

Herrn Professor Ruzhencev
mit ergebensten Grüßen
J. Wiedmann

N. Jb. Geol. Paläont. Abh.	127	1	13—81	Stuttgart, November 1966
----------------------------	-----	---	-------	--------------------------

Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen

Ein Überblick
(2. Teil)

Von

Jost Wiedmann, Tübingen

Mit Tafel 3—6 und Abb. 14—47 im Text und auf 2 Beilagen

2. Die eigentlichen *Desmoceratinae* der höheren Unterkreide weisen einen andersartigen, aber bereits bekannten Lobenbildungsmodus auf. In ähnlicher Weise wie bei den *Perisphincten* (Abb. 5) wird auch bei der typischen Gattung *Desmoceras* (Abb. 14) in einem sehr frühen Stadium der Lobenboden des U_1 verbreitert und durch eine mediane Aufsattelung gespalten (Abb. 14b). Erst danach (Abb. 14c) wird im Sattel $U_2 U_{1v}$ der erste Metalobus angelegt. Dieser U_3 verbleibt im Verlaufe der weiteren Entwicklung auf der Flanke, der U_{1v} dagegen in der Internsutur, in absoluter Entsprechung der bei den *Perisphincten* beobachteten Verhältnisse. Ebenfalls übereinstimmend verhält sich der U_4 , der symmetrisch zur Naht weiter aufspaltet und damit zum *Suspensivlobus* wird (Abb. 14g).

Die resultierende Lobenformel

$$E L U_2 U_3 U_4 = S U_{1v} U_{1d} I$$

charakterisiert neben den jüngeren *Desmoceratinae* des Apt, Alb und der Oberkreide auch die *Puzosiinae*, *Kossmaticeratidae*, *Pachydiscidae*¹ und wohl auch die *Diaziceratidae*². Stellvertretend für alle diese Formen sei hier nur die Lobenentwicklung von *Parasilesites* (Abb. 15) wiedergegeben, der von seinem Autor (R. IMLAY 1959) den *Silesitidae* zugerechnet wurde. Statt dessen bestehen jedoch offensichtliche Beziehungen zur Gattung *Puzosia*, mit der die bisherigen *Parasilesites*-Arten auch generisch vereinigt wurden. Die Gattung IMLAY's ist daher besser den *Puzosiinae* zuzuordnen.

¹ Zahlreiche Belege hierfür hat T. MATSUMOTO (1954) gegeben, ohne allerdings die sehr früh angelegte Spaltung des U_1 erkannt zu haben. Dies ist bei der Betrachtung der Lobenbilder MATSUMOTO's zu berücksichtigen.

² Die *Muniericeratidae* WRIGHT 1952 werden hier als Synonym der *Diaziceratidae* BASSE 1947 betrachtet, deren Gattungen *Pseudoschloenbachia* und *Diaziceras* SPATH von WRIGHT (1957, S. L 436, 437) zu Unrecht in die *Lenticeratinae* und damit die *Acanthocerataceae* eingeschlossen wurden.

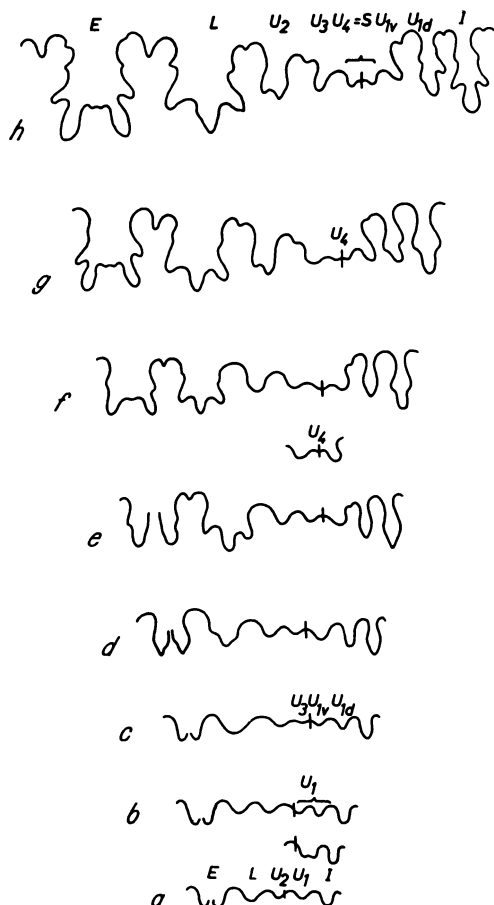


Abb. 14. Lobenentwicklung von *Desmoceras latidorsatum* (MICHELIN). GPIT Ce 1310/28. Mittleres Alb, Sierra de Ricote (Prov. Murcia, Spanien). Etwa 25/1, h bei Windungshöhe (Wh) 1 mm.

Bei *Parasilesites* läßt sich die Aufspaltung des U_1 in ihrem Werdegang besonders deutlich verfolgen. In der 5. Suture etwa (Abb. 15b) sind die ersten Anzeichen der sich anbahnenden Spaltung des U_1 in einer deutlichen Abplattung des Lobenbodens erkennbar. In c ist die mediane Aufspaltung des U_1 bereits deutlich. In d wandert der ventrale Teilast zur Naht hin ab, und in e hat die mediane Aufsattelung die Höhe der übrigen Sättel erreicht, die Trennung des ventralen und dorsalen Teilastes ist damit vollständig. Mit ungewöhnlicher Konstanz erfolgt nun (f) die Herausbildung des nächstfolgenden Elements im auf der Naht gelegenen Lobenhals des ventralen U_1 -Astes, so daß Unsicherheit besteht, ob es sich dabei um einen neuen Lobus oder um ein weiteres Spaltprodukt des U_1 handelt. Den jünge-

