Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae
Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft
Band: 63 (1970)
Heft: 2

Artikel: Probleme der Lobenterminologie
Autor: Wiedmann, Jost
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-163872

Nutzungsbedingungen
Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation
L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use
The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 15.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Eclogae geol. Helv.	Vol. 63/3	Seiten 909–922	Mit 5 Textfiguren	Basel, Dez. 1970

Probleme der Lobenterminologie

Von JOST WIEDMANN[1])

ZUSAMMENFASSUNG

Die phylogenetische Bedeutung und terminologische Behandlung von Übergangsstadien zwischen den drei Modi suturaler Differenzierung, Inzision, Sattelspaltung (= Lobenbildung) und Lobenspaltung, werden erörtert.

SUMMARY

A discussion of the phylogenetic significance and terminological consideration of transitional stages between the three modes of sutural differentiation, viz incisions, saddle-splitting (= formation of true lobes) and lobe-splitting.

Einleitung

Seit R. WEDEKIND (1916) unterscheiden wir drei Modi suturaler Zerschlitzung und Differenzierung, die eine unterschiedliche terminologische Behandlung erfahren haben:

a) Sattel- (oder Loben-)inzisionen

b) Sattelspaltung (= Lobenbildung) und

c) Lobenspaltung.

Im Fortgang lobenontogenetischer Untersuchungen (O. H. SCHINDEWOLF 1965, 1966, 1968; J. WIEDMANN 1965, 1966a, 1966b, 1970) sind in den letzten Jahren Übergänge zwischen diesen bewährten Differenzierungsmodi der Ammonitensutur bekannt geworden, die eine kritische Betrachtung unserer Lobenterminologie wünschenswert erscheinen lassen. Es handelt sich dabei sowohl um Grenzfälle zwischen Sattelinzision und Sattelspaltung, sogenannte

d) Pseudoloben (WIEDMANN 1965),

als auch um Übergänge zwischen Sattel- und Lobenspaltung, d. h.

e) Lobenbildung im Lobenhals.

Bei dieser Erörterung muss natürlich davon ausgegangen werden, dass auch die Lobenterminologie, wie alle Terminologien, nur ein Hilfsmittel zur verbalen Ansprache einer vorgegebenen Mannigfaltigkeit darstellt, einer Mannigfaltigkeit, deren funktionelle Bedeutung uns in diesem Falle noch immer unbekannt ist. Dies erschwert natürlich eine Wertung und vor allem Deutung der recht verschiedenartigen Modi suturaler Differenzierung. Gleichwohl hat die Lobenlinie (und ihre Entwicklung) dank ihrer komplexen Strukturen in zunehmendem Masse als vorrangiges Homologie-

[1]) Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Tübingen, Sigwartstrasse 10

Merkmal in die Ammoniten-Systematik Eingang gefunden. Gerade aus diesem Grunde erscheint es sinnvoll, unser terminologisches Begriffsinventar erneut auf seine Anwendbarkeit zu prüfen.

Diskussion

a) Sattel- (oder Loben-)inzisionen (Fig. 1–I)

bewirken lediglich eine sekundäre Ziselierung der Sättel (oder Loben), ohne dass es zur Herausbildung selbständiger Loben (oder Sättel) kommt. Ich stimme mit O. H. SCHINDEWOLF (1961, S. 25) darin überein, dass Inzisionen generell einer eigenen Terminologie nicht bedürfen. Dies wird schon dadurch deutlich, dass sich die von WEDEKIND (1916, S. 192 f.) geprägten Termini für verschiedene Typen der Lobenzerschlitzung (dikranid, triaenid, prionid, pseudoprionid) ebensowenig eingebürgert haben, wie die gleichzeitig von A. DIETZ (1916, S. 197) vorgeschlagenen Begriffe für unterschiedliche Modi der Sattelzerschlitzung (α-, β-, μ-Inzisuren).

Lediglich bei einigen Ammonitengruppen, so z. B. den Phylloceraten, liefert der Zerschlitzungsgrad der Sättel wertvolle phylogenetisch-systematische Informationen (J. WIEDMANN 1964, S. 157 ff.), so dass hier auf das bereits vorliegende Begriffsinventar (mono-, di-, tri-... phylloid) nicht verzichtet werden sollte.

Für die beiden Hauptmodi der Lobenzerschlitzung haben sich die Termini bifid und trifid eingebürgert und werden es voraussichtlich auch bleiben, auch wenn sich die diesen beiden Lobentypen immer wieder zugeschriebene phylogenetische Bedeutung (N. P. LUPPOV & V. V. DRUSHTCHIC 1958) nicht länger aufrecht erhalten lässt (W. A. COBBAN 1952, Fig. 3; J. WIEDMANN 1962, Fig. 53). Die

b) Sattelspaltung (Fig. 1–II)

durchläuft zwar zunächst ein der Sattelinzision analoges Stadium (Fig. 1–IIa, b), führt aber schliesslich zur Eintiefung eines echten (Meta-)Lobus, der terminologisch als solcher gekennzeichnet und mit einem eigenen Symbol belegt werden muss (Fig. 1–IIc). Da grundsätzlich zu den drei Protoloben der Paläoammonoideen *E*, *L* und *I* an zwei Stellen weitere Metaloben hinzutreten können, nämlich im Sattel *EL* und im Sattel *LI*, werden generell Adventivloben (*A*) und Umbilikalloben (*U*) unterschieden. Dabei werden diese Metaloben nach der chronologischen Reihenfolge ihres Auftretens in der Ontogenese beziffert (z. B. A_1, A_2, A_3...). Beide Modi sind in der Stammesgeschichte der Ammoniten verwirklicht worden und kennzeichnen zwei deutlich unterschiedene Entwicklungslinien («*A*-Typ» bzw. «*U*-Typ» SCHINDEWOLFS).

Von kaum geringerer systematisch-phylogenetischer Bedeutung ist der 3. Modus der

c) Lobenspaltung (Fig. 1–IV)

Hier kommt es zu einer Einsattelung des Lobenbodens (Fig. 1–IVb), die ein solches Ausmass annehmen kann, dass der genetische Ausgangslobus schliesslich in zwei oder mehr anscheinend selbständige Lobenelemente zerfallen kann (Fig. 1–IVc). Die Suturallobenbildung (R. WEDEKIND 1916, O. H. SCHINDEWOLF 1961) ist nichts anderes als ein Extremfall dieser Lobenspaltung.

