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

Artikel: Über den Ursprung der Neoammonoideen : das Problem einer Typogenese
Autor: Wiedmann, Jost
Kapitel: III: Diskussion
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-163873

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: 11.07.2025

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

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 Anaptychen, 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 Anaptychen im Zusammenhang mit der Monophylliten-Gattung *Eopsiloceras* aufmerksam und sind Anaptychen 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, Anaptychen 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 zerschlitzten 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-

MANN (1890), MOJSISOVICS (1893), HAUG (1894, 1908) und SPATH (1914) die Monophylliten, speziell die ins Rhät persistierende Gattung *Eopsiloceras*, zu den Psiloceraten überleiten (ARKELL 1957, S. L232). Alle diese Aussagen bedürfen in ihren wesentlichen Punkten der Korrektur.

A. Die Stammlinie *Leiophyllites–Monophyllites–Eopsiloceras* (Textfig. 18: 1–3)

Die mit *Leiophyllites* im Scyth einsetzende und über *Monophyllites* zu *Eopsiloceras* führende Stammlinie der Phylloceraten entspricht in ihrem Umfang etwa dem der bisherigen Ussuritidae. Sie weist in ihren Endgliedern (Textfig. 4c–e, 19, 20) in Parallele zu den Discophyllitidae gleichfalls eine diphylle Zerschlitzung der Sättel auf, so dass dieses Kriterium zur Trennung der beiden Triasfamilien entfällt, zumal auch der monophylle *Mojsvarites* nicht zwischen *Monophyllites* und *Eopsiloceras*, sondern zwischen jenem und *Discophyllites* vermittelt und nach seinem Lobenbildungsmodus besser in die Discophyllitidae überführt werden sollte. Der Übergang von monophyllen zu di- und triphyllen Sätteln entspricht – wie auch die weitergehende Zerschlitzung der Sättel – einem allgemeinen Entwicklungstrend der Gesamt-Phylloceraten, der ausschliesslich die Entwicklungshöhe innerhalb der parallelen Formenreihen anzugeben gestattet, nicht jedoch zu ihrer Gliederung herangezogen werden sollte (NEUMAYR 1871, S. 348; WIEDMANN 1962c, S. 249; 1964, S. 161).

Demgegenüber gewinnt die Lobenentwicklung für die Charakteristik der neu zu definierenden Ussuritidae an Bedeutung (Textfig. 3–5). Sie gestattet eine Zweigliederung in die basalen Ussuritinae s. str. (Textfig. 3) und die jüngeren Monophyllitinae (J. P. SMITH 1913) (Textfig. 4, 5) und lässt vor allem die stammesgeschichtliche Bedeutung dieser Formenreihe erkennen.

Als repräsentativ für die Gattungen der Ussuritinae (*Eophyllites*, *Palaeophyllites*, *Ussurites* und *Leiophyllites*) kann die Lobenentwicklung des letzteren gelten, die an der typischen Art untersucht werden konnte (Textfig. 3) und als übereinstimmend mit den Angaben von SHEVYREV (1961, Textfig. 11) befunden wurde. Danach besitzt *Leiophyllites* eine quadrilobate Primärsutur (Textfig. 3a), wie dies für die triadischen Mesoammonoideen als kennzeichnend gilt (SCHINDEWOLF 1969, Textfig. 1; WIEDMANN 1969, Textfig. 20). Bei einer Wh von 0.5 mm schaltet sich im Sattel LU_1 der neue Lobus U_2 ein (Textfig. 3b), der rasch die Tiefe des U_1 erreicht (Textfig. 3c). Bei einer Wh von 1 mm (Textfig. 3d) wird dann am Lobenhals von U_1 ein weiteres Element angelegt, das ebenfalls die Grösse des sich regressiv entwickelnden U_1 erreicht und von diesem nahezu symmetrisch durch die Naht getrennt bleibt (Textfig. 3e, f).

Damit liegt hier eine Lobenentwicklung vor, wie sie – von der sekundären Zerschlitzung abgesehen – für die Lytoceraten typisch ist (SCHINDEWOLF 1961, WIEDMANN 1968). Es entsteht auch hier das gleiche terminologische Problem, ob das zuletzt angelegte Element als echter neuer Lobus (U_3) oder als ventraler Spaltast des U_1 (U_{1_v}) zu bewerten ist (vgl. S. 928). Da *Leiophyllites* ohne Zweifel Ausgangsform der Monophylliten mit weiterer Lobenvermehrung ist (Textfig. 4), da er – sei es nun direkt oder auf dem Umweg über primitive Monophylliten – auch den Discophylliten mit Suturallobenbildung im U_1 als Ausgangspotential gedient hat (Textfig. 6) und da hier die Vermutung ausgesprochen wird, dass *Leiophyllites* infolge der identischen suturalen Entwicklung gleichzeitig auch als Basis der Lytoceraten-Entwicklung anzusehen ist

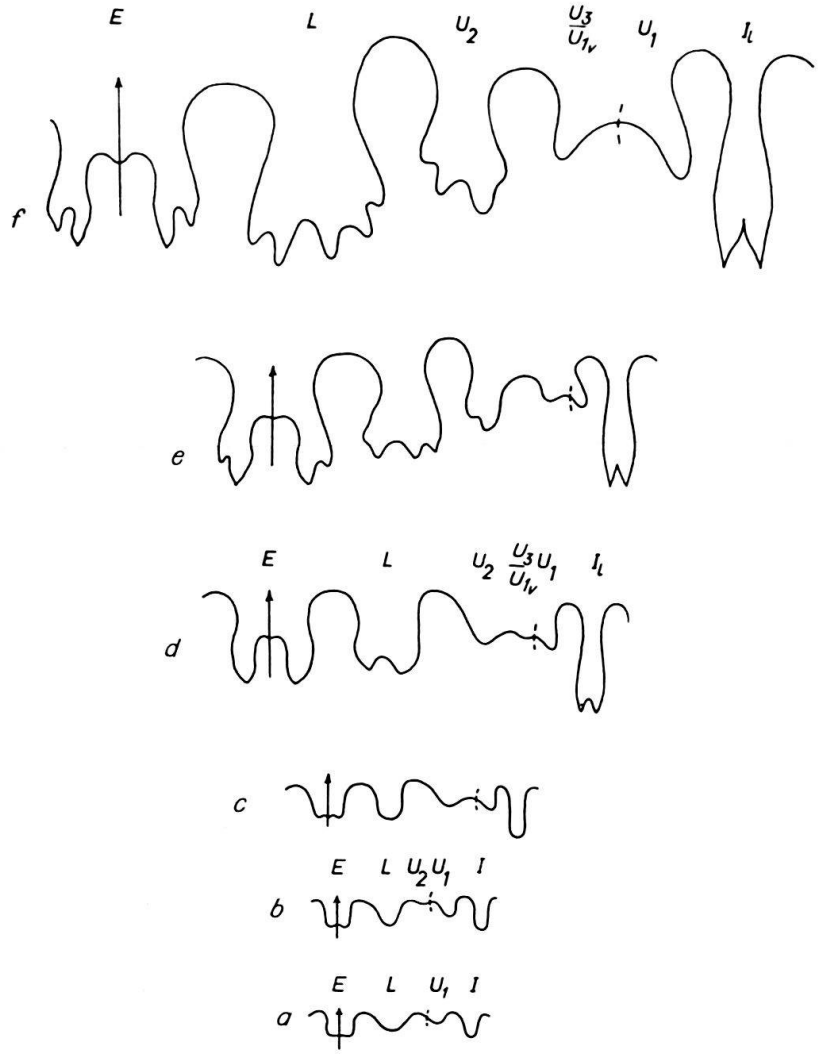

Fig. 3. Lobenentwicklung von *Leiophyllites suessi* (Mojsisovics). Explr. GBAW[3]) 1698 a, Anis, Schreyer-Alpe (Österr.). a: frühe Sutur, b: bei Wh 0,5 mm, c: bei Wh 0,8 mm, d: bei Wh 1 mm, e: bei Wh 2 mm, f: bei Wh 4 mm [teilw. rekonstr.].

(Textfig. 18), ist hier das a. a. O. (1970 b, Textfig. 1–III) vorgeschlagene Doppelsymbol U_3/U_{1v} besonders am Platze. Potentiell ist dieser U_3/U_{1v} sowohl Ansatz zur echten Lobenvermehrung der Phylloceraten als auch zur Lobenspaltung des U_1 der Lytoceraten. Die Suturallobenbildung im U_1 der Discophylliten ist nichts anderes als ein Extremfall einer solchen Lobenspaltung.

Die hier aus der Lobenentwicklung postulierte Ableitung der Lytoceraten aus den Leiophylliten des Scyth und Anis wird unterstützt durch den extrem evoluten Gehäusebau dieser Formen, das Auftreten schwach konvexer Einschnürungen auf dem Steinkern und das Fehlen einer deutlichen Skulptierung (Taf. 1, Fig. 1, 2). Das stratigraphische Alter von *Leiophyllites* ist kein Hinderungsgrund für eine solche Ableitung, da im folgenden Kapitel weitere Fakten für eine Entstehung der Lytoceraten in der Trias vorgelegt werden können. Die Frage der Zurechnung von *Leiophyllites* zu den Lytoceraten oder Phylloceraten entscheidet sich von selbst, wenn wir die In-

[3]) Erläuterung der Abkürzungen S. 969 (Fußnote 6).

ternsutur als über die Lobenentwicklung «dominantes» Merkmal anerkennen (WIEDMANN 1966b, S. 48). Durch den Besitz eines lituiden *I* – ebenso wie durch seine monophyllen Sättel – bleibt *Leiophyllites* eng mit den Phylloceraten verbunden.

Nicht folgen kann ich daher der Auffassung POPOVS (in LUPPOV & DRUSHTCHIC 1958, S. 32), die Gattungen *Leiophyllites*, *Eophyllites* und *Palaeophyllites* als «Palaeophyllitidae» aus den Phylloceraten auszuschliessen und den Ceratitina (Meekocerataceae) anzugliedern. Richtiger scheint mir statt dessen, die Ceratitina-Gruppen mit phylloceratider Lobenentwicklung und lituidem *I* den zu erweiternden Phylloceraten anzuschliessen, wie dies jüngst SCHINDEWOLF (1968, S. 863) und WIEDMANN (1970a, S. 11) vorgeschlagen haben.

Monophyllites sphaerophyllus, als typische Art dieser Gattung, schliesst sich mit einer Lobenformel $E\,L\,U_2\,U_3\,U_4 : U_1\,I_l$ unmittelbar an *Leiophyllites* an (Textfig. 4a). Obwohl die Lobenentwicklung der Formen um *M. sphaerophyllus* bisher nicht bekannt ist, geht aus der Lage des neuen Lobus U_4 ausserhalb der Naht klar hervor, dass es sich hier nicht um einen dorsalen Spaltast des U_3 und damit den Beginn einer Suturallobenbildung in diesem Element handeln kann (SCHINDEWOLF 1961, Textfig. 41). Suturallobenbildung erfolgt nach der Definition WEDEKINDS und SCHINDEWOLFS stets symmetrisch zur Naht. Dieser Eindruck einer echten Lobenvermehrung im Bereich der umbilikalen Sutur der Monophylliten wird verstärkt durch die nur fragmentarisch bekannte Lobenentwicklung eines neuen Eopsiloceraten (Textfig. 5), dessen Kenntnis ich der Liebenswürdigkeit von Kollegen KRYSTYN, Wien, verdanke. Die hier (Textfig. 5b) beobachtete Entwicklung eines neuen Lobenelements im Sattel U_5U_4 ist nicht mit den bekannten Schemata der Suturallobenbildung (SCHINDEWOLF 1961, Textfig. 30, 31, 33) in Einklang zu bringen und muss als Bildung eines echten Lobus U_6 gedeutet werden. Die resultierende Lobenformel von *Wopfingites* n. gen. (Typusart: *W. krystyni* n. sp.) aus dem nordalpinen Nor. $E\,L\,U_2\,U_3\,U_5\,U_6 : U_4\,U_1\,I_l$ (Textfig. 4e, 5c), scheint in gleicher Weise auch für *Eopsiloceras* s. str. gültig zu sein, von dem hier (Textfig. 4c, d) ebenfalls erstmals die Gesamtsutur vorgelegt werden kann.

Dass sich die anscheinend inkongruenten Lobenbildungsmodi von *M. sphaerophyllus* auf der einen und den Eopsiloceraten auf der anderen Seite nicht unvermittelt gegenüberstehen, lässt die auf Textfig. 4b wiedergegebene Externsutur von «*Monophyllites*» *simonyi* erkennen, der zwar in seinem äusseren Habitus (Taf. 3, Fig. 1) als echter Monophyllit erscheint, in der umbilikalen Lobenvermehrung – nicht im suturalen Zerschlitzungsgrad – jedoch den Eopsiloceraten gleicht.

Parallel zu dem damit für die Monophylliten charakteristischen und aus Textfig. 4 ablesbaren Trend zur Lobenvermehrung erfolgt ein zweiter ebenso kontinuierlicher zweiter Trend der suturalen Zerschlitzung. Während bei *Leiophyllites* (Textfig. 3f) nur die Lobenböden eine erste Zerschlitzung erfahren haben und Lobenhälse und Sättel ganzrandig bleiben, hat bei *Monophyllites* s. str. die Zerschlitzung zusätzlich bereits den der Naht abgewandten Lobenhals erfasst (Textfig. 4a), bei *Simonyceras* n. gen. (Typusart: *Amm. simonyi* HAUER) bereits beide Lobenhälse und einen Teil der umbilikalen Sättel (Textfig. 4b) und bei den Eopsiloceraten schliesslich zusätzlich auch noch die lateralen Sättel und vor allem den Sattel *EL* (Textfig. 4c–e). Parallel hierzu – und vielleicht in kausalem Zusammenhang mit der Lobenvermehrung – erfolgt von *Leiophyllites* über die Monophylliten bis hin zu den Eopsiloceraten eine kontinuierliche Zunahme der Involution. Lediglich in der unterschiedlichen Skulptierung besteht ein deutlicher Unterschied zwischen Leiophylliten, Monophylliten und Eopsilo-

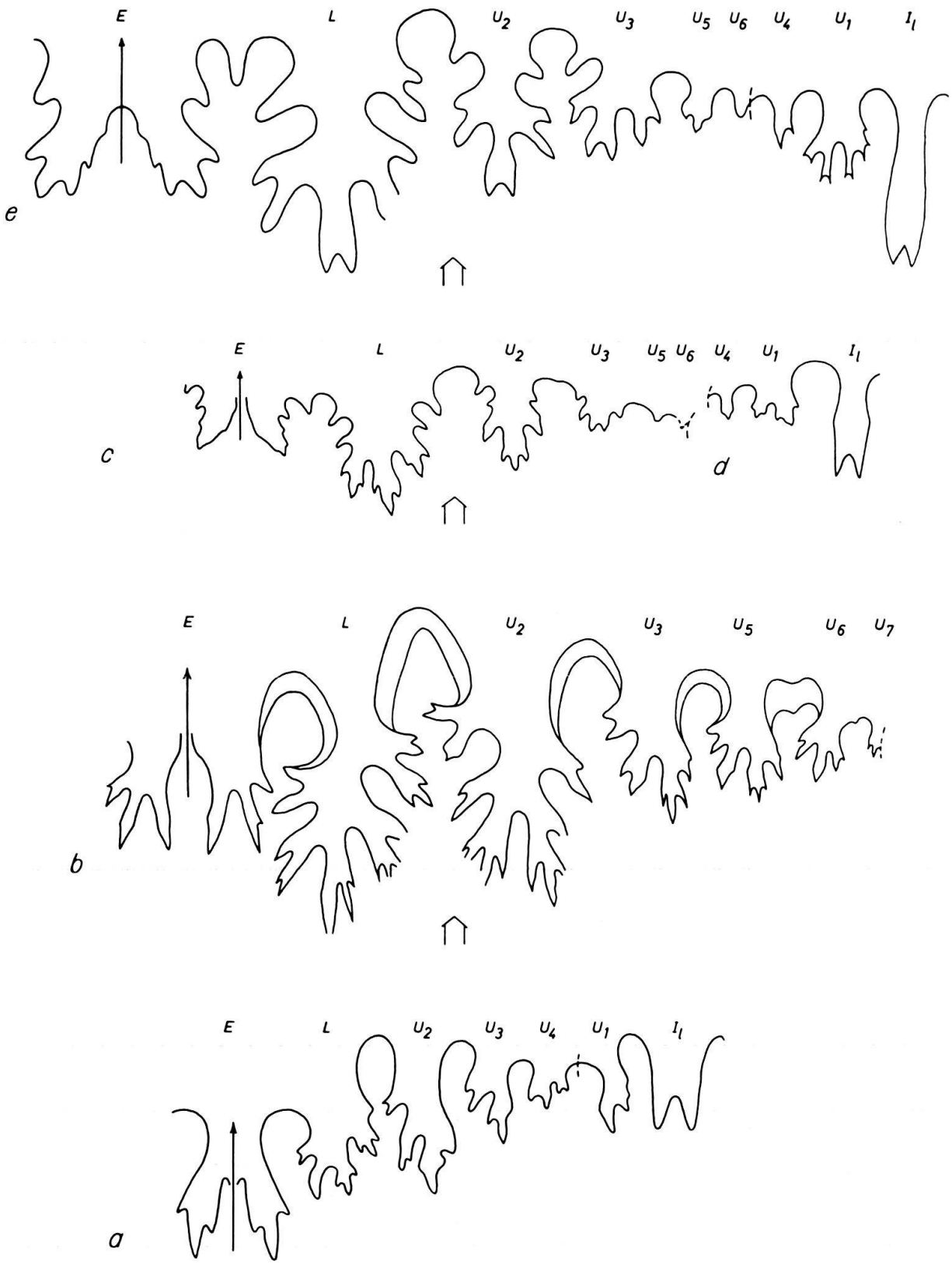

Fig. 4. Die Stammlinie triadischer Phylloceraten. a: Gesamtsutur von *Monophyllites sphaerophyllus* (HAUER) [n. SALFELD 1920, Textfig. 3], Anis. b: Externsutur von *Simonyceras simonyi* (HAUER), GBAW 1697, Unteres Karn, Feuerkogel (Aussee, Österr.). Bei Wh 34 mm. c, d: Kombin. Gesamtsutur von *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL), MAFIB T 1365 b, Nor, Somhegy-Drnava (ČSSR). c: Externsutur bei Wh 10 mm. d: Internsutur bei Wh 3 mm. e: Gesamtsutur von *Wopfingites krystyni* n. gen. n. sp., Paratypoid PIW 2032 b, Oberes Nor, Mühltal bei Wopfing (Niederösterr.). Bei Wh 14 mm.

