscheidung der Modi A (= „Nautella“), B (= „Nauta“ + „Seminauta“) und B₁ den natürlichen Gegebenheiten eher gerecht wird.

Besonders interessant ist ein Überblick über die Verteilung der Modi im Rahmen der Ectocochleata, insbesondere bei den Nautiloidea (hier bei Auswertung der Angaben ZHURAWLEWAS):

Ellesmeroceratida	: unbekannt
Endoceratida	: Modus B ₁
Actinoceratida	: Modus B ₁ (daneben Modus B unsicher)
Oncoceratida	: Modus B ₁
Tarphyoceratida	: Modus B, daneben Modus B ₁
Nautilida	: Modus B
Michelinoceratida	: Modus B, daneben Modus A
Bactritidae	: Modus A und daraus abgeleitete Entwicklung A'
Ammonoidea	: Modus A bei primitiven und A' bei fortgeschritteneren.

Fügt man diese Bezeichnungen der frühontogenetischen Modi in den Stammbaum der Ectocochleaten ein, so zeigt sich eine recht auffallende Verteilung. Aus ihr ergibt sich, daß zweifelsohne der Modus A' bzw. A eine höher spezialisierte Stufe der Entwicklung darstellt (zunehmende Verstärkung der Metamorphose). Fraglich bleibt nur, ob der Modus B₁ (schwach angedeutete Metamorphose?) oder der Modus B̄ (keine Metamorphose) den phylogenetischen Ausgangspunkt der Entwicklung darstellt. Dieses Problem wird sich allerdings erst lösen lassen, wenn die frühontogenetischen Stadien auch bei den Ellesmeroceratida in ausreichender Weise bekannt sein werden.

IIIe. Die frühontogenetische Entwicklung im Rahmen der Evolution der Hauptreihe

Wie bereits S. 123 hervorgehoben, zeigt sich innerhalb der zu den eingerollten Ammonoideen führenden phylogenetischen Hauptreihe eine ± kontinuierliche Komplikation des frühontogenetischen Geschehens. In ihrer Gesamtheit ist diese in den Abbildungen dargestellt. Sie geht so lückenlos gleitend vor sich, daß dieser Umstand eines der Indizien darstellt, die den Zusammenhang auffällig werden lassen, der in dieser Hauptreihe besteht.

Die Generaltendenz, die im Laufe dieser Phylogenese zum Tragen kommt, besteht darin, daß die beiden Wachstums-Änderungen zunehmend komplexer und ausgeprägter werden. Dies vollzieht sich einmal in der Weise, daß sich die Zahl der Merkmale erhöht, die an diesen Wechseln beteiligt sind, zum anderen aber auch dadurch, daß diese Merkmals-Änderungen selbst fortlaufend prägnanter werden.

Diese Entwicklung (vgl. Abb. 14) sei im folgenden aufgezeigt:

1. Wachstums-Änderung

Weitenwachstum der Gehäuseröhre:

Die orale Verengung des Protoconchs ist in der gesamten Hauptreihe deutlich entwickelt. Bei den ursprünglicheren Gliedern der Reihe, nämlich bei gewissen Michelinoceratida, ferner bei *Bactrites*, *Lobobactrites*, (? *Cyrtobactrites* sp. primit.), *Anetoceras hunsrueckianum* und *A.* aff. *hunsrueckianum*, *Erbenoceras*, *Teichertoceras* und *Convoluticeras* schließt sich an diese orale Verengung in der Regel noch keine sekundäre Erweiterung der Gehäuseröhre an (Abb. 14a, b, c).

[Allerdings kann bei anderen Michelinoceratida und Bactritidac eine derartige sekundäre Erweiterung bereits erscheinen (Abb. 14 a₁, a₂, b₁, b₂, b₃). Dann aber handelt es sich durchwegs um Arten bzw. Gattungen, die als weiter fortgeschritten aufzufassen sind und die Seitenlinien angehören dürften, in welchen sich Tendenzen einstellen, die parallel zu denjenigen der Hauptreihe verlaufen. In anderen Fällen scheint sogar innerhalb der Art eine gewisse Variabilität vorzukommen, und zwar insofern, als Individuen mit und andere ohne sekundäre Erweiterung vorkommen können (vgl. SCHINDEWOLF 1933:

Taf. 3, Fig. 2 ohne, Fig. 3 mit angedeuteter sekundärer Erweiterung). Der Grundtypus ist hier aber offensichtlich derjenige, der keine sekundäre Erweiterung aufweist.

Die bei dem primitivsten Goniatiten *A. hunsrueckianum* angetroffenen Verhältnisse sprechen jedenfalls dafür, daß der eigentlichen Hauptreihe nur solche Bacritiden und orthoconen Nautiloideen angehören, bei welchen die sekundäre, sich an die orale Verengung des Protoconchs anschließende Erweiterung der Gehäuseröhre noch nicht hervorgebracht wurde.]

Bei allen späteren Gliedern der Hauptreihe, beginnend mit *Mimagoniatites* tritt sodann ein weiteres Merkmal hinzu: An der 1. Wachstums-Änderung wird die orale Verengung des Protoconchs konstant von einer deutlichen sekundären Erweiterung der Gehäuseröhre gefolgt (vgl. Abb. 14 f, g). Diese ist in der Hauptreihe bei *Mimagoniatites* und *Anarcestes* entwickelt, aber auch bei allen nachfolgenden Ammonoideen³².

[Was die den Seitenlinien angehörenden primitiveren Goniatiten betrifft, so erscheint diese sekundäre Erweiterung iterativ auch schwach im *Gyroceratites*-Zweig und im *Convoluticeras*-Zweig (Abb. 14 d, e₁, e). Es wäre nicht ausgeschlossen, daß dies auch in den anderen Seitenzweigen der Fall ist, doch liegen Beobachtungen noch nicht vor.]

Stärke und Gliederung der Anwachsstreifen:

Im ersten Abschnitt der Hauptreihe werden Anwachsstreifen auf dem Protoconch in der Regel noch nicht deutlich. Dies gilt für die der Hauptreihe angehörenden Michelinoceratida, *Bacrites*- und *Lobobacrites*-Arten sowie für *Anetoceras hunsrueckianum* und *A. aff. hunsrueckianum*, *Erbenoceras*, *Teicherticeras* und jedenfalls noch für *Convoluticeras* (vgl. Abb. 14 a, b, c).

Bei den späteren Gliedern der Hauptreihe, bei *Mimagoniatites* und *Anarcestes* (sowie auch im *Palaeogoniates*-Zweig und im *Agoniatites-Paraphyllites*-Zweig) trägt sodann auch schon der Protoconch deutliche Anwachsstreifen (vgl. Abb. 14 f, g, h). Diese bleiben allerdings noch völlig ungegliedert. Bei allen späteren Ammonoideen können Anwachsstreifen auf dem Protoconch teils auftreten, teils kann hier ihre Bildung (sekundär?) unterbleiben.

[Anscheinend iterativ kann die Herausbildung von zarten Anwachsstreifen auch schon auf dem Protoconch mancher Michelinoceratida und bei *Pseudobacrites* (Abb. 14 b₃) erfolgen.

Einige Seitenzweige der primitiven Goniatiten verhalten sich aber noch wie die frühen Glieder der Hauptreihe: Ihr Protoconch bleibt völlig oder beinahe glatt (Abb. 14 e — e₁, d). Dies gilt für den *Gyroceratites*-Zweig und die ursprünglicheren Angehörigen des *Convoluticeras*-Zweiges, und es dürfte auch für die übrigen frühen Seitenzweige zutreffen.]

Wo Anwachsstreifen bereits vor der 1. Wachstums-Änderung sichtbar sind — und dies ist im Rahmen der Hauptreihe erst bei *Mimagoniatites* und *Anarcestes* der Fall (Abb. 14 f, g) —, sind sie vor dieser Wachstums-Änderung völlig geradegestreckt und ungegliedert. Im engsten Anschluß an die

³² Daß die sekundäre Erweiterung bei von vornherein konvoluten Ammonoideen zumeist nicht im Längsschliff, wohl aber in der seitlichen Erweiterung der Flanken sichtbar wird, wurde bereits S. 163 hervorgehoben.

(Zu Abb. 14)

Modus A (Hauptreihe)

a—c. Mit erster Verengung, ohne sekundäre Erweiterung, ohne zweite Verengung und ohne larvale Anwachsstreifen. — a) Gewisse Michelinoceratida. — b) Ursprüngliche Arten von *Bactrites*. — c) Ursprüngliche Arten von *Lobobactrites*, (?) *Cyrtobactrites*, *Anotoceras*, *Erbenoceras*, *Teichertoceras* und *Convoluticeras*. — f—g. Mit erster Verengung, mit sekundärer Erweiterung, mit zweiter Verengung, mit larvalen Anwachsstreifen (und mit Quasi-Diskordanz). — f) Ursprüngliche Arten von *Mimagoniatices*. g) Fortgeschrittene Arten von *Mimagoniatices*, *Anarcestes*. — j—m. Wie f—g, aber Protoconch eingerollt. Spätere Ammonoidea, ohne Anwachsstreifen dargestellt (letztere oft fehlend). Beachte die Formen der 2. Wachstums-Änderung! j) *Manticoceras sinuosum* (HALL) (Einsatz der Rippenskulptur an 2. Wachstums-Änderung). k) jüngere Ammonoidea, Typ mit schwacher 2. Wachstumsänderung. l, m) Mesozoische Ammonoidea, z. T. mit kräftig ausgeprägter 2. Wachstums-Änderung.

Modus A (Iterationen in Seitenzweigen)

a₁) Gewisse Michelinoceratida (sekundäre Erweiterung!). a₂) Gewisse Michelinoceratida (sekundäre Erweiterung und zweite Verengung!) b₁) Fortgeschrittene *Bactrites*- und *Lobobactrites*-Arten (sekundäre Erweiterung!). b₂) Fortgeschrittene *Bactrites*-Arten (sekundäre Erweiterung, zweite Verengung, larvale Anwachsstreifen!). b₃) *Pseudobactrites* und fortgeschrittene Arten von *Cyrtobactrites* (sekundäre Erweiterung, zweite Verengung, larvale Anwachsstreifen, Quasi-Diskordanz!). d) *Gyroceratites* (sehr schwache sekundäre Erweiterung, modifizierte Quasi-Diskordanz!). e) *Convoluticeras lardeuxi* ERBEN (sekundäre Erweiterung, zweite Verengung, modifizierte Andeutung einer Quasi-Diskordanz!). e₁) *Convoluticeras discordans* n. sp. (sekundäre Erweiterung, zweite Verengung, z. T. larvale Anwachsstreifen, modifizierte Andeutung einer Quasi-Diskordanz!). h) *Agoniatices* (ohne Anwachsstreifen dargestellt). (Einrollung des Protoconchs!)

Modus B

B. *Nautilus pompilius* LIN. (Größe; keine erste Verengung usw., erste Reduktion der Kammerhöhe spät = VII erfolgend, Reduktionsmaximum in VIII, frühontogenetische Skulptur!). — A. *Trematoceras* cf. *politum* (v. KLIPST.) — vereinfacht. (Ähnlich wie B; Reduktion bei V erfolgend).

Zwischenform

C. *Geisonoceras* (?) *clavatum* (CORR.). (Keine erste Verengung, wohl aber Stagnieren der Weitenzunahme in der Vorderhälfte des Protoconchs; sekundäre Erweiterung!). — (C, A nach O. H. SCHINDEWOLF 1933. — b₁, b₂, j nach A. K. MILLER 1938. — Alle übrigen nach eigenen Beobachtungen.)

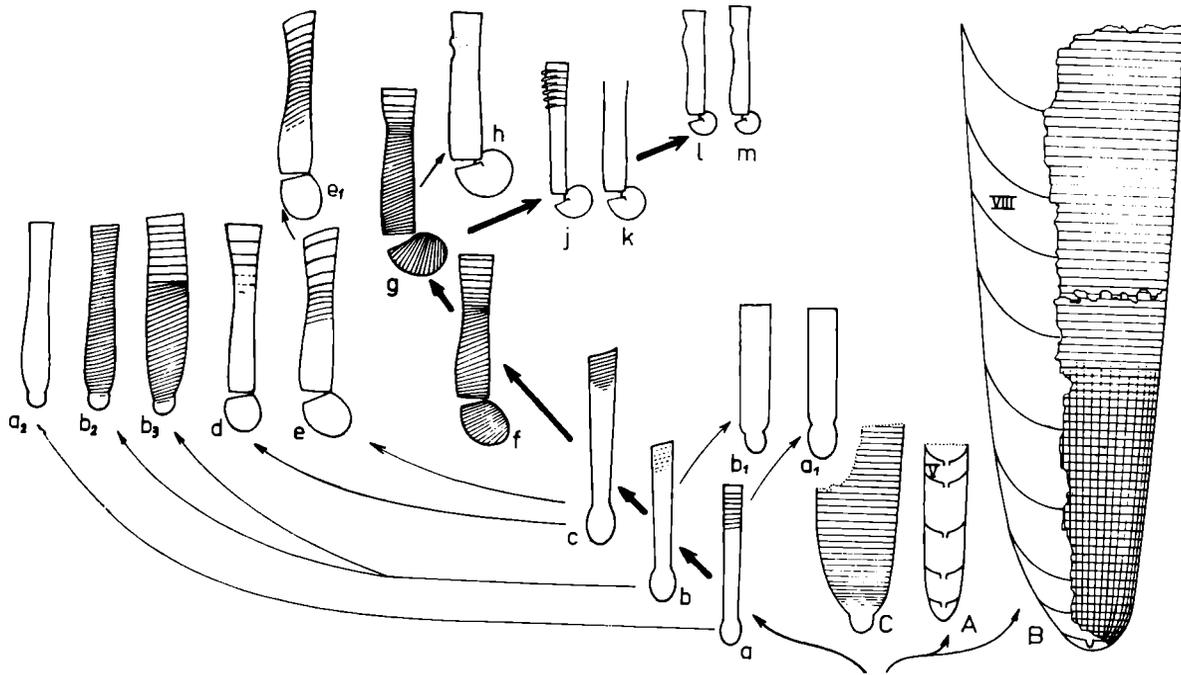


Abb. 14. Übersicht über die Typen der frühontogenetischen Gehäuseentwicklung bei Nautiloideen (unvollständige Darstellung), Bacriten und Ammonoideen. (Leicht schematisiert. Größen einander etwas angeglichen. Eingerollte Formen entrollt dargestellt. Pfeile = Hauptreihe; dünnere Pfeile = Iterative Entwicklung in Seitenzweigen.)

1. Wachstums-Änderung bilden sich sodann eine zunächst seichte, sodann breit und tief gerundete Ventralbucht und ein breiter Dorsalsattel aus (vgl. ERBEN 1962b: Abb. 2 Mitte und rechts).

2. Wachstums-Änderung

Gegensatz Prosutur/Primärsutur:

Bei den Michelinoceratida besteht ein morphologischer Gegensatz zwischen der ersten und zweiten Sutur noch nicht.