Dabei kann volle Homöomorphie mit dem Endstadium echter Lobenbildung (Abb. 1–IIc) eintreten, ein Umstand, der wiederholt zu systematischen Fehlleistungen

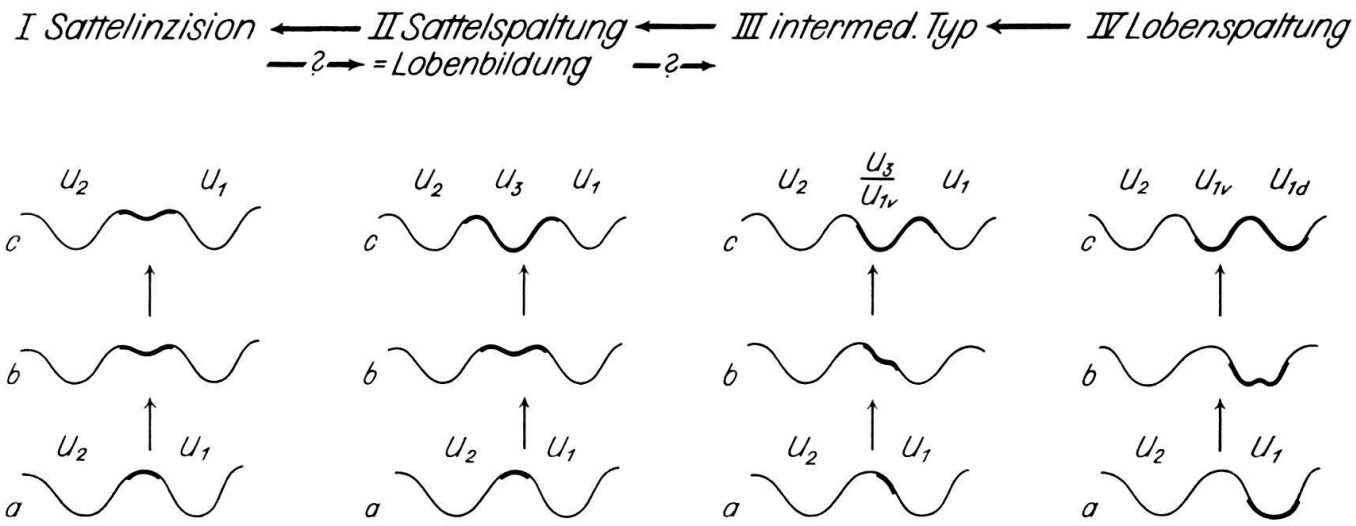


Fig. 1. Schematischer Überblick über die unterschiedlichen Modi suturaler Differenzierung.

geführt hat (vgl. hierzu J. WIEDMANN 1966b, S. 25 ff.) und die Bedeutung morphogenetischer Untersuchungen unterstreicht. Gerade der Modus der Lobenspaltung hat in den vergangenen Jahren zunehmend an Bedeutung gewonnen; so wird er von SCHINDEWOLF (1962) für die Psiloceraten-Herkunft und (1963 ff.) für die Interpretation der Stammesgeschichte der Ammonitina herangezogen, während er ausserdem wesentlich zum Verständnis der Heteromorphen-Natur der «unechten Hopliten» (J. WIEDMANN 1966b) beigetragen hat.

Es ist daher unerlässlich, den Modus der Lobenspaltung schon terminologisch deutlich von dem der Sattelspaltung zu unterscheiden. Er behält nach WEDEKINDS Definition – bis hin zum Suturallobus – das Symbol des Ausgangslobus bei, zu dem im Bedarfsfall noch der Zusatz *S* (Suturallobus), *v* (ventral) oder *d* (dorsal) hinzutreten kann (Fig. 1–IVc).

Das soweit klare und auch systematische Alternativen ermöglichende Bild suturaler Differenzierung wird nun durch die erwähnten Übergangsstadien zunehmend getrübt. Sattelinzision und Sattelspaltung werden nicht nur an derselben Stelle, im Sattelfirst, angelegt (Fig. 1–Ia, IIa), sie durchlaufen zunächst auch eine identische Entwicklung (Fig. 1–Ib, IIb). Aus diesem Grunde ist bereits rein theoretisch zu erwarten, dass Grenzfälle oder Übergänge auftreten, die sich nur mit Mühe dem einen oder anderen Modus zuordnen lassen. Ein praktisches Beispiel eines solchen Grenzfalles stellen die

d) Pseudoloben (Fig. 2c)

der Scaphiten dar. Wie detaillierte Untersuchungen (J. WIEDMANN 1965) ergaben, hat sich die Scaphiten-Sutur aus der vierlobigen Heteromorphen-Sutur (Fig. 2a) entwickelt. Dabei ist es – vielleicht in Relation zur gleichzeitigen Zunahme der Gehäuse-Involution – zu einer extremen Längung des Sattels *LU* gekommen, was zwangsläufig eine fortschreitende Entwicklung der Inzisionen dieses Sattels zur Folge hatte, die nahezu Lobengrösse erreichen können.

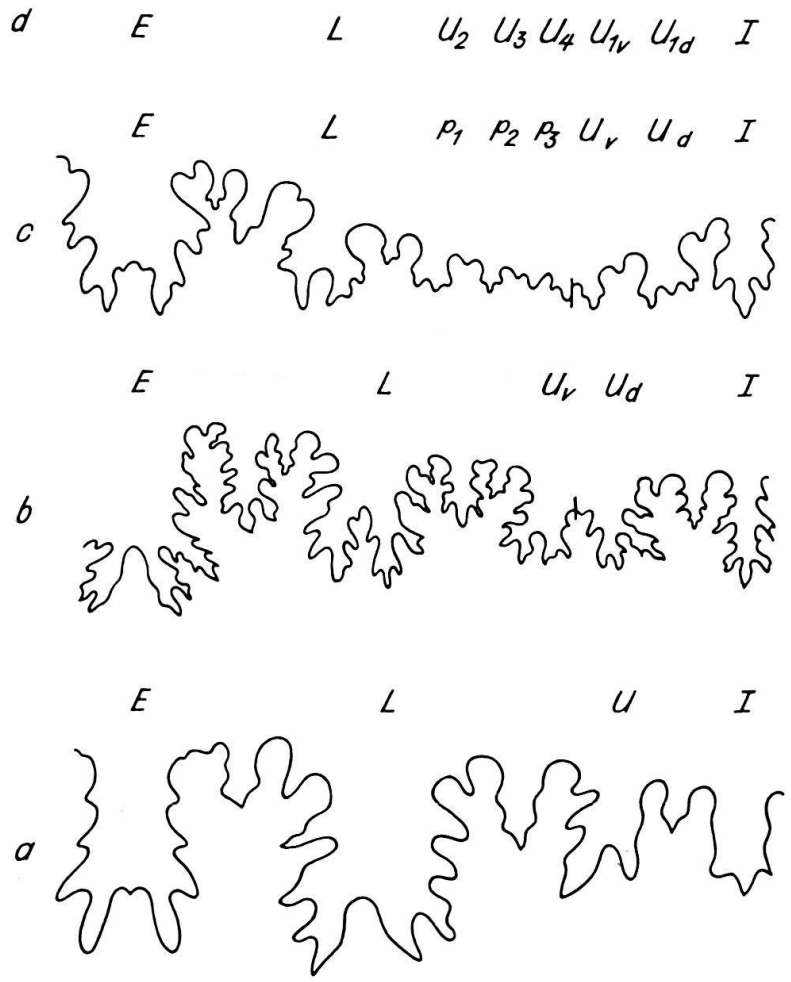


Fig. 2. Phylogenetische Lobenentwicklung und Lobenterminologie der Scaphiten.
a) *Hamites tenuis* Sow., Mittelalb; b) *Eoscaphites subcircularis* (Spath), Oberalb; c) *Scaphites hippocrepis* (Dekay), Campan; d) Lobenterminologie nach Schindewolf (1968).

Mit der Bezeichnung dieser Elemente als Pseudoloben (p) sollte zum Ausdruck gebracht werden, dass diese Elemente morphologisch echten Loben ähneln können, genetisch – und vor allem phylogenetisch – aber reine Inzisionen darstellen.