ceraten (vgl. Taf. 1, Fig. 1, 2; Taf. 3, Fig. 1 und Taf. 4, Fig. 1–4). Hinzuzufügen ist, dass die Gattung *Mojsvarites* mit einer Suturallobenbildung im U_1 (Textfig. 6a) weder zwischen *Monophyllites* und *Eopsiloceras* vermittelt, wie bisher angenommen wurde (MOJSISOVICS 1902, S. 316; SPATH 1934, S. 310; ARKELL 1957, S. L186), noch überhaupt der Monophylliten-Reihe angehört. Zu betonen ist ferner, dass auch die Eopsiloceraten noch einen ganzrandigen, lituiden *I* besitzen (Textfig. 4d, e), der nicht die geringsten Anzeichen einer beginnenden Zerschlitzung erkennen lässt.

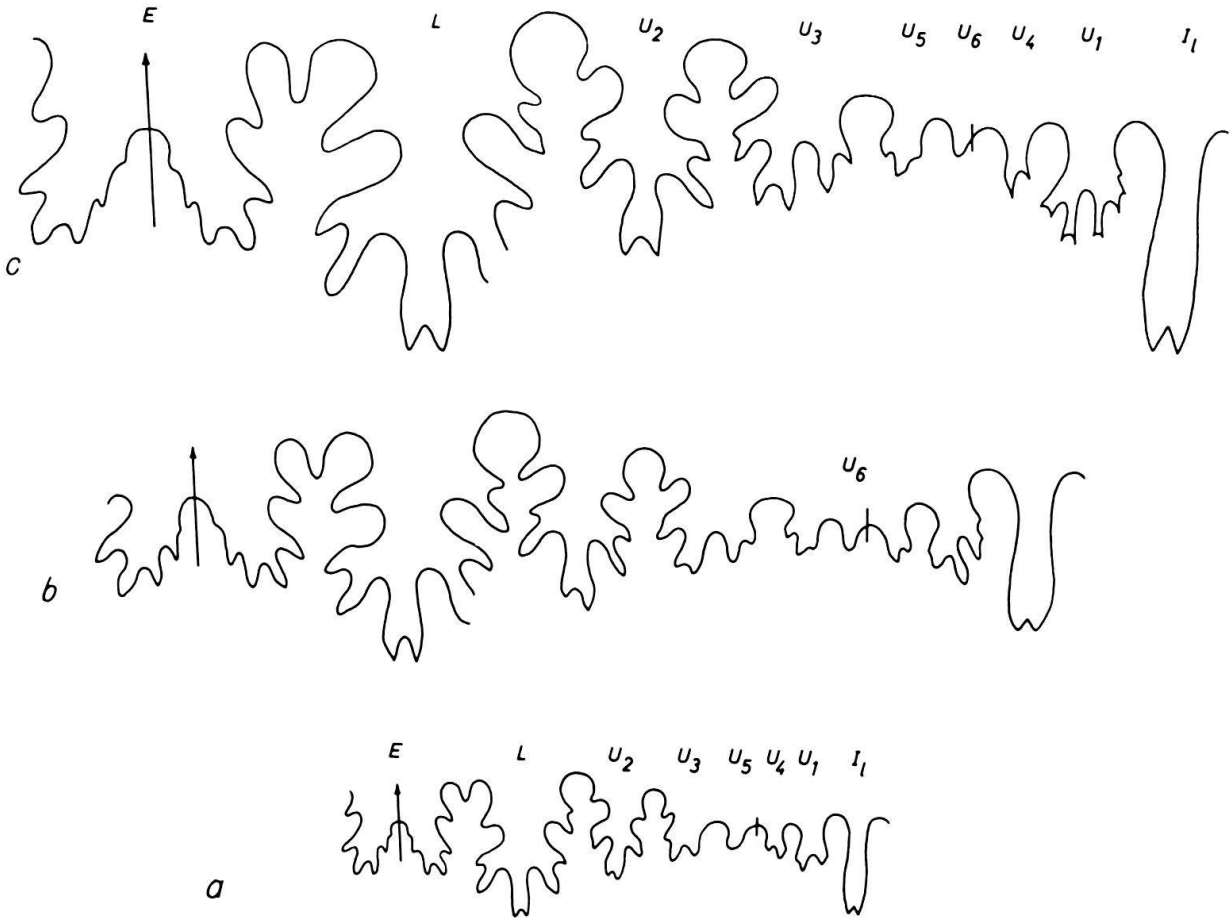

Fig. 5. Unvollständige Lobenentwicklung von *Wopfingites krystyni* n. gen. n. sp., Paratypoid PIW 2032b, Oberes Nor, Mühltal bei Wopfing (Niederösterr.). a: bei Wh 6,5 mm, b: bei Wh 12 mm, c: bei Wh 14 mm.

Mit diesen Daten ausgerüstet kann nun die interessierende Frage nach der stammesgeschichtlichen Bedeutung der Monophylliten und insbesondere der ins Rhät hineinreichenden Eopsiloceraten recht eindeutig beantwortet werden. Lobenvermehrung, Zunahme der Involution, bikonkave Skulptur und lituider *I* sprechen gegen die immer wieder (vgl. S. 931) vermutete Verbindung zwischen *Eopsiloceras* und den Psiloceraten der Lias-Basis. Dagegen weisen alle diese Trends, einschliesslich der fortschreitenden Zerschlitzung von Loben und Sätteln, in Richtung auf die eigentlichen Phylloceratidae des Lias. Schon SCHINDEWOLF hat (1961, S. 88), freilich aus ganz anderen Gründen – nämlich dem Zerschlitzungsgrad der Sättel –, an eine solche

Beziehung gedacht und sich damit in Gegensatz zur herrschenden Auffassung gestellt, auch die Phylloceratidae auf die Discophylliten zurückzuführen (SPATH 1927, KOVACS 1942, ARKELL 1957). Leider fehlen derzeit noch umfassende Untersuchungen an Lias-Phylloceraten, die eine Entscheidung darüber zulassen, ob auch diese Formen noch die Lobenformel der Eopsiloceraten oder schon die Suturallobenbildung (im U_3 oder U_4) aufweisen, wie sie für die jüngeren, echten Phylloceraten kennzeichnend ist (SCHINDEWOLF 1961, Textfig. 27–36, 39; WIEDMANN 1968, Textfig. 2). Im adulten Erscheinungsbild sind sich beide Modi ausserordentlich ähnlich (Textfig. 2a, 4e), und es bleibt zu klären, ob und wie beide Modi im Grenzbereich Trias/Jura ineinander übergehen konnten und wann sich vor allem auch der Übergang von der triadischen quadrilobaten Primärsutur zur quinquelobaten Primärsutur der Neoammonoideen im Bereich der sehr kontinuierlichen Evolution der Phylloceraten vollzogen hat. Dies sind jedoch nur Detailfragen, verglichen mit dem klar zu belegenden Resultat, dass 1. an eine Beziehung zwischen Eopsiloceraten und Psiloceraten nicht gedacht werden kann und dass 2. die Entwicklungsreihe *Leiophyllites–Monophyllites–Eopsiloceras* mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit ihre Fortsetzung in den Phylloceratidae des Jura und der Kreide gefunden hat und damit als erste der hier zu behandelnden Formengruppen die Rhät/Lias-Grenze überschritten hat (Textfig. 18: 1–4).

B. Die Nebenlinie *Mojsvarites–Discophyllites–Rhacophyllites* (Textfig. 18: 5, 7)

Mit der Basis der Oberen Trias hat sich von den Monophylliten eine zweite Entwicklungslinie abgespalten, die in ihrem Umfang etwa den bisherigen Discophyllitidae (SPATH 1927) entspricht. Sie nimmt ihren Ausgang in *Mojsvarites* (Textfig. 6a), der noch die monophyllen Sättel von *Monophyllites* konserviert, aber im Zerschlitzungsgrad der Loben, der beide Lobenhälse erfasst hat, bereits fortgeschritten wirkt. Vor allem aber unterscheidet sich *Mojsvarites* grundsätzlich von den Monophylliten durch die Ausbildung eines suspensiven elementreichen Lobus auf der Naht. Wie die fragmentarisch bekannte Lobenentwicklung (Textfig. 7) erkennen lässt, handelt es sich um einen symmetrisch zur Naht aufspaltenden U_1 (Textfig. 7b), der schliesslich zu einem hängenden (suspensiven) Suturallobus erweitert wird (Textfig. 7c). Damit ist die zweite Entwicklungsrichtung, die potentiell in der Leiophylliten-Sutur enthalten war (S. 931), realisiert worden. Dies und die evolute Gehäuseform der Mojsvariten (z. B. Taf. 1, Fig. 3, 4) lassen an eine direkte Ableitung von *Leiophyllites* denken, obwohl eine Kenntnislücke zwischen beiden Gattungen im Ladin bestehen bleibt. Aus diesem Grunde lässt sich die Möglichkeit der Ableitung von frühen Vertretern der Gattung *Monophyllites* nicht ganz ausschliessen.

Wichtiger ist in diesem Zusammenhang, dass die resultierende Lobenformel von *Mojsvarites*, $E\,L\,U_2\,U_1 = SI_l$, mit der der typischen Discophylliten aus der Umgebung des *D. patens* (Textfig. 6b, Textfig. 22) vollkommen übereinstimmt. Der einzige qualitative Unterschied zwischen beiden Gattungen besteht darin, dass bei *Discophyllites* nicht nur die Lobenhälse, sondern auch die Sättel von der Zerschlitzung erfasst sind und eine diphylle Konfiguration aufweisen. Diese Entwicklung vollzieht sich damit bei den Discophylliten etwas rascher als bei den Monophylliten, d. h. bereits im Karn statt im Nor.

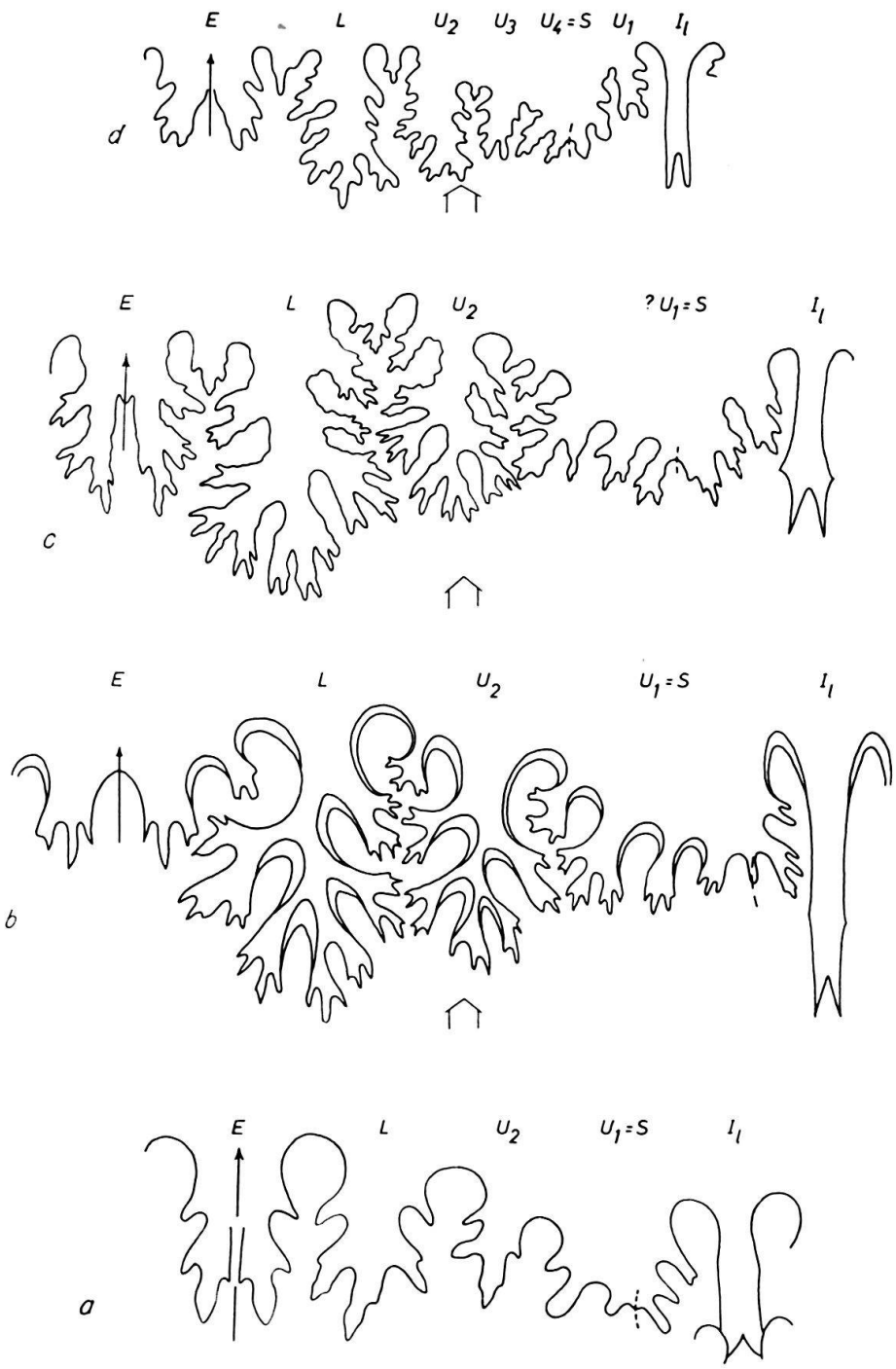

Fig. 6. Die Nebenlinie der Discophylliten. a: Gesamtsutur von *Mojsvarites* sp., GPIT Ce 1373/1, Rhät, Grünbachgraben (Österr.). Bei Wh 1,5 mm. b: Kombin. Gesamtsutur von *Discophyllites ebneri* (MOJSISOVICS) [n. SPATH 1934, Textfig. 108], Karn, Timor. c: Gesamtsutur von *Rhacophyllites neojurensis* [QU.] (HAUER)?, GPIT Ce 3/19/8c, d [Loben-Explr. QUENSTEDTS 1848, Taf. 19, Fig. 8c, d], Nor, Hallstatt (Österr.). Bei Wh 18 mm. d: Gesamtsutur von *Harpophylloceras eximium* (HAUER) [n. SALFELD 1924, Taf. 1], Pliensbachien.