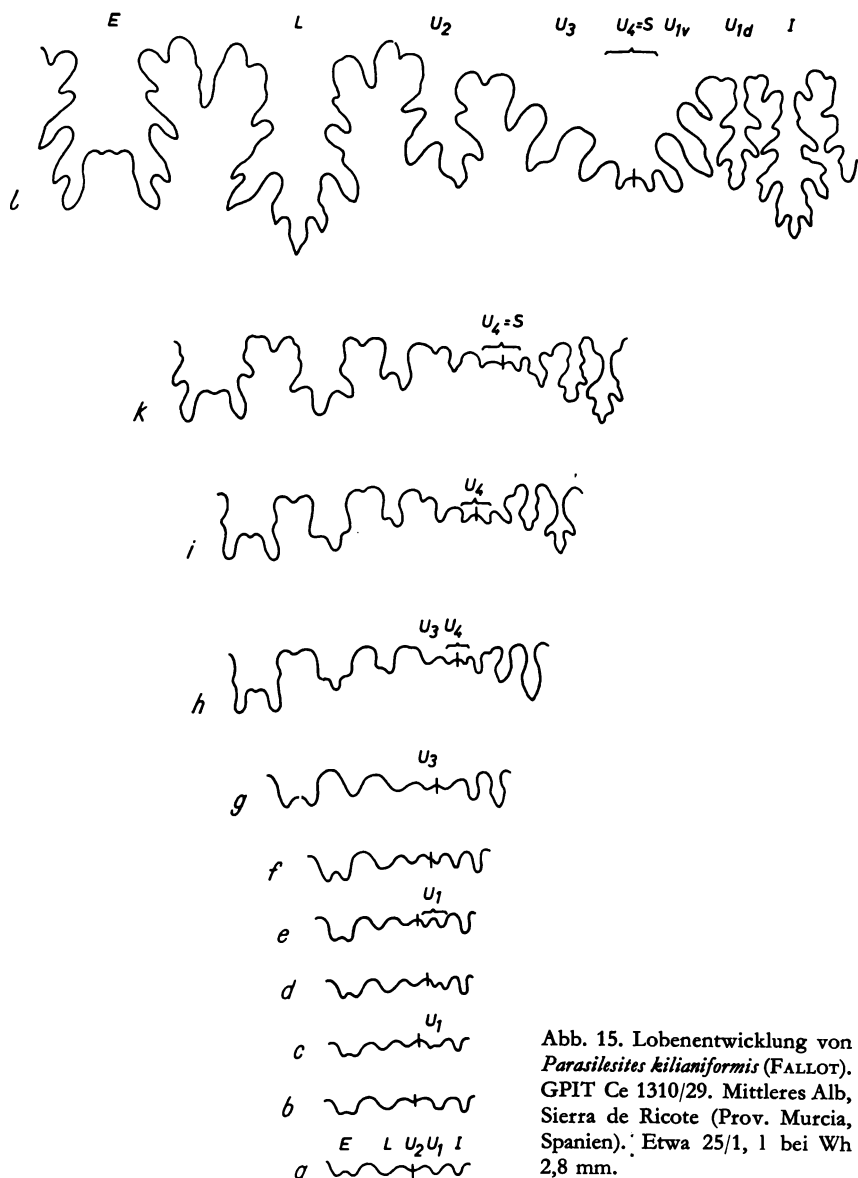


Abb. 15. Lobenentwicklung von *Parasilesites kilianiformis* (FALLOT). GPIT Ce 1310/29. Mittleres Alb, Sierra de Ricote (Prov. Murcia, Spanien). Etwa 25/1, 1 bei Wh 2,8 mm.

ren Auffassungen SCHINDEWOLF's folgend, möchte auch ich in dieser beginnenden Zerschlitzung die Anlage des U_3 sehen. Dieser nimmt rasch an Größe zu und wandert, wie in g ersichtlich, in die externe Sutur. Bis zu diesem Stadium sind die übrigen Loben praktisch unzerschlitzt geblieben, die ganze Entwicklung hat sich sehr rasch im Laufe von $1-1\frac{1}{2}$ Umgängen vollzogen.

Gleichfalls bezeichnend für alle jüngeren Desmoceraten ist die in h wiederergegebene Herausbildung des U_4 , die in der Regel paarig und symmetrisch zur Naht erfolgt. Die weitere Entwicklung dieses Elements (i—l) zeigt, daß wir hier von einer Suturallobenbildung im U_4 sprechen können, in den bei Formen mit suspensivem Nahtlobus (Abb. 15l) auch noch die Elemente U_3 und U_{1v} einbezogen scheinen.

Wir haben dem *sphaeroconen* *Desmoceras* hier bewußt die Lobenentwicklung eines oxyconen Parasilesiten gegenübergestellt, um zu verdeutlichen, daß der Modus der U_1 -Spaltung keineswegs als bloße Funktion der Gehäuseform, als Resultat eines größeren Lobenbedarfs, bei raschem Breitenwachstum etwa, angesehen werden darf.

Ein nicht weniger deutliches Beispiel für die frühe Spaltung des U_1 liefert *Neosilesites* (Abb. 16) als Vertreter der Silesitidae, die sich bereits im Barreme von den Desmoceraten abgespalten haben. Hier lassen sich die bereits im vorhergehenden geschilderten Verhältnisse mit großer Genauigkeit reproduzieren: Abplattung und allmähliche mediane Einsattelung im Lobenboden des U_1 (a—c), Reduktion und Abwanderung des U_{1v} zur Naht hin (d—g), Herausbildung des U_3 in unmittelbarer Verknüpfung mit dem U_{1v} (h), Abwanderung des U_3 auf die Flanke (i) und schließlich Suturallobenbildung im U_4 (k—m). Bezeichnend ist hier, wie ebenso auch für die letztgenannten Formen, daß der U_3 stets in die externe Sutura abwandert, während der U_{1v} stets in der internen Sutura verbleibt. Es ist dies ein wichtiges Merkmal für die Diagnostik dieser beiden Elemente, wenn etwa die frühesten Stadien der Lobenentwicklung nicht zugänglich sind.

Es wird gleichzeitig verständlich, daß die Vernachlässigung gerade dieser frühen Entwicklungsstadien, etwa im Bereich zwischen 5. und 10. Sutura (Abb. 15b—d, 16b—d), zu Mißdeutungen der Lobenentwicklung nicht nur bei den Desmoceraten führen mußte. Geht man in der Verfolgung der Lobenentwicklung nur bis zu den in 15e und 16e dargestellten Stadien zurück, so kann ohne weiteres der Eindruck entstehen, der zu diesem Zeitpunkt extrem angehobene und in der Größenentwicklung zurückgebliebene U_{1v} stelle statt dessen die erste Anlage des U_3 dar. Gerade die typischen Beispiele für Suturallobenbildung (R. WEDEKIND 1910, 1916; A. DIETZ 1923; O. H. SCHINDEWOLF 1923, 1929, 1961), d. h. insbesondere Oppelien, Perisphincten und Simbirskiten, haben diese Mißdeutung erfahren und sind dadurch irrtümlich mit den Phylloceraten in Verbindung gebracht worden, bis SCHINDEWOLF (1964, 1965, 1966) das Vorhandensein einer U_1 -Spaltung nachweisen konnte.