Es trifft im übrigen keineswegs zu, dass diese Pseudoloben «ebenso aussehen und gebildet werden wie sonst die Umbilikalloben» (O. H. Schindewolf 1968, S. 763). Schon 1965 (S. 444ff.) habe ich darauf hingewiesen, dass diese Elemente weder auf der Naht noch alternierend entstehen, sondern auf der Flanke und serial. Schindewolfs revidierte Lobenentwicklungen einiger Scaphiten (1968, Fig. 443–445) bestätigen dies vollkommen. Auf einem Missverständnis beruht schliesslich die Angabe Schindewolfs (1968, S. 763), die Pseudoloben der Scaphiten seien von mir später (1966b, S. 36) in Spaltprodukte des Umbilikallobus $U\,(U_{v1}, U_{v2} \ldots)$ umgedeutet worden. Ich habe an dieser Stelle lediglich hervorgehoben, dass die «Lobenregeneration» bei den Acanthohopliten in einer den Scaphiten analogen Form erfolgt (1966b, Fig. 28). Im Gegensatz zu den Scaphiten hat sich hier die «Lobenregeneration» jedoch phylogenetisch aus einer reinen Lobenspaltung entwickelt (op. cit., S. 36 u. Fig. 29), die die Acanthohopliten (Fig. 3) statt dessen in die verwandtschaftliche Nähe der Douvilleiceraten bringt. Für die Scaphiten wurde unmissverständlich an der 1965 gegebenen Lobenformel

$$E\,L\,p_1\,p_2 \ldots U\,(U_v\,U_d)\,I$$

festgehalten (op. cit., Fig. 38a).

Demgegenüber behält SCHINDEWOLF auch 1968 seine schon früher (1961, Fig. 58) gegebene Lobenformel

$$E\ L\ U_2\ U_3\ U_4\ U_{1_v}\ U_{1_d}\ I \text{ (Fig. 2d)}$$

bei, die den phylogenetischen Zusammenhang zwischen Scaphiten und Heteromorphen zerreist und die Scaphiten «nach der grösseren Zahl der Loben-Elemente... eher in die Nähe mancher Formen, die zur Unterordnung Ammonitina gerechnet werden» stellt (SCHINDEWOLF 1961, S. 109). Auch die Stammesgeschichte der Scaphiten wurde von SCHINDEWOLF (op. cit., S. 109) durch diese Lobeninterpretation und die schwer zu beweisende Annahme, ein ungespaltener U_1 könne zwar aus einem gespaltenen U_1 hervorgehen, nicht aber umgekehrt (s. u.), völlig missverstanden: «An diese [Lytoceraten] sind die Scaphiten anzuschliessen, aber nicht auf dem Wege über *Eoscaphites*, bei dem sowohl diese Aufspaltung von U_1 wie eine Anzahl von Umbilikalloben bereits verlorengegangen ist.»

Demgegenüber bietet die von mir vorgeschlagene und auch aus dem phylogenetischen Zusammenhang sinnvolle Lobenformel, die die im Sattel *LU* der Scaphiten angelegten Elemente als Pseudoloben noch auf den Rang von Sattelinzisionen verweist, folgende Vorteile: Sie lässt das inzwischen belegte (WIEDMANN 1965, Fig. 14; hier Fig. 2) Kontinuum *Hamites-Eoscaphites-Scaphites* klar als solches erkennen; sie bestätigt damit den klaren Zusammenhang der Scaphiten mit der grossen Gruppe der Heteromorphen; sie rechtfertigt schliesslich eine gewisse Eigenstellung dieser Gruppe – als eigene Superfamilie – eben auf Grund der von den eigentlichen Heteromorphen (Ancyloceratacea) auf der einen oder den regenerierten Douvilleiceratacea auf der anderen Seite unbekannten Pseudoloben.

Hervorzuheben bleibt, dass die Verhältnisse bei den Scaphiten bisher einen Sonderfall darstellen, der die Gültigkeit der Alternativ-Entwicklung Sattelinzision–Sattelspaltung nicht wesentlich beeinträchtigt. Sie wird dies erst durch den Nachweis auch rückläufiger Prozesse, d. h. der Reduktion echter Loben zur Grösse und Beschaffenheit von Sattelinzisionen. Derarte Vorgänge sind bekannt aus der Ontogenie (SCHINDEWOLF 1951, Fig. 17; 1961, Fig. 45 ff.) und Phylogenie (WIEDMANN 1969, Fig. 6) der Spiroceraten. Interessanterweise ist man hier stets sinngemäss verfahren und hat den morphologischen Inzisionen, aber morphogenetischen Loben, die ursprünglichen Symbole erhalten, um den phylogenetischen Zusammenhamg zu verdeutlichen.

Von besonderem Interesse erscheint mir, dass es sich bei diesen beiden Sonderfällen einmal um einen Heteromorphen beim Übergang zu ammonitider Gehäuseform (*Scaphites*), zum andern um einen Vertreter der Ammonitina beim Verlassen der Gehäusespirale (*Spiroceras*) handelt. Der offenbar reversible Prozess suturaler Zerschlitzung ist also an einen – wie wir heute wissen – gleichfalls reversiblen Vorgang der Gehäuseaufrollung geknüpft. Damit ist natürlich ein funktioneller Zusammenhang zwischen der Involution des Ammoniten-Gehäuses und seiner umbilikalen Sutur naheliegend, der die systematische Bedeutung der umbilikalen Sutur einschränkt, die der Internsutur (H. SALFELD 1920, 1924; J. WIEDMANN 1966a, 1966b, 1968) dagegen noch unterstreicht.

Unterstrichen wird damit aber auch die Notwendigkeit, im Hinblick auf die systematisch-phylogenetische Transparenz unserer Lobenterminologie als nicht homolog

erkannte Bildungen auch terminologisch als solche zu kennzeichnen. Dies gilt in entsprechender Form auch für das Übergangsfeld Sattelspaltung/Lobenspaltung, die

e) Lobenbildung im Lobenhals (Fig. 1–III).

Auch sie führt schliesslich (Fig. 1–IIIc) zur Anlage eines selbständigen Lobenelements, dass sich morphologisch in nichts von einem durch Sattelspaltung hervorgegangenen echten Lobus (Fig. 1–IIc) oder einem durch Lobenspaltung entstandenen Teillobus (Fig. 1–IVc) unterscheidet. Auch hier verschafft Aufschluss über den Bildungsmodus des neuen Elements nur die Morphogenese (Fig. 1–IIIb). Sie sagt natürlich nichts darüber aus, ob es sich im Einzelfall um eine «progressive» Lobenspaltung oder eine «regressive» Sattelspaltung handelt, was durchaus von stammesgeschichtlicher Relevanz sein kann, zumal SCHINDEWOLF (1961–1968) der Lobenspaltung im U_1 eine hohe phylogenetische Signifikanz zuschreibt. Dies zwingt meines Erachtens auch hier dazu, die Lobenphylogenie mit in die Betrachtungen einzubeziehen.

