

Derzeitiger Kenntnisstand

Objekttyp: **Chapter**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **63 (1970)**

Heft 2

PDF erstellt am: **24.07.2024**

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Während die Ancyloceratina ihren Ursprung im höchsten Jura nehmen, soll hier nur die Genese der Lytoceratina und der Ammonitina interessieren, die beide ebenso unvermittelt wie formenreich an der Lias-Basis in Erscheinung treten. Über ihre Beziehungen zueinander bzw. zur Konservativgruppe der Phylloceratina gehen die Meinungen ausserordentlich auseinander (MOJSISOVICS 1893; WÄHNER 1894, 1898; HAUG 1894, 1908; LANGE 1941; ARKELL 1950, 1957; SCHINDEWOLF 1962, 1968).

Hier soll nun geprüft werden, inwieweit 1. die morphogenetische Methodik zu einer Klärung auch dieser Frage beitragen kann und inwieweit 2. die an der Lias-Basis sichtbare «Typogenese», die hier eine der schärfsten Grenzen in der stratigraphischen Skala des Mesozoikums zu ziehen gestattet, der Realität entspricht oder eventuell durch eine Beobachtungslücke oder durch sedimentologische Störfaktoren vorgetäuscht ist.

Es mag von Interesse sein, dass bereits 1968, bei der Jahresversammlung der Paläontologischen Gesellschaft in Würzburg, rein theoretisch aus der Entwicklungshöhe der frühesten Lytoceraten und Psiloceraten auf das Vorhandensein obertriadischer Vorläuferformen geschlossen wurde. Dem wurde damals entgegengehalten, dass 100 jährige intensive, aber ergebnislose Bemühungen um eine solche Rhät-Fauna der Berechtigung einer solchen Annahme widersprächen. Heute können nun die seinerzeit postulierten Übergangsformen vorgestellt werden, die nicht nur ein neues Licht auf diese kritische Phase der Ammonoideen-Phylogenie werfen, sondern auch die Bedeutung der lobenontogenetischen Methode erneut unterstreichen. Gleichzeitig ergeben sich neue Gesichtspunkte für das Zustandekommen der Faunenlücke im Rhät.

Im Verlauf der Untersuchungen erwies es sich als unumgänglich, die bestehende Loben-Terminologie auf ihre Eindeutigkeit und Anwendbarkeit zu prüfen. Da die hier notwendigen Überlegungen den Rahmen der vorliegenden Betrachtungen zu sprengen drohten, wurden sie von diesen abgetrennt (WIEDMANN 1970b). Ebensowenig liess sich eine kritische Revision der bereits vorliegenden paläontologischen Daten umgehen, die zahlreiche Ergänzungen oder Korrekturen erfahren mussten und denen ein ergänzender systematischer Anhang gewidmet ist.

Alles dies wäre ohne die bereitwillige Hilfe zahlreicher Fachkollegen nicht möglich gewesen, die Einblick in die ihnen unterstellten Sammlungen gewährten, von ihnen gesammeltes oder ihnen anvertrautes Material zur Verfügung stellten oder wertvolle Diskussionsbeiträge leisteten: Frau A. HORVÁTH (Budapest), Doz. Dr. K. W. BARTHEL (Berlin), Ing. J. L. H. BEMELMANS (Delft), Dr. H. BOLZ (Scheveningen), Dr. H. FREBOLD (Ottawa), Dipl. Geol. L. KRYSZYN (Wien), Dr. H. MÜLLER (Krefeld), Dr. G. PAVIA (Torino), Dr. S. RITZKOWSKI (Göttingen), Prof. Dr. O. H. SCHINDEWOLF (Tübingen), Prof. Dr. R. SIEBER (Wien), Dr. J. WENDT (Tübingen). Ihnen allen, wie auch Herrn W. WETZEL (Tübingen), der die fotografischen Aufnahmen mit der von ihm gewohnten Sorgfalt anfertigte, gilt mein besonderer Dank.