Unbefriedigend bleibt die unterschiedliche Ausbildung des U_1 bei den im 1. Teil (Abb. 12) behandelten Eodesmoceraten und der hier geschilderten Spaltung des U_1 bei den jüngeren Desmoceraten; sind beide Gruppen doch durch kontinuierliche Übergänge (*Uhligella*) verbunden und ist nach Auffassung SCHINDEWOLF's eine Entwicklung vom ungespaltenen zum gespaltenen U_1 als Reversion unwahrscheinlich. Infolge der Unzulänglichkeit unseres

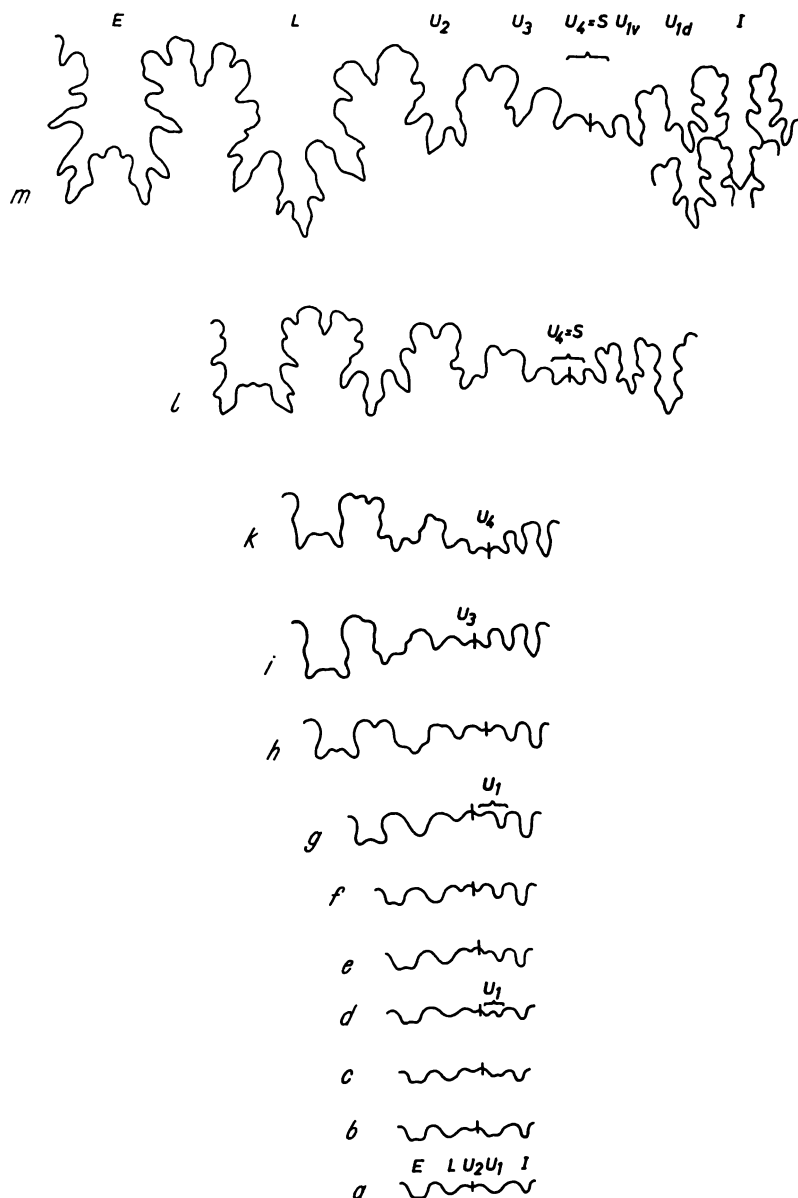


Abb. 16. *Neosilesites balearensis* (FALLOT). GPIT Ce 1310/31. Oberes Apt, Cala Blanca (Mallorca). Etwa 25/1, m bei Wh 2 mm.

bisherigen Barremiten-Materials (Abb. 12 mußte aus mehreren Exemplaren kombiniert werden, so daß eine Unvollständigkeit gerade im interessierenden Bereich der ersten Suturen nicht ganz ausgeschlossen werden konnte)

wurden die Bemühungen um ein vollständigeres Präparat in der Zwischenzeit fortgesetzt. Nach längeren Bemühungen gelang schließlich die Präparation einer Barremiten-Innenwindung (Abb. 17), die die von SCHINDEWOLF (1966)* geforderte Spaltung des U_1 mit aller Deutlichkeit erkennen läßt.

Nicht zu beantworten ist im Augenblick die Frage, ob dieses Verhalten alle Eodesmoceraten und sogar die Barremiten einheitlich kennzeichnet. Zweifellos würden sich die Pulchellien und die noch zu behandelnden Acanthocerataceae mit ungespaltenem U_1 besonders mühelos an entsprechende Vertreter der frühen Desmoceraten anschließen lassen, zu denen offensichtlich die größte Affinität besteht. Auch das über den eventuellen Ursprung der Desmoceraten in Vertretern der Haploceraten Gesagte (1. Teil, S. 76), behält volle Gültigkeit, sind hier doch die morphologischen Übergänge am deutlichsten. Allerdings kann nun auch die Möglichkeit eines Ursprungs der Desmoceraten in den Perisphincten oder Oppelien nicht ausgeschlossen werden. Eine solche Verknüpfung, wie sie bereits von W. KILIAN (1910) oder E. CHAPUT (1920) angenommen wurde, hätte u. a. für sich, daß beim Gros der Perisphincten und den Oppelien die ursprüngliche Spaltung des U_1 noch erhalten geblieben ist. Als mögliche Ausgangsformen ließe sich an *Saynella* bzw. *Uhligites* denken. An dieser Stelle müssen jedoch noch detailliertere Untersuchungen ansetzen. Abgesehen davon, wie diese Fragen sich entscheiden sollten, ist sicher, daß die erstmals von A. DE GROSSOURE (1893) und dann insbesondere von L. F. SPATH (1925) und C. W. WRIGHT (1955, 1957) postulierte Verknüpfung der Desmoceraten mit den Phylloceratina heute nicht mehr aufrechterhalten werden kann.