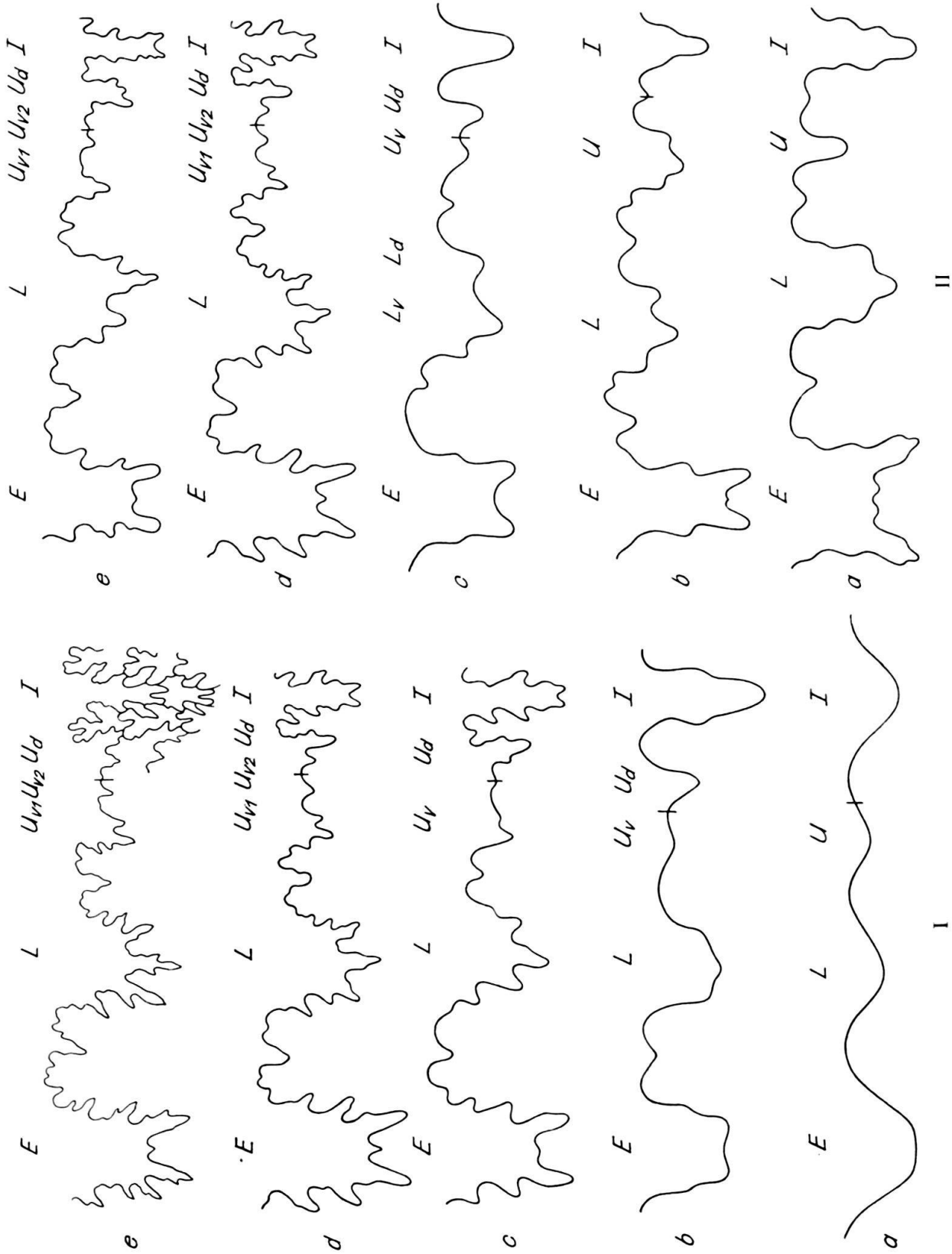
Ich bin mir hierbei der Gefahr eines *Circulus vitiosus* durchaus bewusst. Natürlich kann nur das Studium homologer Merkmale Aufschluss über phylogenetische Zusammenhänge geben, nicht jedoch eine apriorische Phylogenie Aufschluss über die ihr zugrunde liegenden Homologien (vgl. O. H. SCHINDEWOLF 1969, S. 267). Da ich jedoch in den von mir herangezogenen Fällen der Loben-Phylogenie (1965, Fig. 14; 1966b, Fig. 27; hier Fig. 2, 3) stets primär von gehäuse- und lobenontogenetischen Betrachtungen ausgegangen bin und die Phylogenie, d. h. die zeitliche Abfolge nur als zusätzliches verifizierendes Element in die Beweiskette eingebaut habe, scheint mir die Gefahr eines Zirkelschlusses zumindest auf ein Minimum reduziert. Zudem wird sie in diesem Zusammenhang ja nur zur Präzisierung der terminologischen Ansprache herangezogen.

Dies mag am besten das bereits (S. 912) zitierte Beispiel der Acanthohopliten verdeutlichen. Fig. 3–I gibt die Lobenontogenie eines frühen Vertreters dieser Gruppe wieder, bei dem der genetische U in einem frühen Stadium der Ontogenese an seinem ventralen Lobenhals aufspaltet (Fig. 3–Ib) und schliesslich zu einer Reihe symmetrisch zur Naht angelegter Elemente auswächst (Fig. 3–Ie), die in ihrer Symmetrie sehr an einen Suturallobus erinnern. Dass diese Interpretation nicht ganz unrichtig ist, es sich hier also um einen genetischen Lobus handelt, bestätigt die Lobenphylogenie (Fig. 3–IIa–d), die absolut die gleichen Etappen durchläuft und zudem lückenlos nachgewiesen ist. Wenn ich daher den frühen Acanthohopliten die Lobenformel

$$E\,L\,U_v : U_d\,I$$

gegeben habe, so auch hier (vgl. S. 913), um einmal den sehr kontinuierlichen phylogenetischen Verband (*Leptoceras-Spiticeras-Cheloniceras-Gargasiceras*) nicht zu zerstören, um die Herkunft von den Heteromorphen schon in der Lobenformel klar zum Ausdruck zu bringen und um diese Formengruppe gleichzeitig in die Douvilleiceratacea ($E\,L_v\,L_d\,U_v : U_d\,I$) einbeziehen zu können, mit denen sie genetisch ohne Zweifel eng

Fig. 3. Ontogenetische und phylogenetische Lobenentwicklung der Acanthohopliten.
I. Lobenontogenie von *Garagasiceras gargasense* (D'ORB.) (nach WIEDMANN 1966b). e bei Windungshöhe 4,5 mm.
II. Lobenphylogenie der Acanthohopliten; a) *Leptoceras* (*Hamulinites*) *munieri* (NICKLÈS), Unteres Barreme (n. WIEDMANN 1963); b) *Paraspiticeras schindewolfi* WIEDMANN, Unteres Barreme (n. WIEDMANN 1966b) c) *Cheloniceras cornuelianum* (D'ORB.), Unteres Apt (n. WIEDMANN 1966b); d) *Gargasiceras gargasense* (D'ORB.), Oberes Apt (n. WIEDMANN 1966b); e) *Hypacanthoplites clavatus* (FRITEL), Oberes Apt (n. WIEDMANN 1966b).