II. Derzeitiger Kenntnisstand

1. Morphographische Grundlegung

Das vereinfacht wiedergegebene Diagramm (Textfig. 1) entspricht der heute allgemeinen Vorstellung von der Genese der Neoammonoideen im Grenzbereich Trias/Jura, wie sie in ihren Grundzügen von WÄHNER (1882–1898), HYATT (1889, 1900), HAUG (1894, 1908), POMPECKJ (1895), FREBOLD (1922, 1923), SPATH (1924 ff.), SAL-

FELD (1924) u. a. erarbeitet wurde und wie sie z. B. im Ammonoiten-Treatise (ARKELL 1957, KUMMEL 1957) ihren Niederschlag gefunden hat. Nur in Details differieren die parallel erschienenen Darstellungen des *Traité de Paléontologie* (BASSE 1952) und der *Osnovy Paleontologii* (LUPPOV & DRUSHTCHIC 1958, RUZHENCEV 1962).

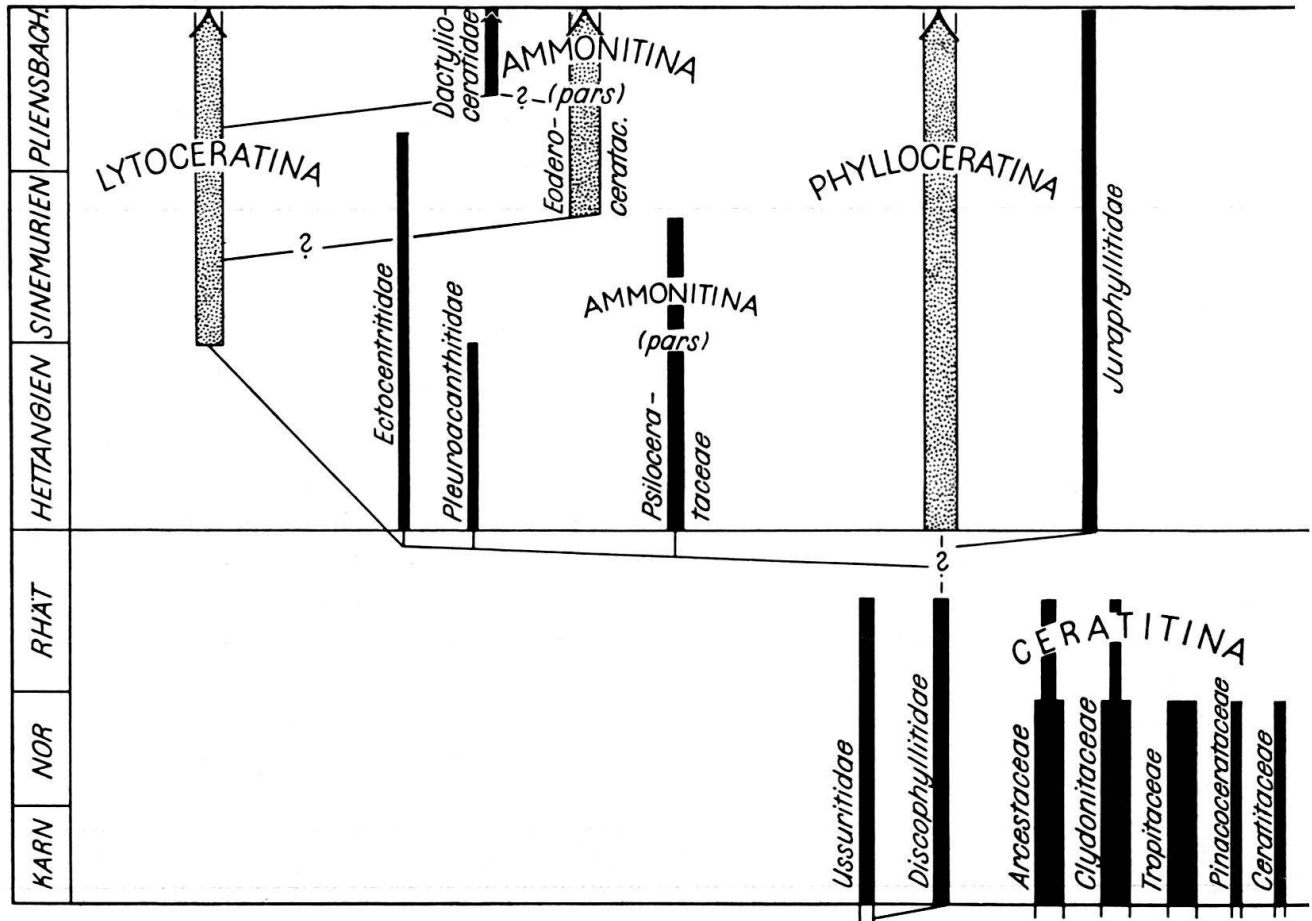


Fig.1. Entstehung der Neoammonoideen nach ARKELL & KUMMEL (1957) [vereinfacht].

Danach ist es einer einzigen Formenreihe der Phylloceraten vorbehalten, die Rhät/Lias-Grenze zu überschreiten (ARKELL 1957, Textfig.150; RUZHENCEV 1962, Textfig.77). Sie wird damit zwangsläufig nicht nur zur Stammlinie für die explosive Entfaltung der Jura/Kreide-Phylloceraten (Phylloceratidae, Juraphyllitidae), sondern auch die der Lytoceraten (Ectocentritidae, Pleuroacanthitidae, Lytoceratidae, Derolytoceratidae) und der Psiloceraten, während die jüngeren Jura-Ammonitina, beginnend mit den Eodero-cerataceae, statt dessen eine iterative Entwicklung von lytoceratiden Ausgangsformen genommen haben sollen (FREBOLD 1922, S.16; 1923, S.1; SALFELD 1924, S.10; SPATH 1925, S.304; 1938, S.19; ARKELL 1950, S.355; 1957, S.L245, L252). Trias und Jura gemeinsame Gattungen oder Familien gibt es nicht, so dass sich die Rhät/Lias-Grenze als die schärfste Zäsur in der Gesamtentwicklung der Ammonoideen präsentiert.

