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: V: Das Typogenese-Problem

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: 07.07.2025

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

10. Eine Frage untergeordneter Bedeutung ist schliesslich, ob nach den vorliegenden Ergebnissen an der bewährten bisherigen Gliederung der mesozoischen Ammonoideen – in Ceratitina, Phylloceratina, Lytoceratina, Ammonitina und Ancyloceratina – festgehalten werden soll oder ob der Alternativgliederung SCHINDEWOLFS (1968) in Phylloceratida und Lytoceratida der Vorzug zu geben ist, wonach erstere die Ceratitina, letztere die Ammonitina, Ancyloceratina und «Tetragonitina» mit enthalten würden.

Beide Gliederungen haben zweifellos ihre Vorteile. Die bisherige stellt die Eigenständigkeit der Ceratitina als quadrilobate Mesoammonoideen besser heraus und betont gleichzeitig die Gleichwertigkeit von Lytoceraten und Ammonitinen, die zwar aus gleicher Wurzel, aber doch nebeneinander aus den Phylloceraten hervorgegangen sind.

SCHINDEWOLFS Alternativgliederung verwischt zwar den deutlichen Unterschied zwischen Meso- und Neoammonoideen – und betont dann auf der anderen Seite zu stark eine Eigenständigkeit der sexlobaten «Tetragonitina», die sehr kontinuierlich aus den Lytoceraten hervorgegangen sind –; sie hebt dafür aber stärker auf die Konfiguration des Internlobus ab, der bei den Phylloceratida prinzipiell lituid, bei den Lytoceratida prinzipiell zerschlitzt ist, mit dem Septallobus der Lytoceratina als Sonderbildung.

Festzuhalten ist, dass die starken morphologischen Diskontinuitäten, die bisher an der Basis der Lytoceratina und Ammonitina gesehen worden sind, sich in ein Kontinuum verwandelt haben, so dass die systematische Isolierung dieser Gruppen in eigenen Ordnungen neu diskutiert werden muss. Bestehen bleibt im System der mesozoischen Ammonoideen der Merkmalssprung an der Basis der Ancyloceratina, der jedoch gleichfalls einer Überprüfung bedarf.

V. Das Typogenese-Problem

Der phylogenetische Hintergrund der vorliegenden Untersuchung war die Frage, ob für die Invertebraten-Evolution grundsätzlich ein anderer Entwicklungsmechanismus angenommen werden muss, als er uns von der Stammesgeschichte der Vertebraten her vertraut ist. Diese kann heute nicht nur als Kontinuum – mit konkreten Übergängen selbst zwischen den höheren Kategorien des Systems – belegt werden, sie vermittelt auch recht klare Vorstellungen über den Evolutionsvorgang selbst, die allein erst dazu berechtigen, seitens der Paläontologie auch über den Mechanismus dieser Evolution generalisierende Aussagen zu machen.

Die Frühevolution der Säuger, der uns wohl am besten bekannte Ausschnitt aus der Phylogenese der Vertebraten (THENIUS & HOFER 1960, SIMPSON 1961, FRICK & STARCK 1963, KERMACK 1965, KUHN-SCHNYDER 1967, THENIUS 1969) erfolgte in einem breiten Übergangsfeld – sowohl in morphologischer als auch in stratigraphischer Hinsicht –, in dem die Vielzahl der Einzelmerkmale, die schliesslich in ihrer Gesamtheit den Säugertypus definiert, in mehreren parallelen Reihen, teils akzelerierend, teils retardierend, in heterochronem Muster evoluierte, das treffend als «Mosaikmodus» der Evolution bezeichnet wurde (DE BEER, SCHINDEWOLF, WATSON). Dass demzufolge eine präzise Abgrenzung zwischen Reptil und Säuger heute nur durch konventio-

nelle Fixierung des Säugertypus an eines dieser Merkmale möglich ist, haben SIMPSON (1959, 1960) und FRICK & STARK (1963) überzeugend dargestellt. Auf das resultierende Problem der Polyphylie und Klassifikation nach Stadiengruppen sind GROSS (1964) und REMANE (1964) ausführlich eingegangen; beide Autoren haben betont, dass die polyphyletische Entstehung von Einzelmerkmalen nicht notwendigerweise auch die Polyphylie der gesuchten systematischen Einheiten impliziert.