Obwohl bisher aus sicherem Rhät unbekannt, sind gerade die Discophylliten infolge ihrer progressiven Suturentwicklung immer wieder als Ausgangsformen der Psiloceraten (POMPECKJ 1895, S. 40; BLIND 1963, S. 70) oder der Juraphylliten (VADASZ

1908, SPATH 1927, LEPORI 1942, ARKELL 1950, 1957) gedeutet worden. Aber auch für sie kommt ein Zusammenhang mit den Psiloceraten nicht in Frage; Lobenentwicklung und bis ins Rhät hinein – aus dem diese Formenreihe nun auch nachgewiesen werden kann (Textfig. 6a) – persistierender lituider I sprechen deutlich gegen eine solche Verknüpfung. Auch die Lobenformel der Juraphyllitiden, $E\,L\,U_2\;U_3\;U_4 = SU_1\;I_l$ (Textfig. 6d) oder $E\,L\,U_2\;U_3 = SU_1\;I$ (SCHINDEWOLF 1961, Textfig. 37, 38), scheint mit der der Discophylliten durch ihren grösseren Elementreichtum nicht zur Deckung zu bringen zu sein. Allerdings fällt ein analoges Herabhängen des Suturallobus – zumindest bei der hier wiedergegebenen Sutur von *Harpophylloceras eximium* auf, das den Verhältnissen bei *Mojsvarites* und *Discophyllites* recht gut entspricht. Die bestehende Lücke kann nun durch die Gesamtsutur von *Rhacophyllites neojurensis* (Textfig. 6c) nahtlos ausgefüllt werden. Bei der Typusart der Rhacophylliten aus dem Nor ist nicht nur die Zerschlitzung der Sättel noch weiter fortgeschritten – die Sättel LU_2 und U_2U_1 sind deutlich triphyll –, sondern auch der suspensive Suturallobus ist weiter angewachsen, so dass allein aus der Adultsutur sehr schwer zu beurteilen ist, ob es sich hier noch um ein Äquivalent des U_1 handelt oder statt dessen bereits um einen $U_4 = S$, mit dem die Elemente U_1 und U_3 – entsprechend *Harpophylloceras* – seitlich verschmolzen sind. Diese Frage kann letztlich natürlich nur mit Hilfe der Lobenentwicklung entschieden werden, ebenso wie die weitere Frage, ob nicht vielleicht auch bei *Harpophylloceras* nur ein stark erweiterter und vergrösserter $U_1 = S$ vorliegt. Nach den adulten Lobenbildern ist jedoch auch die Möglichkeit einer Evolution von der Lobenformel $E\,L\,U_2\;U_1 = SI_l$ zur Formel $E\,L\,U_2\;U_3\;U_4 = SU_1\;I_l$ nicht auszuschliessen, die sich in der Discophylliten-Juraphylliten-Reihe kontinuierlich vollzogen hätte. Sollte sich diese Annahme bestätigen, so müsste dies weitere kritische Untersuchungen der Lobenbildungsmodi im Nahtbereich nach sich ziehen.

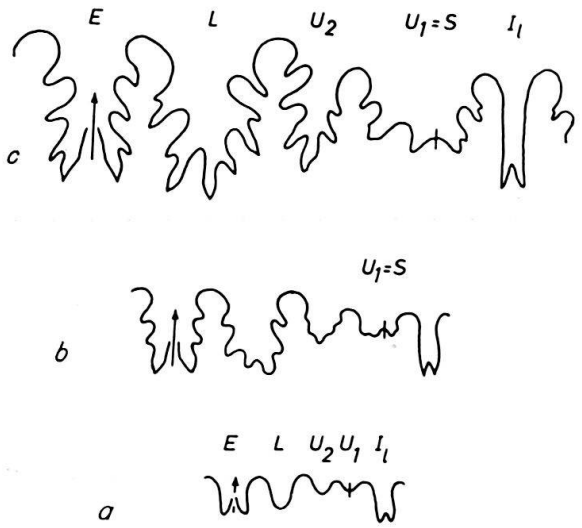

Fig. 7. Lobenentwicklung von *Mojsvarites agenor* (MÜNSTER). BSM 1964 XVII 44a, Karn, Feuerkogel (Aussee, Österr.). a: bei Wh 0,5 mm, b: bei Wh 1 mm, c: bei Wh 2,8 mm.

Festzuhalten bleibt, dass 1. auch die Discophylliten nicht als Ausgangsformen der Psiloceraten betrachtet werden können, wohl aber 2. als direkte Vorläufer der ebenfalls di- und triphyllen Juraphylliten des Lias, die auf Grund des apriorischen Faunenschnitts an der Rhät/Lias-Grenze von SPATH (1927) und ARKELL (1950, 1957) künstlich abgetrennt wurden. Da die bislang im Rhät klaffende Kenntnislücke ausgefüllt werden kann, steht der bereits a. a. O. (1964, S. 158) vorgeschlagenen Einbeziehung der «Juraphyllitidae» in die Discophyllitidae nichts mehr im Wege.

Diese Discophylliten bilden damit die zweite Formenreihe, die die kritische Trias/Jura-Grenze zu überschreiten vermochte (Textfig. 18: 5–7). Zur Unterscheidung von der zuvor behandelten Monophylliten-Reihe dient nicht nur der unterschiedliche Lobenbildungsmodus, sondern auch die konstant evolutere Gehäusespirale, die zumindest im Lias kräftigere Skulptierung und schliesslich – vor dem Erlöschen der Reihe im Oberen Lias – eine beginnende Zerschlitzung des lituiden *I* (SALFELD 1920, Taf. 1, Fig. 3b; SCHINDEWOLF 1961, Textfig. 37g, 38g). Die Discophylliten müssen daher als besonders progressive Phylloceraten-Gruppe gewertet werden, die die Entwicklung zu den Ammonitina (und Lytoceratina) zwar einleitete, aber nicht erfolgreich abschliessen konnte (WIEDMANN 1966a, S. 65). Nicht unberechtigt scheint daher die Vermutung, dass sich die endgültige Realisierung dieses schon innerhalb der Phylloceraten angedeuteten Trends «in der Nähe» der Discophylliten vollzogen haben dürfte. Irrig wäre es jedoch, die Discophylliten etwa an der Basis der Lytoceraten anzuordnen, wie dies É. BASSE (1952, Textfig. 57) – irritiert durch die fälschliche Zuordnung von *Trachyphyllites* durch SPATH (1934) – vorgeschlagen hat, oder etwa *Tragophylloceras* den Ammonitina zuzurechnen (SPATH 1914, 1927). In der Oberen Trias und im Unteren Lias besitzen die Disco/Juraphylliten alle Kennzeichen echter Phylloceraten.

2. Die Frühevolution der Lytoceraten

A. Die Stammlinie *Trachyphyllites–Lytoceras* (Textfig. 18: 9–12) und das Problem des Lytoceraten-Ursprungs

Die bereits mehrfach erwähnte Gattung *Trachyphyllites* ist für das Verständnis der Lytoceraten-Genese von besonderer Wichtigkeit. Als monotypische Form von ARTHABER (1927, S. 141) aus dem Nor von Timor beschrieben, wurde sie zunächst als Untergattung von *Monophyllites* interpretiert, wobei schon ARTHABER (op. cit., S. 138) auf deutliche Beziehungen zu den Leiophylliten abhob (vgl. S. 931). Diese Zuordnung wird durch den äusseren Gehäusehabitus und die Elementarmut der Sutur unterstrichen, lässt sich jedoch schwer mit dem hohen Zerschlitzungsgrad von Loben und Sätteln vereinbaren (ARTHABER, op. cit., Taf. 17, Fig. 3). SPATH (1934, S. 326) und ARKELL (1957, S. L187) haben demzufolge *Trachyphyllites* zu den Discophyllitidae überführt, wo er aber durch seinen äusseren Habitus ebenso wie durch die noch immer stärker zerschlitzte Sutur in noch stärkerem Masse als Fremdkörper wirkt. É. BASSE (1952, S. 598) war wohl die erste, die auf diesen Fremdkörper innerhalb der Phylloceraten hinwies und an engere Beziehungen zu den Lytoceraten dachte. Der von ihr gezogene Schluss, die gesamten Discophyllitidae den Lytoceraten anzunähern, erscheint – wie zuvor erwähnt – jedoch unzulässig. SCHINDEWOLF (1961, S. 88) hat dieses Problem wieder aufgegriffen und den Verdacht geäussert, in *Trachyphyllites* einen

bereits abgeleiteten(!) Vertreter der Lytoceraten vor sich zu haben. Was ihn zu dieser überraschenden Annahme bewog, war die nach der Originalabb. ARTHABERS nur aus 4 Elementen bestehende Sutur dieser Gattung, wie sie uns sonst – zumindest im Jura und in der Kreide – nur von den als abgeleitet geltenden Heteromorphen bekannt ist. Ich habe erstmals 1964 (S. 158) Zweifel an dieser Interpretation geäussert und schliesslich – nach einer Revision des Typmaterials – *Trachyphyllites* als Repräsentant einer eigenen Fam. Trachyphyllitidae und als Ausgangsform der Lytoceraten bewertet (1966a, S. 65 f., 1968, S. 46). HOUŠA (1965) und TEICHERT (1967) haben in der Zwischenzeit analoge Auffassungen vertreten.

Es ist aufschlussreich für die leider viel zu unkritische paläontologische Dokumentation, dass die von ARTHABER gegebene Sutur nicht nur in allen Ammonoideen-Handbüchern, sondern auch in Originalarbeiten reproduziert wurde (SPATH 1934, SCHINDEWOLF 1961, TEICHERT 1967), weitreichende phylogenetische Folgerungen gezogen wurden, die Richtigkeit der Zeichnung jedoch niemals überprüft wurde.

Das Original von *T. costatus*, für dessen Studium ich der Liebenswürdigkeit von Kollegen BEMELMANS (Delft) sehr verpflichtet bin, lässt nun folgendes erkennen: Das evolute, lytokone Gehäuse (Taf. 5, Fig. 6) weist pro Umgang 5 bis 6 auf den Flanken konvexe, auf dem Venter radiale ehemalige Mündungsränder auf, die auf der Schale als Wulstrippen, auf dem Steinkern als Einschnürungen markiert sind. Dazwischen ist die Schale glatt bzw. von einer feinen fimbriaten Schalenstreifung bedeckt. Der Steinkern lässt zwischen den Einschnürungen eine obtuse unregelmässige Skulptierung erkennen, die Einschnürungen selbst spalten oral eine weitere seichte und gleichfalls konvexe Einschnürung ab, der eine schwache Wulstrippe mit dem Ansatz zu einer umbilikalen und marginalen Knotenbildung vorangeht. Die Lobenlinie (Textfig. 8a) ist ammonitid oder lytoceratid zerschlitzt. Sie besteht – wie auch aus der Septalfläche ablesbar ist (Taf. 5, Fig. 6b; Textfig. 8b) – aus 5 Elementen, einem auch im Alter relativ tiefen E, einem subbifiden L, einem trifiden U_2, einem zierlichen, aber gleichwohl deutlichen und durch die Naht gespaltenen U_1 und einem mit deutlichen Seitenzacken versehenen I, der Anzeichen einer Septallobenbildung nicht erkennen lässt. Es ist damit keine Frage mehr, dass *Trachyphyllites* nach der Konfiguration seiner Sutur und nach der Lobenformel $E\,L\,U_2\,U_{1_v} : U_{1_d}\,I$ ein echter Lytocerat ist.

Textfig. 8 soll verdeutlichen, dass diese Übereinstimmung fast bis ins Detail der suturalen Zerschlitzung geht, wenn zum Vergleich die mit dem Sinemurien(?)/Pliensbachien einsetzenden Lytoceratidae s. str. herangezogen werden (Textfig. 8c). Der einzige erkennbare suturale Unterschied besteht in der bei diesen jüngeren Formen bereits im Ansatz erkennbaren Septallobenbildung (I_s). Diese und der noch unausgefüllte zeitliche Hiatus vom Rhät bis ins Sinemurien dürften die vorgeschlagene Sonderstellung der Trachyphyllitidae neben den Lytoceratidae rechtfertigen. Damit sind diese Lytoceratidae die dritte Entwicklungsreihe, die die für die Entwicklung der Ammonoideen vermeintlich kritischste Grenze zwischen Rhät und Lias überschritten hat.

Der starke Schematismus der auf SPATH (1927) zurückgehenden Grossgliederung der Lytoceraten wird auch an dieser Stelle deutlich (vgl. WIEDMANN 1962a, S. 146 ff.; 1962b, S. 14 ff.). So wurde z. B. *Derolytoceras* von SPATH (1927, S. 63) als Typ einer selbständigen Familie «developing capricorn ornament» (ARKELL 1957, S. L194) gewählt, obwohl schon QUENSTEDT (1885, Taf. 39) die starke Skulpturvariabilität der

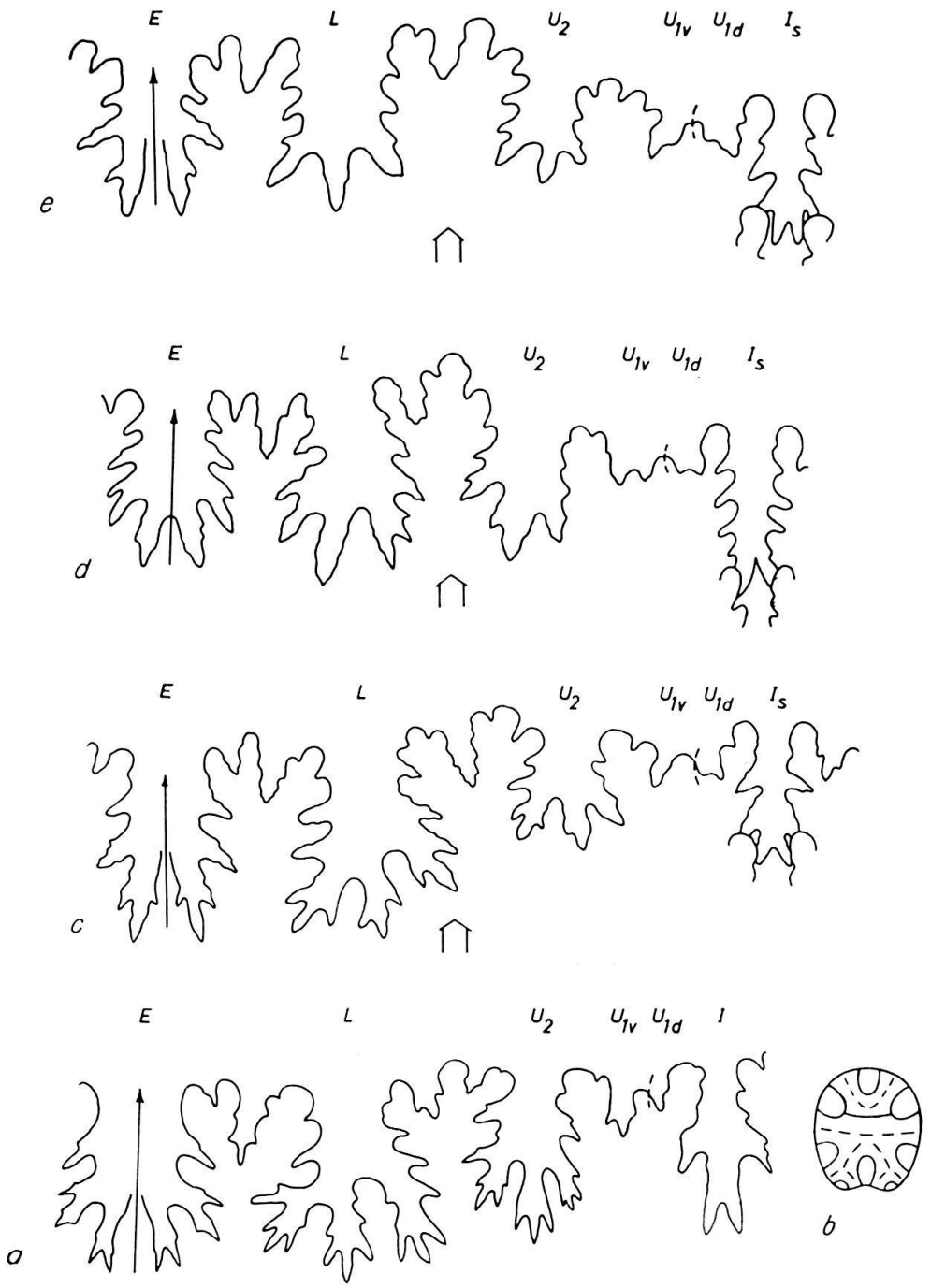

Fig. 8. Die Stammlinie der Lytoceraten. Gesamtsuturen. a: *Trachyphyllites costatus* ARTHABER, Holotyp MGMD KA 13559, Nor, Bihati (Timor). Bei Wh 10 mm. b: Septum dess. c: *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY), GPIT Ce 1373/7, Pliensbachien, Württemberg. Bei Wh 4,5 mm. d: *Holcolytoceras nodostrictum* (QUENSTEDT), GPIT, Ce P/10/6, Unt. Pliensbachien, Hinterweiler (Württemberg). Bei Wh 4,2 mm. e: *Derolytoceras tortum* (QUENSTEDT), Lectotyp GPIT Ce 5/39/12, Ob. Pliensbachien, Heiningen (Württemberg). Bei Wh 4 mm.