Die nächstfolgende Superfamilie der Hoplitaceae umfaßt nach der Auffassung von C. W. WRIGHT (1957, S. L 381) „series of primary and secondary derivatives of Desmoceratidae which take on strong ornament“.

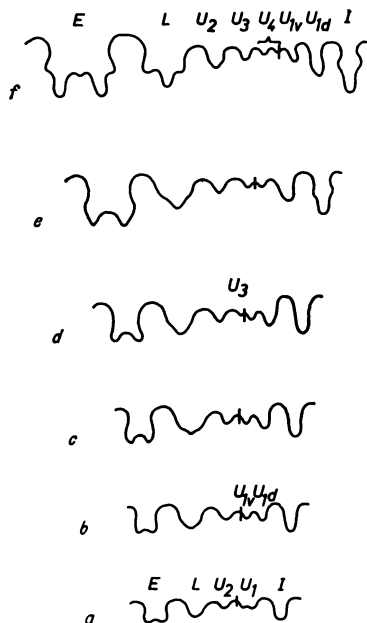


Abb. 17. *Barremites* cf. *strettostoma* (UHLIG). GPIT Ce 1310/30. Unteres Barreme, La Querola/Sierra Mariola (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1.

*) Durch freundliches Entgegenkommen von Herrn Professor Schindewolf wurde mir ein Fahnexemplar der gleichzeitig in Druck befindlichen 5. Lieferung der „Studien“ (Perisphinctaceae, Desmocerataceae) zur Einsicht überlassen.

In Wirklichkeit stellen sie eine höchst heterogene Gesellschaft dar, aus der sich lediglich die echten Hoplititen — im Gegensatz zu den noch zu behandelnden „unechten“, d. h. auf die Heteromorphen zu beziehenden Hoplititen — um die Gattung *Hoplites* selbst in die unmittelbare Abfolge der Desmoceraten stellen lassen. Es sind dies die Leymeriellidae, Hoplitidae, Schloenbachiidae und Forbesiceratidae. Nur ein Beispiel soll verdeutlichen, wie außerordentlich konstant und übereinstimmend die Lobenentwicklung bei echten Desmoceraten und echten Hoplititen abläuft, trotz der zugegebenermaßen beträchtlichen Unterschiede in Gehäusebau und Skulptur. Die Lobenentwicklung von *Schloenbachia* (Abb. 18), als cenomaner Endform der eigentlichen Hoplitaceen, stimmt nahezu bis ins Detail mit der der Desmoceraten überein. Die Primärsutur der echten Hoplititen ist — im Gegensatz zu den bisherigen Darstellungen (L. F. SPATH 1923, Abb. 1;

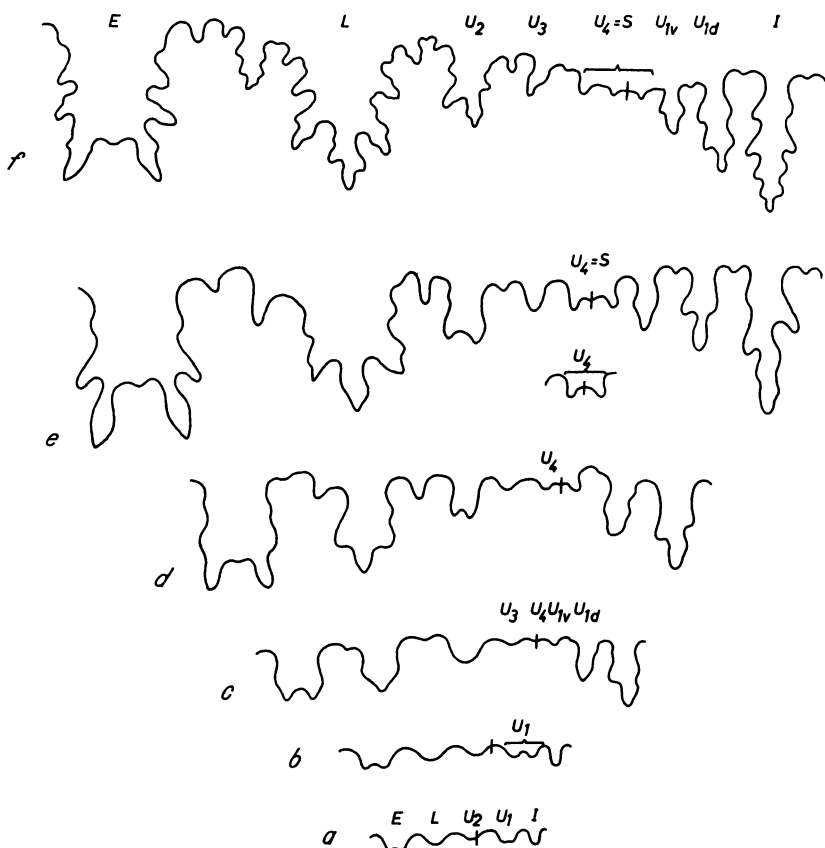


Abb. 18. Lobenentwicklung von *Schloenbachia varians* (J. SOWERBY). GPIT Ce 1310/37. Cenoman von Rouen (Frankreich). Etwa 25/1, mit Ausnahme von f (12/1), f bei Wh 5 mm.

R. CASEY 1965, Abb. 172) und den Verhältnissen bei den unechten Hoplitiden — quinquelobat und fügt sich damit ganz mühelos in den für alle normal aufgerollten Jura- und Kreide-Ammoniten bezeichnenden Rahmen. Die Aufspaltung des U_1 ist bereits früh angelegt (Abb. 18a, b), allerdings erfolgt dann sehr rasch eine deutliche Rückentwicklung des U_{1v} (Abb. 18c), der U_3 wandert auf die Flanke, während im U_4 auch hier Suturallobenbildung erfolgt (Abb. 18e, f).