Diese Gegensätzlichkeit stellt sich im Zuge der Hauptreihe erstmalig bei den beteiligten Bactritidae ein (*Bactrites*, *Lobobactrites*, ?*Cyrtobactrites* sp. primit.), und zwar insofern, als hier die erste Sutur ungegliedert, u. zw. ohne ventralen Lobus, bleibt und erst die zweite Sutur den Ventrallobus hervorbringt. Dieser Gegensatz von typisch asellater Prosutur zu einfacher Primärsutur wird sodann bei den primitiven Goniatiten der Hauptreihe beibehalten, und zwar bei *Anetoceras*, ?*Teichertoceras* und *Convoluticeras*.

Bei den späteren Gliedern, wahrscheinlich bereits bei *Mimagoniatites* und *Anarcestes* sowie bei dem Nachfolger *Werneroceras*, wird die Prosutur sodann modifiziert „asellat“ (— der letztere Ausdruck trifft nicht in seinem engsten Sinne zu, wird aber gleichwohl allgemein noch verwendet). Bei den noch weiter fortgeschrittenen Ammonoideen wird sie in der bekannten Weise noch komplexer und entwickelt sich über den latisellaten Zustand zum angustisellaten (vgl. O. H. SCHINDEWOLF 1954: Abb. 18).

[Auch bei den frühen Seitenzweigen der Goniatiten geht die Entwicklung über den absolut asellaten Formzustand nicht hinaus. Dies gilt für den *Gyroceratites*-Zweig und den *Convoluticeras*-Zweig und dürfte so gut wie mit Sicherheit auch für die übrigen Seitenzweige zutreffen.]

Weitenwachstum der Gehäuseröhre:

Bei den der Hauptreihe angehörenden Vertretern der Michelinoceratida und entsprechenden Vertretern von *Bactrites*, *Lobobactrites*, (?*Cyrtobactrites* sp. primit.), *Anetoceras*, *Erbenoceras*, *Teichertoceras* und *Convoluticeras* ist eine zweite Verengung der Gehäuseröhre teils nachweislich noch nicht ausgebildet (Abb. 14 a, b, c).

Erst bei den späteren Gliedern der Hauptreihe stellt sich an der 2. Wachstums-Änderung als neues Phänomen eine zweite Verengung der Gehäuseröhre ein, die von einer tertiären Erweiterung gefolgt wird. Auch hier erfolgt eine zunehmende Verstärkung der Metamorphose: Während der Wechsel von zweiter Verengung zu tertiärer Erweiterung bei *Mimagoniatites*-Arten mit großer Nabellücke zumeist noch relativ langsam vor sich geht (Abb. 14 f), tritt eine Intensivierung dieses Wechsels, insbesondere eine stärkere Ausprägung der tertiären Erweiterung erst bei späteren Gliedern ein.

dern der Reihe auf: bei *Mimagoniatites* mit engerer Nabellücke und bei *Anarcestes* (Abb. 14g).

Bei noch späteren bzw. fortgeschritteneren Ammonoideen herrscht hinsichtlich dieses Wechsels ziemliche Mannigfaltigkeit: Er kann als deutliche Verengung ausgebildet sein, er kann als Einschnürung durch innere Schalenverdickung hervorgerufen werden (Abb. 14 h, l, m), wobei diese Einschnürung von einer (Abb. 14h) oder zwei Schwielen (Abb. 14l, m) bzw. Erweiterungen der Gehäuseröhre begleitet werden kann, oder er kann in der Form einer nur an Meßwerten erkennbaren Zunahme der Weite der Gehäuseröhre entwickelt sein (Abb. 14j, k). Bei diesen fortgeschritteneren Ammonoideen scheint die speziellere Art der Ausbildung dieses Wechsels taxionomisch nicht fixiert zu sein und Variabilität selbst innerhalb der Art zu bestehen. Am weitaus häufigsten ist dabei der Fall einer Einschnürung: (vgl. BÖHMERS 1936: Abb. 3, 4, 7, 6, 9 usw.; ERBEN 1962b: Taf. 11, Fig. 3, Taf. 12, Fig. 1, 2; u. a.).

[Die tertiäre Erweiterung der Gehäuseröhre wird außerhalb der Hauptreihe iterativ auch in Seitenzweigen hervorgebracht: Schwach angedeutet bei fortgeschritteneren Michelinoceratida (Abb. 14a₂) und *Bactrites*-Arten (Abb. 14b₂), deutlicher im *Gyroceratites*-Zweig (Abb. 14d) und im *Convoluticeras*-Zweig (Abb. 14e, c₁).]

Gliederung und Stärke der Anwachsstreifen:

Bei den Gliedern des ersten Abschnitts der Hauptreihe setzen sichtbare Anwachsstreifen erst an oder kurz vor der 2. Wachstums-Änderung ein und machen sie dadurch kenntlich. Dies gilt für entsprechende Vertreter der Michelinoceratida, *Bactrites*, *Lobobactrites*, (? *Cyrtobactrites*), *Anetoceras*, *Erbenoceras*, *Teicherticeras* und *Convoluticeras* (vgl. Abb. 14a, b, c).

[In den frühen Ammonoideen-Seitenzweigen ist dies auch noch im *Gyroceratites*-Zweig und selbst bei einigen fortgeschritteneren Arten des *Convoluticeras*-Zweiges der Fall (Abb. 14d, e, c₁).]

Erst bei den weiter fortgeschritteneren Gliedern unserer Hauptreihe, bei *Mimagoniatites* und *Anarcestes*, werden die Anwachsstreifen schon früher deutlich, nämlich bereits auf dem Protoconch (Abb. 14 f, g) und dem anschließenden Windungsstück vor der 2. Wachstums-Änderung.

Von Interesse ist vor allem die Gliederung und Position. Wo die Anwachsstreifen bei den primitiveren Gliedern der Hauptreihe evtl. kurz vor der 2. Wachstums-Änderung doch bereits ein wenig sichtbar werden, überschreiten sie diese ohne eine wesentliche oder abrupte Änderung ihrer Gliederung und Position. Die Anwachsstreifen (und der Mündungsrand) sind hier rursirradiat und enthalten eine Ventralbucht (verschmälert: Ventral-sinus) und einen Dorsalsattel (= „konvexer Typus“ der Anwachsstreifen). Dies ist der Fall bei solchen Michelinoceratida, *Bactrites*-, *Lobobactrites*-

(? und *Cyrtobactrites*-) Arten, die der Hauptreihe angehören, sowie bei *Anetoceras hunsrueckianum* und *A.* aff. *hunsrueckianum* und wahrscheinlich auch bei *Teicherticeras* (Abb. 14b, c).

[Dieses Verhalten zeigt auch die fortgeschrittenere *Bactrites*-Art *B. gracilior* CLARKE (vgl. Abb. 14b₂).

Die ontogenetische Entwicklung der Anwachsstreifen kompliziert sich im Rahmen der Hauptreihe sodann bei den fortgeschrittenen Gliedern, nämlich bei *Mimagoniatites* und *Anarcestes*, und zwar sowohl nach Orientierung als auch nach Gliederung. Bei diesen Formen wechselt ihre Position an der 2. Wachstums-Änderung von rursiradiat in recht schneller, beinahe abrupter Weise zu rectiradiat (Abb. 14 f, g; Abb. 4; Abb. 13).

Auch in der Gliederung der Anwachsstreifen (Mündungsrand!) erfolgt an der 2. Wachstums-Änderung bei beiden Gattungen ein Wechsel („Quasi-Diskordanz“): An dieser Entwicklungs-Zäsur wird der Dorsalsattel völlig zurückgebildet und wird die breite Ventralbucht teilweise reduziert, d. h., sie wird sekundär seichter und schmaler (vgl. ERBEN 1962b: Abb. 2). Erst nach der 2. Wachstums-Änderung bildet sich die definitive Gliederung der Anwachsstreifen heraus (Abb. 13): Die reduzierte Ventralbucht verschmälert und vertieft sich erneut und wird zum typischen Ventralsinus; der Dorsalsattel wird erneut (sekundär) hervorgebracht, und im Flanken-Abschnitt entsteht nun erstmalig ein Lateralsinus; bei Ausbildung der konkaven Windungszone senkt sich im Dorsalsattel ein Dorsalsinus ein. Damit ist der „bikonvexe Typus“ der Anwachsstreifen und des Mündungsrandes hervorgebracht.

[Bei primitiveren Formen wird die „Quasi-Diskordanz“ selten und sodann iterativ entwickelt: *Pseudobactrites*-Zweig (Abb. 14b₃) und wahrscheinlich auch *Cyrtobactrites*-Zweig. Im *Gyroceratites*-Zweig erscheinen die Anwachsstreifen rectiradiat an der 2. Wachstums-Änderung. Die „Quasi-Diskordanz“ wird hier nicht evident, da die (rursiradiaten?) Anwachsstreifen ontogenetisch früherer Stadien nicht deutlich sichtbar werden (Abb. 14d). Im *Convoluticeras*-Zweig ist eine Quasi-Diskordanz bei *C. lardeuxi* teilweise angedeutet und iterativ (vgl. ERBEN 1960: Abb. 15 — hier Abb. 13). Der Dorsalsattel wird an der 2. Wachstums-Änderung völlig zurückgebildet, der innere Flankenabschnitt des Anwachsstreifens vorübergehend rectiradiat gestellt (vgl. Abb. 14e und e₁).]

Abb. 15. Übersicht über die frühontogenetischen (larvalen) Entwicklungsgänge bei Mollusken mit Metamorphose. (Darstellungen stark schematisiert. Größen einander stark angeleglichen. Embryonalstadien fortgelassen. Linke Vertikalgruppe = Trochophora-Stadien. Mittlere Vertikalgruppe = Veliger-Stadien. Rechte Vertikalgruppe = post-larvale bzw. adulte Stadien.) Horizontalreihen: a = Aplacophora; b = Polyplacophora; c = Monoplacophora (Trochophora hypothetisch. Rechts: *Cambridium* HORNÝ, *Stenothecoides* RESSER, *Archaeophiala* PERNER); d = Diplacophora (Larven hypothetisch); e = Pelecypoda; f = Scaphopoda; g = Gastropoda; h = Ammonoidea (Beispiel: *Mimagoniatites*, Weichteile hypothetisch).

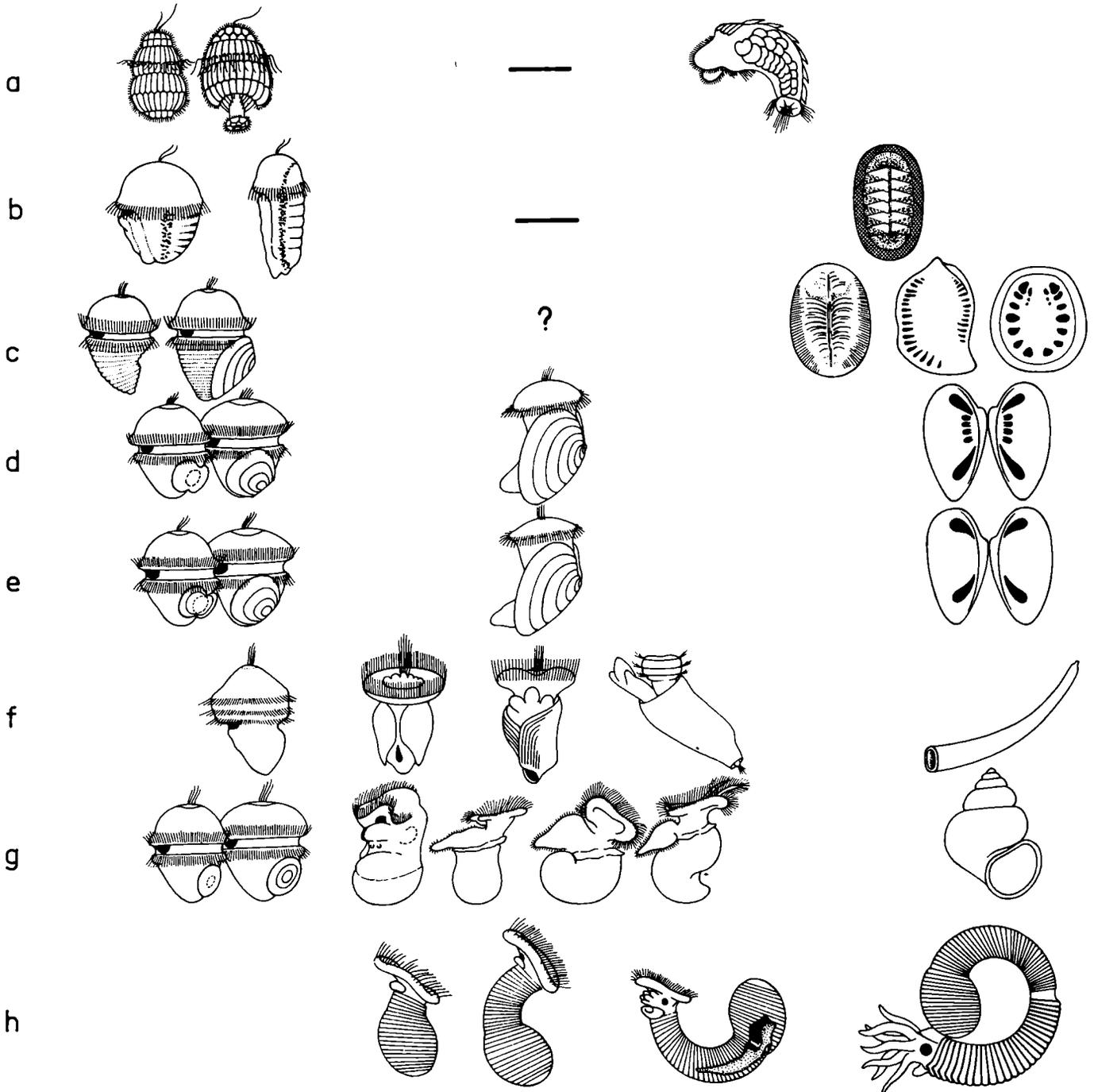


Abb. 15 (Legende s. S. 186 unten).

IV. Die Entwicklung der Anwachsstreifen bei den fortgeschrittenen Goniatiten

In den vorausgehenden Kapiteln wurde der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung der Anwachsstreifen besondere Bedeutung beigemessen. Dem könnte entgegengehalten werden, daß der Befund bei stratigraphisch jüngeren Goniatiten gegen den Wert dieses Merkmals zu sprechen scheint. Bei fortgeschrittenen Goniatiten, und zwar solchen des höheren Mitteldevons und des Oberdevons, hat sich gezeigt, daß die adulten Stadien in bezug auf ihre Anwachsstreifen recht verschieden sind:

Laut WEDEKIND sollen die Tornoceracea bikonvexe, die Cheiloceracea konvexe und die Prolobitacea lineare Anwachsstreifen besitzen³³. — Bei *Sobolewia cancellata* traf WEDEKIND konvexe Anwachsstreifen an, die im Alter bikonvex werden. — Solange man *Crickites* und *Manticoceras* als getrennte, aber andererseits doch sehr eng verwandte Gattungen auffaßte, mußte befremdend wirken, daß die eine konvexe, die andere bikonvexe Anwachsstreifen aufwies. — Schließlich fiel auch auf, daß bei *Sporadoceras* konvexe, bei der von ihm abgeleiteten *Discoclymenia* jedoch bikonvexe Anwachsstreifen vorliegen.