Diese Auffassungen stützen sich wesentlich auf stratigraphische Argumente, nämlich das (apriorische) Fehlen von Vertretern der Lytoceratina und Ammonitina in der höheren Trias, echter Lytoceraten sogar auch noch im tiefsten Lias. Sie stützen sich ferner auf oberflächlich ablesbare morphologische Kriterien wie den Gehäuse-Habitus, Evolutionsgrad, Skulptur und äussere Suturemerkmale (Sattelbau). Dass auch Fehlbestimmungen (FREBOLD 1922, 1923) und die unkritische Übernahme älterer Lobendarstellungen (SALFELD 1924) diesem stammesgeschichtlichen Konzept zur Grundlage dienten, wurde bereits a. a. O. (SCHINDEWOLF 1962, S. 252; WIEDMANN 1962c, S. 243) angedeutet. Das Ergebnis war ein System mehrfacher Iterativentwicklung, polyphyletischer Einheiten und vager Diagnosen.

So werden z. B. die Psilocerataceae lediglich als «derivatives of Phylloceratina» diagnostiziert (ARKELL 1957, S. L232), die Ammonitina in ihrer Gesamtheit als «normally coiled derivatives of Phylloceratina and Lytoceratina, in which thick test and strong ornament are characteristic, though by no means universal. Sutures only very rarely with bifid lobes or phylloid saddle endings» (op. cit., S. L232). Die Eoderocerataceae werden (op. cit., S. L245) als «ribbed, tuberculate and spinous derivatives of Lytoceratina, perhaps of Ectocentritidae» definiert, im beigefügten Stammbaum (op. cit., Textfig. 150) allerdings an die Lytoceratidae s. str. angeschlossen.

Diese kritischen Bemerkungen sollen das uneingeschränkte Verdienst der Treatise-Autoren in keiner Weise schmälern, die durch ihre Gesamtdarstellung die allergischen Punkte des Ammonoideen-Systems überhaupt erst sichtbar gemacht und eine wertvolle Diskussionsgrundlage für revidierende Untersuchungen geschaffen haben. Vor allem aber hat das Unbehagen an diesem überwiegend auf morphographischen Kriterien fussenden System in der Zwischenzeit zu intensiven morphogenetischen Untersuchungen Anlass gegeben.