E L U_{v1} U_{v2} U_d I
e
E L U_{v1} U_{v2} U_d I
d
E L_v L_d U_v U_d I
c
E L U I
b
E L U I
a
II
E L U_{v1} U_{v2} U_d I
e
E L U_{v1} U_{v2} U_d I
d
E L U_v U_d I
c
E L U_v U_d I
b
E L U I
a
I

verknüpft ist. SCHINDEWOLF (1967, Fig. 430) wertet demgegenüber Lobenbildungen im Lobenhals generell als echte Sattelspaltung und betrachtet demzufolge die hier beschriebene Lobenentwicklung als echte Lobenregeneration. Die resultierende Lobenformel $E\ L\ U_2\ U_3 : U_1\ I$ zerstört damit auch hier den phylogenetischen Zusammenhang und zwingt zur Aufstellung einer eigenen Superfamilie «Parahoplitaceae», die nun die Lobenformel mit den sicher nicht verwandten Deshayesitaceae vereinigt, während die nahestehenden Douvilleiceraten statt dessen die Lobenformel $E\ L_v\ L_d\ U_2 : U_1\ I$ zugeschrieben erhalten.

Schwieriger wird der Sachverhalt bei den fortgeschrittenen Vertretern dieser Gruppe (z. B. *Hypacanthoplites*), bei denen der genetische U_v tatsächlich nicht mehr im Lobenhals, sondern im Sattel LU angelegt wird (WIEDMANN 1966b, Fig. 28). Auch hier möchte ich diese sekundären Elemente – nach dem phylogenetischen Ursprung – weiterhin als ventrale Spaltprodukte des genetischen U auffassen (Fig. 3–IIe). Die phylogenetische Reihe der Acanthohopliten (Fig. 3–II) verdeutlicht damit, dass – zumindest in diesem Sonderfall – Lobenspaltungen genetisch in Lobenbildungen überzugehen vermögen.

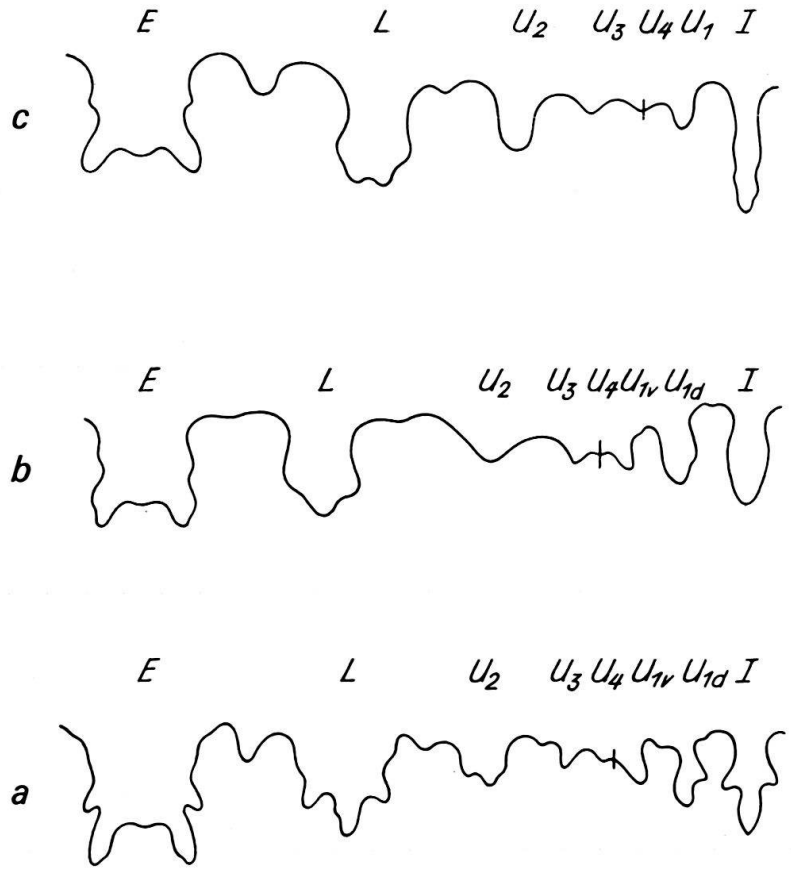


Fig. 4. Phylogenetische Lobenreduktion der Perisphinctiden.
a) *Neocomites neocomiensis* (D'ORB.), Valanginien (n. WIEDMANN 1966a); b) *Kilianella roubaudiana* (D'ORB.), Unteres Valanginien (n. WIEDMANN 1966a); c) *Oosterella stevenini* (NICKLÈS), Oberes Valanginien (n. WIEDMANN 1966a).

Auch hier (vgl. S. 913) dürfte dieser sonst unübliche Übergang von Lobenspaltung zu echter Lobenbildung und damit Lobenregeneration in Beziehung zur Gehäusemorphologie zu setzen sein; denn gleichzeitig mit dieser Lobenregeneration vollzieht sich hier der Übergang vom evoluten Heteromorphen-Gehäuse zum involuten Gehäuse eines «Hopliten». Da die Heteromorphen-Natur dieser grossen Gruppe der «unechten Hopliten» erst durch den Nachweis der Lobenspaltungen im L und U erkennbar wurde (WIEDMANN 1966b), wird auch durch den vorliegenden Intermediärfall die grundsätzliche Bedeutung der alternativen Differenzierungsmodi, Lobenbildung und Lobenspaltung, nicht eingeschränkt, sondern unterstrichen.

Hier zu erwähnen ist ferner eine Reihe stammesgeschichtlich fortgeschrittener Vertreter der Psiloceratacea, Perisphinctaceae und Hoplitaceae (einschl. Desmoceratacea), bei denen – ohne sichtbaren Zusammenhang mit der Gehäuse-Evolution – Lobenbildung am Lobenhals gleichfalls aus einer primären Lobenspaltung hervorgeht. Auch in diesen Fällen handelt es sich um den ventralen Teilast des U_1, der im Verlauf der Stammesgeschichte allmählich zum Lobenhals abwandert, retardierend angelegt und schliesslich vollkommen reduziert wird (Fig. 4). Der Trend $U_{1_v}\ U_{1_d} \rightarrow (U_{1_v})\ U_{1_d} \rightarrow U_1$ ist natürlich wiederum nur aus dem stammesgeschichtlichen Ablauf abzulesen. Ich stimme mit SCHINDEWOLF vollkommen darin überein, dass die Mehrzahl der hiervon betroffenen Formen (vgl. SCHINDEWOLF 1962, Fig. 71, 82, 107; 1966, Fig. 333 ff.; WIEDMANN 1966a, Fig. 6; 1966b, Fig. 19) stammesgeschichtliche Spätformen darstellen, es sich hierbei also um einen allgemeinen Trend regressiver Suturentwicklung handeln dürfte. Nicht teile ich hingegen die weitergehende Auffassung SCHINDEWOLFS (1962, S. 255; 1964, S. 330; 1968, S. 755), dass dieser Trend – als phylogenetischer Ablauf – irreversibel und daher eine erneute Aufspaltung eines einmal reduzierten U_1 nicht mehr möglich sei. Die bei den Scaphiten (Fig. 2) und Douvilleiceraten-Acanthohopliten (Fig. 3) beobachteten Verhältnisse stellen zwei konkrete Beispiele solcher Reversionen dar. Zudem sind analoge Lobenbilder auch aus der Frühphase stammesgeschichtlicher Entwicklung, von den Psiloceraten nämlich (SCHINDEWOLF 1962, Fig. 63; WIEDMANN 1970, Fig. 14), bekannt.