Aufgrund dieser scheinbaren Diskrepanzen ist es nicht verwunderlich, daß — wahrscheinlich noch verstärkt durch die Kenntnis der absonderlichen Altersmündungen mancher hoch spezialisierter jurassischer Ammoniten — der Eindruck auftauchte, die Form des Mündungsrandes und der Anwachsstreifen folge keiner festen Regel, sie sei vielmehr weitgehend abhängig von der Lebensweise bzw. der Umwelt. Wohl unter diesem Eindruck hatten SCHINDEWOLF (1952) und MILLER & FURNISH (1954) die taxonomische Bedeutung der Anwachsstreifen bezweifelt.

Dagegen wendet sich G. PETTER (1959: 53), die den Fall der *Sobolewia cancellata* als Altersanomalie ansprechen will, im Fall *Crickites*/*Manticoceras* mit einer Konvergenz rechnet und im Fall *Sporadoceras*/*Discoclymenia* darauf verweist, daß eine Ableitung der letzteren Gattung auch von den Tornoceratidae möglich erscheint, wodurch die Unstimmigkeit in der Form der Anwachsstreifen entfallen würde.

Ich selbst möchte meinen, daß G. PETTER den Fall der *Sobolewia cancellata* im Grunde genommen wohl zutreffend gedeutet hat, daß jedoch einige Einzelheiten hinzuzufügen bleiben, die das Bild abrunden. Die Anwachsstreifen der Gattung *Sobolewia* werden von PETTER bald als konvex, bald als „linear“ bezeichnet (letzteres in PETTER 1959: 215, 216, 219). Tatsächlich

³³ Die sog. „lineare“ Ausbildung (WEDEKIND 1917) wird man zutreffender als „schwach bikonvex“ auffassen bzw. als „schwach konvex“, je nach speziellerer jeweiliger Tendenz. Unter diesen Umständen, und da G. PETTER (1959: 45) auf die Problematik des Auftretens „protracter“ Anwachsstreifen bei devonischen Ammonoideen mit Recht hinweist, bleiben für unsere Betrachtung lediglich zwei Typen von Anwachsstreifen bzw. Mündungsrandern übrig: der „konvexe“ und der „bikonvexe“.

unterscheiden sie sich in vielen Fällen von typisch bikonvexen nicht prinzipiell, sondern lediglich graduell, nämlich durch geringere Tiefe des Lateral sinus und wesentlich schwächer bis sehr schwach angedeutete Ventrolateralsättel. So stellt die „lineare“ Ausbildung, die kaum jemals wirklich völlig geradegestreckte Streifen liefert, grundsätzlich nichts anderes dar als eine viel schwächer prononcierte bikonvexe (vgl. PETTER 1959: Abb. 20B mit 20E). Es besteht also bei *Sobolewia* durchaus die Tendenz zur Ausbildung sehr schwach bikonvexer Streifen, was aber verständlich wird, wenn man bedenkt, daß es sich bei ihr nicht nur um die stratigraphisch älteste Gattung (ab Ober-Eiflium), sondern zugleich auch um die phylogenetische Wurzelform der meist konvexe Anwachsstreifen aufweisenden Prolobitacea handelt. Die häufig schwach bikonvexe (nicht: „lineare“) Form der Anwachsstreifen ist bei *Sobolewia* als abgeschwächtes Anarcestiden-Erbe aufzufassen und die spätontogenetische Ausbildung deutlich bikonvexer Streifen als eine durchaus nicht unverständliche extreme Verzögerung in der ersten vollen Anlage dieses Merkmals (bzw. als eine Tendenz der frühontogenetischen konvexen Streifen, bis in spätere ontogenetische Stadien zu persistieren). Im Falle *Crickites*/*Manticoceras* verweise ich darauf, daß auch nach Auffassung des Treatise Inv. Paleont. die beiden Gattungen synonym sind. Auch die konvexen Streifen von „*Crickites*“ lassen sich erklären: Bei *Manticoceras* treten sie im Larvalstadium auf, d. h. zwischen der 1. und 2. Wachstums-Änderung. Bei den „*Crickites*“ genannten Formen werden sie jedoch über einen längeren Abschnitt der Ontogenie beibehalten als bei den typischen Vertretern von *Manticoceras*. Das erscheint nicht verwunderlich, da die (ansonsten larvalen) konvexen Anwachsstreifen (vgl. Abb. 13 rechts) — bzw. zumindest die ja intermediären rectiradiaten, aber noch kaum gegliederten Streifen — meist auch schon bei typischen Vertretern von *Manticoceras* relativ lange beibehalten werden können, jedenfalls bis weit über die 2. Wachstums-Änderung, also über das Ende der Larvalphase hinaus. (Vgl. A. MILLER 1938: Abb. 18k, 20g; Taf. 19, Fig. 1—5; Taf. 24, Fig. 6 usw.)

Erneut auf den taxionomischen Wert der Anwachsstreifen bzw. des Mündungsrandes verwiesen zu haben, ist ein Verdienst von G. PETTER (1959: 55). Allerdings vermag ich der Autorin nicht zuzustimmen, wenn sie in Anlehnung an WEDEKIND meint, die jeweilige Definitivform der Anwachsstreifen werde aus einem „rectilinearen“ Verlauf heraus entwickelt, der auf der ersten Windung gegeben sei, und bikonvexe Anwachsstreifen entstünden aus diesen „rectilinearen“, ohne durch den konvexen Formzustand hindurchgegangen zu sein. Es scheint bei G. PETTER die Vorstellung zu bestehen, konvexe Anwachsstreifen und bikonvexe seien völlig unabhängig in verschiedenen Familien aus indifferenten und geradlinigen frühontogenetischen Streifen hervorgegangen, und die beiden Typen konvex und bikonvex seien in ein und derselben Ontogenie nacheinander niemals entwickelt (1959: 58).

Dem steht allein schon entgegen, daß die frühontogenetischen Streifen auf dem von G. PETTER 1959: 46 als Beispiel zitierten Initialgehäuse von *Werneroceras crispiforme* (PETTER, 1959: Taf. 24, Fig. 2) gar nicht rectilinear sein können, zeigen sie doch die auch von anderen Anarcestidae und Agoniatidae bekannte weit gebogene Ventralbucht, die ohne ventrolaterale Sättel in einen Flankenabschnitt des Anwachsstreifens übergeht, der bei dieser Lage nicht anders als \pm rursiradiat sein kann. Solche Streifen sind weder rectiradiat (da rursiradiat geneigt) noch rectilinear (da ventral zurückgebogen). Sie entsprechen — da sie ferner auch keinen Lateralsinus besitzen — grundsätzlich dem, was man unter einem konvexen Anwachsstreifen versteht und unterscheiden sich von adulten konvexen Streifen lediglich graduell, nämlich durch eine weniger starke, d. h. eine etwas weniger konvexe Vorwölbung im Flankenabschnitt. In diesem Fall (*Werneroceras*) verläuft die Ontogenie der Streifen wie bei allen Agoniatitidae und Anarcestidae: Vom konvexen rursiradiaten über den indifferent rectiradiaten zum bikonvexen rectiradiaten Anwachsstreifen.

Für das Verständnis der phylogenetischen Zusammenhänge in der Entwicklung der devonischen Ammonoidea ist es notwendig, die ontogenetische Entwicklung der Anwachsstreifen bei den frühesten und primitivsten Goniatiten zu berücksichtigen:

Bei den primitivsten Ammonoidea, den Bactritidae und den Mimosphinctidae zeigte sich, daß der „konvexe Typ“ der Anwachsstreifen der ursprünglichste ist (Ventralbucht, bzw. Ventralsinus und Dorsalsattel, bzw. bei späteren Gattungen: Dorsalsinus. — Position schwach bis stark rursiradiat). Bei etwas weiter fortgeschrittenen, aber immer noch primitiven Gruppen (Agoniatitidae, Anarcestidae) beschränkt sich der konvexe Typ der Anwachsstreifen auf das zwischen der 1. und der 2. Wachstums-Änderung gelegene Larvalstadium, und erst im postlarvalen Stadium, unmittelbar zu Ende der 2. Wachstums-Änderung, wird ein neuer, nämlich der „bikonvexe Typ“ hervorgebracht (Ventralsinus, Ventrolateralsattel, Lateralsinus, evtl. Dorsalsinus. — Position durchwegs rectiradiat). Er wird hier während der Adultstadien beibehalten, und erst im sehr späten Alter kann eine sekundäre Rückbildung eintreten, die hier aber außer Betracht bleiben kann.

Nun werden üblicherweise alle jüngeren Goniatiten-Linien sowie auch die Clymenien direkt oder indirekt von den Anarcestidae abgeleitet, und so wäre eigentlich zu erwarten, daß sie alle im adulten Zustand bikonvexe Anwachsstreifen und Mündungsränder aufweisen. Dies trifft zwar für viele zu, aber nicht für alle.

Vergleicht man nun die ontogenetisch frühen und späten Anwachsstreifen der verschiedenen devonischen Ammonoidea, so ergibt sich folgende Übersicht³⁴:

³⁴ An die Stelle des Ausdruckes „linear“ ist hier — wo zutreffend — vielfach die Bezeichnung „schwach bikonvex“ gesetzt worden.

	Früh	Zwischenstufe	Adult
typische <i>Bacritidae</i>	konvex	konvex	konvex
<i>Mimosphinctidae</i>	konvex	konvex	konvex
<i>Mimoceratidae</i>	(unsichtbar)	rectiradiat	bikonvex
<i>Agoniatitidae</i>	konvex	rectiradiat	bikonvex
<i>Anarcestidae</i>	konvex	rectiradiat	bikonvex
<i>Pinacitidae</i>	?	rectiradiat	bikonvex
<i>Gephuoceratidae</i>	konvex	rectiradiat	bikonvex
<i>Pharciceratidae</i>	?	?	bikonvex
<i>Beloceratidae</i>	?	?	modif. bikonvex
<i>Devonopronoritidae</i>	?	?	? konvex
<i>Tornocerataceae</i>	?	?	schwach bikonvex
<i>Prolobitaceae</i>	?	?	schwach bikonvex bis konvex
<i>Cheilocerataceae</i>	?	?	konvex
<i>Hexaclymeniidae</i>	?	?	bikonvex
<i>Gonioclymeniidae</i>	?	?	bikonvex
<i>Glatziellidae</i>	?	?	bikonvex
<i>Cyrtoclymeniidae</i>	?	?	bikonvex
<i>Clymeniidae</i>	?	?	bikonvex
<i>Rectoclymeniidae</i>	?	?	schwach bikonvex
<i>Parawocklumeriidae</i>	?	?	schwach konvex
<i>Wocklumeriidae</i>	?	?	schwach konvex

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß die ontogenetische Entwicklung gerade bei den ältesten und primitivsten Ammonoidea (*Mimosphinctidae*) am vollständigsten bekannt ist: während der Protoconch glatt bleibt, sind die Anwachsstreifen während der gesamten postembryonalen ontogenetischen Entwicklung konvex. Mithin bildet bei den Ammonoideen entgegen den Angaben WEDEKINDS und PETERS der konvexe Typus den Ausgangszustand. In allen bekannten späteren Fällen wird (wenigstens bei den älteren Familien) dieser Typus im Larvalstadium beibehalten und erst nach der 2. Wachstums-Änderung durch den bikonvexen Typus ersetzt, der bei den *Agoniatitidae*, *Anarcestidae* und *Pharcicerataceae* den Adult-Typus der Anwachsstreifen darstellt und in einwandfreier Weise phylogenetisch jünger ist. Der bikonvexe geht somit aus dem konvexen Typus hervor.

Unsere Übersicht bestätigt, daß manche oberdevonische Goniatiten (*Cheilocerataceae*, *Prolobitaceae*) — wie erwähnt — im Adultzustand nicht die bikonvexen Anwachsstreifen ihrer unmittelbaren oder mittelbaren anarcestiden Vorfahren aufweisen, sondern die wesentlich ursprünglicheren konvexen Streifen. Bei den Clymenien verhält sich dies ähnlich: Während alle Stammeslinien (insbesondere die ursprünglicheren wie die der *Hexaclymeniidae* und *Clymeniidae*) die bikonvexen Streifen der anarcestiden Stammformen beibehalten, weisen so stark spezialisierte wie die *Parawocklumeriidae* und *Wocklumeriidae* im adulten Stadium die primitiver anmutenden konvexen Streifen auf.

Eine endgültige Erklärung für diese auffallende Erscheinung kann solange nicht gegeben werden, als die frühontogenetische Entwicklung der Anwachsstreifen dieser Gruppen noch nicht näher untersucht ist. Bei den Tornocerataceae entspricht der sog. „lineare“ Verlauf zumeist einem stark abgeschwächten bikonvexen; die Verschiedenheit ist hier vielfach nur graduell. Dazu kommt der Umstand, daß bei *Aulatornoceras* und *Posttornocereras* die typisch bikonvexe Ausbildung durchaus gegeben bleibt. Es wäre denkbar, daß bei allen übrigen Gattungen der Tornocerataceae eine erbliche Wachstumshemmung vorliegt, die dazu führt, daß der bikonvexe Formzustand der Vorfahren mit Regelmäßigkeit nur unvollständig erreicht wird. — Für die Prolobitaceae gilt, daß bei ihrer Wurzelform, *Sobolewia*, die Anlage der von den anarcestiden Vorfahren herrührenden voll bikonvexen Streifenform ontogenetisch sehr stark hinausgezögert wird (vgl. S. 188). Bei den Nachfolgern dürfte sie weitgehend („lineare“ Streifen) bis vollständig abgeklungen oder aus der Ontogenie herausgedrängt sein, so daß der konvexe Typus sekundär bis in das Alter beibehalten wird. — Die Cheilocerataceae werden als Abkömmlinge älterer Tornocerataceae gedeutet. Es scheint, daß bei ihnen die Tendenz zur Abschwächung des bikonvexen Streifenschwunges, die bereits bei den Tornocerataceae wirksam geworden war, weiter fortgesetzt worden ist. Eine andere Denkmöglichkeit besteht in der Annahme, die konvexen Streifen der Jugendstadien seien bis in spätere Stadien persistent. Eine dritte Denkmöglichkeit würde die Kombination beider Tendenzen enthalten. Klarheit kann, wie gesagt, nur durch eine Überprüfung des ontogenetischen Entwicklungsganges geschaffen werden. Wesentlich erscheint mir jedoch, daß schon jetzt Erklärungsmöglichkeiten abzusehen sind und daß damit die Bedenken gegen den Aussagewert der Anwachsstreifen (und des Mündungsrandes) oberdevonischer Ammonoideen an Gewicht verlieren.

V. Zur taxionomischen Gliederung der ältesten und älteren Ammonoidea

Die erste fundierte taxionomische Gliederung der älteren Goniatiten ist 1933 von O. H. SCHINDEWOLF erstellt worden, der die damals bekannten Gattungen revidiert und in emendierten Familien zusammengefaßt hat. Bei der Abfassung der entsprechenden Diagnosen hatte er sich seinerzeit keineswegs etwa auf ein einzelntes Merkmal gestützt, sondern jeweils eine ganze Reihe von Merkmalen erfaßt: Einrollungsverhältnisse des Gehäuses, Gestalt und Gliederung der Lobenlinie, Verlauf der Anwachsstreifen u. a. m. Gleichwohl scheint es, als ob bei anderen Autoren in neuerer Zeit eines dieser Merkmale, und zwar das innerhalb des Gehäuses bestehende Einrollungsverhältnis, eine etwas einseitige Berücksichtigung erfährt.