2. Morphogenetische Grundlegung

Unter diesen Untersuchungen nehmen die «Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten» (SCHINDEWOLF 1961–1968) eine vorrangige Stellung ein, da sie erstmals den Gesamtkomplex der Neoammonoideen zum Gegenstand haben. Allerdings stützen sie sich fast ausschliesslich auf die Morphogenese der Lobenlinie.

Von einer Berücksichtigung der älteren Pionierarbeiten (HYATT 1872; BRANCO 1879–1880; J. P. SMITH 1898, 1899, 1900, 1901; NOETLING 1905, 1906; WEDEKIND 1913, 1916, 1918), zahlreicher Einzelbeiträge aus dem Gebiet der Neoammonoideen (DIETZ 1923; LANGE 1941, 1951; MATSUMOTO 1943 ff.; WESTERMANN 1954 ff.; BIRKELUND 1965; PALFRAMAN 1966 u. a.), aber auch früherer Arbeiten SCHINDEWOLFS (1923, 1951) kann hier abgesehen werden, da diese Untersuchungen entweder zu punktförmig angesetzt waren oder aber keine Deutungsversuche enthalten, teilweise an unzulänglichem Material oder mit unzureichender Sorgfalt durchgeführt wurden, vor allem aber noch in Unkenntnis der heute überschaubaren Lobenentwicklungsmodi erfolgten. Auch die sehr wesentlichen Beiträge russischer Autoren in den letzten beiden Dezennien (DRUSHTCHIC 1956; MIKHAILOVA 1957, 1958, 1960, 1963; BEZNOSOV 1958, 1960; RUZHENCEV 1960, 1962; SHEVYREV 1960; MIRZOJEV 1967a, 1967b) müssen hier unberücksichtigt bleiben, da sie sich – sofern sie nicht ebenfalls auf eine Interpretation ihrer Ergebnisse verzichten – einer selbständigen, nicht morphogenetischen Terminologie bedienen (vgl. KULLMANN & WIEDMANN 1970, S. 5f. und 21), die den interessierenden phylogenetischen Zusammenhang nicht zum Ausdruck zu bringen vermag.

In der 1. Lieferung seiner *Studien* hat SCHINDEWOLF (1961) zunächst den fundamentalen Gegensatz zwischen Phylloceraten und Lytoceraten untersucht und – wie auch früher schon – in der Ausbildung der sogen. Saturallobenbildung (WEDEKIND 1916)

im Nahtlobus (U_3 oder U_4) der Phylloceraten (Textfig. 2a) gegenüber der Elementarmut der Lytoceraten-Sutur und einer hier auftretenden Aufspaltung des U_1 (Textfig. 2b) gesehen. Die 2. Lieferung behandelte mit Psiloceraten und Eoderoceraten die basalen Ammonitina und kam zu dem – von der Auffassung ARKELLS (1957, S. L 232 ff.) abweichenden – Ergebnis, dass beide Formengruppen über den gleichen Lobenbildungsmodus verfügen, also sicher einheitlichen, monophyletischen Ursprungs gewesen sein dürften. Auch für diese beiden Gruppen ist eine elementarme Sutur mit zweiteiligem U_1 kennzeichnend (Textfig. 2c–e), so dass SCHINDEWOLF entgegen früheren Annahmen (SCHINDEWOLF 1923) nicht mehr zögert, diese Psilocerataceae auf lytoceratide Ausgangsformen zurückzuführen.