Terminologisch einheitlich werden diese Fälle von Lobenbildung am ventralen Lobenhals des U_1 von SCHINDEWOLF und Verf. – gemäss ihrer Geschichte – als U_{1_v} bezeichnet. Allerdings unterscheidet SCHINDEWOLF neuerdings (1965, 1966, 1968), ob dieses Element noch innerhalb, auf oder ausserhalb der Naht angelegt wird oder schliesslich aus interner Anlage im Verlauf der Ontogenese auf die Flanke abwandert. Nur im erstgenannten Falle wird dieses Element weiterhin als U_{1_v}, in allen letzteren Fällen jedoch als neuer Lobus U_3 interpretiert, obwohl Bildungsweise und -ort (im Rahmen der Gesamtsutur) absolut übereinstimmen. Ich möchte dagegen die Auffassung vertreten, dass homologe Bildungen auch terminologisch als solche gekennzeichnet werden müssen, auch wenn sie heterotop angelegt worden sind. Gerade hierin liegen Sinn und Wert morphogenetischer Untersuchungen.

Vor allem bringt sich SCHINDEWOLF mit der dadurch notwendig gewordenen Neu-Interpretation der Lytoceraten-Sutur mit der nunmehrigen Formel $E\ L\ U_2\ U_3 : U_1\ I$ (SCHINDEWOLF 1968, Fig. 441, 442) in Gegensatz zu seinem ursprünglichen phylogenetischen Prinzip, wonach gerade die Spaltung des U_1 das Charakteristikum der Lytoceraten darstellen sollte, das diese nicht nur in klaren Gegensatz zu den Phylloceraten

(SCHINDEWOLF 1961, Fig. 25, 26) brachte, sondern zudem auch die Grundlage für die Ableitung der Ammonitina von den Lytoceraten darstellte (SCHINDEWOLF 1962, S. 179). Alle diese Aussagen müssten damit eine neuerliche Analyse erfahren (WIEDMANN 1970).

Aber auch innerhalb der Stephanocerataceae treten ganz analoge Lobenbilder auf (SCHINDEWOLF 1965, Fig. 244 ff.), ja es erscheint fast als ein Charakteristikum dieser Gruppe, dass der «U_3» hier am ventralen Lobenhals des U_1 gebildet wird, meines Erachtens also mit gleichem Recht auch als U_{1_v} bezeichnet werden könnte. Dies trifft insbesondere für die in ihrer phylogenetischen Stellung umstrittenen Parkinsoniiden zu, wo auch SCHINDEWOLF (1965, Fig. 289) dieses Element mitunter als «U_3?» bezeichnen muss. Würde dieses Element statt dessen auch hier als U_{1_v} betrachtet, wie dies die zahlreichen von SCHINDEWOLF (1965, Fig. 282–294) gegebenen Lobenbilder wahrscheinlich machen, so stünde der von SCHINDEWOLF abgelehnten Einbeziehung dieser Familie in die Perisphinctaceae weit weniger im Wege.

Vor allem aber stellt der U_n, der nach SCHINDEWOLF (1965) wesentliches Attribut der Stephanoceraten ist, bei den Parkinsoniidae wiederum eine der hier behandelten Intermediärbildungen dar, insofern er hier nicht im Sattelscheitel des Sattels U_1 *I*, sondern am dorsalen Lobenhals von U_1 angelegt wird. SCHINDEWOLF selbst schwankt zwischen einer Bezeichnung als U_n, U_n? (op. cit., Fig. 288), U_{1_d}? (op. cit., Fig. 294) oder der Bewertung als reine Inzision (op. cit., Fig. 293). Dies verdeutlicht, wie schwierig in diesen Grenzfällen der Lobenbildung am Lobenhals eine Entscheidung und Unterscheidung der sonst deutlich divergierenden Lobenbildungsmodi sein kann. Auch im Falle der Parkinsoniiden neige ich eher der Auffassung zu, dass diese Bildung eine abgeleitete oder rudimentäre Lobenspaltung darstellt als eine regressive Sattelspaltung. Lobenentwicklung und Lobenbild eines Bigotiten (Fig. 5–I) und einer *Garantiana* (Fig. 5–II) z. B. sind sich zu ähnlich, als dass hier generell verschiedene Lobenbildungsmodi vorliegen können. Ich glaube, dass eine Lobenformel $E\ L\ U_2\ U_3\ /\ U_{1_v}\ ?\ :\ U_{1_m}\ U_{1_d}\ I$ (Fig. 5–III) die Verhältnisse bei Garantianen und Parkinsoniiden zwangloser wiedergibt. Dies würde die auch von W. J. ARKELL (1950, 1957), G. WESTERMANN (1956, 1958) u. a. vertretene Auffassung einer Zuordnung der Parkinsoniidae zu den Perisphincten unterstützen.

Es ergeben sich also auch im Grenzfeld Lobenbildung/Lobenspaltung terminologische Differenzen, die im wesentlichen darauf beruhen dürften, dass SCHINDEWOLF den Lobenhals noch als Teil des Sattels interpretiert und demzufolge jede Neubildung von Elementen an dieser Stelle als echte Lobenbildung ansieht. Geht man dagegen von der phylogenetischen Entwicklung aus, so ergibt sich bei der Mehrzahl der geschilderten Beispiele (nämlich den Acanthohopliten, Psiloceraten, Perisphincten und Hopliten) mit aller Sicherheit, bei den Parkinsonien mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass Lobenbildung im Lobenhals eine rudimentäre Lobenspaltung darstellt. Grundsätzlich und im Interesse einer einheitlichen Lobenterminologie bieten sich drei Lösungsmöglichkeiten aus diesem Dilemma an:

1. den Lobenhals *per definitionem* dem Sattel zuzuschlagen und die Neubildung von Elementen an dieser Stelle damit generell als echte Lobenbildung zu bewerten;