Unter diesem Aspekt dürfte J. KULLMANN'S Neigung zu verstehen sein, an eine Identität von *Convoluticeras* und *Mimagoniatites* zu denken (1960:

Fußnote 2 auf S. 479). Ebenso dürfte BOGOSLOVSKIJS verfehlte Einordnung (1962) von *Convoluticeras* — und damit auch von *Teicherticeras*, das er noch nicht abtrennt — bei den Agoniatitidae aus dem Eindruck zu verstehen sein, den die bei den beiden genannten Gattungen gleichen Einrollungsverhältnisse bei dem Autor hervorriefen. (Andererseits beruht KULLMANNS berechtigtes Zögern darauf, daß er in einem gewissen Ausmaß den weiteren Merkmalen schließlich doch noch Rechnung trägt.)

Ein weiteres Beispiel für die taxionomische Unsicherheit, die als Folge der Überbewertung eines Einzelmerkmals (hier: Dorsallobus) entsteht, liefert J. KULLMANNS Annahme einer Verbindung von *Mimosphinctes* und *Mimagoniatites*. Zwar ist KULLMANN bemüht, möglichst viele Merkmale zur Systematik heranzuziehen. Aber er betrachtet — wie das nachfolgende Zitat erweist — jedes für sich isoliert. Bei dieser Art der Betrachtung muß er zu dem Schluß kommen: „Für die Familien-Systematik erscheint . . . das Merkmal des Internlobus als durchaus ungeeignet zur Trennung der Familien Mimoceratidae und Agoniatitidae. Andererseits unterliegt es keinem Zweifel, daß das Merkmal der sich advolut berührenden Windungen nur quantitativen Charakter hat und somit allein ebenfalls keine Trennung höherer systematischer Kategorien ermöglicht . . . Es bleibt also als einziges diagnostisches Merkmal für die Familien-Trennung der Verlauf der Anwachsstreifen übrig. Sollte auch dieses Merkmal . . . seinen durchgreifenden Charakter verlieren, wäre an eine neuerliche Zusammenlegung zu denken.“ Diese Erwägung eines erneuten Zusammenlegens ist ein resignierender Verzicht auf eine befriedigende Gliederung, dessen Notwendigkeit sich nicht ergibt, wenn an die Stelle der Betrachtung einzelner Merkmale die Berücksichtigung von Merkmals-Kombinationen tritt.

Die Schwierigkeiten, welchen sich bei der taxionomischen Gliederung der heute bekannten frühen Ammonoidea nicht nur KULLMANN, sondern auch jeder weitere Bearbeiter gegenübergestellt sieht, werden dadurch bedingt, daß gerade bei diesen ältesten Formen iterative und auch regressive Tendenzen Spezialisationskreuzungen ergeben haben, die in zahlreichen Merkmalen Formenähnlichkeit bei einzelnen Arten ansonsten getrennter Einheiten hervorgerufen haben. Bei dieser Lage kann ein begründetes, da natürliches System der primitiven Ammonoidea nur zustande kommen, wenn bei taxionomischen Maßnahmen das Bestehen der genannten Spezialisationskreuzungen in Rechnung gestellt wird. Zu fordern wäre somit: a) die verstärkte Berücksichtigung der im ontogenetischen Entwicklungsgang zu beobachtenden Merkmalsänderungen, b) eine besondere Bewertung derjenigen Merkmale, die iterativen oder regressiven Tendenzen nicht oder weniger unterworfen sind und c) daß sich die Gattungs- und Familiendiagnosen weniger um Alternativformulierungen im Fall einzelner Merkmalsausbildungen bemühen als vielmehr um die Gegenüberstellung verschiedener Merkmalskombinationen.

(Sie werden dadurch zwangsweise komplizierter und sind nunmehr als „Mosaik-Diagnosen“ leider nicht mehr so leicht zu überblicken, wie dies früher der Fall gewesen ist. Doch wird nur diese Art der Diagnose den vielschichtigen natürlichen Gegebenheiten, d. h. dem Bestehen von Iterationen und regressiven Tendenzen, gerecht. Trotz ihrer komplizierten Fassung können und müssen diese Diagnosen nach Möglichkeit aber ausgesprochene Differentialdiagnosen bleiben!)

Was die Familien-Systematik betrifft, so ist in jüngster Zeit ein Gliederungsversuch von W. E. RUZHENCEW (1960) unternommen worden, der folgende Einheiten unterschied:

U. Ordn. AGONIATITINA

Superfam. Mimocerataceae

Fam. Anetoceratidae (*Anetoceras*)

Fam. Mimoceratidae

Subfam. Mimosphinctinae (*Mimosphinctes*)

Subfam. Mimoceratinae (*Gyroceratites*)

Superfam. Agoniatitaceae

Fam. Mimagoniatitidae (*Mimagoniatites*)

Fam. Agoniatitidae (*Agoniatites*, *Paraphyllites*)

U. Ordn. ANARCESTINA

Superfam. Anarcestaceae

Fam. Anarcestidae (*Anarcestes*, *Latanarcestes*, *Sellanarcestes*, *Werneroceras*, *Subanarcestes*, *Cabrieroceras*, *Archoceras*)

Fam. Pinacitidae (*Pinacites*, usw.)

Superfam. Prolobitaceae, usw.

Diese Gliederung RUZHENCEWS bemüht sich leider nicht um die Formulierung entsprechender Diagnosen und geht fast ausschließlich von — allerdings etwas generalisierten — phylogenetischen Erwägungen aus. Mit Recht hebt aber O. H. SCHINDEWOLF (1962) hervor, daß eine rein phylogenetisch fundierte Systematik abzulehnen ist. — In der Gliederung RUZHENCEWS fällt ferner ein weiterer Umstand auf: Die taxonomische Bewertung ist im frühphylogenetischen Bereich ungleich höher als im später nachfolgenden. Daraus resultiert, daß in RUZHENCEWS Gliederung die ersten vier Einheiten der Familien-Kategorien monotypisch sind (*Anetoceratidae*, *Mimosphinctinae*, *Mimoceratinae*, *Mimagoniatitidae*). RUZHENCEW hält hier eine höhere taxonomische Bewertung für durchaus vertretbar, u. zw. in Anbetracht der Radiation, die in den Frühphasen der Entwicklung neuer Stammbäume (SCHINDEWOLFS Typogenese) allgemein besteht. Diese Radiation ist im Falle der frühen Ammonoidea allerdings noch weit intensiver, als RUZHENCEW bei Niederschrift seines Manuskriptes bekannt sein konnte. Die bei ERBEN 1960 und hier, BOGOSLOVSKIJ 1961, 1963 und HOUSE 1962 beschriebenen Formen zeigen, daß die Zahl der Entwicklungstendenzen und Stammeslinien in Wirklichkeit weit größer und die frühphylogenetische Radiation mithin weit beträchtlicher war, als RUZHENCEW voraussetzen konnte. Zugleich ergibt sich hieraus die Unmöglichkeit, die Radiation in der genannten Weise zu berücksichtigen und jeder Stammeslinie — hier Seitenzweig genannt — durch Einstufung in den Familien-

oder Subfamilien-Rang Rechnung zu tragen. Wird z. B. *Anetoceras* der Rang einer Familie, *Mimosphinctes* der einer Subfamilie, *Mimagoniatites* der einer Familie zugestanden, wie dies unter Berücksichtigung der Radiation bei RUZHENCEW geschieht, so müßten in zwangsläufiger Analogie einzelne Familien oder Subfamilien jeweils auch für *Talenticeras*, *Teicherticeras*, *Convoluticeras* und *Palaeogoniatites* errichtet werden. Die Folge wäre eine große Zahl von monotypischen Familien bzw. Subfamilien, bei welchen die Familien- und die Gattungs-Diagnose stets identisch wären und die dem praktischen Ziel einer jeden systematischen Gliederung, übersichtliche Ordnung zu schaffen, durchaus abträglich wäre.

Es empfiehlt sich also, weniger auf die frühphyletische Radiation als vielmehr auf rein morphologische Kriterien zu achten und hierbei eine geringere Zahl von Familien mit weiterem Fassungsgebiet zu schaffen. Bei der Auswahl der für die Gliederung heranzuziehenden Merkmale wird man sodann so verfahren müssen, daß diejenigen, die den weiter oben erwähnten iterativen und regressiven Tendenzen am wenigsten unterliegen, zur Unterscheidung der höheren Einheiten benützt werden. 1960 habe ich mich hierbei vor allem auf die Anwachsstreifen gestützt. Zwar zeigt sich, daß bei den frühen Ammonoidea auch in diesem Merkmal Iterationen und Regressionen angebahnt werden, doch bleiben diese unvollständig und kontrollierbar³⁵. Ein weitgehend verlässliches, da von Iteration nur in einem Fall (fortgeschrittenere *Convoluticeras*-Arten) betroffenes, von Regressionen sogar völlig unberührtes Merkmal stellt ferner der (hoch- oder querovale) larvale Windungsquerschnitt dar³⁶. Eine Berücksichtigung weiterer Merkmale — auch solcher, die iterativen oder regressiven Tendenzen vielleicht etwas öfter ausgesetzt sind — vermag die Diagnosen zu vervollständigen, doch kann dies, wie erwähnt, nur dann erfolgen, wenn sich die Diagnostik auf Merkmals-Kombinationen stützt.

Auch bei dieser Art der Betrachtung bewähren sich das taxonomische Grundgerüst der von O. H. SCHINDEWOLF 1933 vorgenommenen Gliederung sowie die von mir 1953 und 1960 hinzugefügte Ergänzung. Für angebracht halte ich das folgende, mit der in Abb. 6 dargestellten Phylogenie übereinstimmende System der älteren Ammonoidea:

³⁵ Auch bei *Convoluticeras discus*, *C. lardeuxi* und *Cyrtobacrites sinuatus* wird der völlig bikonvexe Zustand der Anwachsstreifen trotz der angedeuteten iterativen Tendenz nicht erreicht. — Daß die späten Anwachsstreifen von *Palaeogoniatites lituus* aufgrund einer regressiven Tendenz nicht primär, sondern in sekundärer Weise rursiradiat und vereinfacht sind, geht aus ihrer ontogenetischen Entwicklung hervor und ist somit gleichfalls kontrollierbar.

³⁶ O. H. WALLISER benützt (1962) dieses Merkmal als ein wichtiges Kriterium bei der Unterscheidung der Mimoceratidae von den Agoniatitidae sowie den frühen Anarcestidae. Dies geschieht allerdings, nachdem ich ihn seinerzeit unter Hinzuziehung der hier als Abb. 3 gebrachten und schon damals von mir erarbeiteten Übersicht auf die bei den frühen Ammonoidea bedeutsamen frühontogenetischen Veränderungen des Windungsquerschnitts in einem persönlichen Gespräch aufmerksam gemacht hatte. Einen Hinweis auf diese Information hat WALLISER bei der Abfassung seines Textes leider vergessen.

U. Ordn. **Bacritina** SHIMANSKIJ 1951

Fam. Bacritidae HYATT 1884

Eobacrites SCHINDEWOLF 1932
Bacrites SANDBERGER 1843
Pseudobacrites FERRONNIERE 1921
Kokenia HOLZAPFEL 1895

? *Devonbacrites* SHIMANSKIJ 1962
Ctenobacrites (*Ctenobacrites*) SHIMANSKIJ 1951
Ctenobacrites (*Mirites*) SHIMANSKIJ 1962
Sicilioceras SHIMANSKIJ 1954
Lobobacrites SCHINDEWOLF 1932
Cyrtobacrites ERBEN 1960
? *Cyclobacrites* SHIMANSKIJ 1955

Fam. Parabacritidae SHIMANSKIJ 1951

Parabacrites SHIMANSKIJ 1948
Aktastioceras SHIMANSKIJ 1948
Tabantaloceras SHIMANSKIJ 1954
Microbacrites SHIMANSKIJ 1954
Belemnitomimus SHIMANSKIJ 1954
?? *Cochleiferoceras* SHIMANSKIJ 1962

U. Ordn. **Anarcestina** MILLER & FURNISH 1954

Superfam. Mimosphinctaceae nov.

Fam. Mimosphinctidae ERBEN 1953 (nom. transl. BOGOSLOVSKIJ 1962)

Subfam. Anetoceratinae RUZHENCEW 1957 (nom. transl. BOGOSLOVSKIJ 1962)

Anetoceras (*Anetoceras*) SCHINDEWOLF 1935
Anetoceras (*Erbenoceras*) BOGOSLOVSKIJ 1962
Anetoceras (n. subg. ?)

Subfam. Mimosphinctinae ERBEN 1953, emend.

Teicherticeras ERBEN 1960
Convoluticeras ERBEN 1960
Mimosphinctes EICHENBERG 1931
Talentoceras n. gen.

Superfam. Mimocerataceae STEINMANN 1890 (nom. transl. RUZHENCEW 1957)

Fam. Mimoceratidae STEINMANN

Gyroceratites (*Gyroceratites*) v. MEYER 1831

Superfam. Anarcestaceae STEINMANN 1890, emend.

Fam. Agoniatitidae HOLZAPFEL 1899 (nom. transl. SCHINDEWOLF 1933)

Subfam. Mimagoniatitinae MILLER 1938

Mimagoniatites (*Mimagoniatites*) EICHENBERG 1930
Mimagoniatites (*Parentites*) BOGOSLOVSKIJ 1961
Palaeogoniatites HYATT 1900

Subfam. Agoniatitinae HOLZAPFEL 1899

Agoniatites MEEK 1877*Paraphyllites* HYATT 1900Fam. Auguritidae BOGOSLOVSKIJ 1961¹*Augurites* BOGOSLOVSKIJ 1961

Fam. Anarcestidae STEINMANN 1890

Subfam. Anarcestinae nov.

Anarcestes v. MOJSISOVICS 1882*Latanarcestes* SCHINDEWOLF 1933*Sellanarcestes* SCHINDEWOLF 1933

Subfam. Werneroceratinae nov.

Werneroceras (*Werneroceras*) WEDEKIND 1918*Werneroceras* (*Cabrieroceras*) BOGOSLOVSKIJ 1958*Subanarcestes* SCHINDEWOLF 1933*Archoceras* SCHINDEWOLF 1938

Fam. Pinacitidae SCHINDEWOLF 1933

Foordites WEDEKIND 1918*Pinacites* v. MOJSISOVICS 1882*Pseudofoordites* BOGOSLOVSKIJ 1959*Parodicerellum* STRAND 1929*Wedekindella* SCHINDEWOLF 1928

Die Diagnosen der höheren taxionomischen Einheiten wären wie folgt zu formulieren:

U. Ordn. **Bactritina**:

Ammonoidea mit primär orthoconem bis cyrtoconem Gehäuse. Siphonalregion orthoretrochoanitisch bis cyrtochoanitisch. Sipholage ventral. Lobenlinie mit Ventrallobus und manchmal mit Laterallobus. Dorsallobus fehlt stets. Anwachsstreifen während der ganzen Ontogenese primär konvex³⁷; nur bei einigen wenigen fortgeschrittenen Seitenzweigen zu bikonvexer Form³⁸ bzw. rectiradiater Ausrichtung tendierend.