Dieser Auffassung hat sich neben dem Verf. (WIEDMANN 1966a, 1966b) in der Zwischenzeit auch TEICHERT (1967, Textfig. 20) angeschlossen. Sie bietet den Vorteil einer monophyletischen Entstehung der jurassischen Ammonitina. Da sich auf Grund ihrer Gehäuse- und Lobenontogenie auch die kretazischen Desmocerataceae besser an die Jura-Ammonitina (WIEDMANN 1962c, 1966a, 1968; SCHINDEWOLF 1966) als an die Phylloceraten (H. DOUVILLÉ 1916, SPATH 1923a, SALFELD 1924, C.W. WRIGHT 1955, 1957, CASEY 1961) angliedern lassen, können die gesamten Ammonitina – mit Ausnahme der «unechten» Hoplititen (WIEDMANN 1966b) – heute als monophyletische Einheit aufgefasst werden, die einheitlich in den Psiloceraten des basalen Lias wurzelt.

Angaben über die konkrete Ausgangsform der Ammonitina innerhalb der Lytoceraten konnten jedoch noch nicht gemacht werden. Zwar wies SCHINDEWOLF (1961, S. 89) – wie übrigens auch früher schon É. BASSE (1952, S. 598) – auf *Trachyphyllites* als Fremdkörper innerhalb der Trias-Phylloceraten (vgl. ARKELL 1957, S. L187) und möglichen Trias-Lytoceraten hin; als potentielle Ausgangsform für Lytoceraten und Psiloceraten schied die Gattung aus dem Nor Timors jedoch aus, da sie «hinsichtlich der Lobenlinie bereits weiter regressiv entwickelt ist als jene» (SCHINDEWOLF 1961, S. 89). Tatsächlich lässt die bisher immer wieder reproduzierte Originalsutur ARTHABERS (1927, Taf. 17, Fig. 3c) nur 4 Lobenelemente (*ELUI*) erkennen, wie sie für die als abgeleitet geltenden Heteromorphen kennzeichnend sind.

Im Fortgang der lobenontogenetischen Untersuchungen sind nun in zweierlei Hinsicht Korrekturen erforderlich geworden: Suturallobenbildung ist – wenn auch nicht in der typisch phylloceratiden Form – inzwischen auch von Vertretern der Ammonitina (WIEDMANN 1966b) und sogar auch der Lytoceratina (WIEDMANN 1963) bekannt geworden. Dieses Merkmal verliert damit seine phylogenetische und systematische Signifikanz. Ein Aufspalten des U_1 ist demgegenüber von echten Phylloceraten zwar bisher unbekannt, aber auch dieses Merkmal hat an Aussagekraft deutlich eingebüsst.

SCHINDEWOLF selbst hat jüngst (1968, Textfig. 441, 442) gerade den tiefjurassischen Lytoceraten, die als Ausgangspotential für die Ammonitina dienen sollten, eine solche U_1 -Spaltung abgesprochen und den ventralen Spaltast des U_1 (U_{1v}) nunmehr als normal gebildeten U_3 gedeutet (vgl. hierzu auch WIEDMANN 1970b). Damit wird natürlich nicht nur die Alternativgliederung Phylloceraten–Lytoceraten, sondern auch die vollzogene Ableitung der Ammonitina von den Lytoceraten erneut problematisch, die SCHINDEWOLF (1968, S. 863) in eine weiter gefasste Ordnung Lytoceratida einzubeziehen empfiehlt. Vor allem aber müsste durch diese Neuinterpretation eine weitere Prämisse der gesamten Studien aufgegeben werden, die Annahme nämlich, dass ein gespaltener U_1 stets primär, ein ungespaltener U_1 demgegenüber stets abgeleitet und eine Umkehr dieses – nach Auffassung SCHINDEWOLFS – allgemeinen Trends innerhalb der Ammonitina nicht möglich sei. Wird an der Gültigkeit und Unumkehrbarkeit dieses Trends festgehalten, so würde dies nicht nur die Ableitung der Psiloceraten, sondern auch die aller jüngeren Lytoceraten mit eindeutig gespaltenem U_1 (SCHINDEWOLF 1961, Textfig. 4 ff.)