Pliensbach-Lytoceraten belegte und die Typusart, *D. tortum*, als Unterart der typischen *Lytoceras*-Art (*L.* «*lineatum*» = *L. fimbriatum* [J. SOWERBY]) interpretierte.

Um diese Variabilität der Skulptur erneut bewusst zu machen, werden diese Pliensbach-Lytoceraten der Tübinger Sammlung hier (Taf. 6, Fig. 1–7; Taf. 9, Fig. 4, 5) nochmals wiedergegeben. Es wird dabei deutlich, dass der derolytoceratide Berippungstyp auch bei den typischen Lytoceraten in verschiedenen Altersstadien auftritt. Bei *D. tortum* entwickelt er sich aus einer fimbriaten Ausgangsskulptur (Taf. 6, Fig. 5; Taf. 9, Fig. 4); bei *L. salebrosum* (Taf. 9, Fig. 5) und bei *L. fimbriatum* (Taf. 6, Fig. 1, 2) liegen die Verhältnisse umgekehrt, wobei bei der erstgenannten Art die derolytoceratide Skulptur noch den gesamten Phragmokon erfasst, während sie bei letzterer auf den Initialteil des Phragmokons beschränkt bleibt, der im Alter – im Gegensatz zu *D. tortum* – kräftige Einschnürungen trägt (Taf. 6, Fig. 6, 7). Aber selbst noch zwischen der derolytoceratiden und fimbriaten Altersskulptur sind wiederum Übergänge möglich (Taf. 6, Fig. 3, 4). Ebenso wie die «Derolytoceratidae» schliessen sich auch die «Alocolytoceratinae» (SPATH 1927) unmittelbar an *L. fimbriatum* an und werden damit überflüssig. Sie haben neben diesem Schicksal auch die Diagnose mit den «Derolytoceratidae» gemeinsam als «those stocks that *may* have a costate stage» (SPATH op. cit., S. 64). Ähnliche Einwände richten sich gegen die künstliche Sammelgruppe der «Nannolytoceratidae» (SPATH 1927, ARKELL 1957) und die bereits früher eingezogenen «Protetragonitidae» (SPATH 1927, ARKELL 1957).

Nach seiner Sutur (Textfig. 8d) schliesst sich auch *Holcolytoceras* dieser Stammlinie an, obwohl diese von SPATH (1924) für *Amm. nodostrictus* QU. vorgeschlagene Gattung auf Grund ihrer marginalen Beknotung zu den Ectocentritidae gestellt wurde (SPATH 1927, S. 63; ARKELL 1957, S. L194). Die bislang monotypische und nur aus dem Pliensbachien Schwabens und Oberösterreichs bekannte Gattung, die hier ausführlich zur Darstellung gebracht wird (Taf. 5, Fig. 1–5), nimmt mit ihren 5–6 konvexen Einschnürungen pro Umgang, ihren marginalen Knötchen, die durch ventrale Rippen verbunden sind und vor allem auch mit ihrer schwach helicoid-anisoceratoiden Aufrollung (Taf. 5, Fig. 1c, d, 3b, c) eine Sonderstellung innerhalb der Lytoceratidae ein. Interessanterweise ist die einzige mit *Holcolytoceras* vergleichbare Form der obertriadische *Trachyphyllites*, besonders, wenn man das hier zu beschreibende *H. raui* n. sp. (Taf. 5, Fig. 5) in die Betrachtung einbezieht. Es ist schwer vorstellbar, dass die sehr weitgehende Übereinstimmung auf reiner Konvergenz beruhen soll, auch wenn sich bei *Holcolytoceras* die Einschnürungen offenbar auch auf die Schale durchpausen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass sich auch *Audaxlytoceras* aus dem Oberen Pliensbachien Italiens (MENEGHINI 1881, FUCINI 1923) hier angliedert, das von SPATH (1927, S. 64) den tiefliassischen Analytoceratidae (SPATH 1927), von ARKELL (1957, S. L199) mit Vorbehalten den «Nannolytoceratidae» des Mittleren Doggers zugeordnet wurde.

Es kann damit keine Frage mehr sein, dass die echten Lytoceraten sich direkt aus triadischen Vorläufern und nicht aus den tiefliassischen Ectocentriten, Pleuroacanthiten und Analytoceraten (BASSE 1952, Textfig. 58) und noch weniger natürlich aus den Psiloceraten (POMPECKJ 1895, S. 40; SALFELD 1924, S. 7) entwickelt haben. Offengeblieben ist dagegen die Frage der Herkunft von *Trachyphyllites*. Die Berechtigung der schon von ARTHABER (1927, S. 138) vermuteten Beziehung zwischen dieser Form und *Leiophyllites* steht nach einem Vergleich des Gehäusehabitus (Taf. 1, Fig. 1, 2; Taf. 5, Fig. 6) und der Lobenformeln (Textfig. 3f, 8a) ausser Frage. Die stratigraphische Lücke zwischen beiden Gattungen, die den Zeitraum Ladin/Karn umfasst, steht in absoluter

Relation zum morphologischen Abstand, der sich vor allem in der Zerschlitzung der Sättel und des *I* dokumentiert. Ob und inwieweit diese Lücke schon jetzt geschlossen werden kann, wird nach der Diskussion des Psiloceraten-Ursprungs zu erörtern sein.

B. Die tiefliassischen Nebenlinien (Textfig. 18: 13–16)

Der – wenn auch indirekte – Nachweis der Lytoceraten-Stammreihe an der Lias-Basis ist auch in anderer Hinsicht von Bedeutung. Er weist den grosswüchsigen mediterranen Hettangien-Lytoceraten (*Pleuroacanthites*, *Analytoceras*, *Ectocentrites*), die seit SPATH (1927) drei selbständige Familien charakterisieren sollen, die ihnen zukommende Rolle zu, nicht Ausgangsformen, sondern kurzlebige Seitenzweige der Lytoceratidae s. str. darzustellen. Der recht beträchtliche morphologische Abstand zu *Lytoceras* wird nicht nur aus der kräftigeren Skulptierung dieser Formen (Textfig. 18: 13–14), sondern vor allem beim Vergleich der Suturen (Textfig. 9) deutlich. Gemeinsames Kennzeichen aller dieser Suturen ist einmal die vergleichsweise stärkere Zerschlitzung, eine grazilere Lobenform, die Ausbildung eines kräftigen U_1 und das weitgehende Fehlen eines Septallobus am auffallend schlanken *I*. Dies kann über deutliche Sutur-Unterschiede innerhalb dieser Formen, insbesondere in der Beschaffenheit des U_1, nicht hinwegtäuschen. Nach den jetzt vorliegenden und teilweise revidierten Gesamtsuturen dieser drei Gattungen und nahe verwandter Formen (*Lytotropites*, *Peltolytoceras*, *Eolytoceras* u. a.) lassen sich grundsätzlich zwei verschiedene Konfigurationen des U_1 unterscheiden.

a) Im Falle von *Pleuroacanthites* (Textfig. 9a) und *Ectocentrites* (Textfig. 9b) liegt ein mächtiger ungeteilter U_1 vor, bei ersterem auf, bei letzterem ausserhalb der Naht gelegen, die nur noch die dorsalen Seitenzacken dieses Lobus berührt. Damit tritt hier ein innerhalb der Lytoceratina wie der Ammonitina ungewöhnlicher Suturtyp auf, der sich – besonders im Falle von *Ectocentrites* – nur mit Mühe auf die lytoceratide Ausgangssutur beziehen lässt, so dass die Möglichkeit triadischer Vorläuferformen auch hier nicht ganz auszuschliessen ist. Immerhin sind Andeutungen von Septallobenbildung zu beobachten (SALFELD 1924, Taf. 11; hier Textfig. 9a).

Die übrigen von SPATH (1927) und ARKELL (1957) zu den Ectocentritidae gestellten Gattungen und ?Untergattungen verhalten sich hinsichtlich ihrer Suturen unterschiedlich. Dass *Holcolytoceras* diesem Formenkreis gewiss nicht angehört, wurde bereits erwähnt. Dasselbe gilt für *Eolytoceras* (Textfig. 9c), dessen Kenntnis hier durch das freundliche Entgegenkommen von Kollegen FREBOLD wesentlich ergänzt werden kann. Die Vermutung SCHINDEWOLFS (1968, S. 747), *Eolytoceras* sei «mit *Ectocentrites* nahe verwandt, wenn nicht gattungsgleich», kann damit nicht bestätigt werden. Auch *Peltolytoceras*, von dem ich dank des Entgegenkommens von Dr. PAVIA (Torino) über Originalmaterial verfüge, weicht trotz seines ectocentritiden Habitus (Taf. 7, Fig. 2) in seiner Sutur (Textfig. 9d) deutlich ab. Demgegenüber gehört *Lytotropites* trotz seines stark abweichenden Habitus (Taf. 7, Fig. 1) nach seiner Sutur (Textfig. 10a) in die Nachbarschaft von *Ectocentrites*. Dasselbe dürfte für *Fucinites* gelten, das auf seine Identität mit *Lytotropites* zu überprüfen wäre. Schliesslich dürfte nach Massgabe seiner Sutur (Textfig. 10c) auch «*Lytoceras*» *hierlatzicum* GEYER mit seinen extrem evo-

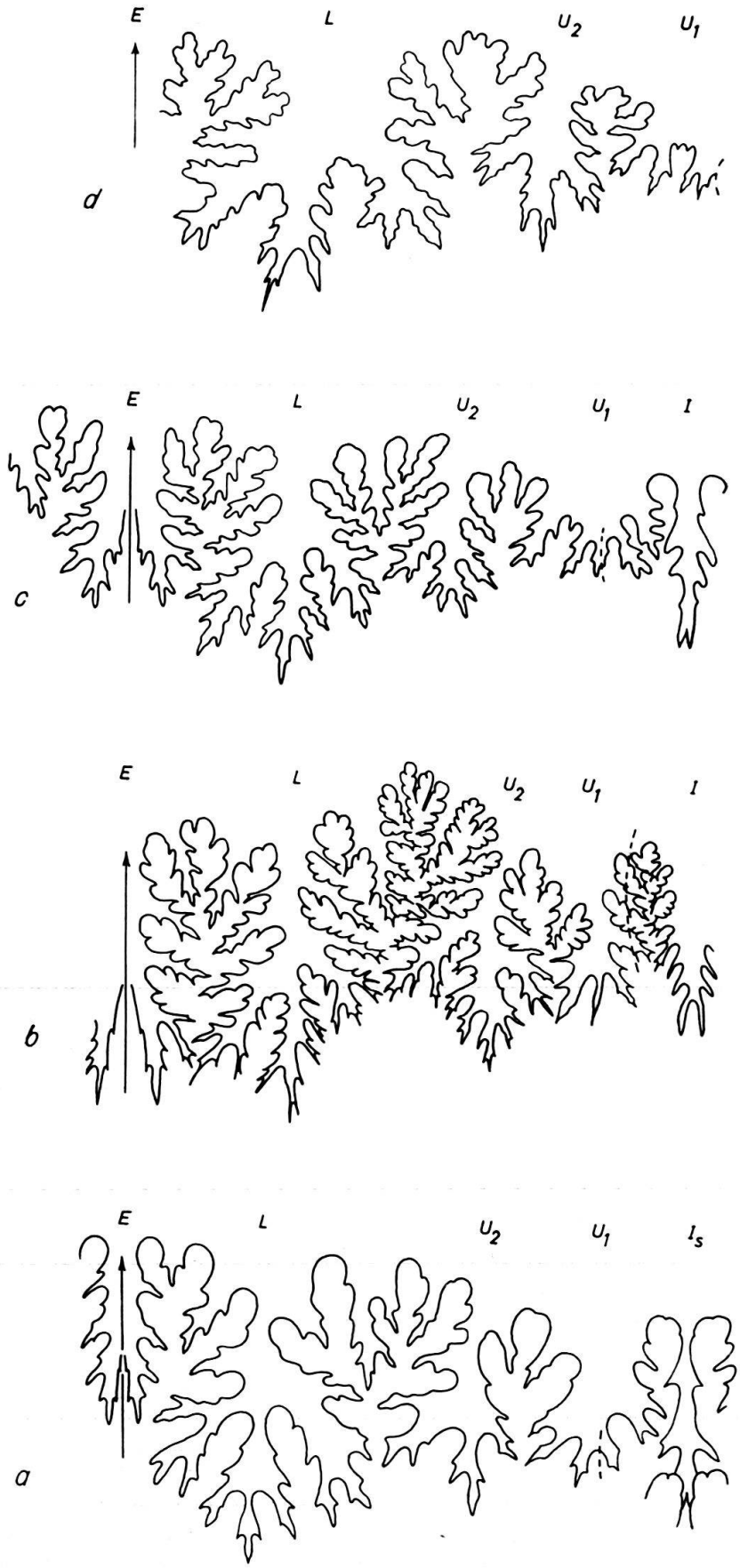

Fig. 9. Die Lytoceraten-Nebenlinien. a: Gesamtsutur von *Pleuroacanthites biformis* (J. SOWERBY) [n. CANAVARI 1888, Textfig. 2], Hettangien, Spezia (Italien). b: Gesamtsutur von *Ectocentrites petersi* (HAUER), Holotyp [n. WÄHNER 1898, Taf. 62, Fig. 5], Hettangien, Kammerkaralpe (Österr.). c: Gesamtsutur von *Eolytoceras tasekoi* FREBOLD, Paratypoid GSC 20060, Unteres Hettangien, Taseko-Seengebiet (Kanada). Bei Wh 18 mm. d: Externsutur von *Peltolytoceras giordanii* (BONARELLI), Hypotyp. IGT (leg. BONARELLI), Sinemurien, Ponte Alto (Foci di Cagli, Zentralapennin). Bei Wh 18 mm.

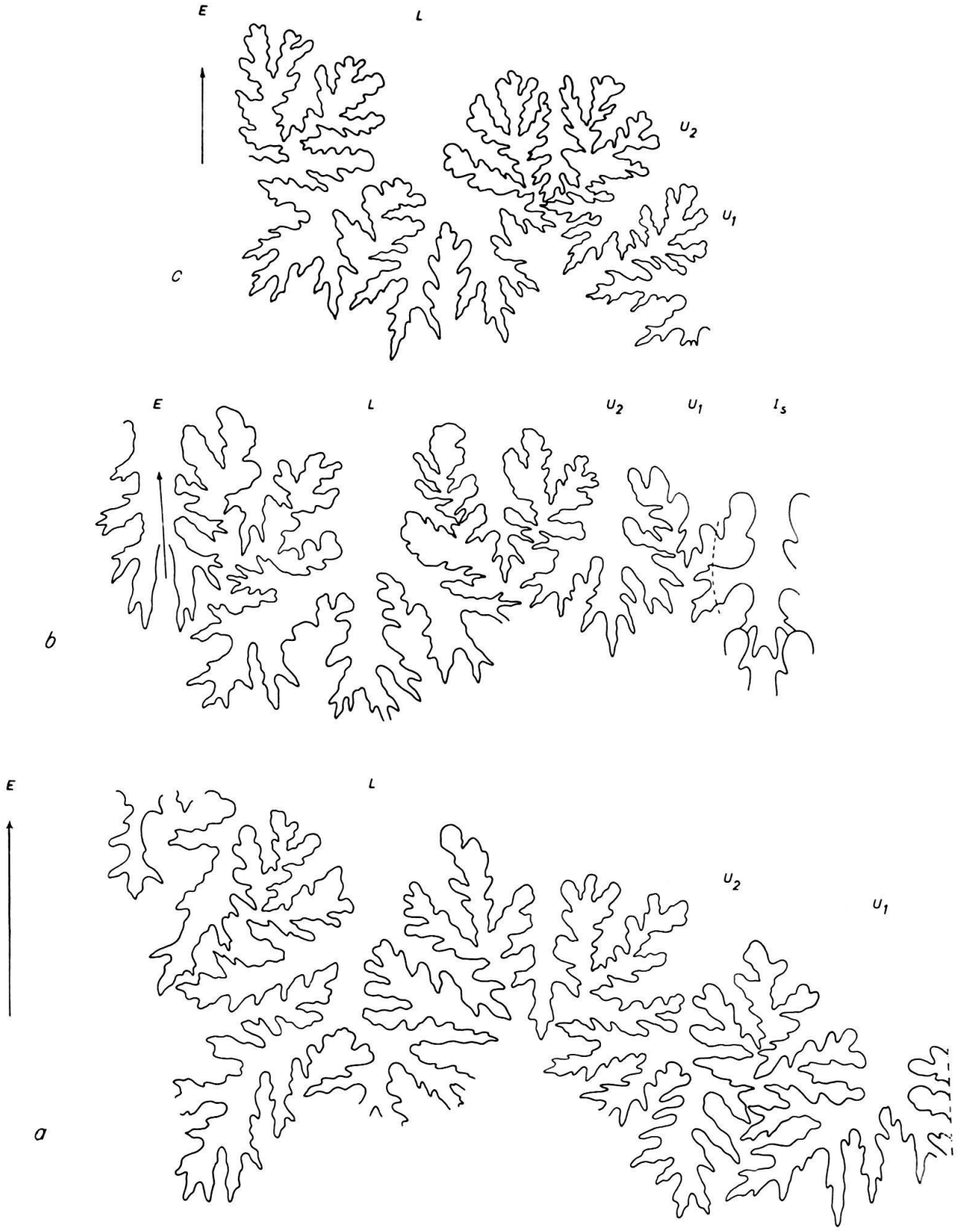

Fig. 10. Die Lytoceraten-Nebenlinien. a: Externsutur von *Lytotropites fucinii* (BONARELLI), Hypotypoid IGT (leg. BONARELLI), Sinemurien, Ponte Alto (Foci di Cagli, Zentralapennin). Bei Wh 17 mm. b: Gesamtsutur von *Adnethiceras haueri* n. sp., Holotyp GPIT Ce 3/19/10, Oberes Sinemurien, Adneth (Österr.). Bei Wh 24 mm. c: Externsutur von *Lytoconites hierlatzicus* (GEYER), Hypotypoid IGT (leg. BONARELLI), Oberes Sinemurien, Foci del Burano (Zentralapennin). Bei Wh 12,5 mm.