Auf Grund der Lobenentwicklung ist damit eine scharfe Trennung zwischen Desmocerataceae und Hoplitaceae s.str. nicht möglich. Diesen engen Zusammenhang zwischen beiden Superfamilien bestätigt m.E. auch *Cleonicerias*, das als Übergangsform zwischen diesen betrachtet wird (C. W. WRIGHT 1957, S. L 394). SCHINDEWOLF ist bei der Behandlung der Oppedien (1964, S. 395, Abb. 239) auf diese Formen eingegangen und hat auf die bei Cleoniceraten und Oppedien identische Lobenentwicklung hingewiesen. Es gilt dagegen als sicher, daß *Cleonicerias* nicht aus Oppedien, sondern aus Vertretern der Gattung *Ubligella* hervorgegangen ist. Ein zweiter gleichfalls kontinuierlicher Übergang zwischen Desmoceraten und Hoplitiden hat sich nach den Untersuchungen von R. BRINKMANN (1937) in der Abfolge *Callizonicerias-Proleymeriella-Leymeriella* vollzogen, deren Glieder von C. W. WRIGHT (1957) teils den Desmocerataceae (*Callizonicerias*), teils den Hoplitaceae (*Proleymeriella*, *Leymeriella*) zugerechnet werden. Ähnliches gilt für die von CASEY errichteten Gattungen *Brewericerias*, *Puzosigella* und *Leconteites*, deren Verteilung auf zwei getrennte Superfamilien besonders widersinnig erscheint, nachdem jüngst D. L. JONES, M. A. MURPHY & E. L. PACKARD (1965) zeigen konnten, daß es sich hier um einige wenige, stark variierende Populationen eines einheitlichen Formenkreises handelt.

Für die auf H. SALFELD (1924) zurückgehende und von R. CASEY (1961) wieder aufgegriffene Vorstellung, *Callizonicerias* sei ein direkter Abkömmling der Lytoceraten, gibt es keinerlei konkrete Anhaltspunkte. Sutura und Lobenentwicklung von *Callizonicerias* sind die eines echten Desmoceraten (O. H. SCHINDEWOLF 1966, Abb. 379—381). CASEY's Annahme eines von dem der übrigen Hoplitiden gesonderten Ursprungs der Leymeriellidae und Acanthocerataceae kann nicht aufrechterhalten werden.

Lediglich die hier als „unechte“ Hoplitiden bezeichneten und noch zu behandelnden Formenkreise der Cheloniceratidae, Douvilleiceratidae, Parahoplitidae, Astiericeratidae, Deshayesitidae und Trochleiceratidae unterscheiden sich von den bisher behandelten Formen grundsätzlich durch den Besitz einer quadrilobaten Grundsutura und müssen von den Hoplitiden streng geschieden werden.

Da damit die Hoplitaceae im heute verstandenen Sinne eine völlig heterogene Sammelgruppe darstellen, empfiehlt es sich, neben den Pulchelliidae, Engonoceratidae und Placenticeratidae (1. Teil, S. 77 f.) nun auch die diphyletischen echten Hoplitiden