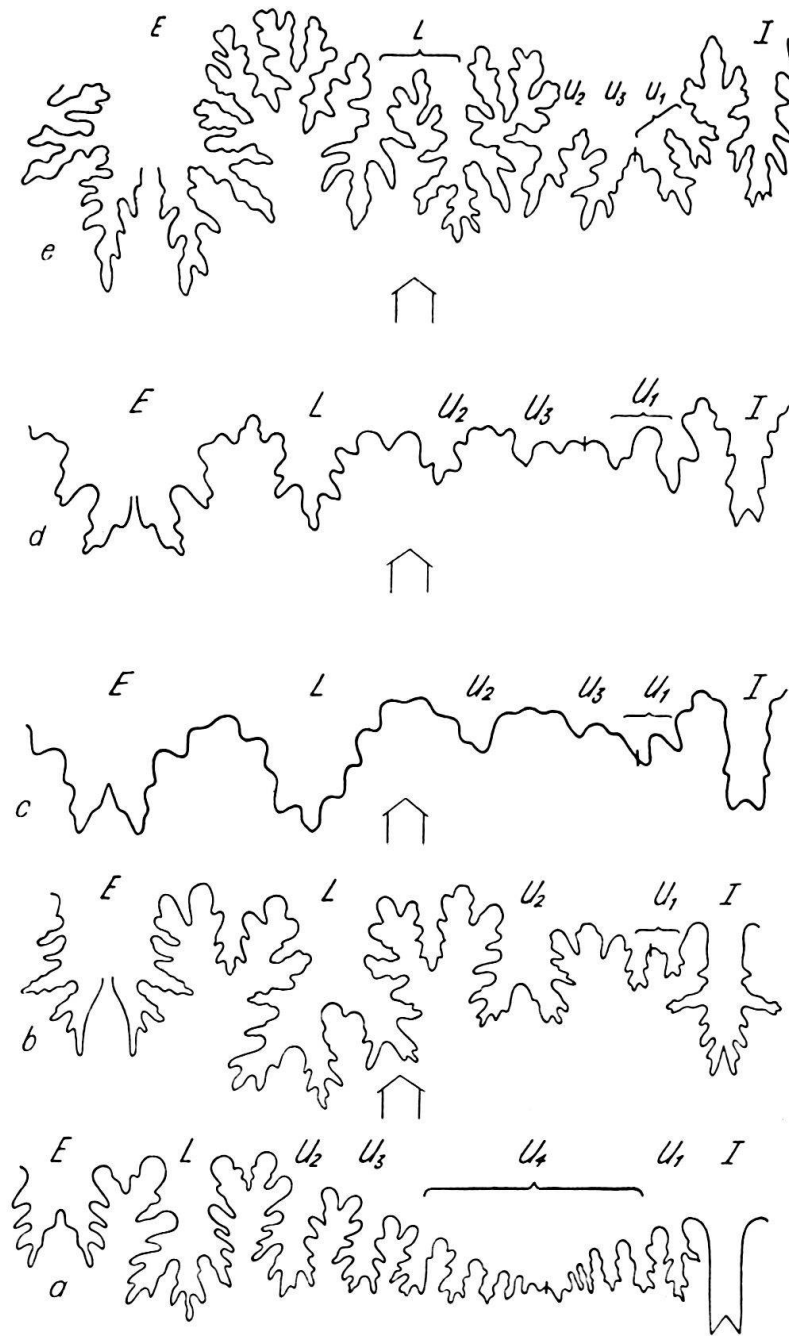


Fig.2. Entstehung der Neoammonoideen nach SCHINDEWOLF (1961, 1962) [vereinfacht]. a: *Phylloceras* b: *Lytoceras* c: *Psiloceras* d: *Amaltheus* e: *Productylioceras* [n. SCHINDEWOLF 1961, 1962].

von den tiefliassischen Lytoceraten unmöglich machen. Ich glaube statt dessen nach wie vor (WIEDMANN 1966b, S. 50, Textfig. 36), dass die Annahme eines mehrfachen Pendelns zwischen gespaltenem und ungespaltenem U_1 – an dem sicher auch die Gehäusegeometrie einen gewissen Anteil hat – dem wahren Sachverhalt eher gerecht wird.

Es wird deutlich, dass es sich bei dieser Diskussion um terminologische oder Interpretationsschwierigkeiten handelt, von denen die vorliegende Betrachtung möglichst freigehalten werden soll. Ihre Erörterung ist daher einer parallelen Studie (WIEDMANN 1970b) vorbehalten.