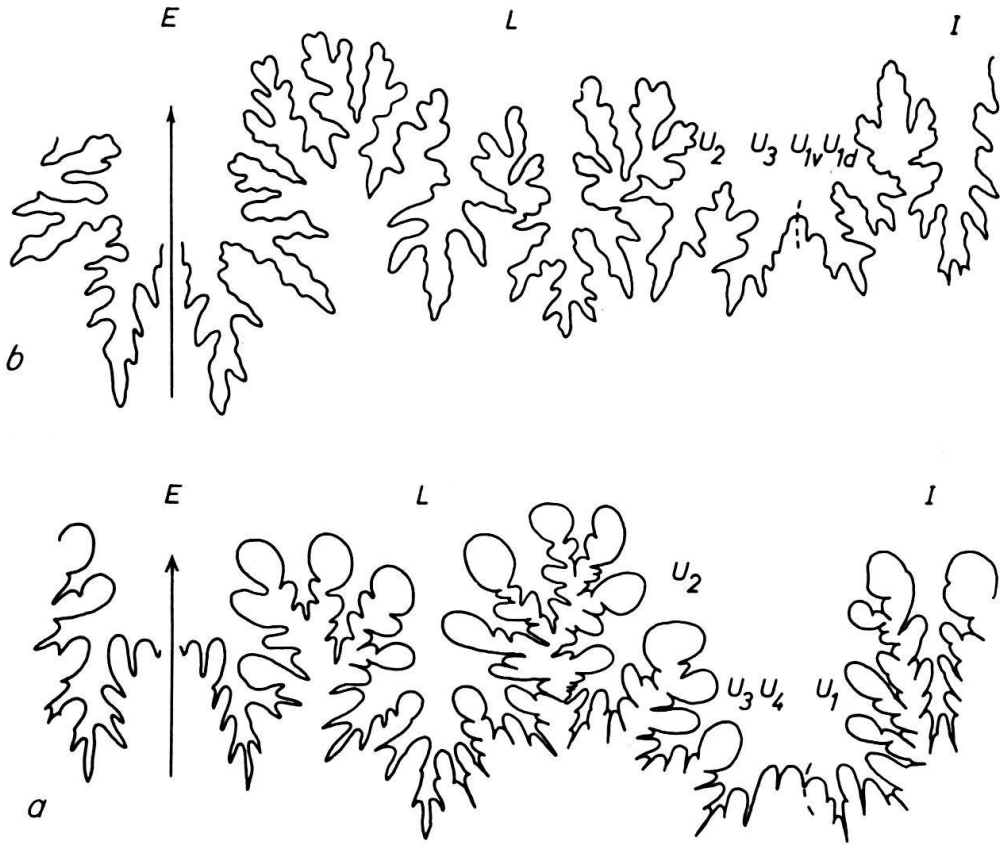

Fig. 11. Konvergenzen zu Phylloceraten- und Lytoceraten-Suturen bei den Psiloceratacea. a: Psiloceratidae: *Parapsiloceras polycyclum* (WÄHNER), [n. WÄHNER 1894, Taf. 56, Fig. 2c], Hettangien, Fonsjoch (Österr.). b: Dactylioceratidae: *Prodactylioceras davoei* (J. SOWERBY) [n. SCHINDEWOLF 1962, Textfig. 143c], Unt. Pliensbachien, Aselfingen.

luten Umgängen (Taf. 7, Fig. 3) dem vorliegenden Formenkreis angehören. Da sich diese isolierte Form des höheren Sinemurien keiner der bestehenden Gattungen einfügt, wird für sie *Lytoconites* n. gen. vorgeschlagen.

Damit wird schon hier deutlich, dass die Skulptur für eine Klärung der Lytoceraten-Phylogenie wenig Anhaltspunkte liefert und in der bisherigen Lytoceraten-Systematik überbewertet worden ist. Entgegen dem Gliederungsversuch ARKELLS (1950, 1957) wird hier vorgeschlagen, nicht die Analytoceratidae, sondern die Ectocentritidae als Unterfamilie in die Pleuroacanthitidae einzubeziehen und diesen Ectocentritinae die Gattungen *Ectocentrites*, *Lytotropites*, ?*Fucinites* und *Lytoconites* n. gen. zuzurechnen.

b) Eine zweite Nebenlinie dürfte die Gattungen *Analytoceras*, *Eolytoceras* und *Peltolytoceras* umfassen, die den Besitz eines verbreiterten suspensiven U_1 gemeinsam haben (WÄHNER 1894, Taf. 59, Fig. 3c; hier Textfig. 9c, d), der stark an den Suturallobus der Discophylliten (Textfig. 6) erinnert und analoge Bildungen auch im Bereich der Psiloceratacea aufweist (Textfig. 11). An dieser Stelle sind die zunächst von der Skulptur her immer wieder vermuteten Beziehungen zwischen Lytoceraten und Psiloceraten bzw. Eoderoceraten nun auch von der Lobenlinie her besonders deutlich. Es ist daher das ganz besondere Verdienst SCHINDEWOLFS, durch seine sorgfältigen lobenontoge-

netischen Untersuchungen (1962) die völlig andersartige Bildungsweise dieser suspensiven Umbilikalloben bei Psiloceraten (Textfig. 11 a) und Eoderoceraten (Textfig. 11 b) belegt zu haben. Es muss allerdings einschränkend hinzugefügt werden, dass entsprechende Untersuchungen von *Analytoceras*, *Eolytoceras* und *Peltolytoceras* mangels Materials noch ausstehen.

Obwohl auch hier wieder absolute Inkongruenz der stark divergierenden Skulpturtypen besteht (Taf. 7, Fig. 2, 4; Textfig. 18: 15–16), zögere ich nicht, die Analytoceratidae um *Eolytoceras* und *Peltolytoceras* zu erweitern. Schon FREBOLD machte (1967, S. 13) auf das Dilemma der Inkongruenz von Skulptur und Sutur aufmerksam und verzichtete aus diesem Grunde darauf, *Eolytoceras* einer der bestehenden Familien der Lytoceratacea zuzuordnen. Allerdings ist dieser morphologische Abstand doch geringer, wenn man die hier (Taf. 7, Fig. 4 b) herausvergrösserte Skulptur der Innenwindungen von *Eolytoceras tasekoi* mit adäquaten Stadien von *Analytoceras articulatum* (in WÄHNER 1894, Taf. 59, Fig. 1 a, 3 a, 5 a, 9 a) vergleicht. Was *Eolytoceras* bei einem sehr ähnlichen Aufrollungsmodus fehlt – und die Aufstellung der Gattung durchaus rechtfertigt –, sind die Ausbildung von Einschnürungen auf dem 1. Umgang und die Parabelbildungen der letzten Umgänge.

Auch an dieser Stelle muss die Frage gestellt werden, ob sich der Suturtyp der neu definierten Analytoceraten auf den der *Trachyphyllites-Lytoceras*-Stammlinie zurückführen lässt. Es ist theoretisch durchaus denkbar, dass sich in Wiederholung des Entwicklungsganges von *Leiophyllites* zu *Discophyllites* auch hier noch einmal der gleiche Prozess der Umwandlung eines $U_{1\,v}U_{1\,d}$ in einen $U_1 = S$ vollzogen hat. Auf der anderen Seite ist die Übereinstimmung zwischen Analytoceraten- und Discophylliten-Suturen doch so gross, dass die Möglichkeit eines Abspaltens der *Analytoceras*-Linie *vor* der Entstehung der *Trachyphyllites*-Sutur nicht ausgeschlossen werden kann. Diese rein aus der suturalen Entwicklungshöhe postulierte Annahme würde damit auch bei den Analytoceraten an eine triadische Vorgeschichte denken lassen. Es ist sicher nicht abwegig, in den Analytoceraten ein Pendant zu den Discophylliten/Juraphylliten (vgl. S. 939) innerhalb der Lytoceraten zu sehen. Es sind jedenfalls die Formen unter den frühen Lytoceraten, die sich am stärksten – in Skulptur und Sutur – in Richtung auf die Ammonitina hin entwickelten und die dann ebenfalls sehr früh – im Sinemurien – wieder erloschen.

c) Im Anhang verdient hier noch eine weitere Formengruppe Erwähnung, die sich keinem der bisher beschriebenen Suturtypen recht einfügen will und deren systematische Stellung – wohl auch aus diesem Grunde – zwischen Lytoceraten s. str. (QUENSTEDT 1848), «Aegoceraten» (HAUER 1854), Ectocentritiden (SALFELD 1924, SCHINDEWOLF 1961) und Peltolytoceraten schwankt. Es handelt sich um die Formengruppe des *Amm. adnethicus* HAUER aus dem Sinemurien, für die hier *Adnethiceras* n. gen. vorgeschlagen wird. Nach der Skulptur (Taf. 8, Fig. 1, 2; Taf. 9, Fig. 1) ist tatsächlich jede der erwähnten Zuordnungen möglich, nicht jedoch nach der Sutur (Textfig. 10 b, 27). Diese ist gekennzeichnet durch einen mächtigen trifiden L, einen an Tiefe deutlich zurückbleibenden U_2, einen zierlichen, an Tiefe geringfügig hinter diesem zurückbleibenden E, einen zierlichen, fast vollkommen reduzierten und teilweise durch die Naht geteilten U_1 und schliesslich einen I mit kräftigen Seitenästen, die über die Naht auf die Flanken greifen, und einem deutlich entwickelten Septallobus (Textfig. 26).

Zur Lobenlinie der Ectocentriten bestehen damit deutliche Unterschiede, die vor allem die umbilikale und interne Sutur betreffen. Der kräftig entwickelte *I* widerspricht einer Deutung als reduzierte Ectocentriten-Sutur ebenso, wie die zu beobachtende Zweiteilung des reduzierten U_1. Beide Merkmale bringen *Adnethiceras* n. gen. statt dessen in Beziehung zur Stammlinie der Lytoceraten, wo in *Derolytoceras* ein vergleichbarer Skulpturtyp vorliegt. Ich möchte daher *Adnethiceras* – ähnlich *Derolytoceras* – als frühen Seitenzweig der Lytoceratidae s. str. deuten, wie dies schon QUENSTEDT (1847, S. 262) und BONARELLI (1900, S. 69) vermuteten. Als Übergangsform zwischen Lytoceraten und Eoderoceraten (SPATH 1923b, FREBOLD 1923, SALFELD 1924) kommt *Adnethiceras* auf Grund seiner Lobenlinie am wenigsten in Frage.

Die Frühevolution der Lytoceraten stellt sich damit wie folgt dar: Die Gattung *Trachyphyllites* des Nor kann als bisher ältester Vertreter der Stammlinie der Lytoceratidae angesehen werden. Sie bleibt durch einen Ladin und Karn umfassenden Hiatus von ihrer Vorläuferform innerhalb der Phylloceraten, der Gattung *Leiophyllites*, getrennt. Ebenso fehlen bisher Lytoceratidae des Rhät und des Hettangien. Erst mit dem Sinemurien und insbesondere dem Plienbachien setzt diese Formenreihe dann mit grossem Formenreichtum und Variabilität der Skulptur-, nicht der Sutur-Merkmale wieder ein. *Derolytoceras*, *Holcolytoceras* und wohl auch *Adnethiceras* n. gen. gliedern sich nach ihren Suturen dieser Stammlinie mühelos an. Demgegenüber stellen die grosswüchsigen Formengruppen der Lias-Basis nur kurzlebige Seitenzweige dar (Hettangien, Sinemurien). Auch hier herrscht eine hohe Variabilität der Skulpturen, die vielfach konvergent gebildet werden. Nur die Suturen gestatten eine Präzisierung zweier getrennter Seitenlinien, nämlich der Pleuroacanthiten/Ectocentritiden/Lytotropitiden und der Analytoceraten/Eolytoceraten/Peltolytoceraten. Nach ihrer suturalen Entwicklungshöhe ist es nicht ausgeschlossen, dass diese Formenreihen, die seit dem höheren Hettangien überliefert sind, sich bereits an oder sogar unterhalb der Lias-Basis aus den Lytoceratidae – oder ihren Vorläuferformen – entwickelt haben. Damit erweist sich die Rhät/Lias-Grenze auch innerhalb der Lytoceraten-Entwicklung als reine Fiktion, insofern sie mindestens von einer, möglicherweise sogar von drei parallelen Entwicklungsreihen überschritten wurde. Die Lobenformeln $E\,L\,U_2\,U_{1_v} : U_{1_d}\,I_s$ der Lytoceratidae und $ELU_2\,U_1\,I$ der Pleuroacanthitidae und Analytoceratidae kennzeichnet von ihrem ersten Auftreten ab eine solche Konstanz, dass Anhaltspunkte für Übergänge zu den Ammonitina von dieser Seite nicht gewonnen werden können.

3. Das Problem der Psiloceraten-Herkunft

Es ist das grosse Verdienst SCHINDEWOLFS (1962), die Lobenentwicklung der Psiloceraten und ihrer direkten Abkömmlinge erschöpfend dargestellt zu haben, so dass in diesem Punkte kaum noch Ergänzungen möglich sind. Besonders hervorzuheben ist, dass SCHINDEWOLF (op. cit., S. 115 f.) frühere Fehldeutungen der Psiloceraten-Sutur (DIETZ 1923, SCHINDEWOLF 1923) korrigieren konnte, nach denen eine Suturallobenbildung im U_3 vorliegen sollte. Die statt dessen von SCHINDEWOLF (op. cit., Textfig. 59 ff.) beobachtete Aufspaltung des U_1 veranlasste ihn, entgegen den Auffassungen von MOJSISOVICS (1893), HAUG (1894, 1908), POMPECKJ (1895, 1907), SPATH

(1914, 1934), SALFELD (1920, 1924), DIETZ (1923), SCHINDEWOLF (1923), LANGE (1941), ARKELL (1950, 1957), BEZNOSOV (1960) und BLIND (1963) nunmehr «die Psiloceratacea als Abkömmlinge der Lytoceratina aufzufassen» (op.cit., S. 179). Desgleichen konnte (op.cit., S. 250 ff.) die Iterativ-Entwicklung der Eoderoceraten aus Ectocentriten und Lytoceraten (FREBOLD 1922, 1923; SALFELD 1924; SPATH 1925, 1938; ARKELL 1950, 1957) eindeutig widerlegt und diese Formengruppe unmittelbar an die Psiloceraten angeschlossen werden. Die Frage ist nun zu stellen, ob die Internsutur, deren Bedeutung SCHINDEWOLF seinerzeit (1961, S. 58 f.) unterschätzte, diese Auffassung bestätigt, wie sich die Psiloceraten-Sutur im Schnittpunkt der neu definierten Entwicklungslinien der Discophylliten, Lytoceratiden und Ectocentritiden verhält und ob sich aus diesen Überlegungen schliesslich Hinweise auf konkrete Ausgangsformen der Psiloceraten gewinnen lassen.