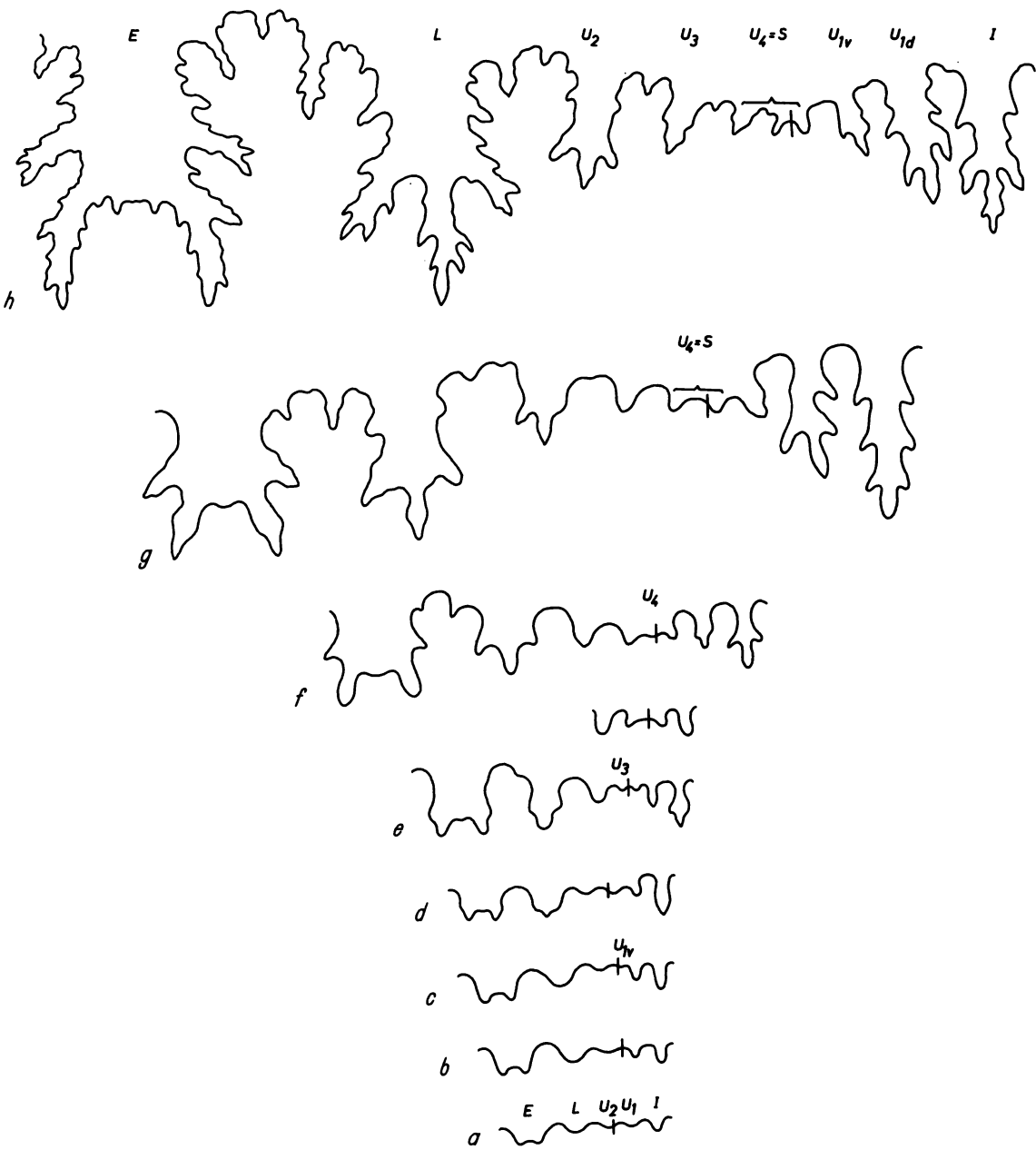


Abb. 19. *Spitidiscus alcoyensis* (NICKLÈS). GPIT Ce 1310/11. Hauterive, La Querola (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, mit Ausnahme von h (12/1) bei Wh 7 mm.

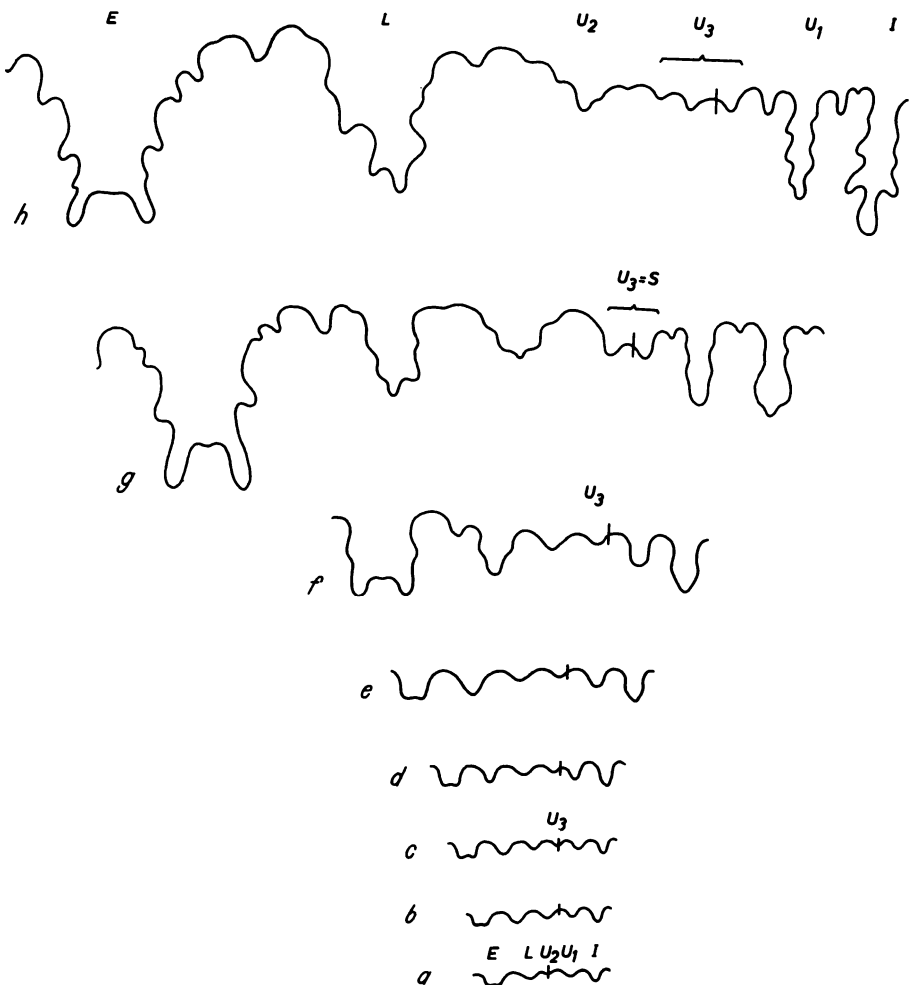


Abb. 20. *Almoadites subcamelinus* nov. gen et nov. sp. Kombiniert aus GPIT Ce 1310/13 (h), —/14 (d—g), —/15 (a—c). Unteres Barreme, La Querola (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, h bei Wh 3 mm.

(Leymeriellidae, Hoplitidae, Schloenbachiidae, Forbesiceratidae = Hoplitaceae s. str.) mit ihren Ausgangsformen, den Desmocerataceae zu vereinigen. Weder die bisherigen Kriterien noch die Lobenentwicklung ermöglichen eine einleuchtende Trennung beider Superfamilien. Sollte sich herausstellen, daß die Gesamtheit der frühen Desmoceraten bereits einen gespaltenen U_1 besitzt, so würde sich für die Pulchelliidae und ihre Abkömmlinge eine Sonderstellung im Verband der neu gefaßten Desmocerataceae ergeben, die hier weitere Untersuchungen erforderlich macht.

3. In den Holcodiscidae werden von L. F. SPATH (1923, S. 35) und C. W. WRIGHT (1957, S. L 371) kräftig skulptierte Formen des Hauterive und Barreme auf Grund ihrer Einschnürungen mit den Desmoceraten in Verbindung gebracht, Formen, die man zuvor (V. UHLIG 1883, S. 242; W. KILIAN 1910, S. 264 ff.) bedenkenlos den Perisphinctiden, u. zw. insbesondere den Olcostephanen zugeordnet hatte. Das Kriterium der Einschnürungen verliert sehr an Glaubwürdigkeit, wenn man berücksichtigt, daß die Eodesmoceraten des Valendis/Hauterive — als prospektive Ausgangsformen — noch kaum Einschnürungen aufweisen, sich dagegen unter den Kreide-Perisphincten nicht nur zahlreiche Formen mit Einschnürungen finden (*Spiticeras*, *Kilianella*, *Neohoploceras* [Taf. 2, Fig. 4]), sondern unter diesen sogar solche, die sich als Ausgangsformen der Holcodiscen geradezu anbieten (*Subastieria*). Allerdings ist richtig, daß hier Gehäuseform und Skulptur nicht allein berücksichtigt werden sollten, da auch innerhalb der frühen Puzosien und Kossmaticeraten ähnliche Typen auftreten.