Aber auch ein weiteres, von SCHINDEWOLF (1962, S. 180) für eine Zuordnung der Psiloceraten zu den Lytoceraten herangezogenes Merkmal, nämlich der beiden gemeinsame Besitz von Anptychen, deren Nachweis – wie der Nachweis von Aptychen überhaupt – von den Phylloceraten ausstand, kann zur Entscheidung dieser Frage kaum herangezogen werden; denn einmal machte schon GÜMBEL (1861, S. 398) auf Anptychen im Zusammenhang mit der Monophylliten-Gattung *Eopsiloceras* aufmerksam und sind Anptychen ausserdem auch mit Sicherheit von Trachyceraten, mit Wahrscheinlichkeit von Arcestiden bekannt, zum andern hat BACHMAYER (1963, S. 129) jüngst auf Lamellaptychen-Funde im Verband mit *Ptychophylloceras ptychoicum* hingewiesen. Lamellaptychen werden bisher den Haploceraten und Oppeliiden zugeschrieben, Anptychen sind ausserdem auch von den kretazischen Desmoceraten bekannt (NAGAO 1931, 1932), so dass Aptychen weder als Ausdruck einer bestimmten Entwicklungshöhe, noch als Beleg phylogenetischer Beziehungen Verwendung finden sollten.

Eigene Untersuchungen (1962c, 1966a, 1966b, 1968, 1970a) haben nun erkennen lassen, dass die Internsutur, u. zw. speziell der Internlobus, in noch zuverlässigerer Weise für die Großsystematik der Neoammonoideen verwendbar ist, als es sich SALFELD (1924) noch vorgestellt hat. Lituider Internlobus der Phylloceraten (I_l) und Septallobus der Lytoceraten (I_s) gestatten eine durchgreifende Unterscheidung dieser beiden Phyla, während Ammonitina (und Ancyloceratina) mit einem normal zerschlitzen I eine Intermediärstellung zwischen ihnen einnehmen (WIEDMANN 1966b, Textfig. 36).

Dieser neue Sachverhalt zwingt dazu, nun auch die Frage der Psiloceraten-Herkunft noch einmal neu zu überdenken, was schliesslich konsequent zu Überlegungen über den Ursprung der Neoammonoideen führen muss.

Es wird damit Aufgabe der vorliegenden Untersuchung sein, zunächst 1. das phylogenetische Ausgangspotential, die Phylloceraten der Trias, 2. die Frage der frühen Lytoceraten und des Lytoceraten-Ursprungs und schliesslich 3. das Problem der Psiloceraten-Herkunft und damit der Entstehung der Ammonitina zu untersuchen.

III. Diskussion

1. Die Evolution der Trias-Phylloceraten

Innerhalb der Phylloceraten der Trias – unter Ausschluss der Ceratitina-Gruppen, die SCHINDEWOLF jüngst (1968, S. 863) in die zu erweiternde Ordnung Phylloceratida einzubeziehen empfahl – liegen nach vorherrschender Meinung (Textfig. 1) zwei Formenreihen vor, die als Basis für die Neoammonoideen dienen könnten. Es sind dies die Ussuritidae (= «Monophyllitidae») und die Discophyllitidae, die sich durch den Besitz monophyller bzw. di/triphyller Sättel unterscheiden sollen (ARKELL 1957, S. L186). Für die von ihnen abgesetzten Phylloceratidae des Jura und der Kreide wird, anknüpfend an ältere Auffassungen (ZITTEL 1884, VADASZ 1908, SPATH 1927, KOVACS 1942, LEPORI 1942, ARKELL 1950), eine iterative Entwicklung aus verschiedenen Vertretern der Discophyllitidae angenommen (ARKELL 1957, S. L187, L191) trotz bisher fehlendem Nachweis von Discophyllitiden aus dem Rhät und von Phylloceratinen aus dem Hettangien. Demgegenüber sollen nach dem Vorschlag von STEIN-