Fam. Bactritidae:

Bactritina mit streng orthochoanitischer Siphonalregion, kleinem Apikalwinkel des Gehäuses und zumeist hohen Kammern.

Fam. Parabactritidae:

Bactritina mit orthochoanitischer (?) bis cyrtochoanitischer Siphonalregion, größerem bis großem Apikalwinkel des Gehäuses und niedrigen Kammern.

³⁷ Konvexer Typ: Rursiradiate Position; Ventrolateralsattel fehlend (oder kaum angedeutet, jedenfalls nicht als echter Vorsprung entwickelt); Lateralsinus fehlend (oder kaum angedeutet, jedenfalls nicht als tiefer und weiter Konkavbogen entwickelt); Dorsalsattel.

³⁸ Bikonvexer Typ: Rectiradiate Position; Ventrolateralsattel vorhanden (einen echten deutlichen Vorsprung bildend); Dorsolateralsattel und Dorsalsinus.

U. Ordn. **Anarcestina:**

Ammonoidea mit primär gyroconem bis konvolutem Gehäuse (in seltenen Ausnahmen: Endwindung sekundär advolut oder sekundär evolut). Siphonalregion orthoretrochoanitisch. Sipholage ventral. Nur primitive Formen noch mit Nabellücke. Ventrallobus stets ungeteilt (mit einer Ausnahme). Nur bei einigen Fortgeschrittenen Bildung von Umbilikal- bzw. seltener auch schon Adventivloben. Anwachsstreifen entweder während ganzer Ontogenese primär konvex oder von primär konvexer zu bikonvexer Form übergehend (— in Ausnahmen: auf der Endwindung sekundär konvex).

Superfam. Mimosphinctaceae:

Anarcestina mit während gesamter Ontogenese primär konvexen Anwachsstreifen (— nur bei einigen Fortgeschrittenen: schwache orimentäre Andeutung des Ventrolateralsattels; bei einer fortgeschrittenen Gattung: auch schon Dorsalsinus). Stellung rursiradiat. Querschnitt des Protoconchs kreisrund. Larvaler Windungsquerschnitt kreisrund bis hochoval (— nur bei einer fortgeschrittenen Gattung schwach queroval). Lobenlinie ohne Umbilikal- und Adventivloben. Laterallobus während gesamter Ontogenese in Flankenmitte.

Fam. Mimosphinctidae:

Mimosphinctaceae mit primär gyroconem bis advolutem bzw. quasi-advolutem Gehäuse. (Konvolubilität nur in Ausnahmefällen, d. h., bei besonders Fortgeschrittenen.) Stets mit Nabellücke.

Subfam. Anetoceratinae:

Mimosphinctidae mit primär gyroconem bis primär advolutem bzw. quasi-advolutem Gehäuse. (Konvolubilität unbekannt.) Anwachsstreifen streng konvex, rursiradiat (nur in einem phyletischen Ast: zeitweilig rectiradiat). Larvaler Windungsquerschnitt annähernd kreisrund bis hochoval.

Subfam. Mimosphinctinae:

Mimosphinctidae mit primär advolutem Gehäuse. (Konvolubilität selten und nur bei einigen Fortgeschrittenen. In seltenen Fällen: Endwindung sekundär advolut bzw. sekundär evolut.) Anwachsstreifen konvex, aber bei einigen Fortgeschrittenen schon mit schwacher Andeutung des Ventrolateralsattels bzw. schon mit Dorsalsinus. Larvaler Windungsquerschnitt annähernd kreisrund bis hochoval (nur in einer Ausnahme bereits schwach queroval).

Superfam. Mimocerataceae:

Anarcestina mit in postlarvaler Ontogenese rectiradiaten bikonvexen Anwachsstreifen (jedoch stets noch ohne Dorsalsinus). Querschnitt des Protoconchs kreisrund. Larvaler Windungsquerschnitt kreisrund bis hoch-

oval. Lobenlinie ohne Umbilikal- und Adventivloben. Laterallobus während ganzer Ontogenese in Flankenmitte.

Fam. Mimoceratidae:

Mimocerataceae mit primär advolutes Gehäuse. (Konvolubilität unbekannt.) Stets mit Nabellücke.

Superfam. Anarcestaceae:

Anarcestina mit larval konvexen, postlarval bikonvexen Anwachsstreifen. Larvale Stellung rursiradiat, postlarvale Stellung rectiradiat. (In einer Ausnahme: Auf der Endwindung sekundär konvex und sekundär rursiradiat.) Querschnitt des Protoconchs kreisrund bis breit queroval. Larvaler Windungsquerschnitt stets deutlich breitoval. Lobenlinie nur bei einigen Fortgeschrittenen mit Umbilikalloben, nur bei einem Seitenzweig auch mit Adventivlobus. Laterallobus bei Primitiveren während gesamter Ontogenese in Flankenmitte, bei Fortgeschrittenen im Frühabschnitt subumbilikal einsetzend.

Fam. Agoniatitidae:

Anarcestaceae, bei welchen der Laterallobus während der gesamten Ontogenese in Flankenmitte liegt. Ventrallobus ungeteilt. Umbilikalloben fehlen teils, Adventivloben stets. Teils noch mit, teils bereits ohne Nabellücke.

Subfam. Mimagoniatitinae:

Agoniatitidae ohne Umbilikalloben. Stets mit Nabellücke. Larvalstadium zunächst gyrocon bis advolut, sodann konvolut. Adultgehäuse konvolut (in einer Ausnahme: Endwindung sekundär evolut).

Subfam. Agoniatitinae:

Agoniatitidae teils ohne, teils mit Umbilikallobus. Stets ohne Nabellücke. Gesamtes larvales Stadium konvolut.

Fam. Auguritidae:

Anarcestaceae mit (kleiner) Nabellücke, geteiltem Ventrallobus, ohne Umbilikallobus, aber mit (?) Adventivlobus. Larvalstadium zunächst gyrocon bis advolut, sodann konvolut.

Fam. Anarcestidae:

Anarcestaceae, bei welchen der Laterallobus im Frühabschnitt der Ontogenese subumbilikal liegt. Ventrallobus ungeteilt; noch keine Umbilikalloben, noch keine Adventivloben. Teils noch mit, teils bereits ohne Nabellücke.

Subfam. Anarcestinae nov.:

Anarcestidae mit kleiner Nabellücke. Larvalstadium zunächst gyrocon bis advolut, dann konvolut.

Subfam. Werneroceratinae nov.:

Anarcestidae ohne Nabellücke. Gesamtes Larvalstadium konvolut.

Fam. Pinacitidae:

Anarcestaceae, bei welchen der Laterallobus im Frühabschnitt der Ontogenese subumbilikal liegt und die Lobenlinie Umbilikalloben enthält. Keine Adventivloben³⁹. Keine Nabellücke mehr.

Revidiert müssen ferner auch die Diagnosen der Gattungen werden, wobei die der Bactritina in der gegenwärtigen Fassung verbleiben können (ERBEN, im Druck A). Allerdings ist hervorzuheben, daß die Diagnose von *Cyrtobactrites* (ERBEN 1960: 35) zwangsweise recht einseitig auf die beiden allein bekannten, sehr spezialisierten Arten *C. sinuatus* und *C. asinuatus* zugeschnitten ist und sicherlich zu erweitern sein wird, sobald die bisher noch unbekannt primitiveren Arten aufgefunden sein werden. — Hier beschränke ich mich auf die Gattungen der Mimosphinctidae, Mimoceratidae, Agoniatitidae und Auguritidae. Für die Diagnosen der zu den Anarcestidae und Pinacitidae gehörenden Gattungen vgl. SCHINDEWOLF 1933.

Anetoceras SCHINDEWOLF

Typus-Art: *Cyrtoceratites arduennensis* STEININGER 1853.

Eine Gattung der Anetoceratinae mit folgendem Merkmals-Komplex: Gehäuse primär gyrocon bis primär quasi-advolut bzw. advolut. Windungen in allen Stadien ohne konkave Windungszone. Große Nabellücke. Anwachsstreifen in allen Stadien konvex, rursiradiat (nur in zwei Ausnahmen teilweise rectiradiat). Rippen ebenso, i. d. R. einfach und ungegabelt. Lobenlinie mit Ventral- und Laterallobus sowie Dorsalsattel. Nabel weit. Zunahme an Windungshöhe langsam erfolgend; Mündung niedrig bis wenig hoch.

Anetoceras (*Anetoceras*) SCHINDEWOLF 1935, nov. emend.

Typus-Art: Wie die der Gattung.

Eine Untergattung von *Anetoceras* mit stets primär gyroconem Gehäuse und zugleich i. d. R. konvex-rursiradiaten Anwachsstreifen und Rippen (in einer Ausnahme: teils rectiradiat). Berippung fein bis (seltener) gröber.

Umfang: *A. hunsrueckianum* ERBEN 1960; *A.* aff. *hunsrueckianum* ERBEN 1960; *A. recticostatum* ERBEN 1962.

Reichweite: Oberes Siegenium bis Unter-Emsium.

Anetoceras (*Erbenoceras*) BOGOSLOVSKIJ 1962

Typus-Art: *Anetoceras advolvens* ERBEN 1960.

Eine Untergattung von *Anetoceras* mit teilweise bis gänzlich primär quasi-advolutem bzw. advolutem Gehäuse und zugleich streng rursiradiaten, konvexen Anwachsstreifen und Rippen. Berippung mäßig und fein bis grob.

³⁹ *Maeniceras* SCHINDEWOLF ist aus dieser Familie entfernt worden (vgl. BOGOSLOVSKIJ 1962).

Umfang: *A. (E.) advolvens* ERBEN 1960; *A. (E.)* aff. *advolvens* ERBEN 1962; *A. (E.) solitarium* (BARRANDE 1865) emend.; *A. (E.)* sp. A; *A. (E.)* sp. B; *A. (E.)* sp. C; *A. (E.)* sp. D; *A. (E.) erbeni* HOUSE (im Druck).
Reichweite: Oberes Siegenium bis Ober-Emsium.

Anetoceras (n. subg. ?)

Typus-Art: *A.* (n. subg. ?) n. sp.

Vermutlich eine neue Untergattung. Abweichend von *Anetoceras* (*Anetoceras*) durch advolutes Gehäuse zugleich mit in den Mittelstadien rectiradiaten Rippen. Berippung grob.

Umfang: Bisher nur die Typus-Art (= *Erbenoceras advolvens* BOGOSLOVSKIJ 1962, non BOGOSLOVSKIJ 1963, non *advolvens* ERBEN 1960).

Reichweite: (? Ober-) Emsium.

(Das bei BOGOSLOVSKIJ 1962 als „*advolvens*“ bezeichnete Exemplar ist schlecht erhalten. Dennoch ist erkennbar, daß es sich von *advolvens* ERBEN 1960 und auch von den bei BOGOSLOVSKIJ 1963 abgebildeten Individuen dieser Art durch rectiradiat Ausrichtung der Rippen in den Mittelstadien unterscheidet. Diese Tendenz zeigt sich bereits bei *A. recticostatum*, das jedoch noch völlig evolut ist und sich dadurch deutlich unterscheidet.)

Teicherticeras ERBEN 1960

Typus-Art: *Gyroceratites desideratus* TEICHERT 1948.

Eine Gattung der Mimosphinctinae mit folgendem Merkmals-Komplex: Gehäuse primär advolut (seltener: Alterswindung mit Tendenz, sekundär evolut zu werden). Windungen in allen Stadien ohne konkave Windungszone. Nabellücke vorhanden. Anwachsstreifen in allen Stadien konvex (in zwei Ausnahmen mit schwachem Lateralsinus), rursiradiat. Rippen ebenso, stets einfach, ungegabelt, unschärfer ausgebildet und enger stehend als bei den meisten Arten von *Anetoceras*. Lobenlinie wie bei *Anetoceras*, Nabel mäßig weit. Zunahme an Windungshöhe etwas bis deutlich schneller erfolgend, Mündungshöhe etwas bis beträchtlich größer als bei *Anetoceras*.

Umfang: *T. desideratum* (TEICHERT 1948); *T.* n. sp. A ERBEN 1960; *T.* (?) n. sp. B (ibi); *T.* n. sp. D (= *desideratum* TEICHERT partim); *T. desideratum* (WALCOTT 1884, non TEICHERT 1948); *T.* n. sp. C (= *Goniatites* „*solitarius*“ BARRANDE 1877: Taf. 522, Fig. 5—6, non cetera!); *T.* (n. subg.) *lenzi* HOUSE 1963; *T. lissovi* BOGOSLOVSKIJ 1963; *T.* n. sp. E.

Reichweite: ? Oberes Siegenium; bis Eiflium.

Convoluticeras ERBEN 1960 (+ „*Laganites*“ BOGOSLOVSKIJ 1961)

Typus-Art: *Convoluticeras lardeuxi* ERBEN 1960.

Eine Gattung der Mimosphinctinae mit folgendem Merkmals-Komplex: Gehäuse nach der Anfangswindung zunächst advolut, dann schwach bis deutlich konvolut (in einem Fall: Alterswindung sekundär advolut). Anfangswindung ohne, spätere Windungen mit konkaver Windungszone.

Nabellücke vorhanden. Anwachsstreifen in allen Stadien konvex (bei zwei besonders Fortgeschrittenen: äußerst schwacher Ansatz zu orimentärem ventrolateralem „Sattel“ bzw. orimentärem lateralem „Sinus“). Stark rursiradiat (— bei einem Fortgeschrittenen: fast rectiradiat). Verlauf der Rippen wie bei Anwachsstreifen. Rippen stets einfach, ungegabelt, spätestens in äußerer Flankenhälfte verklingend. Lobenlinie wie bei *Anetoceras*, jedoch nach der Anfangswindung mit Dorsallobus. Nabel mäßig weit bis enger. Zunahme der Windungshöhe meist verhältnismäßig schnell erfolgend; Mündungshöhe meist beträchtlich.

Umfang: *C. lardexi* ERBEN 1960; *C. discus* (ERBEN 1953); *C. nevadense* (MILLER 1938); *C. tenuis* (BOGOSLOVSKIJ 1961); *C. coskumi* n. sp.; *C. buluti* n. sp.; *C. discordans* n. sp.; *C. erbeni* BOGOSLOVSKIJ 1963.

Reichweite: Unter-Emsium bis Eiflium.

Mimosphinctes EICHENBERG 1931

Typus-Art: *Mimosphinctes tripartitus* EICHENBERG 1931.

Eine Gattung der Mimosphinctinae mit folgendem Merkmals-Komplex: Gehäuse primär advolut bis quasi-advolut (bei zwei Fortgeschrittenen: schwach konvolut). Windungen in allen Stadien ohne konkave Windungszone (oben genannte Ausnahmefälle mit schwacher konkaver Windungszone). Nabellücke wohl vorhanden. Anwachsstreifen konvex, schwach rursiradiat. Berippung ebenso, aus kräftig abgesetzten Schalt- und Spalt-rippen bestehend, mit Gabelungspunkt im Außenteil der Flanke. Lobenlinie bei den zwei fortgeschritteneren Arten mit schwachem Dorsallobus, bei allen anderen wie bei *Anetoceras* mit Dorsalsattel (?). Nabel weit. Zunahme der Windungshöhe mäßig schnell erfolgend; Mündung mäßig hoch.