Dass die Entwicklung der Säuger in Jura und Kreide zunächst zögernd einsetzte, durchaus nicht in allen Linien zum Erfolg führte (FRICK & STARCK 1963, Textfig. 7), sondern dass erst die Vormacht der Reptilien – aus welchen Gründen auch immer – beendet sein musste, bevor es zur eigentlichen Radiation und Dominanz der Säugerfauna kommen konnte, ist hinlänglich bekannt und wird am besten aus den quantitativen Stammbaum-Diagrammen A. H. MÜLLERS (1955, Textfig. 20, 21) deutlich. Eigentliche Typenbildung – also «Typogenese» im Wortsinn – und definitive Radiation der Säuger sind also durch einen zeitlichen Intervall so grossen Ausmasses voneinander getrennt, dass die Möglichkeit eines Zusammenhanges zwischen beiden Vorgängen von vornherein ausscheidet.

Einen solchen Zusammenhang sieht demgegenüber die Typogenese-Vorstellung, die aus der Invertebraten-, u. zw. speziell aus der Ammonoideen-Paläontologie heraus entwickelt worden ist (SCHINDEWOLF 1945, 1950). Nach ihr wird die Typenneubildung – an der Basis der Neoammonoideen ebenso wie bei allen anderen höher-kategorialen Bauplanänderungen – als eine «durchgreifende Umorganisation des Baues, die... sich sprunghaft, diskontinuierlich in frühontogenetischen Stadien» vollzieht, also als «Phase explosiver Formbildung» interpretiert (SCHINDEWOLF 1950, S. 174). Es ist bekannt, dass diese Vorstellungen auf der Annahme einer endogen gesteuerten Evolutionsrhythmik, dem Typostrophenschema, basieren; sie bedienen sich ferner der Prämisse grossmutativer Entwicklungssprünge zur Deutung des in der Typogenese sichtbaren Organisationswechsels, der in den Diskontinuitäten zwischen den höheren Kategorien unseres Systems seinen konkreten Niederschlag gefunden haben soll. Diese Vorstellungen haben sich damit in immer stärkeren Gegensatz zur Genetik und zum orthodoxen Darwinismus gestellt (SCHINDEWOLF 1952, 1960), indem sie die Wirksamkeit des Faktorenpaars Mutation und Selektion in Frage stellten und erheblich einschränkten.

Das Problem endogen gesteuerter Entwicklungsprozesse und grossmutativer Entwicklungssprünge, die in der «Quanten-Evolution» SIMPSONS (1947) eine Deutung gefunden haben, sollte hier nicht theoretisierend, sondern möglichst konkret an der Tiergruppe untersucht werden, die diesen Vorstellungen zum Ausgang diente, den Ammonoideen. Wie (1969) bereits gezeigt werden konnte, lassen sich die «Typolyse»-Erscheinungen bei den Ammonoideen keineswegs als Ausdruck des «stammesgeschichtlichen Alterns» interpretieren. Das Lehrbuchbeispiel der Ammoniten-«Typolyse», die Gehäuse-Heteromorphie, muss in vollkommen anderem Sinne gedeutet werden; ein kausaler Zusammenhang mit dem stammesgeschichtlichen Erlöschen dieser Gruppe besteht gewiss nicht. Hier sollte nun an derselben Fossilgruppe, den Neoammonoideen, das in seiner stammesgeschichtlichen und allgemein-phylogenetischen Signifikanz wesentlich bedeutsamere und in seiner Mechanik ebenso viel rätselhaftere Phänomen der Typogenese neu untersucht werden.