A. Zur Lobenlinie der Psiloceraten

Dass der Ursprung der Psiloceraten ganz überwiegend in Vertretern der Phylloceraten gesucht wurde, hat seine Ursache wohl weniger in der nach DIETZ vorhandenen Suturallobenbildung als in dem auffallend phylloceratoiden Charakter der Psiloceraten-Suturen. Für mehrere Psiloceraten-Gattungen dient der Phylloid-Charakter der Sättel geradezu als Diagnostikum, so für *Parapsiloceras* (Textfig. 11a), *Psilophyllites* (Textfig. 12, 14d), *Euphyllites* (in WÄHNER 1898, Taf. 64, Fig. 1d), und selbst unzweifelhafte Vertreter von *Psiloceras* selbst, wie *Ps. calliphylloides* (Taf. 10, Fig. 4; Textfig. 15), sind hiervon nicht ausgenommen. Dieser Eindruck verstärkt sich noch, wenn der Internlobus mit in die Betrachtung einbezogen wird, der z. B. bei *Psilophyllites* (Textfig. 12) absolut dem lituiden *I* der Phylloceraten entspricht. Auch in ihrem Gehäusehabitus zeigen die Psilophylliten (Taf. 10, Fig. 1, 2) deutliche Anklänge an die Phylloceraten, insbesondere die Eopsiloceraten (Taf. 4), mit denen sie überdies noch eine ähnliche schwache sigmoidale Schalenstreifung verbindet (vgl. Taf. 10, Fig. 2a und Taf. 4, Fig. 1b, 2a). Gerade dieser Verbindung – und damit einer möglichen Polyphylie der Psiloceraten, wie sie auch bereits von WÄHNER (1894, 1898) und LANGE (1941) erwogen wurde – aber widerspricht vollkommen die fast auf ein goniatitisches Stadium rückentwickelte Sutur von *Psilophyllites* (Textfig. 12a, 14d). Dass es sich bei *Psilophyllites* tatsächlich um eine Rückentwicklung handelt (vgl. SCHINDEWOLF 1962, S. 123), bestätigt der stratigraphische Befund, der diese Gattung erst der Zone c des Lias α_1 (nach LANGE 1941) zuweist. Entsprechendes gilt für die übrigen zuvor genannten Gattungen. Relevant für die Frage der Psiloceraten-Herkunft sind demnach nur die Psiloceraten der Basis des Lias α_1. Es sind dies *Neophyllites* und die Psiloceraten um *Ps. psilonotum* und *Ps. planorbis*.

Neophyllites nimmt unter diesen eine vorrangige Stellung ein, da es bereits in den Präplanorbis-Schichten NW-Europas auftritt. Es muss damit nicht nur als Ausgangsform von *Psilophyllites* gewertet werden, von dem es entgegen ARKELL (1957) und SCHINDEWOLF (1962) generisch getrennt bleiben sollte, sondern auch als solche der eigentlichen Psiloceraten. Leider konnte die Lobenentwicklung dieser stammesgeschichtlich so bedeutsamen Form bisher nicht untersucht werden, die sich in ihrem äusseren Habitus (Taf. 10, Fig. 3) eng an die Psiloceraten anlehnt. Die Adultsutur

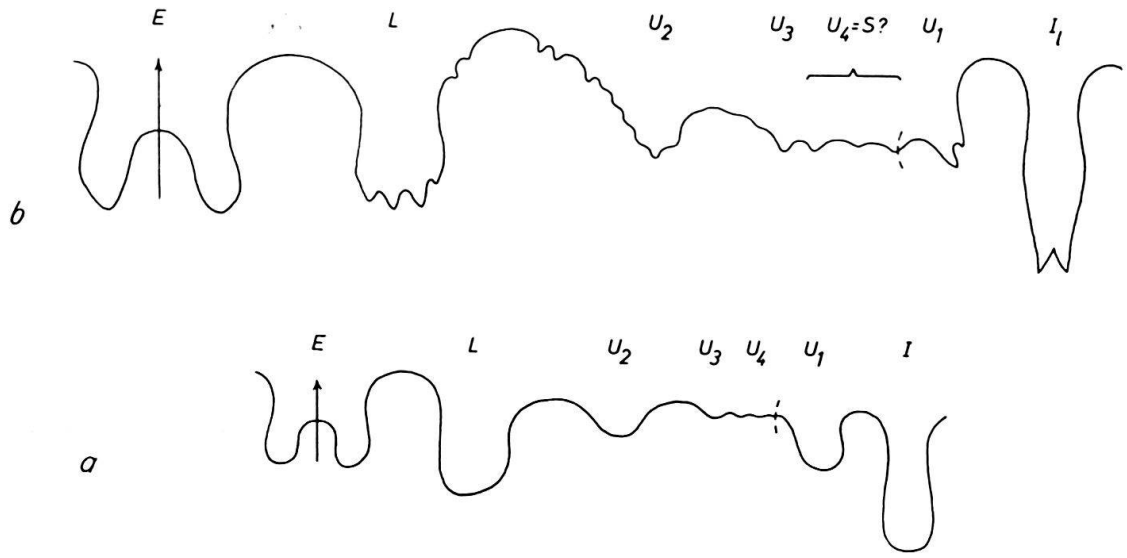

Fig. 12. Unvollständige Lobenentwicklung von *Psilophyllites hagenowii* (DUNKER). Hypotypoid BSM 1959 XXIX 1, Unteres Hettangien, Exten (N-Deutschl.). a: bei Wh 6 mm, b: bei Wh 7 mm.

(Textfig. 14a) nimmt in verschiedener Hinsicht eine Intermediärstellung zwischen Discophylliten- und Lytoceraten-Suturen ein, u. zw. im Zerschlitzungsgrad (z. B. des *I*) und in der Elementzahl. Zweifellos liegt, wie dies von SCHINDEWOLF (1962) erkannt wurde, ein zweiteiliger U_1 vor, der allerdings zum Unterschied von den Lytoceraten nicht auf, sondern innerhalb der Naht angelegt wurde. Zwischen ihm und dem zierlichen U_3 auf der äusseren Flanke schaltet sich eine Reihe von Elementen ein, deren wahre Natur schwer interpretierbar ist, die jedoch den Anschein eines rudimentären Suturallobus (im U_4?) erwecken. Damit ergäbe sich für *Neophyllites* eine Lobenformel $ELU_2\ U_3\ (U_4 = S?)\ U_{1_v}\ U_{1_d}\ I$, die wiederum die Intermediärstellung zwischen Phylloceraten und Lytoceraten betont. Erwähnenswert ist die exzentrische Lage des *E*, die sich innerhalb der frühen Psiloceraten in Verbindung mit einer Wanderung des Siphos wiederholt findet (Textfig. 14d, 15).

Die Adultsutur von *Psiloceras planorbis* (Textfig. 14b) fügt sich diesem Bild sehr gut ein, mit Ausnahme des stärker suspensiven Nahtbereichs der Sutur und deutlicher Reduktion des U_4. Demgegenüber zeigt die Adultsutur von *Ps. psilonotum* (Textfig. 14c) stärkere Vereinfachungen, die den Zerschlitzungsgrad und den Internlobus betreffen. Da die *psilonotum*-Sutur eine Intermediärstellung zwischen den Suturen von *Neophyllites* und *Psilophyllites* einnimmt, möchte ich diese Vereinfachung als sekundär deuten. Nur der grobe Umriss der Lobenelemente, insbesondere des zweiteiligen U_1, erinnert noch an *Neophyllites*, ein U_4 ist entgegen SCHINDEWOLF (1962, Textfig. 59) nicht mehr erkennbar. Interessant und sehr ähnlich *Psilophyllites* ist die Lobenentwicklung (Textfig. 13), die in den Details etwas von den Angaben SCHINDEWOLFS abweicht. Wie aus der Textfig. 14d wiedergegebenen vollen Sutur eines Psilophylliten zu erkennen ist, können diese Abweichungen schon dadurch entstehen, dass die andere Gehäuseflanke untersucht wurde. Die Asymmetrie von Sipholage und Sutur bei den Psiloceraten wirkt sich auch auf die Lobenentwicklung des umbilikalen Bereichs aus! So bildet sich aus der nunmehr quinquelobaten Primär-

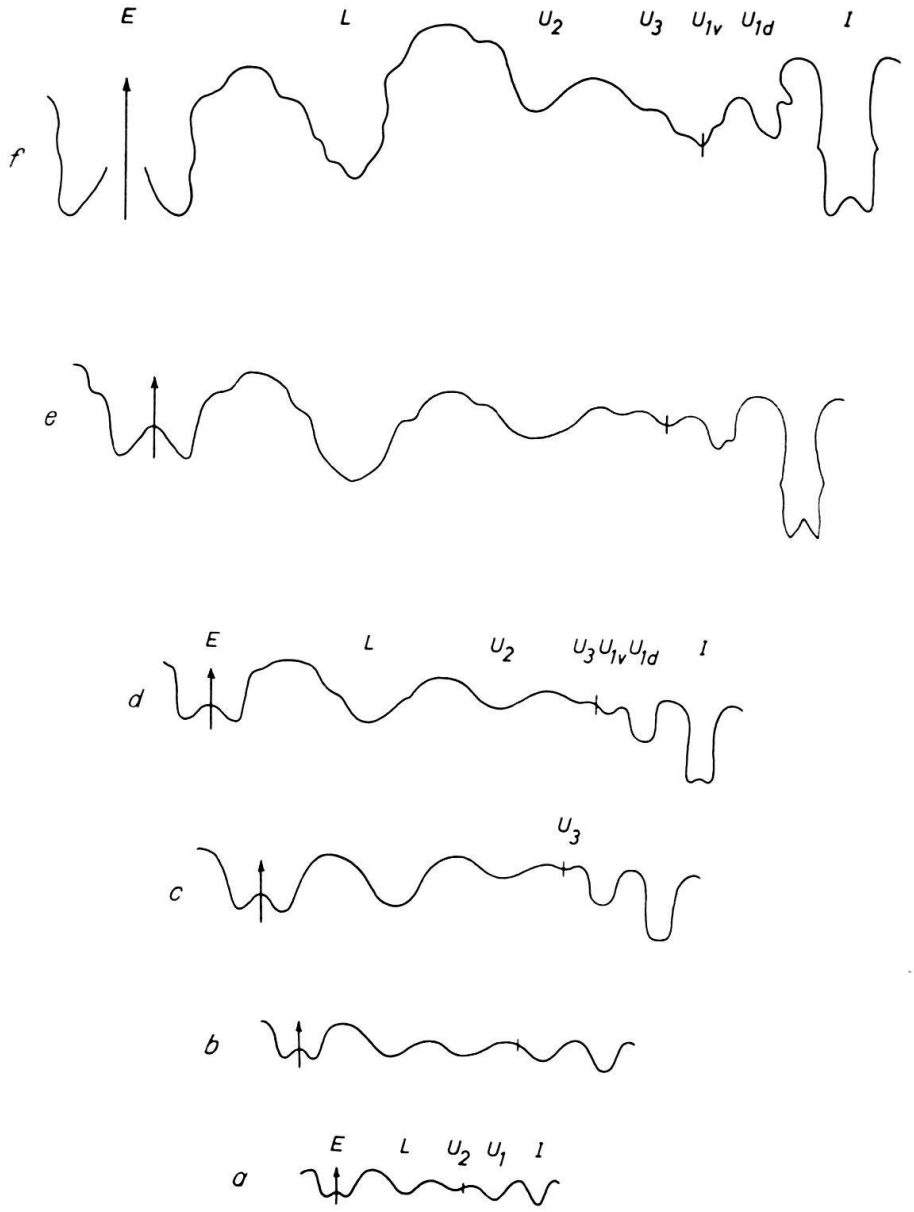

Fig. 13. Lobenentwicklung von *Psiloceras psilonotum* (QUENSTEDT). Explr. GPIT Ce 1194/35 [vgl. SCHINDEWOLF 1962, Textfig. 59], Unt. Hettangien, Württemberg. a: Primärsutur c: bei Wh 1 mm, d: bei Wh 1,5 mm, f: bei Wh 3 mm.

sutur (Textfig. 13a) bei einer Wh von 1 mm (Textfig. 13c) ein erstes Element heraus, das durch seine Bildung (im Sattel $U_2 U_1$) und Lage (auf der Naht) als U_3 betrachtet werden muss. Erst bei einer Wh von 1,5 mm (Textfig. 13d) wird dann zwischen diesem U_3, der inzwischen auf die Flanke abgewandert ist, und dem ursprünglichen U_1 innerhalb der Naht und am oberen Lobenhals des U_1 ein weiteres Element angelegt, das als U_{1_v} bezeichnet werden kann, das schliesslich (Textfig. 13e) eine Lage auf der Naht einnimmt, während der U_{1_d} noch einmal terminal aufspaltet. Bei einer Wh von 3 mm (Textfig. 13f) erhält der U_{1_v} eine triaenide, dreispitzige Konfiguration, die insofern von Interesse ist, als sie – bei den Phylloceraten – als Initialstadium der Suturalloben-

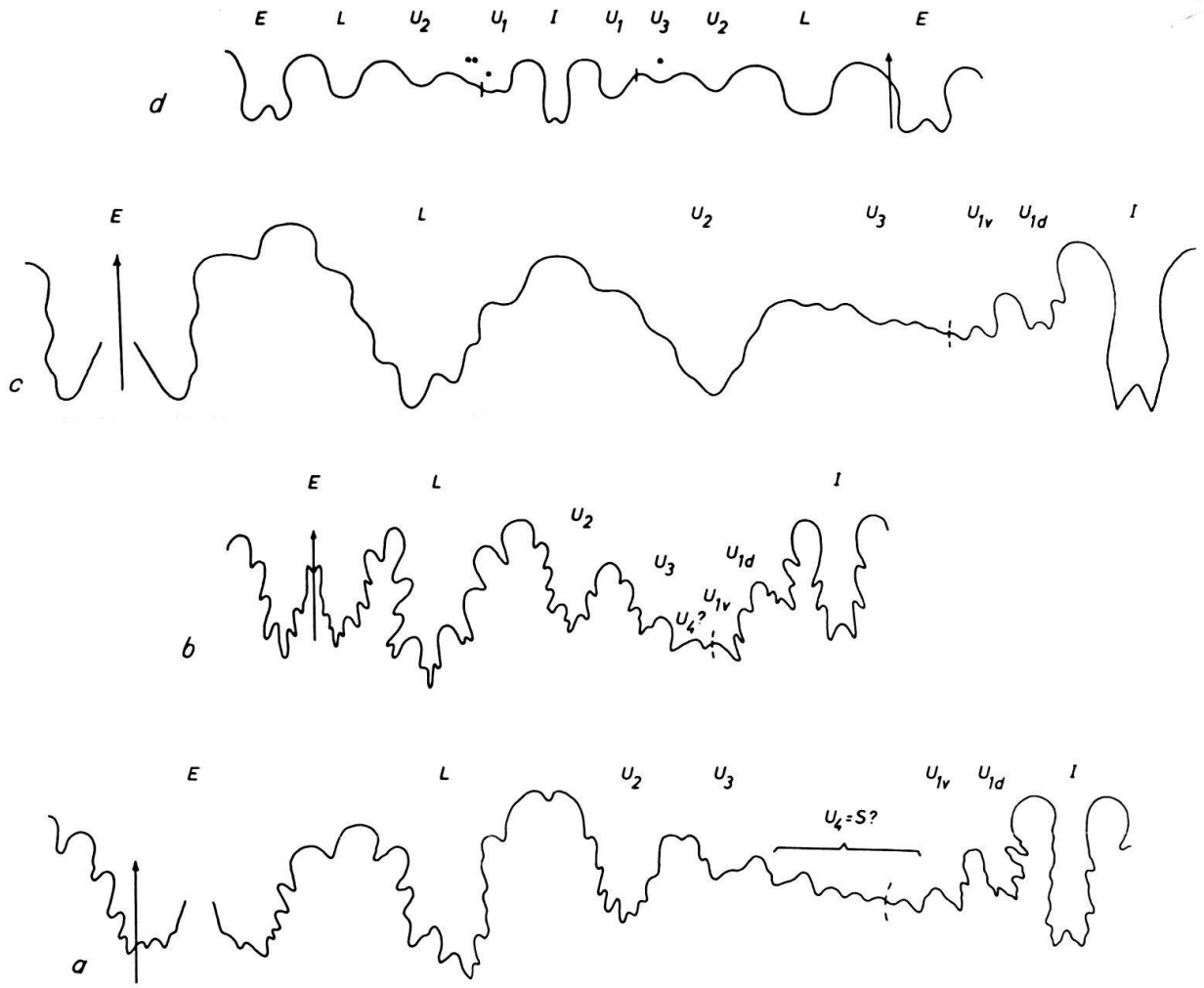

Fig. 14. Gesamtsuturen früher Psiloceraten. a: *Neophyllites biptychus* LANGE, Hypotypoid BSM AS I 717, Unt. Hettangien, Fonsjoch (Achensee, Österr.). Bei Wh 8 mm. b: *Psiloceras planorbis* (J. SOWERBY) [n. FIEGE 1929, Taf. 8, Fig. 1], *planorbis*-Zone, Nellingen (Württemberg). Bei Wh 9 mm. c: *Psiloceras psilonotum* (QUENSTEDT), Explr. GPIT Ce 1194/35 (vgl. Textfig. 13). Bei Wh 4,5 mm. d: *Psilophyllites* sp., Explr. GPIT Ce 1194/38 [vgl. SCHINDEWOLF 1962, Textfig. 63], Unt. Hettangien, Waldhäuser Höhe (Tübingen, Württemberg). Bei Wh 1 mm.

bildung auftritt (SCHINDEWOLF 1961, Textfig. 29f, 30, 32g, 33, 35g, WIEDMANN 1970a, Textfig. 5). So mag die weitergehende Lobenzerschlitzung im Nahtbereich von *Ps. psilonotum* (Textfig. 14c) als eine Art Suturallobenbildung, hier im U_{1_v}, bewertet werden.