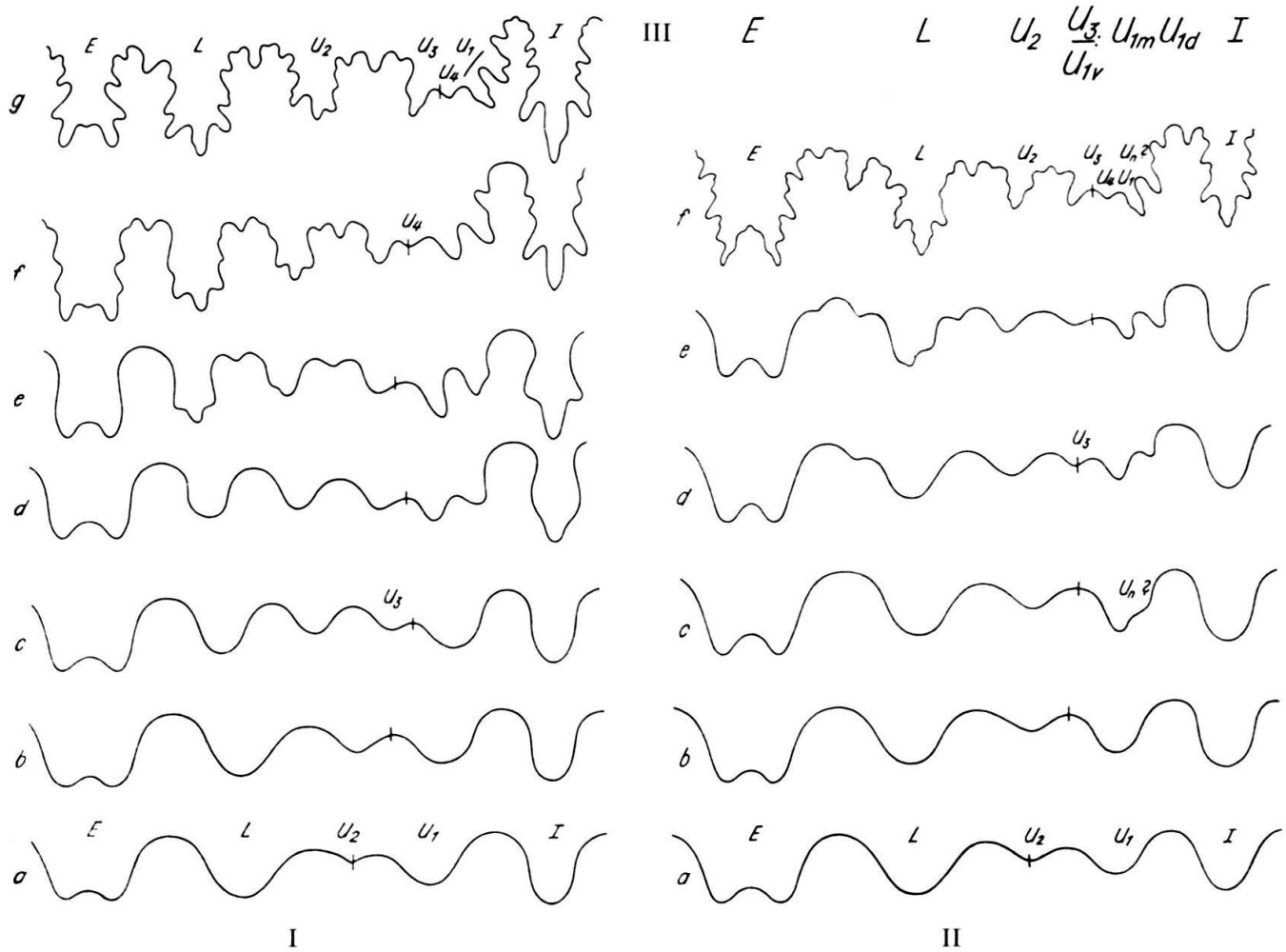


Fig. 5. Ontogenetische Lobenentwicklung und Lobenterminologie von Perisphinctiden und Garantianen.
I. Lobenontogenie von *Bigotites* sp., Bajocium (n. SCHINDEWOLF 1966). g bei Windungshöhe 3,9 mm.
II. Lobenontogenie von *Garantiana schroederi* (BENTZ), Oberes Bajocium (n. SCHINDEWOLF 1965). f bei Windungshöhe 4,5 mm.
III. Hier vorgeschlagene Lobenterminologie derselben Art.

2. den Lobenhals *per definitionem* dem Lobenkörper zuzurechnen und damit generell neue Elemente an dieser Stelle als Teilloben des genetischen Ausgangslobus anzusehen oder

3. die Neubildungen am Lobenhals mit einem Doppelsymbol des neuen Lobus und Teillobus (Fig. 1–III c) zu versehen, um damit anzudeuten, dass diese Elemente potentiell sowohl durch Lobenbildung als auch durch Lobenspaltung entstanden sein könnten.

Dies wäre eine echte Kompromisslösung, die allerdings ohne ein weiteres neues Symbol (z. B. U_3 / U_{1_v} oder U_{1_d} / U_n) nicht auskäme. Lösung 1 widerspräche dem bisherigen phylogenetischen Befund. Sie würde den natürlichen Verband der erwähnten stammesgeschichtlichen Einheiten zerstören und könnte damit zu Missdeutungen

der Stammesgeschichte Anlass geben. Lösung 2 schliesst zwar von vornherein die Möglichkeit aus, dass in Zukunft auch einmal der reziproke Vorgang, nämlich Übergänge von echter Lobenbildung zur Lobenspaltung, bekannt werden könnten; in jedem Falle scheint sie mir im Augenblick der stammesgeschichtlich-systematischen Bedeutung dieses Merkmals am ehesten gerecht zu werden.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Erörterung ging es mir darum, zu verdeutlichen, dass und warum es bei lobenontogenetischen Untersuchungen der letzten Jahre (J. WIEDMANN 1966a, 1966b; O.H. SCHINDEWOLF 1968; J. KULLMANN & J. WIEDMANN 1970) zu Interpretationsschwierigkeiten und -differenzen kommen konnte. Es liegt dies nicht in der Unzulänglichkeit der lobenontogenetischen Methode begründet, deren hervorragende stammesgeschichtlich-systematische Bedeutung heute kaum noch in Abrede gestellt werden kann, sondern ausschliesslich in der Lückenhaftigkeit unseres terminologischen Begriffsinventars, das die Möglichkeit von Grenzfällen oder sogar Übergängen zwischen den drei definierten Modi suturaler Differenzierung nicht vorsah. Um hier zu einer Klärung und Übereinkunft zu kommen, die für eine einheitliche und sinnvolle Anwendung der lobenontogenetischen Methode notwendig sind, wurden die bisher aus dem Bereich der Neoammonoideen bekannten Grenz- oder Übergangsfälle zwischen Inzision und Lobenbildung auf der einen und zwischen Lobenspaltung und Lobenbildung auf der anderen Seite analysiert. Dabei zeigte sich, dass eine sinnvolle, d.h. homologe Bildungen erfassende, morphogenetische Lobenterminologie nicht nur die Lobenontogenie, sondern auch die phylogenetische Lobenentwicklung in Betracht zu ziehen hat. Um die Gefahr eines *Circulus vitiosus* zu vermeiden, sollte diese Loben-Phylogenie – natürlich nur in den hier behandelten Grenzfällen – nur in solchen Entwicklungsreihen Anwendung finden, deren phylogenetischer Zusammenhang durch weitere morphologische Kriterien (Gehäusebau, Skulptur) lückenlos belegt ist.

Im Detail ergab sich, dass

1. die sogen. Umbilikalloben der Scaphiten (SCHINDEWOLF 1961, 1968) keine Übergänge zwischen Inzisionen und echten Loben, sondern nach Bildungsweise und Phylogenie reine Sattelinzisionen darstellen, die als Pseudoloben mit dem Symbol *p* bezeichnet werden könnten.
2. Der umgekehrte Vorgang der ontogenetischen Reduktion ursprünglicher Loben zur Grösse von Sattelinzisionen ist von jüngeren Vertretern der Spiroceraten bekannt. Hier wird bereits sinngemäss verfahren, d.h. die reduzierten Loben werden weiterhin durch Lobensymbole gekennzeichnet (SCHINDEWOLF 1951, 1961).
3. Primäre Lobenspaltung kann, so bei den Acanthohopliten, über Lobenbildung im Lobenhals schliesslich zu echter Lobenbildung im angrenzenden Sattel führen. Auch hier wird es sich empfehlen, das ursprüngliche Symbol des Teillobus auch für den sekundär gebildeten Lobus beizubehalten, wenn dies aus der Phylogenie zwingend hervorgeht (WIEDMANN 1966b).
4. Häufiger scheint echte Lobenspaltung – insbesondere im U_1 – regressiv in Lobenbildung im Lobenhals überzugehen, die schliesslich zu vollständiger Reduktion des

betreffenden Teillobus führen kann. Entsprechendes ist sowohl vom ventralen Teilast (Lytocerataceae, Psiloceratacea, Stephanocerataceae, Perisphinctaceae, Hoplitaceae) als möglicherweise auch vom dorsalen Teilast des U_1 bekannt (?Stephanocerataceae, ?Perisphinctaceae).