Als Ergebnis dieser Untersuchungen lässt sich zusammenfassen:

1. Auch bei den Neoammonoideen sind «Typogenese» im Wortsinn oder Typenneubildung als qualitativer Merkmalsumbruch und Radiation als quantitativer Faunenschnitt zeitlich deutlich getrennt.
2. Die Herausgestaltung des Typus der Neoammonoideen erfolgte von der Mittleren Trias ab in so kontinuierlichen Schritten, dass die definitive Grenzziehung im Übergangsfeld Meso/Neoammonoideen nur mit Mühe durchführbar ist und sich die Annahme von Grossmutationen an dieser Stelle erübrigt («additive Typogenese»).
3. Diese Grenzziehung fällt sehr verschiedenartig aus, je nachdem, welches Merkmal als systematisch-phylogenetisch «dominant» betrachtet wird (Primärsutur, Zerschlitzungsgrad der Sutur, der Sättel, des Internlobus). Hierüber kann letztlich nur über eine konventionelle Entscheidung Einigung erzielt werden.
4. Das hier empfohlene Merkmal der Zerschlitzung des ursprünglich ganzrandigen, lituiden Internlobus stellt zwar das funktionell unabhängigste und auch am leichtesten kontrollierbare Merkmal dar; aber auch dieses Merkmal kam in zumindest 4 Entwicklungsreihen heterochron zur Ausbildung (Arcesten, Tragophylloceraten, Psiloceraten, Lytoceraten), von denen allerdings nur die beiden letztgenannten erfolgreich blieben.
5. Auch die übrigen Merkmale der Neoammonoideen kamen heterochron und teilweise in parallelen Reihen – nach dem Modus der Mosaikentwicklung – zur Entwicklung, so dass es teilweise schwierig ist, phylogenetische Reihen von Stadiengruppen zu trennen (z. B. Sattelzerschlitzung der Phylloceraten).
6. In jedem Falle haben die qualitativ neuen Faunen in der höheren Trias nur in extrem individuenarmen Populationen sehr weniger Arten zur Verfügung gestanden, so dass sie schon deswegen leicht der Beobachtung entgehen konnten.
7. Demgegenüber liegt der quantitative und statistisch wahrnehmbare Faunenschnitt tatsächlich erst an der Rhät/Lias-Grenze. Für ihn kann nun natürlich keine endogen gesteuerte evolutive Rhythmik verantwortlich gemacht werden. Für den endgültigen Erfolg der zumindest seit der Oberen Trias «abrufbereit» verfügbaren neuen Fauna muss nach anderen Ursachen gesucht werden. Es ist naheliegend, hier in erster Linie an ökologische Faktoren zu denken, unter denen das Freiwerden adäquater Biotope – u. zw. durch das Aussterben der Mesoammonoideen ebenso wie durch die weltweite Lias-Transgression – einen hervorragenden Platz einnehmen dürfte. Kosmische Faktoren, die neuerdings wieder in stärkerem Masse in die Diskussion gebracht wurden (A. H. Müller 1967, Erben 1970), dürften als Ursachen des vorliegenden Faunenschnitts ebenso ausscheiden, wie die «transspezifische Konkurrenz» (Rensch 1947), die immer wieder als Initialfaktor der Krisen in der Ammonoideenentwicklung gedeutet wurde (Simpson, Pittendrigh & Tiffany 1957, Nicol 1961, Newell 1962). Jedenfalls kann den nach vorliegenden Untersuchungen noch im Rhät in grosser Individuen- und Artenzahl präsenten Mesoammonoideen aus den auch zu diesem Zeitpunkt noch sehr spärlichen Neoammonoideen-Arten kaum eine ernsthafte Konkurrenz erwachsen sein. Auch die Relevanz einer möglichen Klimaverschlechterung im fraglichen Zeitabschnitt (Fabricius et al. 1970) für die Ammonitenfauna erscheint fraglich (Valentine 1968), ebenso wie die Mutmassungen über Schwankungen des O_2-Haushalts

(McALESTER 1970) rein spekulativer Natur sind. Die Deutung des quantitativen Faunenschnitts als ökologische oder adaptive Radiation läßt sich demgegenüber mit den vorliegenden Beobachtungen und mit den Vorstellungen der Zoologie am leichtesten in Einklang bringen (BROOKS 1950, MAYR 1963, REMANE 1964, OSCHE 1966).