Umfang: *M. tripartitus* EICHENBERG 1931; *M. bipartitus* EICHENBERG 1931; *M. cantabricus* KULLMANN 1960; *M. tenuicostatus* BOGOSLOVSKIJ 1963; *M.* n. sp. A; *M.* sp. (ibi).

Reichweite: Oberes Siegenium bis Ober-Emsium.

Talenticeras n. gen.

Typus-Art: *Talenticeras talenti* n. sp.

Eine Gattung der Mimosphinctinae mit folgendem Merkmals-Komplex: Windungen bis zu den Mittelstadien wie bei *Mimosphinctes*, d. h. primär advolut; ohne konkave Windungszone; mit konvexer rursiradiater Schalt- und Spaltrippen-Skulptur; Lobenlinie wie bei *Anetoceras*. — Jedoch: ventrale Rippenköpfe schwächer ausgeprägt; Gesamtgepräge der Rippen unschärfer; Endwindung sekundär evolut und mit sekundär vereinfachten ungegabelten Rippen. — Nabel, Zunahme an Windungshöhe und Mündungshöhe etwa wie bei *Mimosphinctes*.

Umfang: Nur die Typusart ist bekannt.

Reichweite: Eiflium.

Gyroceratites v. MEYER 1831

Typus-Art: *Gyroceratites gracilis* BRONN 1835.

Eine Gattung der Mimoceratidae, mit folgendem Merkmals-Komplex: Gehäuse durchwegs primär advolut. Windungen in allen Stadien ohne konkave Windungszone. Nabellücke vorhanden. Postlarvale Anwachsstreifen bikonvex und rectiradiat, aber noch ohne Dorsalsinus. Schale unberippt bzw. mit schwacher Andeutung einer einfachen Berippung im Alter. Lobenlinie wie bei *Anetoceras*. Ventralseite mit ventrolateralen Kielen bis Kiel-Lamellen.

Umfang: *G. laevis* (EICHENBERG 1931); *G. gracilis* BRONN 1835; *G. glaber* BOGOSLOVSKIJ 1961; ? *G. angulatus* ERBEN 1960; ? *G. ambigena* (BARRANDE 1865).

Reichweite: Ober-Emsium bis Eiflium.

(Betreffs *Lamelloceras* und der Formen *dorsolamellatus* und *armoricanus* vgl. S. 153!)

Mimagoniatites EICHENBERG 1930

Typus-Art: *Goniatites zorgensis* A. ROEMER 1866.

Eine Gattung der Mimagoniatitinae mit folgendem Merkmals-Komplex: Gehäuse nach der Anfangswindung primär advolut, dann schwach bis deutlich konvolut. Anfangswindung ohne, spätere Windungen mit konkaver Windungszone. Nabellücke vorhanden. Larvale Anwachsstreifen konvex und rursiradiat, postlarvale bikonvex und rectiradiat (in einem Fall: auf der Alterswindung sekundär konvex)⁴⁰. Rippen ebenso, ungegabelt, in der äußeren Flankenhälfte ausklingend. Lobenlinie nach der Anfangswindung mit Dorsallobus; Nabel mäßig weit bis fast eng; Zunahme an Windungshöhe schnell erfolgend, Mündung hoch.

Mimagoniatites (*Mimagoniatites*) EICHENBERG 1930

Typus-Art: wie bei der Gattung.

Eine Untergattung von *Mimagoniatites* mit nach vorn mäßig divergierenden Schenkeln des Ventrallobus und mäßig weitem Nabel.

Umfang: *M. falcistria* (FUCHS 1915); *M. zorgensis* (A. ROEMER 1866); *M. fecundus* (BARRANDE 1865); *M. aff. fecundus* ERBEN 1960; *M. erbeni* KULLMANN 1960; *M. bohemicus* (BARRANDE 1865); *M. tabuliformis* KULLMANN 1960; *M. dannenbergi* (BEYRICH 1837); ? *M. fidelis* (BARRANDE 1865); — *M. obesus* ERBEN 1960; *M. aff. obesus* (= *M. zorgensis* BOGOSLOVSKIJ 1962, non ROEMER 1866 — vgl. 1962: Taf. 4, Fig. 6; Fig. 7 ?).

Reichweite: Oberes Siegenium bis Eiflium.

⁴⁰ *M. bohemicus* (BARRANDE). — Vgl. ERBEN 1960: 64. (Nicht mehr betroffen ist die Art *discus*, die sich nunmehr als Angehörige von *Convoluticeras* herausgestellt hat.)

Mimagoniatites (*Parentites*) BOGOSLOVSKIJ 1961:

Typus-Art: *Parentites praecursor* BOGOSLOVSKIJ 1961.

Eine Untergattung von *Mimagoniatites* mit nach vorn kräftig divergierenden Schenkeln des Ventrallobus und mit wesentlich engerem Nabel.

Umfang: Bisher ist nur die Typus-Art bekannt.

Reichweite: Eiflium.

Palaeogoniatites HYATT 1900

Typus-Art: *Goniatites lituus* BARRANDE 1865.

Eine Gattung der Mimagoniatitinae mit folgendem Merkmals-Komplex:

Gehäuse mit folgender Rollungsfolge im Laufe der Ontogenese: advolut — konvolut — sekundär advolut (— sekundär evolut). Anfangswindung ohne, weitere Windungen mit, und spätere Windungen sekundär ohne konkave Windungszone. Nabellücke vorhanden. Larvale Anwachsstreifen konvex und rursiradiat, postlarvale zunächst bikonvex und rectiradiat (sodann im Alter sekundär konvex und sekundär rursiradiat). Rippen ebenso. Lobenlinie mit unterentwickeltem Laterallobus. Dorsallobus schwach. Im Alter werden beide rückgebildet. Nabel weit, Zunahme an Windungshöhe verhältnismäßig langsam erfolgend (vor allem von den mittleren Windungen ab), Mündung mäßig hoch.

Umfang: *P. janus* ERBEN 1960; *P. lituus* (BARRANDE 1865).

Reichweite: Ober-Emsium.

Agoniatites MEEK 1877

Typus-Art: *Goniatites vanuxemi* HALL 1879.

Eine Gattung der Agoniatitinae mit folgendem Merkmals-Komplex: Alle Merkmale wie bei *Mimagoniatites*, jedoch: keine Nabellücke mehr, Gehäuse schon von der Mündung des Protoconchs an konvolut, alle Windungen mit konkaver Windungszone, Dorsallobus schon in der Anfangswindung. (Für Weiteres vgl. SCHINDEWOLF 1933.)

Paraphyllites HYATT 1900

Typus-Art: *Goniatites tabuloides* BARRANDE 1865.

Eine Gattung der Agoniatitinae mit folgendem Merkmals-Komplex: Alle Merkmale wie bei *Agoniatites*, Lobenlinie jedoch mit einem Umbilikallobus. (Für Weiteres vgl. SCHINDEWOLF 1933.)

Augurites BOGOSLOVSKIJ 1961

Typus-Art: *Augurites mirandus* BOGOSLOVSKIJ 1961.

Die einzige bisher bekannte Gattung der Auguritidae. Diagnose daher vorläufig mit der der Familie übereinstimmend.

Umfang: Bisher nur die Typus-Art bekannt.

Reichweite: Eiflium.

(Für die Diagnosen der Gattungen der Anarcestidae und Pinacitidae vergleiche man O. H. SCHINDEWOLF 1933!)

Schriftenverzeichnis

- ARKELL, W. J.: Mesozoic Ammonoidea. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology, — ed. R. C. MOORE, Part L, Mollusca 4, Univ. Kansas Press, Lawrence 1959.
- BALASHOW, Z. G.: K woprosu o razwitiya natschalnich kamer u nautiloideji (Über die Frage der Entwicklung der Anfangskammern bei den Nautiloidea). — Vestnik Leningradskogo Univ., **10**, (19), 173—178, 1 Abb., Leningrad 1953.
- Protokonch drevnepalcozoiskogo predstavitelja roda *Ortboceras* (Protoconch eines unterpaläozoischen Vertreters der Gattung *Ortboceras*). — Dokl. Akad. nauk SSSR, **116**, 855—857, 1 Abb., Moskwa 1957.
- BARRANDE, J.: Système Silurien du Centre de la Bohême. — I. Rech. Pal., 2, Cl. d. Mollusques, Ordre des Céphalopodes. Planches (1): Taf. 1—107, Prague 1865; Texte (1): XXXVI und 712 S., Prague 1867.
- Céphalopodes. Études générales. Extraits du Système Silurien du Centre de la Bohême. — Vol. 2, Texte 5, XVI u. 253 S., 4 Taf., Prague 1877.
- BÖHMERS, J. CH. A.: Bau und Struktur von Schale und Siphon bei permischen Ammonoidea. — Diss. Amsterdam, 125 S., 67 Abb., 4 Taf., Amsterdam 1936.
- BOGOSLOVSKIJ, B. I.: K woprosu o klassifikacii agoniatitow (Zur Frage der Gliederung der Agoniatiten). — Dokl. Akad. nauk SSSR, **116**, (3), 489—492, 3 Abb., Moskwa 1957.
- Devonskije ammonoideji rudnogo Altaja (Devonische Ammonoideen des Erz-Altai). — Trudy paleont. inst. Akad. nauk SSSR, **64**, 155 S., 9 Taf., 45 Abb., Moskwa 1958.
- Nowije predstaviteli ammonoideji is srednedevonskich otloščenij poljarnogo Urala (Neue Vertreter der Ammonoidea aus mitteldevonischen Ablagerungen des nördlichen Urals). — Paleont. Schurnal, Jg. 1959, (3), 61—65, 4 Abb., 1 Taf., Moskwa 1959.
- Eifelskije ammonoideji Urala i woprosi klassifikacii agoniatitow (Eifel-Ammonoideen des Urals und die Fragen einer Gliederung der Agoniatiten). — Paleont. Schurnal, Jg. 1961, (4), 60—70, 7 Abb., Taf. 7, Moskwa 1961.
- Devonskije ammonoideji (Devonische Ammonoideen) — in: Osnowi paleontologii, ed. Ju. A. ORLOW, Molljusk-Golowonogije. I. — 334 usw., Moskwa 1962.
- Drevnejschije devonskije ammonoideji Urala (Ältere devonische Ammonoidea des Urals). — Paleont. Schurnal, Jg. 1963, (2), 26—37, 4 Abb., 1 Taf., Moskwa 1963.
- BRANCO, W.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. II. Die Goniatiten, Clymenien, Nautiliden, Belemniten und Spiruliden, nebst Nachtrag zu Teil I. — Palaontographica, **27**, 12—81, Taf. 4—11, Kassel 1880.
- BRONN, H. G.: Lethaea geognostica oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgsformationen bezeichnendsten Versteinerungen. 1. VI u. 544 S., 47 Taf., Stuttgart (Schweizerbart) 1835—1837. (Die 1. Lieferung, die paläozoischen Cephalopoden behandelnd — 12 Bogen Text, 12 Taf. — erschien 1835.)
- CHLUPAČ, I.: Stratigrafická studie o vrstách srbských (givet) ve středočeském devonu [Stratigraphical investigation of the Srbsko beds (Givetian) in the Devonian of Central Bohemia]. — Sborník ústř. úst. geol., **26**, Abt. Geol., 143—185, 7 Abb., 3 Taf., Praha 1960.
- CURRIE, E. D.: Growth stages in the Ammonite *Promicroceras marstonense* SPATH. — Proc. Roy. Soc. Edinburgh, B, **61**, 344—367, 13 Abb., Edinburgh 1942.
- Growth stages in some species of *Promicroceras*. — Geol. Mag., **80**, 15—22, 5 Abb., Herford 1943.
- Growth stages in some Jurassic ammonites. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, **61**, 171—198, Taf. 61, 23 Abb. Edinburgh 1944.

- EICHENBERG, W.: Die Fauna des *Zorgensis*-Kalkes (Schönaucr Kalk A. DENCKMANN's) im Unterdevon von Schönau, Kellerwald. — Jb. preuss. geol. Landesanst., **51**, (1), 376—391, 2 Abb. Taf. 56, Berlin 1930.
- Die Schichtenfolge des Herzberg-Andreasberger Sattelzuges. — N. Jb. Minerc., Beil.-Bd., (B) **65**, 141—196, Taf. 7—12, Stuttgart 1931.
- ERBEN, H. K.: Bemerkungen zu Anomalien mancher Anfangskammern von *Mimagoniatites fecundus* (BARR.). — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 25—32, 3 Abb., Stuttgart 1950.
- Goniatitacea (Ceph.) aus dem Unterdevon und dem Unteren Mitteldevon. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **98**, 175—225, 14 Abb., Taf. 17—19, 1 Tab., Stuttgart 1953.
- Die phylogenetische Bedeutung der Bactritina für die Goniatitacea und Colcoidea. (Vortragsber.). — Paläont. Z., **33**, S. 5, Stuttgart 1959.
- Primitive Ammonoidea aus dem Unterdevon Frankreichs und Deutschlands. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **110**, 1—128, 25 Abb., 2 Tab., Taf. 1—6, Stuttgart 1960.
- Über böhmische und türkische Vertreter von *Anetoceras* (Ammon., U. Devon). — Paläont. Z., **36**, 14—27, 2 Abb., 2 Taf., Stuttgart 1962 (1962 a).
- Über den Prosipho, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea. — Paläont. Z., **36**, 99—108, 3 Abb., 2 Taf., Stuttgart 1962 (1962 b).
- Über die „forme elliptique“ der primitiven Ammonoidea. — Paläont. Z., H. SCHMIDT-Festband, 38—44, 1 Abb., Taf. 5, Stuttgart 1962 (1962 c).
- Order Bacritida. — In Treatise on Invertebrate Paleontology, ed. R. C. MOORE, Part K (Nautiloidea). — Univ. Kansas Press. Lawrence, (im Druck — A).
- FERRONNIERE, G.: Le Calcaire de La Grange près Chalonnnes (Maine-et-Loire). — Bull. Soc. Sci. nat. Ouest, (3), **6**, 120—122, 2 Abb., Nantes 1920.
- dto. — Bull. Soc. Sci. nat. Ouest, (4), 1, (1), 1—34, Taf. 1—2, Nantes 1921.
- FLOWER, R. H.: Saltations in nautiloid coiling. — Evolution, **9**, (3), 244—260, 3 Abb., 1955.
- GRANDJEAN, F.: Le siphon des ammonites et des bélemnites. — Bull. Soc. géol. France, (4) **10**, 496—519, Paris 1910.
- HOLLARD, H.: La decouverte de goniatites du genre *Sellanarcestes* dans le Dévonien du Draa (Maroc pré-saharien) et ses consequences stratigraphiques. — Not. Serv. géol. Maroc, **19**, (Not. et Mém. no. 149), 55—60, 7 Abb., Rabat 1960.
- HORNÝ, R.: *Bojobacritites ammonitans* n. gen., n. sp. (Cephalopoda), from the Devonian of Central Bohemia. — Sborník ústř. úst. geol., **23**, (Paläont.) 285—305, 3 Abb., Taf. 13, Praha 1957.
- HOUSE, M. R.: Observations on the ammonoid succession of the North American Devonian. — J. Paleont., **36**, (2), 247—284, 15 Abb., Taf. 43—48, Tulsa, Okla., 1962.
- HYATT, A.: Genera of Fossil Cephalopoda. — Proc. Boston Soc. Nat. Hist., **22**, 253—338, Boston 1883.
- Cephalopoda. — in: v. ZITTEL, K. A. & EASTMANN, CH. R. Text-Book of Paleontology, 1, 1. Aufl., 502—604, Abb. 1049—1259, London (Macmillan) 1900.
- KULLMANN, J.: Die Ammonoidea des Devons im Kantabrischen Gebirge (Nordspanien). — Abh. Akad. Wiss. Mainz, math.-nat. Kl., Jg. 1960, Nr. 7, 457—559, 20 Abb., 9 Taf., Wiesbaden 1960.
- v. MEYER, H.: Beschreibung des *Orthocerasites striolatus*, und über den Bau und das Vorkommen einiger vielkammeriger fossiler Cephalopoden; nebst der Beschreibung von *Calymene aequalis*. — Verh. leop. carol. Akad. Naturf., **15**, (2), 59—112, Breslau und Bonn 1831.