Da Übergänge in der entgegengesetzten Richtung (Sattelspaltung → Lobenspaltung) bisher nicht eindeutig belegt werden können, wird zur Vereinfachung und Vereinheitlichung der Lobenterminologie vorgeschlagen, den Lobenhals generell noch als Teil des Lobus und damit Lobenbildung im Lobenhals generell als genetische Lobenspaltung zu definieren. Die Lage der Teilloben zur Naht ist dabei unerheblich (s. Suturallobenbildung). [Als Kompromisslösung wäre an die Vergabe von Doppelsymbolen (z. B. U_3 / U_{1_v}) für Lobenbildung im Lobenhals zu denken.]

Verdeutlicht werden konnte, dass die unter 1–3 angeführten Modi an deutliche Veränderungen der Gehäusespirale (Wiederaufrollung heteromorpher Gehäuse) geknüpft sind. Durch die mögliche Relation zwischen Gehäuse-Involution und Umbilikalsutur verliert die umbilikale Sutur zwangsläufig an systematischem Wert, wie sich dies bereits mit dem Nachweis der Suturallobenbildung bei allen drei Stämmen advoluter Neoammonoideen andeutete. Dadurch gewinnen Primärsutur und Internsutur eine noch stärkere systematisch-phylogenetische Bedeutung, als dies bisher zum Ausdruck gebracht wurde (WIEDMANN 1966a, 1966b, 1968, 1970; SCHINDEWOLF 1968). Festzuhalten bleibt, dass unser terminologisches Begriffsinventar generell der Erkenntnis phylogenetischer Zusammenhänge nicht im Wege steht, vielmehr – mit Ausnahme der hier geschilderten Fälle – so vorzüglich arbeitet, dass zu einer Korrektur unserer bestehenden Lobenterminologie keine Veranlassung besteht.

LITERATUR

ARKELL, W. J. (1950): *A Classification of the Jurassic Ammonites.* J. Paleont., *24*, 354–364, 2 Fig.

– (1957): In: W. J. ARKELL, B. KUMMEL & C. W. WRIGHT, *Mesozoic Ammonoidea.* Treatise Invert. Paleont., *L*, L80–L465, Fig. 124–558.

COBBAN, W. A. (1952): *Scaphitoid Cephalopods of the Colorado Group.* U. S. geol. Surv. prof. Pap., *239*, iii + 42 S., 4 Fig., 21 Taf.

DIETZ, A. (1916): *Über bipolare Lobenzerschlitzung einiger Lias-Ammoniten.* Cbl. Mineral. usw., *1916*, 195–199, 6 Fig.

KULLMANN, J., & WIEDMANN, J. (1970): *Significance of Sutures in Phylogeny of Ammonoidea.* Univ. Kansas paleont. Contr., Pap. *47*, 32 S., 16 Fig., 2 Tab.

LUPPOV, N. P., & DRUSHTCHIC, V. V. (1958): *Ammonoidei (Tseratity i Ammonity), Vnutrennerakovinnye. Prilozhenie: Konikonkhii.* Osnovy Paleont., Mollyuski-Golovonogie *2*, 190 S., 78 Taf.

SALFELD, H. (1920): *Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei Jura- und Kreide-Ammonoideen.* Nachr. k. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-phys. Kl., *1919*, 19 S., 7 Fig., 3 Taf.

– (1924): *Die Bedeutung der Konservativstämme für die Stammesentwicklung der Ammonoideen.* 16 S., 16 Taf. Leipzig (Weg).

SCHINDEWOLF, O. H. (1951): *Zur Morphogenie und Terminologie der Ammoneen-Lobenlinie.* Paläont. Z., *25*, 11–34, 19 Fig., 1 Taf.

– (1961–1968): *Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten.* Lfrg. I–VII. Abh. Akad. Wiss. u. Liter. Mainz, Math.-naturw. Kl., *1960*/10, 1–110, Fig. 1–58, Taf. 1, 2 (1961); *1962*/8, 111–258, Fig. 59–149; Taf. 3; *1963*/6, 259–406, Fig. 150–243 (1964); 1965/2, 407–508, Fig. 244–301; *1966*/3, 509–640, Fig. 302–396; *1966*/8, 641–730, Fig. 397–439 (1967); *1968*/3, 731–901, Fig. 440–478.

– (1969): *Homologie und Taxonomie. Morphologische Grundlegung und phylogenetische Auslegung.* Acta biotheor., *18*, 235–283, 14 Fig.

WEDEKIND, R. (1916): *Über Lobus, Suturallobus und Inzision.* Cbl. Mineral. usw., *1916*, 185–195, 6 Fig.

WESTERMANN, G. (1956): *Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger*. Neues Jb. Geol. Paläont., Abh., *103*, 233–279, 9 Fig., 3 Beil.

– (1958): *The Significance of Septa and Sutures in Jurassic Ammonite Systematics*. Geol. Mag., *95*, 441–455, 4 Fig.

WIEDMANN, J. (1962): *Ammoniten aus der vascogotischen Kreide (Nordspanien). I. Phylloceratina, Lytoceratina*. Palaeontographica, (A) *118*, 119–237, 58 Fig., 4 Textbeil., Taf. 8–14.

– (1964): *Unterkreide-Ammoniten von Mallorca. 2. Lfrg.: Phylloceratina*. Abh. Akad. Wiss. u. Liter. Mainz, Math.-naturw. Kl., *1963*/4, 157–264, 28 Fig., 11 Taf.

– (1965): *Origin, Limits, and Systematic Position of Scaphites*. Palaeontology, *8*, 397–453, 16 Fig., Taf. 53–59.

– (1966a): *Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick* (1. Teil). Neues Jb. Geol. Paläont., Abh., *125* (Festbd. SCHINDEWOLF), 49–79, 13 Fig., Taf. 1, 2.

– (1966b): *Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick* (2. Teil). Ibid., *127*, 13–81, Fig. 14–47, Taf. 3–6.

– (1968): *Evolución y clasificación de los ammonites del Cretácico*. Bol. Geol. Univ. industr. Satander, *24*, 23–49, 15 Fig., 2 Taf.

– (1969): *The Heteromorphs and Ammonoid Extinction*. Biol. Rev., *44*, 563–602, 23 Fig., 3 Taf.

– (1970) *Über den Ursprung der Neoammonoideen — Das Problem einer Typogenese*. Eclogae geol. Helv., *63/3*, 923, 31 Fig., 10 Taf.