Damit zeichnet sich eine bis ins Detail gehende Übereinstimmung mit den Modalitäten der Säuger-Evolution ab, die den in Diskussionen zwischen Vertebraten- und Invertebraten-Paläontologen immer wieder spürbaren Gegensatz aufhebt. Ebensowenig scheint mir nach der vorliegenden Untersuchung Veranlassung zu bestehen, für die Herausbildung höherer Kategorien des Systems nach einem eigenen quantenhaften Evolutionsmechanismus zu suchen. Akzeleration und Retardation dürften die beobachteten Verhältnisse hinreichend erklären, wobei die Schwierigkeit der Ermittlung eines «Differentiations-Index» (KURTÉN 1958) als objektivem Zeitmesser evolutiven Geschehens deutlich wird. In gleichem Umfange schwierig erscheint mir das Unterfangen, die im Übergangsfeld Meso/Neoammonoideen geschilderten phylogenetischen Differenzierungen mit Hilfe der numerischen Systematik erfassen zu wollen. Ungelöst bleiben muss auch hier das Problem, welche Bedeutung die fortschreitende Differenzierung der Suturen (zunehmende Zerschlitzung, zunehmende Zahl der primären Loben) für das Ammonitentier selbst besessen haben. Es steht ausser Frage, dass dieses für die Systematik dieser Gruppe unentbehrliche Merkmal in Korrelation mit einem wichtigen Organ oder Organsystem des Weichkörpers gestanden haben muss. Aussagen hierüber sind trotz der anregenden Untersuchungen von DENTON & GILPIN-BROWN (1966) an *Nautilus* bisher nicht möglich.

VI. Stratigraphisch-sedimentologische Schlussbetrachtungen

Das Ausmass des Faunenschnitts an der Rhät/Lias-Grenze wird lokal noch durch sedimentologische Faktoren verstärkt. Zusätzlich zu der durch die geringe Verbreitung mariner Rhät-Sedimente bedingten Kenntnislücke wird das Bild der kontinuierlichen Faunenentwicklung noch von der Fossildiagenese überprägt. Dies trifft insbesondere für die alpine Fazies der Zlambach-Mergel zu, deren spärliche Ammonitenfauna (ZAPFE 1967) ein Diagenese-Relikt darstellt. Das reiche Material pyritisierter Nuklei (Taf. 10, Fig. 6 u. S. 958), das mir Kollege BOLZ freundlicherweise zur Bearbeitung überliess, zeigt, dass auch diese Sedimente eine reichere Ammonitenfauna besessen haben. Frühdiagenetische Aragonitlösung, geringer S^{--}-Vorrat und rasche Sedimentation bei geringer Turbulenz führten dazu, dass in der Regel die Pyrit-Präzipitation nur die Anfangsspiralen der Ammonitengehäuse (von etwa 2 mm ⌀) erfasste. Der sedimentfreie Gehäuseteil blieb nach sehr rascher Kompaktion nur als Abdruck erhalten und entging damit weitgehendst der Beobachtung. Damit liegt eine ähnliche Situation vor, wie sie HUDSON & PALFRAMAN (1969) aus dem Oxfordton von Woodham beschrieben haben. Allerdings entsprechen die Verhältnisse von Woodham mit Pyritisationskernen von 15–20 mm Durchmesser eher der Normalsituation. Der Nachweis bisher unbekannter Faunenelemente im Rhät-Anteil der Zlambach-Schichten verdeutlicht, dass die Diagenese hier nicht nur quantitative, sondern auch qualitative Verfälschungen des Faunenspektrums zur Folge hat.

Gleichzeitig implizieren die bisherigen Untersuchungen eine Reihe stratigraphi-