- MILLER, A. K.: Devonian ammonoids of America. — Spec. Papers geol. Soc. Amer., **14**, VII u. 217 S., 39 Taf., 41 Abb., Baltimore 1938.
- MILLER, A. K. & FURNISH, W. M.: The classification of the Paleozoic ammonoids. — J. Paleont., **28**, 685—692, 2 Abb., Tulsa, Okla., 1954.
- MILLER, A. K. & FURNISH, W. M. in: MILLER, FURNISH & SCHINDEWOLF, Paleozoic Ammonoidea; Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L (Mollusca 4), Univ. Kansas Press, Lawrence 1957.
- PETTER, G.: Goniatites Dévoniennes du Sahara.—Publ. Serv. Chart. géol. Algérie, N. S., Paléont., Mém. **2**, 313 S., 26 Taf., 1959.
- RUZHENCEW, W. E.: Osnownije typy ewoljuzjonnich ismjenjenij lopastnoj linnii werchnepaleozojskich ammonitow (Die Grundtypen der evolutionären Veränderungen in der Lobenlinie oberpaläozoischer Ammoniten). — Trudy paleont. inst. Akad. nauk SSSR, **20**, 183—198, 12 Abb., Moskwa 1949.
- Filogenetitscheskaja sistema paleozoijskich ammonoideji (Das phylogenetische System der paläozoischen Ammonoideen). — Bjul. Moskowsk. obsch. isp. prir., Abt. Geol., **32**, (2), 49—64, 3 Abb., Moskwa 1957.
- Principii sistematiki, sistema i filogenija paleozoijskich ammonoideji (Prinzipien der Systematik, des Systems und der Phylogenie der paläozoischen Ammonoideen). — Trudy paleont. inst. Akad. nauk. SSSR, **83**, 330 S., 128 Abb., Moskwa 1960.
- RUZHENCEW, W. E. & SHIMANSKIJ, W. N.: Nischnepermskije swernutije i sognutije nautiloideji Juschnogo Urala (Unterpermische eingerollte und gekrümmte Nautiloideen des Süd-Urals). — Trudy paleont. inst. Akad. nauk SSSR, **50**, 152 S., 28 Abb., 15 Taf., Moskwa 1954.
- SANDBERGER, G. & F.: Die Versteinerungen des Rheinischen Schichtensystems in Nassau. XX u. 564 S., 41 Taf. (Atlas), Wiesbaden (Kreidel & Niedner) 1850 bis 1856. (Liefg. 3 mit Bogen 10—13 = S. 73—104 u. Taf. 9—13 erschien 1851; Liefg. 4 mit Bogen 14—17 = S. 105—136 u. Taf. 14—18 erschien 1852.)
- SCHINDEWOLF, O. H.: Zur Terminologie der Lobenlinie. — Paläont. Z., **9**, 181—186, 6 Abb., Berlin 1928.
- Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneen-Lobenlinie. — Abh. preuss. geol. Landesanst., N. F. **115**, 102 S., 40 Abb., 1 Taf., Berlin 1929.
- Zur Stammesgeschichte der Ammoneen. — Paläont. Z., **14**, 164—181, 5 Abb., Berlin 1932.
- Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammern tetrabranchiater Cephalopoden. Eine Studie über Herkunft, Stammesentwicklung und System der niederen Ammoneen. — Abh. preuß. geol. Landesanst., N. F. **148**, 116 S., 34 Abb., 4 Taf., Berlin 1933.
- Zur Stammesgeschichte der Cephalopoden. — Jb. preuß. geol. Landesanst., **55**, 258—283, 7 Abb., Taf. 19—22, Berlin 1935.
- Über den Bau karbonischer Goniatiten. — Paläont. Z., **21**, 42—67, 15 Abb., Taf. 4, Berlin 1939.
- Zur Morphogenie und Terminologie der Ammoneen-Lobenlinie. — Paläont. Z., **25**, 11—34, 19 Abb., Taf. 1, Stuttgart 1951.
- On development, evolution and terminology of ammonoid suture line. — Bull. Mus. Compar. Zool., **112**, (3), 217—237, 20 Abb., Cambridge, Mass., 1954.
- Über die Lobenlinie der Ammonoidea. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 123—140, 9 Abb., Stuttgart 1954.
- Adolescent cephalopods from the Exshaw formation of Alberta. — J. Paleont., **33**, (6), 971—976, 3 Abb., Taf. 120, Tulsa, Okla., 1959.
- „Neue Systematik“. — Paläont. Z., **36**, 59—78, 1 Abb., Stuttgart 1962.

- SCHMIDT, H.: Über die Bewegungsweise von Schalencephalopoden. — Paläont. Z., **12**, 194—208, 8 Abb., Berlin 1930.
- *Prolobites* und die Lobenentwicklung bei Goniatiten. — Paläont. Z., **26**, 205—217, 4 Abb., Taf. 13, Stuttgart 1952.
- SHIMANSKIJ, W. N.: Nekotoryje novyje ortocerakony iz artinskych otloschenij Juschnogo Urala (Einige neue Orthocerakone aus den Artinsk-Ablagerungen des südl. Urals). — Dokl. Akad. nauk SSSR, **60**, 119—121, 4 Abb., Moskwa-Leningrad 1948.
- Verchnekamennougelnnye nautiloideji Juschnogo Urala (Oberkarbonische Nautiloideen des südl. Urals). — Dokl. Akad. nauk SSSR., **66**, 929—932, Moskwa-Leningrad 1949.
- K woprosu od evolucii werchnepalcozojskich prjamich golowonogich (Zum Problem der Evolution oberpaläozoischer orthokoner Kopffüßer). — Dokl. Akad. nauk SSSR, **68**, (2), 385—388, Moskwa 1951.
- Prjamyje nautiloideji i baktritoideji sakmarskogo i artinskogo jarusov Juschnogo Urala (Orthocone Nautiloideen und Bactritiden aus der Sakmara- und der Artinsk-Stufe des Süd-Urals). — Trudy palcont. inst. Akad. nauk SSSR, **44**, Moskwa 1954.
- O principjach widjeljenja najbolje krupnich sistematscheskich grup u cefalopod (Über die Prinzipien der Untergliederung der wichtigsten systematischen Gruppen bei den Cephalopoden). — Bjul. Moskowskoje Oschtschestwa Ispulalij Prirody, N. S., **59**, Abt. Geol., Moskwa 1954 (1954 a).
- O protokonche Baktritoideji (Über den Protoconch der Bactritoideen). — Dokl. Akad. nauk SSSR, **122**, (4), 702—705, 4 Abb., Moskwa 1958.
- Nadotrjad Bactritoidea, Baktritoideji (Superordnung Bactritoidea, Baktritoideen). — in: Osnowi palcontologii, ed. Ju. A. ORLOW, Molljuski-Golowonogije I. — 229—239, 6 Abb., 3 Taf., Moskwa 1962.
- Nadotrjad Nautiloidea, Nautiloideji. Obschtschaja tschast (Superordnung Nautiloidea, Nautiloideen. Allgemeiner Teil). — in: Osnowi paleontologii, ed. Ju. A. ORLOW, Molljuski-Golowonogije I. — 33—72, 37 Abb., Moskwa 1962 (1962 a).
- SHIMANSKIJ, W. N. & ZHURAWLEWA, F. A.: Osnownije woprosy sistematiki nautiloideji i rodstwennych im grup (Grundfragen der Systematik der Nautiloideen und der ihnen verwandten Gruppen). — Trudy paleont. inst. Akad. nauk SSSR, **90**, 175 S., 43 Abb., 15 Taf., Moskwa 1961.
- SPATH, L. F.: The evolution of the Cephlopoda. — Biol. Rev., **8**, (4), 418—462, 13 Abb., 2 Tab., (Univ. Press) Cambridge 1933.
- The phylogeny of the Cephalopoda. — Paläont. Z., **18**, 156—181, Taf. 9, Berlin 1936.
- STUMBUR, K. A.: O embryonalnich rakovinach nekotorich ordovikskich Tarphyocratida (Über die Embryonalschalen einiger ordovizischer Tarphyocratida). — Palcont. Schurnal, Jg. 1959, (2), Moskwa 1959.
- TEICHERT, C.: Middle Devonian goniatites from the Buchan District, Victoria. — J. Paleont., **22**, 60—67, 4 Abb., Taf. 16, Tulsa, Okla., 1948.
- TEICHERT, C. & GLENISTER, B. F.: Fossil nautiloid faunas from Australia. — J. Paleont., **26**, (5), 730—752, 2 Abb., Taf. 104—108, Tulsa, Okla., 1952.
- Early Ordovician cephalopod fauna from northwestern Australia. — Bull. Amer. Paleont., **35**, (150), 91 S. 18 Abb., 10 Taf., Ithaca, N. Y., 1954.
- TERMIER, H. & G.: Paléontologie Marocaine. II. Invertébrés de l'Ère Primaire. — Fasc. III. Mollusques. — Serv. géol. Protect. Rep. Fran. Maroc; Not. et Mém., **78**, 116 S., Taf. 123—183, Paris (Hermann) 1950.
- WALLISER, O. H.: Die Arten der Gattung *Gyroceratites* H. v. MEYER 1831 (Ammonoidea, Unter- bis Mitteldevon). — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 565—576, 3 Abb., Stuttgart 1962.

- WEDEKIND, R.: Die Genera der Palaeoammonioidea (Goniatiten). — *Palaeontographica*, **62**, 85—184, 54 Abb., Taf. 14—22, Stuttgart 1918.
- WESTERMANN, G.: Monographie der Otoitidae (Ammonoidea). — *Geol. Jb., Beih.*, **15**, 364 S., 149 Abb., 5 Tab., 33 Taf., Hannover 1954.
- Monographie der Bajocien-Gattung *Sphaeroceras* und *Chondroceras* (Ammonoidea). — *Geol. Jb., Beih.*, **24**, 125 S., 67 Abb., 4 Tab., 14 Taf., Hannover 1956.
- The significance of septa and sutures in Jurassic ammonite systematics. — *Geol. Mag.*, **95**, (6), 441—455, 4 Abb., Herford 1958.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 16. Oktober 1963.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. H. K. ERBEN, Inst. f. Paläontologie der Universität, 53 Bonn, Nußallee 8.

Erklärungen zu den Tafeln

Tafel 7

1—8 Etappen in der Gehäuse-Einrollung der Hauptreihe. Einrollung der Initial-Gehäuse. (Phylogenetische Folge)

(II = 2. Wachstums-Änderung. — Am Vorderrand des Protoconchs konstant 1. Wachstums-Änderung. Hier nicht besonders bezeichnet.)

Fig. 1. Typ des Initial-Gehäuses gewisser Michelinoceratida sowie der ursprünglicheren Vertreter von *Bactrites* und *Lobobactrites*.

[Beispiel: Bactritoides Initial-Gehäuse; etwa $\times 10$; (GPIBo. 20); Calcaire La Grange (hohes Ober-Emsium); La Grange bei Chalones (M.-et-L.)]

Fig. 2. Initial-Gehäuse von *Anetoceras* (*A.*) *hunsrueckianum* ERBEN.

[Etwa $\times 5,5$; (GPIBo. 30); Obere Teile des Hunsrückschiefers (Oberes Siegenium); Grube Schielebach bei Herrstein, Hunsrück. — Vergrößerter und seitenverkehrt orientierter Ausschnitt aus ERBEN 1962: Taf. 1, Fig. 2.]

Fig. 3. Initialgehäuse von *Anetoceras* (*Erbenoceras*) BOGOSLOVSKIJ.

[Beispiel: *A. (Erbenoceras) advolvens* ERBEN; etwa $\times 7,5$; (1869/37); Oberes Emsium; Rechtes Ufer der Zabolotnaja (Osthang des nördlichen Ural). — Vergrößerter und seitenverkehrt orientierter Ausschnitt aus BOGOSLOVSKIJ 1963: Taf. 2, Fig. 6.]

Fig. 4. Typ des Initial-Gehäuses der ursprünglichen Vertreter von *Teicherticeras*. (Umriß-Skizze; forme elliptique mit 2. Nabellücke.)

[Beispiel: *Teicherticeras lissovi* BOGOSLOVSKIJ; etwa $\times 9$; (1869/50); Oberes Emsium; Ufer der Zabolotnaja (Osthang des nördlichen Ural). — Vergrößerter Ausschnitt aus BOGOSLOVSKIJ 1963: Abb. 4a.] Vgl. auch Abb. 2f.

Fig. 5. Typ des Initial-Gehäuses der ursprünglichen Vertreter von *Convoluticeras*. (Umriß-Skizze; forme elliptique mit 2. Nabellücke.)

[Beispiel: *Convoluticeras erbeni* BOGOSLOVSKIJ; etwa $\times 10$; (1869/64); Ober-Emsium; Ufer der Zabolotnaja (Osthang des nördlichen Ural). Seitenverkehrt orientierter Ausschnitt aus BOGOSLOVSKIJ 1963: Abb. 5 w.]

Fig. 6—7. Typ des Initial-Gehäuses von *Mimagoniatites*.

6 = Forme elliptique. Relativ große Nabellücke. II bei etwa 90° stehend.

[Beispiel: *M. (M.)* aff. *fecundus* (BARRANDE) in ERBEN 1960; Calcaire La Grange (hohes Ober-Emsium); La Grange bei Chalones (M.-et-L.); etwa $\times 14$; (AngRo 8); — Vergrößerter und seitenverkehrt orientierter Ausschnitt aus ERBEN 1960: Taf. 5, Fig. 13.]

7 = Forme circulaire. Relativ kleinere Nabellücke. II bei etwa 100° stehend.

[Beispiel: wie Fig. 6, aber LGAng 18; — Vergrößerter Ausschnitt aus ERBEN 1960: Taf. 5, Fig. 12.]

Tafel 7 (Forts.)

Fig. 8. Typ des Initial-Gehäuses bei Anarcestiden mit Nabellücke.

[Beispiel: *Anarcestes (Latanarcestes) noeggerathi* (v. BUCH); Wissenbacher Schiefer (Eiflium); Wissenbach; etwa $\times 12$; (GPIBo 49).]

Tafel 8

1—5 Die beiden Wachstums-Änderungen und die Quasi-Diskordanz der Anwachsstreifen in der Hauptreihe.

(II = 2. Wachstums-Änderung. — 1. Wachstums-Änderung konstant am Vorderrand des Protoconchs. Hier nicht besonders bezeichnet.)