Bei *Psilophyllites* liegen recht analoge Verhältnisse vor. Auch hier kann nach der Bildung des U_3 noch eine rudimentäre Aufspaltung des U_1 erfolgen (SCHINDEWOLF 1962, Textfig. 63), sie kann aber auch unterbleiben (Textfig. 12), während es statt dessen zwischen U_3 und ungeteiltem U_1 zu einer schwachen weitergehenden Zerschlitzung der umbilikalen Sutur kommt, die der fraglichen Suturallobenbildung im U_4 von *Neophyllites* (Textfig. 14a) weitgehend entspricht. Eine Revision des von SCHINDEWOLF (op. cit., Textfig. 63) abgebildeten Exemplars ergab schliesslich, dass beide Modi in derselben Sutur auf den beiden Flanken des Gehäuses nebeneinander auftreten können (Textfig. 14d). Während auf der einen Flanke der U_1 deutlich unge-

spalten bleibt und sich als erster Metalobus zwischen ihn und den U_2 ein deutlicher U_3 eingetieft hat, ist auf der anderen Flanke als erste Differenzierung die Aufspaltung des U_1 erkennbar, dem sich dann ein weiteres Element am externen Lobenhals anfügt, das SCHINDEWOLF als U_3 gedeutet hat, das aber mit gleichem Recht auch als weiteres Spaltprodukt eines triaeniden U_1 bewertet werden könnte.

Fig. 15. Externsutur von *Psiloceras calliphylloides* POMPECKJ. Holotyp GPIT Ce P/5/3, Unt. Hettangien, Bebenhausen (Württemberg). Bei Wh 7 mm.

Dies bestätigt erneut die Richtigkeit meiner Bedenken gegen die Konstanz der umbilikalen Lobenentwicklungsmodi. Die Ausbildung verschiedener Modi auf den beiden Flanken eines Gehäuses lässt erkennen, dass dieses Merkmal nicht in der gewünschten Form genetisch fixiert ist, sondern offenbar in Abhängigkeit von Gehäuse-Symmetrie und -Evolution abgeändert werden kann. Dies ergänzt die an der Stammlinie der Phylloceraten und an der Nebenlinie der Discophylliten gemachten Beobachtungen kontinuierlicher Übergänge von echter Lobenvermehrung zu Suturallobenbildung bzw. von Lobenspaltung im U_1 zu Suturallobenbildung im U_1 und schliesslich im U_4. Ähnliche Auffassungen wurden von mir bereits 1963 (S. 108) und 1966b (S. 47) vertreten.

Festzuhalten bleibt, dass sich die anscheinend inkongruenten Suturen der Psiloceraten auf einen gemeinsamen Grundbauplan beziehen lassen. Dieser lässt eine Aufspaltung des U_1 innerhalb der Naht, eine Art reduzierter Suturallobenbildung im U_4 und eine Zerschlitzung des *I* erkennen, also Merkmale, wie sie im Grundprinzip – nicht im Detail – von Phylloceraten *und* Lytoceraten bekannt sind. Die Formen mit deutlicheren phylloceratoiden Merkmalen (phylloiden Sätteln, lituidem *I*) zeichnen sich auch durch weitere suturale Reduktionen (Spaltung des U_1, U_4) aus, so dass sie als abgeleitet zu bewerten sind. Die – verglichen etwa mit den Suturen der Lytoceratidae – hohe Variabilität der Psiloceraten-Lobenlinien kann also keineswegs als Beleg für eine polyphyletische Entstehung dieser Formengruppe bewertet werden (WÄHNER, 1894, 1898; LANGE 1941), sie ist vielmehr Ausdruck einer stammesgeschichtlich ursprünglichen Gruppe und der in ihrer Ursache noch ungeklärten verbreiteten Gehäuseasymmetrien der Psiloceraten.

B. Der Psiloceraten-Ursprung

Die interessierende Frage nach dem phyllo- oder lytoceratiden Ursprung der Psiloceraten und damit der Ammonitina in ihrer Gesamtheit möchte ich im Gegensatz zu den bisherigen Hypothesen aus dem Bild der Lobenentwicklung und der Internsutur heraus mit *weder–noch* bzw. *sowohl–als auch* beantworten. Zwar kann nunmehr ein recht breites Spektrum sowohl phylloceratider als auch lytoceratider prospektiver Ausgangsformen aus der obersten Trias vorgelegt werden; aber keiner der im vorangehenden ausführlich erörterten Formen lässt sich die Psiloceraten-Sutur mühelos anschliessen.

Zwar liegen nunmehr Lytoceraten als mögliche Ausgangsformen in der Trias vor, sie besitzen aber 1. die laterale kräftige Zerschlitzung des I, wie sie für diese Gruppe typisch ist, 2. einen durch die Naht gespaltenen U_1 und 3. keine weitere, über den U_2 hinausgehende Lobenvermehrung. Einschnürungen, wie sie bereits sehr früh innerhalb der Lytoceratiden auftreten, fehlen den Psiloceraten völlig oder treten nur untergeordnet (*Euphyllites*) auf und sind dann von unterschiedlichem Verlauf (Textfig. 18: 9, 19). Aus allen diesen Gründen ist an eine direkte Ableitung der Psiloceraten von den im Nor mit nahezu allen typischen Lytoceraten-Merkmalen nachgewiesenen Trachyphyllitidae nicht zu denken. Der I der Psiloceraten ist nur mässig zerschlitzt, der U_1 ist zwar ebenfalls zweigeteilt, verbleibt aber innerhalb der Naht, und es kommt zudem zur Entwicklung eines U_3 und möglicherweise sogar eines $U_4 = S$. Gerade dieses Merkmal weist dagegen wieder auf phylloceratide Vorfahren hin, auch wenn der stark regressiv entwickelte U_4? der Psiloceraten einem Vergleich mit der typisch phylloceratiden Suturallobenbildung des U_4 oder U_3 nicht standhält. Unterstellen wir, dass Reversionen – wie sie im Phylloid-Charakter zahlreicher Psiloceraten-Sättel oder im lituiden I von *Psilophyllites* vorliegen – Rückschläge auf stammesgeschichtlich bereits durchlaufene Stadien darstellen, so wird die Beziehung zu den Phylloceraten noch deutlicher. Gleichwohl steht auch hier keine konkrete Ausgangsform zur Verfügung, da Discophylliten und Monophylliten phylloide Sättel und lituiden I bis ins Rhät hinein konservieren. Nach dem Lobenbildungsmodus eignen sich weder jene mit Suturallobenbildung im U_1, noch diese mit Lobenvermehrung bis zum U_6 als ideale Ausgangsformen.

Hier stellt sich die Frage, ob nicht vielleicht andere Formenreihen der Ceratitina, die in das Rhät hineinreichen, Ausgangsformen der Psiloceraten darstellen könnten. Es sind dies die Arcestaceae (Textfig. 18: 22) mit Arcesten, Cladisciten und Megaphylliten, die Clydonitaceae (Textfig. 18: 23, 24) mit den Choristoceraten und die Tropitaceae mit *Anatomites* und der umstrittenen Gattung *Hesperites* (Textfig. 18: 21). Die Arcestaceae stellen in ihrem heutigen Umfang (KUMMEL 1957, S. L177ff.) wahrscheinlich eine Sammelgruppe dar (WIEDMANN 1970a, S. 13). *Megaphyllites* mit der Lobenformel $E\,L\,U_2\,U_3 = S\,U_1 I_l$ (op. cit., Textfig. 14c) und phylloiden Sätteln lässt an Beziehungen zu den Phylloceraten denken. Für ihn gelten also prinzipiell die gleichen Vorbehalte wie für die Monophylliten. *Arcestes* (und wohl auch *Cladiscites*) nimmt nach SCHINDEWOLF (1929, 1968) eine absolute Sonderstellung innerhalb der Ceratitina ein und darf daher wohl mit Recht als spezialisierter Seitenzweig bewertet werden (WIEDMANN 1970a, S. 14). Die Lobenformel der Arcesten $E\,A\,L\,U_2\,U_3\,U_1\,U_{nv}\,U_{nd}\,I$ (op. cit., Textfig. 14d) lässt keinerlei Anknüpfungspunkte zu irgendeiner anderen Gruppe der Meso- oder Neoammonoideen erkennen. Das altertümliche Merkmal eines Adventivlobus (A) ist verknüpft mit den progressiven Merkmalen eines U_n, der bisher nur von den Stephanoceraten bekannt ist, und einer quinquelobaten Primärsutur, die zwar bereits ein Hauptmerkmal der Neoammonoideen vorwegnimmt, jedoch nicht realisiert. Die Choristoceraten stellen nach Lobenentwicklung (WIEDMANN 1969, Textfig. 3, 4) und Lobenformel $ELUI$ eine terminale Spezialistengruppe der Clydonitaceae dar

(op. cit., S. 567 ff.), die keinerlei Anzeichen einer Gehäuse- oder Sutur-Regeneration erkennen lässt und daher gleichfalls als Ausgangsform der Neoammonoideen ausscheidet. Schliesslich verbleiben die Tropitaceae, die mit der Gattung *Anatomites* ins Rhät hinein persistieren(?). Die noch undifferenzierte Sutur der Tropitaceae mit der Formel $E\,L\,U_2 : U_1\,I$ und ihrer ammonitiden Zerschlitzung wäre am ehesten als Grundlage der Psiloceraten-Sutur denkbar. Dem widerspricht jedoch die kräftige, aus Gabelrippen bestehende Skulptur der Anatomiten, die vielleicht zu den Schlotheimiiden, nicht jedoch zu den Psiloceraten überleiten könnte. Wenn *Hesperites* eine Form des Rhät ist, was wiederholt bestritten wurde (POPOV 1962, SLAVIN 1963, DONOVAN 1969), so fügt sie sich am ehesten der Gruppe der Anatomiten und damit den Tropitaceae an, gewiss nicht den Trachyceraten (POMPECKJ 1895, S. 31 f.). Über diese Frage ist trotz des Indizierungsvorschlags von DONOVAN (1969) gewiss noch nicht das letzte Wort gesprochen. Die in der obersten Trias vorliegenden Ceratitina dürften damit als Vorläuferformen der Neoammonoideen tatsächlich ausscheiden.

Rein hypothetisch habe ich 1968 (s. S. 925) aus allen diesen Beobachtungen gefolgert, dass auch die Psiloceraten eine triadische Vorgeschichte besessen haben müssen und dass der «Ursprung der Ammonitina in die Nähe des Gabelpunkts von Phyllo- und Lytoceraten zurückzuprojezieren» sei, d. h. also in das Nor oder einen noch früheren Zeitpunkt. Aus den an Phylloceraten und Lytoceraten gewonnenen Ergebnissen war schon damals zu ersehen, dass die Rhät/Lias-Grenze als Faunenschnitt und die liassische «Typogenese» nur zum Teil – parallel zur Lias-Transgression – der Realität entsprechen, zum grösseren Teil jedoch eine Fiktion darstellen, die zu gleichen Teilen aus stratigraphischem Wunschdenken (Discophyllitidae/Juraphyllitidae, Trachyphylliten) und einer realen Kenntnislücke in der terminalen Trias (Lytoceraten-Vorläufer) resultiert. Dass das rein theoretische Postulat reicherer Rhät- und Obertriasfaunen, dem seinerzeit mit den eingangs erwähnten Argumenten widersprochen wurde, sehr rasch zu greifbaren Resultaten von phylogenetischem und sedimentologischem Interesse führte, verdanke ich wiederum der Liebenswürdigkeit mehrerer Fachkollegen, denen ich für ihre Mitarbeit zu grossem Dank verpflichtet bin.

Herrn Kollegen RITZKOWSKI (Göttingen) verdanke ich eine kleine Ammoneenfauna aus dem Karn Nordpersiens, die von Dr. H. MÜLLER (jetzt Krefeld) im Rahmen einer Kartierung dort gesammelt worden war.[4]) Sie enthielt insbesondere ein als «*Eopsiloceras*» bestimmtes Stück, das in seinem äusseren Habitus (Taf. 10, Fig. 5) und in seiner externen Sutur mit phylloiden Sätteln (Textfig. 16) tatsächlich eine oberflächliche Ähnlichkeit mit dieser Gattung aufweist. Nach Kenntnis der Gesamt- und insbesondere Internsutur der Eopsiloceraten wurde jedoch sehr rasch klar, dass die neue Form mit *Eopsiloceras* keine weiteren Gemeinsamkeiten aufweist. In ihrem äusseren Habitus (Taf. 10 Fig. 5) stellt diese Form einen ausgesprochenen Kollektivtyp dar. Sie ist kleinwüchsig (Phragmokon-Durchmesser bei 4,2 mm), skulpturlos, relativ evolut, so dass sie sich schon dadurch als ideales Bindeglied zwischen Discophylliten und Psiloceraten oder Lytoceraten anbietet und auch den an eine phylogenetisch juvenile Form gestellten Erwartungen entspricht. Interessant ist nun die Sutur dieser Form, die in ihrer Entwicklung untersucht werden konnte (Textfig. 16). Die Primärsutur (Textfig. 16a) ist noch quadrilobat, aber bereits sehr früh – in der 2. Sutur (Textfig. 16b) – erfolgt die Anlage des U_2 im Sattel LU_1, der dann (Textfig. 16c–e) zu einem Lobus auswächst und auf der inneren Flanke verbleibt. Bei einer Wh von 0,4 mm (Textfig. 16e) setzt dann die Zerschlitzung der Loben ein, die den *E*, *L und* bereits den *I* betrifft! Hinzu kommt bei Wh 0,6 mm (Textfig. 16f) die Zerschlitzung des U_2 und U_1,

[4]) Die Fa. DEMAG-Duisburg gab dankenswerterweise Einblick in die Berichtsunterlagen.

wobei die zunächst undeutliche, bei Wh 0,7 (Textfig. 16g) deutlichere triaenide Form dieses U_1 besonders hervorzuheben ist. Gleichzeitig kommt es zur Eintiefung eines neuen Elements am ventralen Lobenhals dieses U_1, das in Analogie zu den Verhältnissen bei den Psiloceraten als U_3 bezeichnet werden kann. Im Fortgang der Entwicklung ändert sich dieses Bild nur unwesentlich, generell werden die Loben, insbesondere der *I*, stärker zerschlitzt, wobei die Zerschlitzung allmählich auf die Sättel übergreift; U_1 bildet einen kräftigen Suspensivlobus und *I* heftet sich terminal an die voraufgehende Septalfläche an, wie dies für die Septallobenbildung der Lytoceraten als kennzeichnend gilt (Textfig. 16i). Die fortschreitende Differenzierung der Septalfläche (Textfig. 16k–m) spiegelt diese Entwicklung wieder. Dabei soll verdeutlicht werden, wie stark die Konfiguration der Septalfläche von der Suturentwicklung abhängig ist. Zwar entsprechen sich Juvenil- und Altersstadium (Textfig. 16k, m), aber das abgebildete intermediäre Stadium (Textfig. 16l) zeigt – in Abhängigkeit von der stärkeren Separierung des U_2 – im Verlauf seiner positiven und negativen Achsen sehr wenig Übereinstimmung mit dem vorhergehenden und nachfolgenden Septum. Dies verdeutlicht die Schwierigkeiten einer Terminologie der Septalflächen (WESTERMANN 1956).