Kann die Lobenentwicklung zur Klärung des Sachverhalts beitragen? Auch hier wird wieder die Notwendigkeit kontinuierlicher Beobachtungen deutlich. Würde man nämlich sein Augenmerk ausschließlich auf die eigentlichen Holcodiscen des Barreme (Abb. 20) richten, so würde man ein Ausbleiben der Spaltung des U_1 und damit Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Haploceraten konstatieren. Nicht so, wenn wir mit *Spitidiscus* (Abb. 19) einen frühen Holcodisciden des Hauterive mit in Betracht ziehen. Hier bleibt zwar eine deutliche Spaltung des U_1 zunächst aus (Abb. 19a, b), der sodann (Abb. 19c) im Sattel U_2U_1 innerhalb der Sutura auftretende Metalobus verbleibt jedoch im Fortgang der Entwicklung (Abb. 19d, e) in der Internsutura. Dies zwingt m. E. dazu, ihn — in gleicher Weise wie schon bei *Kilianella* (Abb. 6) — als Rudiment des U_{1v} zu betrachten. Im Einklang hiermit wandert der nächstfolgende Metalobus, der eigentliche U_3 , auf die Flanke (Abb. 19e, f), während es im U_4 — wie bei den Perisphincten — zur Saturallobenbildung kommt (Abb. 19h).

Diese Verhältnisse nun lassen sich kaum auf die Haploceraten und früher Eodesmoceraten (?) beziehen, und auch die Lobenentwicklung von *Almoadites* nov. gen. (Abb. 20)³ fügt sich nun mühelos — wie die von

³ Typus-Art: *A. subcamelinus* nov. sp. Kurzbeschreibung im Systematischen Anhang.

Oosterella (Abb. 7) an *Kilianella* — an die der vorhergehenden Gattung durch fortschreitende Reduktion an. Der erste sich (Abb. 20c) bildende Metalobus wandert auf die Flanke und wird damit zum U_3 . In ihm scheint dann (Abb. 20g, h), in Verkürzung der Entwicklung, die Suturallobenbildung zu erfolgen. Eine Aufspaltung des U_1 findet also nicht mehr statt.

Die sich damit für die Holcodiscen ergebende Lobenformel

$$E L U_2 U_3 (= S U_4 = S U_{1v}) U_{1d} I$$

spricht im Zusammenhang mit Gehäuseform, Skulptur und der beobachteten Suturvereinfachung (Abb. 20h) sehr dafür, daß wir es bei diesen „Desmoceraten“ mit Endformen der Perisphinctaceae zu tun haben. Hier sollen jedoch noch sorgfältige morphogenetische Untersuchungen an reichem südspanischem Material folgen.

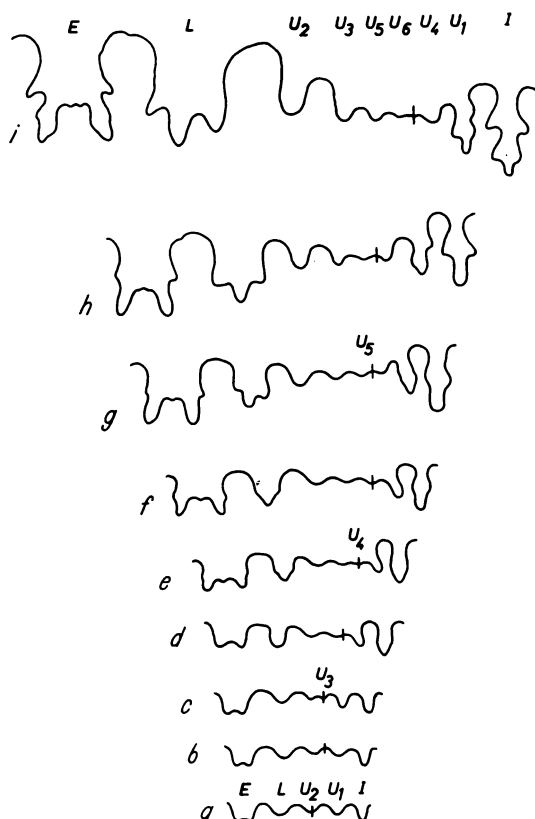


Abb. 21. *Parabrancoceras besairiei* (COLLIGNON). GPIT Ce 1310/35, Unteres Alb, Alcoraya/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, i bei Wh 2 mm.

4. Die *Acanthocerataceae* stellen demgegenüber eine einheitliche Gruppe dar. Sie sind sicher monophyletischen Ursprungs und wurzeln, wie die Darstellung WRIGHT's (1957, S. L 403) erstmals deutlich herausstellte, in den *Brancoceraten* des tieferen Alb. Diese sog. *Parabrancoceraten*⁴ bieten sich in ihrem *psiloceratenhaften* Habitus als Ausgangsformen für die neue Radiation der Oberkreide-Ammoniten wie von selbst an. Bisher nur von der Südhalbkugel bekannt, wurden sie in großer Zahl und der zu erwartenden Plastizität der Merkmale nun auch in Südspanien angetroffen. Sie verknüpfen *Brancoceras* lückenlos (Taf. 2, Fig. 1—3) mit der *Desmoceraten*-Gattung *Silesitoides*.

Obwohl *Silesitoides* und *Parabrancoceras* nach Gehäusebau und Skulptur kaum zu unterscheiden sind, mag es berechtigt sein, die Zäsur zwischen ihnen anzubringen. Im Zerschlitungsgrad der Suturen besteht ein deutlicher Unterschied. *Parabrancoceras* besitzt als Ausgangsform der *Acanthoceraten* überraschenderweise eine pseudoceratitisch vereinfachte Sutura (Abb. 21i), während die *Silesitoides*-Sutura (CH. JACOB 1908, Abb. 27) mit ihrem hohen Zerschlitungsgrad die eines typischen *Desmoceraten* ist. Obwohl auch hier wieder eine Reversion insofern zu beobachten ist, als der suturale Zerschlitungsgrad bei den jüngeren *Acanthoceraten* (Abb. 22) wieder zunimmt, teile ich nicht die Auffassung M. COLLIGNON's (1949, S. 116), daß dies der Verbindung *Silesitoides* — *Parabrancoceras* im Wege stünde.