Fig. 1—2. Initial-Gehäuse von *Mimagoniatites (M.) cf. zorgensis* (A. ROEMER). — Beachte: 1. Wachstums-Änderung durch orale Verengung des Protoconchs. 2. Wachstums-Änderung durch schwache Einschnürung der Gehäuseröhre, Quasi-Diskordanz der Anwachsstreifen und Einsetzen der Rippenskulptur. II bei etwa 130° stehend (analog zu Taf. 1, Fig. 7 umzuorientieren!).

1 = *Mimagoniatites (M.) cf. zorgensis* (A. ROEMER); Lauterberger Kalk (Ober-Emsium); Rothäuser Klippe bei Bad Lauterberg/Harz; etwa $\times 18$; (GPIBo 51).
2 = Wie Fig. 1, aber GPIBo 50.

Fig. 3—5. Anwachsstreifen der 2. Phase (larval). Entstehung der larvalen Ventralbucht.

[Beispiel: *Mimagoniatites* sp.; Lauterberger Kalk (Ober-Emsium); Rothäuser Klippe bei Bad Lauterberg/Harz.

3 = Laterale Ansicht; etwa $\times 23$; (GPIBo 55)

4 = Ventrale Ansicht. Vorderrand des Protoconchs und anschließendes Windungsstück; etwa $\times 27$; (GPIBo 55)

5 = Ventrale Ansicht. An Protoconch anschließendes Windungsstück; etwa $\times 22$; (GPIBo 56).]

6—9 Iterativ-Tendenzen in einzelnen Seitenzweigen der frühen Ammonoidea.

Fig. 6—7. Iterativ entwickelte Rückbildung der Nabellücke und volle Einrollung des Protoconchs bei *Agoniatites*.

(Beachtenswert ferner die Quasi-Diskordanz der Anwachsstreifen und das Einsetzen der Rippenskulptur bei II, etwa bei 280° .)

6 = Initial-Gehäuse von *Agoniatites holzapfeli* WEDEKIND *crassus* (HOLZAPFEL); Givetium; Martenberg bei Adorf; etwa $\times 14$; (GPIBo 48).

7 = Initial-Gehäuse von *Agoniatites fulguralis* (WHIDBORNE); Givetium; Martenberg bei Adorf; etwa $\times 12$; (GPIBo 48a — Silicon-Abguß vom Original WEDEKIND 1918: Taf. 15, Fig. 12).

Tafel 8 (Forts.)

- Fig. 8. Iterativ hervorgebrachte spätlarvale Anwachsstreifen und iterative schwach angedeutete und modifizierte Quasi-Diskordanz (vorübergehend rectiradiate Position des Flankenabschnitts und vorübergehende Reduktion des Dorsalsattels der Anwachsstreifen) bei der fortgeschrittenen Art *Convoluticeras lardeuxi* ERBEN.
8 = Initial-Gehäuse von *Convoluticeras lardeuxi* ERBEN; Calcaire La Grange (hohes Ober-Emsium); La Grange bei Chalonnnes (M.-et-L.); etwa $\times 16$; (MHNAng 53).
- Fig. 9. Iterativ hervorgebrachte spätlarvale Anwachsstreifen bei der fortgeschrittenen Art *Convoluticeras discordans* n. sp.
9 = Initial-Gehäuse von *Convoluticeras discordans* n. sp.; Dalejer Schiefer (tiefes Eifilium); Dalejc bei Prag (Barrandium); etwa $\times 8$; (NMP).

Tafel 9

- Fig. 1. Frühes postlarvales Stadium von *Agoniatites*. (Mündung erhalten. Larvales Proseptum, postlarvales Primärseptum und zwei weitere postlarvale Septen. Deutliche Einschnürung und „Schwielen“-Bildung an der 2. Wachstums-Änderung = II.)
1 = Initial-Gehäuse von *Agoniatites* sp.; Steinkern; Givctium; Bonzel; etwa $\times 8$; (GPIBo 28).
- Fig. 2. Iterativ hervorgebrachte Andeutung einer 2. Wachstums-Änderung (= II) durch Änderung der Weitenzunahme der Gehäuse-röhre bei *Gyroceratites*.
2 = Initial-Gehäuse von *Gyroceratites gracilis* (v. MEYER); verkiester Steinkern; Wissenbacher Schiefer (Eifilium); Wissenbach; etwa $\times 18$; (GPIBo 54).
- 3—7. Iterative Tendenzen in den Frühstadien der Ontogenese bei fortgeschritteneren Arten (bzw. Seitenzweigen) der Michelinoceratida und Bactritidae.
- Fig. 3. Iteration aufgrund des Hervorbringens „larvaler“ Anwachsstreifen, einer sekundären Erweiterung der Gehäuseröhre (und möglicherweise einer — hier nicht erhaltenen — 2. Wachstums-Änderung) bei fortgeschrittenen Arten der Michelinoceratida.
3 = Initial-Gehäuse eines Vertreters der Michelinoceratida; Kalke des Unteren Ludlowium; Combe d' Yzarne bei Cabrières in der Montagne Noire (Hér.); etwa $\times 12$; (leg. et fot. H. Ristedt. — GPIBo).
- Fig. 4. Iteration aufgrund des Hervorbringens larvaler Anwachsstreifen, einer sekundären Erweiterung der Gehäuseröhre sowie einer sanften 2. Wachstums-Änderung (II — aber ohne Quasi-Diskordanz der Anwachsstreifen!) bei fortgeschritteneren Arten von *Bacrites*.

Tafel 9 (Forts.)

4 = Initial-Gehäuse von *Bactrites gracilior* CLARKE; früh postlarvales Stadium; Genudewa limestone (Oberdevon); Genesee County, N. Y.; etwa $\times 20$; (N. Y. State Mus. 12042/1); (Original CLARKE und A. K. MILLER 1938: Taf. 4, Fig. 7; — Foto C. TEICHERT). Laterale Ansicht, Ventralbucht links.

Fig. 5. Iteration aufgrund des Hervorbringens larvaler Anwachsstreifen, einer sekundären Erweiterung der Gehäuseröhre sowie einer 2. Wachstums-Änderung (mit Quasi-Diskordanz der Anwachsstreifen — hier nicht erhalten) bei den fortgeschrittenen Arten von *Cyrtobactrites*.

5 = Initial-Gehäuse von *Cyrtobactrites asinuatius* ERBEN; Lauterberger Kalk (Ober-Emsium); Rothäuser Klippe bei Bad Lauterberg/Harz; etwa $\times 11,5$; (GPIBo 14a).

5: ventral; 5a: lateral; 5b: dorsal.

Fig. 6—7. Iteration aufgrund des Hervorbringens larvaler Anwachsstreifen, einer sekundären Erweiterung und einer sehr sanften 2. Wachstums-Änderung (mit Quasi-Diskordanz der Anwachsstreifen — bei 6 nicht erhalten) im *Pseudobactrites*-Zweig.

6 = Initial-Gehäuse von *Pseudobactrites* cf. *peneau* ERBEN; Calcaire La Grange (hohes Ober-Emsium); La Grange bei Chalonnnes (M.-et-L.) etwa $\times 12$; (GPIBo 53).

6: ventral; 6a: lateral, schwach verkantet, mit Ventralbucht links; 6b: dorsal, schwach verkantet, mit Lateralabschnitt links.

7 = Initial-Gehäuse von *Pseudobactrites bicarinatus* FERRONNIERE; Calcaire La Grange (hohes Ober-Emsium); La Grange (M.-et-L.); etwa $\times 14,5$; (GPIBo 52).

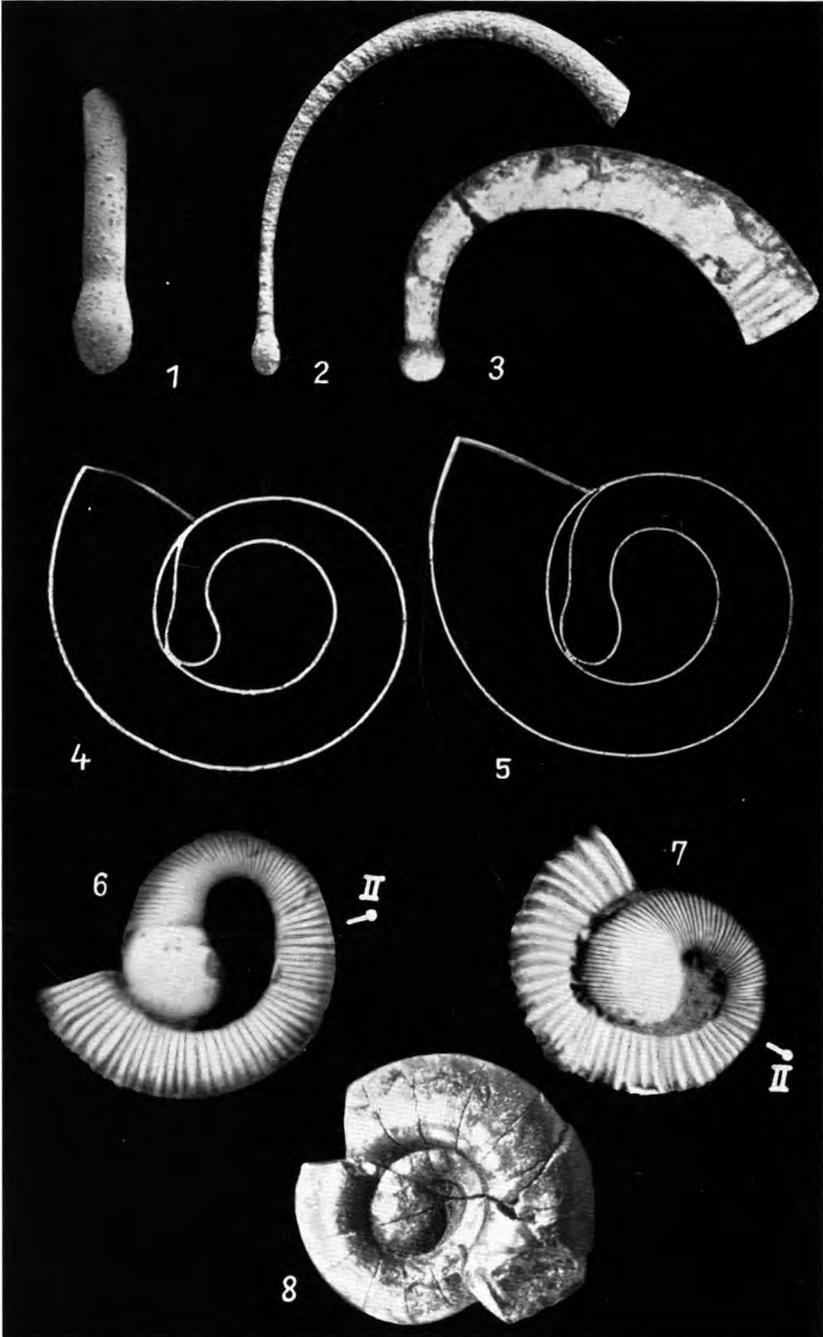
(Protoconch ursprünglich erhalten, aber bei der Herauslösung des Stücks aus dem Gestein zerstört.)

7: lateral, Ventralbucht rechts; 7a: dorsal.

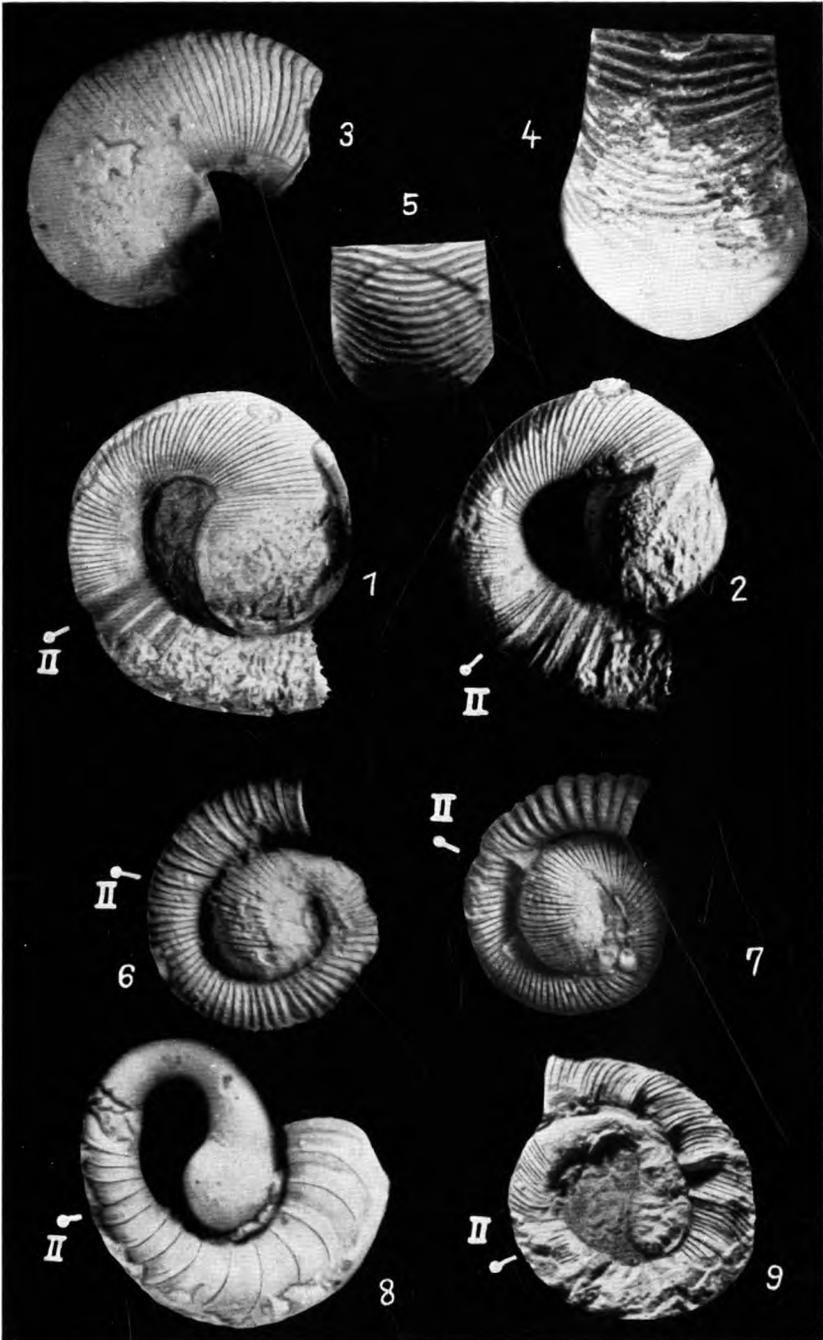
Tafel 10

Frühontogenetische Reduktion der Kammerhöhe beim rezenten *Nautilus*. Reduktions-Maximum in der 8. Kammer (VIII).

Medianschnitt durch ein Gehäuse von *Nautilus pompilius* LIN.; $\times 3$; (GPIBo).



H. K. Erben: Die Evolution der ältesten Ammonoidea.



H. K. Erben: Die Evolution der ältesten Ammonoidea.



H. K. Erben: Die Evolution der ältesten Ammonoidea.



H. K. Erben: Die Evolution der ältesten Ammonoidea.