Die vorliegende Form erfüllt damit in ihrer Lobenentwicklung in nahezu idealer Form die Erwartungen, die an die prospektive Ausgangsform der Psiloceraten im Schnittpunkt von Phylloceraten und Lytoceraten gestellt werden müssen. Sie besitzt zunächst – als echter Vertreter der Mesoammonoideen – eine quadrilobate Primärsutur, die allerdings schon in der zweiten Sutur – und damit früher als beim Gros der übrigen Triasammoneen – in die quinquelobate Sutur übergeht, die dann ab Lias-Basis zur Primärsutur aller Neoammonoideen (mit Ausnahme der Ancyloceratina) wird. Noch deutlicher zeichnet sich dagegen in der ebenfalls bereits sehr früh in der Ontogenese einsetzenden Zerschlitzung des *I* der Trend zu Psiloceraten und Lytoceraten ab, der hier erstmals deutlich erkennbar ist. Der Zerschlitzungsgrad des *I* liegt etwa intermediär zwischen Phylloceraten und Lytoceraten, entspricht also der Entwicklungshöhe des *I* der Psiloceraten und Ammonitina. Dass die terminale Verschmelzung mit dem voraufgehenden Septum als Beginn einer Septallobenbildung gedeutet werden kann, wurde bereits erwähnt. Weiteres Interesse verdient nun die Umbilikalsutur, die gemeinsam mit den phylloiden Sätteln wieder mehr auf die phylloceratiden Ausgangsformen verweist. Die triaenide Zerschlitzung des U_1 muss – wie bereits mehrfach erwähnt – als embryonale Suturallobenbildung bewertet werden; Suturallobenbildung des U_1 aber war das Diagnostikum der neu definierten Discophylliten. Tatsächlich weist der suspensive U_1 unserer neuen Form grössere Ähnlichkeit mit dem $U_1 = S$ der Mojsvariten auf als mit irgendeiner anderen der hier beschriebenen Suturen. Gleichzeitig deutet sich bereits ein Trend an, der zwangsläufig in Richtung auf die Psiloceraten weist: Der ventrale Teil dieses bei *Discophyllites* noch symmetrisch zur Naht entwickelten U_1 wird hier zugunsten eines U_3? reduziert, d. h. nur die mediane und dorsale Inzision des triaenid angelegten U_1 kommt definitiv zur Entwicklung (Textfig. 16h, i). Gerade dies aber ist das Charakteristikum des Psiloceraten-U_1, bei dem nur noch diese beiden (dorsalen) Inzisionen auftreten und demzufolge von einer Zweiteilung des U_1 gesprochen wird, wozu dann ebenfalls im Lobenhals an der Naht ein zierlicher U_3 hinzutritt (Textfig. 13, 14).

Danach müssten die Teiläste des Psiloceraten-U_1 eigentlich nicht mit U_{1_v} und U_{1_d}, sondern mit U_{1_m} und U_{1_d} bezeichnet werden, obwohl diese Entstehung aus der Ontogenese selbst nicht mehr ab-

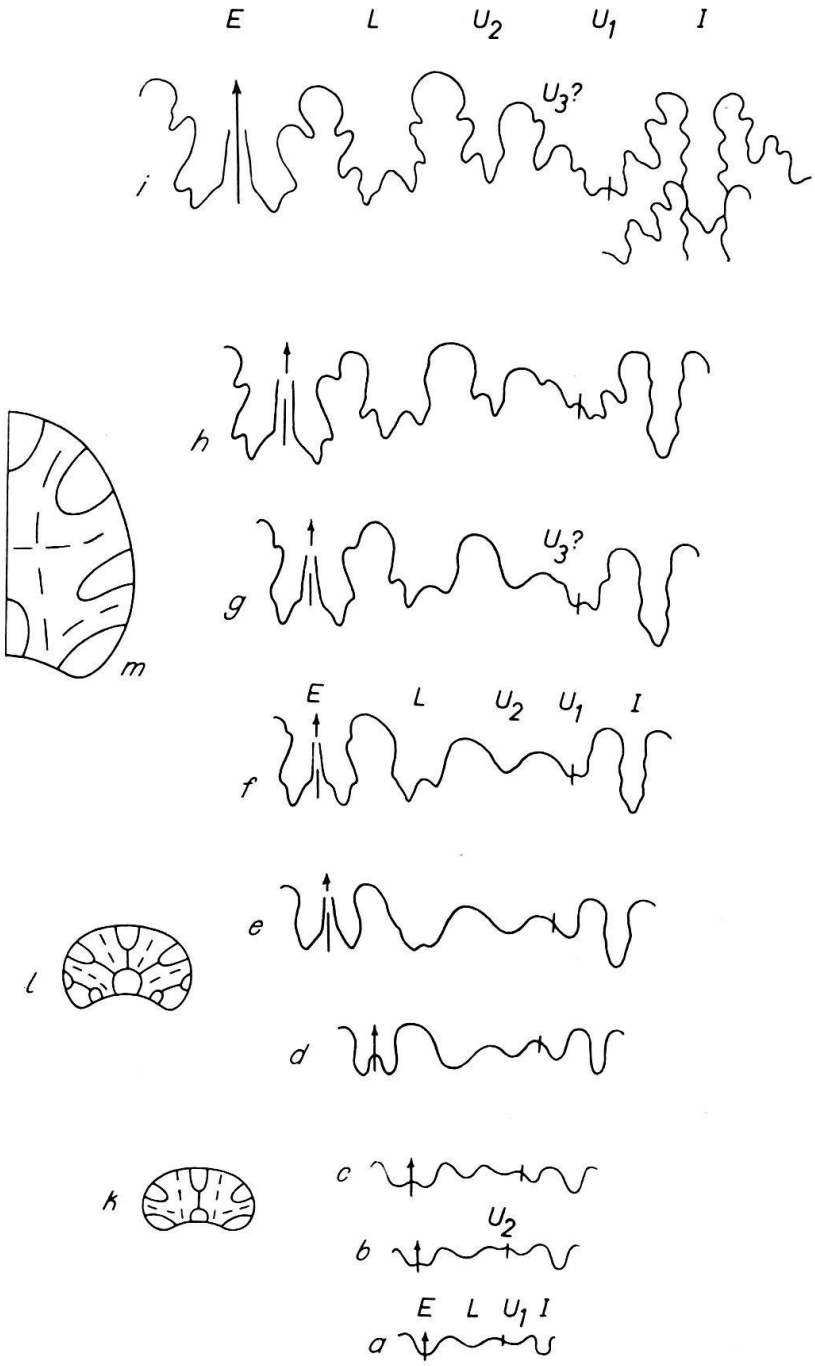

Fig. 16. *Phyllytoceras intermedium* n. gen. n. sp. Holotyp GPIT 648/1, Karn, Galanderud (Iran). Lobenentwicklung und Septalflächen. a: Primärsutur. b, k: 2. Sutur u. Septum. c, l: 4. Sutur u. Septum. e: bei Wh 0,4 mm. g: bei Wh 0,7 mm. h, m: bei Wh 0,9 mm. i: bei Wh 1,2 mm.

zulesen ist. Die Richtigkeit dieser Deutung und der Ableitung der Psiloceraten von der hier vorgelegten Form wird schliesslich noch dadurch bekräftigt, dass nicht nur der gesamte U_1 (Textfig. 14d), sondern auch der U_{1_v} (Textfig. 13f) eine triaenide Form annehmen kann. Das bestätigt, dass in diesem Element in Wirklichkeit der genetische U_{1_m} der Phylloceraten vorliegt, von dem – nach dem von SCHINDEWOLF (1961, Textfig. 30) entwickelten Modell der Suturallobenbildung – stets die weitere Aufspaltung ausgeht. Dies liesse weiterhin daran denken, dass der zweifelhafte U_4 der Psiloceraten (Textfig. 12b, 14a) vielleicht statt dessen ein Rudiment des echten genetischen U_{1_v} darstellt. Diese hier in Paranthese eingeschobenen Überlegungen verdeutlichen die Problematik einer bis in die letzte Konsequenz genetischen Terminologie (vgl. WIEDMANN 1970b).

Gleichzeitig wird die Gültigkeit der hier vollzogenen Neuklassifizierung der Trias-Phylloceraten erkennbar. Zwar hat die vorliegende Form noch monophylle Sättel, gleichwohl aber hat sie weder mit den eigentlichen Monophylliten, noch mit den Eopsiloceraten das geringste gemeinsam. Nach der Internsutur schliesst sie sich statt dessen eindeutig an die Discophylliten an. Dies bestätigt die Berechtigung der Einbeziehung der monophyllen Mojsvariten in diese Gruppe, zu denen die vorliegende Form nicht nur die deutlichsten Beziehungen erkennen lässt, sondern von denen sie auch ganz konkret abgeleitet werden kann (vgl. S. 939). Dass damit hier nun ein dritter Trend innerhalb der Phylloceraten angelegt worden ist, der nicht nur über die Rhät/Lias-Grenze hinweg zu persistieren vermochte, sondern ganz konkret zum Ausgang der Entwicklung der Ammonitina wurde, wird durch einen weiteren Fund bestätigt, der den verbleibenden Intervall im Nor und Rhät ausfüllt. Kollegen H. BOLZ (jetzt Scheveningen) verdanke ich eine relativ reiche Ammonitenfauna aus den Zlambach-Schichten des nordalpinen Obernor und Rhät. Es handelt sich durchwegs um winzige Pyrit-Steinkerne, den Protokonch und die ersten 2–3 Umgänge enthaltend, die BOLZ bei der Durchmusterung von Schlämmrückständen nach ihren Mikrofaunen gewinnen konnte. Es war zunächst völlig ungewiss, inwieweit eine nur aus kleinsten Innenwindungen bestehende Fauna – noch dazu aus einem recht unbekannten Zeitabschnitt – überhaupt auswertbare Resultate liefern würde. Die Ergebnisse, über die an anderer Stelle ausführlicher berichtet werden soll, waren gleichwohl überraschend: Nach ihrer Ammonitenfauna enthalten die Zlambach-Schichten Obernor und Rhät, überschreiten jedoch die Rhät/Lias-Grenze nicht. Der von PLÖCHINGER & OBERHAUSER (1956), KOLLMANN (1963) u. a. aus der Mikrofauna gezogene Schluss eines liassischen Anteils der Zlambach-Schichten[5]) wird durch die Ammonitenfauna nicht bestätigt. Alle vorliegenden Formen – mit Ausnahme der Arcesten – besitzen eine quadrilobate Primärsutur, sind also echte Mesoammonoideen. Weder Psiloceraten, noch quinquelobate

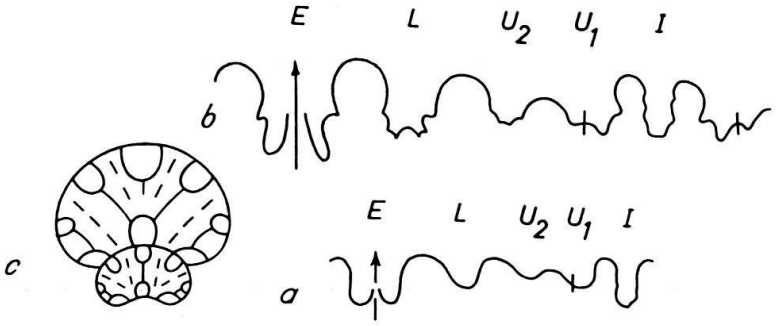

Fig. 17. *Phyllytoceras intermedium* n. gen. n. sp. Paratypoid(?) GPIT Ce 1373/9, Zlambach-Schichten (Rhät), Grünbachgraben (Österr.). Lobenentwicklung und Septalflächen. b, c: bei Wh 1 mm.

Phylloceraten konnten nachgewiesen werden. Alle vorliegenden Formen sind, da sich die entscheidende Phase der Lobenentwicklung in den ersten Umgängen vollzieht, zumindest generisch bestimmbar. 90% der Gesamtfauna gehören den bekannten und bereits (S. 954) erwähnten Ceratitina-Gruppen an, die auch nach bisheriger Kenntnis ins Rhät hinein persistieren. Formen, die das Vakuum zwischen *Trachyphyllites* und den Lias-Lytoceraten und Ectocentriten ausfüllen könnten, wurden bisher nicht nach-

[5]) Dies gilt streng genommen nur für das Profil des Grünbachgrabens (Untersberg, Österr.).

gewiesen. Belegt werden kann die Persistenz der Discophylliten mit *Mojsvarites* (Textfig. 6a) ins Rhät hinein. Belegt werden kann vor allem auch, dass die bereits aus dem Karn Persiens bekannte Übergangsform zu den Psiloceraten (und Lytoceraten ?) auch im europäischen Obernor/Rhät entwickelt war und damit den Psiloceraten als konkrete Ausgangsform zur Verfügung stand. Diese obersttriadische Form unterscheidet sich in Sutur und Septalfläche (Textfig. 17a–c) in nichts von der voraufgehenden, lediglich in den Abmessungen des gleichfalls glatten Gehäuses (Taf. 10, Fig. 6) liegen geringfügige Abweichungen vor. Damit ist diese Form – im Gegensatz zu *Trachyphyllites* – keine Einzelform mehr, wohl aber noch immer ein sehr seltenes Element in den Populationen der obersten Trias.

IV. Phylogenetisch-systematische Schlussbetrachtungen

Textfig. 18 gibt die stammesgeschichtlichen Beziehungen wieder, wie sie sich als Ergebnis der vorliegenden Untersuchungen für das Übergangsfeld Meso/Neoammonoideen darstellen.

1. Es bestätigt sich, dass die verschiedenen Entwicklungsreihen der bisherigen Ceratitina (Textfig. 18: 21–24) ausnahmslos vor Erreichen der Rhät/Lias-Grenze nachkommenlos erloschen.

2. Demgegenüber liefern die Phylloceratacea, die sich in der basalen Trias aus den Otocerataceae entwickelt haben dürften (SCHINDEWOLF 1968, WIEDMANN 1970a), das Ausgangspotential für die Entwicklung der Neoammonoideen. Nach dem Modus der Lobenentwicklung lassen sich in diesem Übergangsfeld in der Trias 4 divergierende Entwicklungsreihen präzisieren, in denen die wesentlichen Differenzierungsmodi der umbilikalen Sutur der Neoammonoideen bereits an- und festgelegt sind. Allen diesen 4 Entwicklungsreihen dient die Sutur von *Leiophyllites* als Basis. *Leiophyllites* bleibt demzufolge – entgegen den Vorschlägen von POPOV (1958), ZAKHAROV (1967) u.a. – in die Phylloceraten eingeschlossen.

3. Die Entwicklungsreihe *Leiophyllites–Monophyllites–Eopsiloceras* (Textfig. 18: 1–3) ist gekennzeichnet durch eine echte Lobenvermehrung nach der phylogenetischen Sequenz $E\,L\,U_2\,U_3/U_{1_v} : U_1\,I_l \rightarrow E\,L\,U_2\,U_3\,U_4 : U_1\,I_l \rightarrow E\,L\,U_2\,U_3\,U_5\,U_6 : U_4\,U_1\,I_l$. Es ist wahrscheinlich, dass sich hier die Phylloceratidae des Jura und der Kreide mit den bereits im tiefen Lias abspaltenden Seitenzweigen der Calliphylloceraten und Partschiceraten (Textfig. 18: 4, 25, 26) anfügen, deren Lobenentwicklung im unteren Lias noch nicht untersucht ist und die vom höheren Lias ab die einheitliche Lobenformel $E\,L\,U_2\,U_3$ (oder U_4) $= S\,U_1\,I_l$ besitzen. Bis zur Klärung der Frage des Übergangs zwischen Monophylliten und Phylloceratidae wird es zweckmässig sein, beide Formengruppen als selbständige Familien nebeneinander bestehen zu lassen.

4. Die Entwicklungsreihe *Mojsvarites–Discophyllites–Rhacophyllites* (Textfig. 18: 5, 7) kann in gleicher Weise auf den Grundtyp der Leiophylliten-Sutur zurückgeführt werden, den sie lediglich durch eine mehrfache Lobenspaltung des U_1, d.h. Suturallobenbildung, variiert. Ob schon in der Trias, bei *Rhacophyllites*, oder erst bei den «Juraphyllitidae» (Textfig. 18: 6) eine weitere Lobenvermehrung und Verschiebung des $U_1 = S$ zum $U_4 = S$ erfolgte, ist noch unbekannt, da aus diesem Bereich noch