Die Lobenentwicklung scheint mir die Richtigkeit der Auffassungen von L. F. SPATH (1942, S. 710) und C. W. WRIGHT (1957, S. L 402) insoweit zu bestätigen, als sie nicht gegen einen Ursprung der *Acanthoceraten* in frühen *Desmoceraten* sprechen dürfte. Wie bei diesen sehr wahrscheinlich, sicher bei den *Pulchellien*, bleibt der U_1 auch bei *Parabrancoceras* (Abb. 21) ungespalten. Der U_3 wandert, wie zu erwarten, auf die Flanke (Abb. 21c, d), und es erfolgt dann eine alternierende Lobenbildung ohne Ausbildung eines Sutrallobus. Die resultierende Lobenformel

$$E L U_2 U_3 U_5 U_6 : U_4 U_1 I$$

könnte ebenso die eines *Haploceraten* oder einer *Pulchellia* sein, und es bleibt die Frage, ob nicht auch *Silesitoides* dem gleichen Lobenbildungsmodus angehört. Leider mangelt es mir, um dies überprüfen zu können, an präparierbarem Material dieser Gattung⁵.

Dasselbe oder wenigstens ein ähnliches Bild der suturalen Entwicklung weisen auch die folgenden typischeren *Acanthoceraten* auf, für die *Lyel-*

⁴ Im Gegensatz zu WRIGHT (1957, S. L 403) werden hier *Parabrancoceras* BREISTROFFER 1952 als eigene Gattung und *Eubrancoceras* BREISTROFFER 1952 als Synonym von *Brancoceras* STEINMANN 1881 betrachtet.

⁵ Die große Übereinstimmung zwischen *Parabrancoceras* und *Pulchellien* in Lobenentwicklung und -form läßt natürlich auch an eine Beziehung in dieser Richtung denken. Aber auch hier erweist sich die mangelhafte Kenntnis der Apt-Pulchellien als unüberbrückbare Hürde (vgl. S. 78 im 1. Teil).

lyceras (Abb.22) als Beispiel gelten mag. U_1 bleibt wieder ungespalten, U_3 wandert auf die Flanke und macht damit Platz für die weitergehende, streng alternierende Lobenbildung.

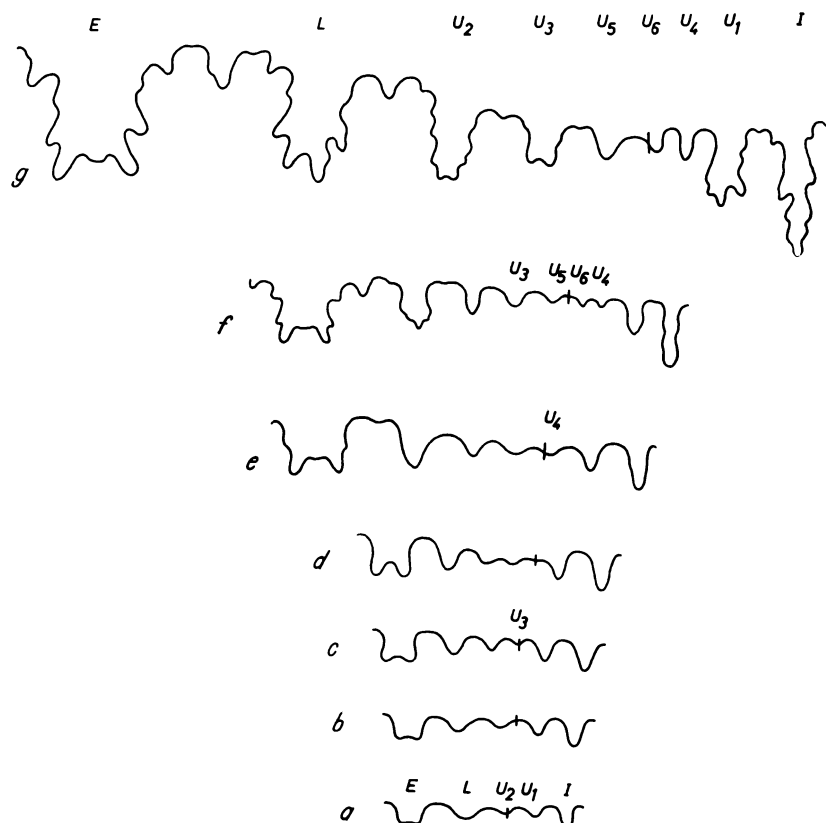


Abb. 22. *Lyelliceras lyelli* (LEYM. in D'ORB.). GPIT Ce 1310/36. Mittleres Alb von Escagnolles (Alpes Maritimes, Frankreich). F, g bei Wh 2,5 bzw. 3 mm = 12/1, sonst 25/1.

Damit wird deutlich, daß sich die Acanthocerataceae — was ihre suturale Differenzierung angeht — nicht prinzipiell, sondern nur graduell von den Desmoceraten unterscheiden. Die Lobenentwicklung mit ungespaltenem U_1 und alternierender Lobenbildung scheint mir ein gewichtiges Argument dafür zu sein, daß auch die frühesten Eodesmoceraten — ebenso wie die Pulchellien — noch einen ungespaltenen U_1 besessen haben müssen. Allerdings wären wohl auch Formen mit gespaltenem U_1 als Ausgangsformen der Acanthoceraten denkbar, da eine entsprechende Lobenreduktion von O. H. SCHINDEWOLF (1962, 1964) innerhalb der jurassischen Ammoneen mehrfach beobachtet werden konnte. Grundsätzlich unterscheiden sich die Acanthocerataceae — wiederum ebenso

wie die Pulchellien — von den Desmoceraten durch die in beiden Fällen unvermittelt erfolgende pseudoceratitische Suturevereinfachung. Trotzdem kommt es in beiden Fällen zu einer erneuten Radiation oder Typogenese, besonders deutlich bei den die Oberkreide beherrschenden Acanthocerataceae. Dies mag die Aufrechterhaltung einer eigenen Superfamilie gestatten.

*

Während die bisher geschilderten Verhältnisse keine wesentlichen Überraschungen enthielten, sind die verwandtschaftlichen Beziehungen der unechten Hoplitiden in ganz anderer Richtung zu suchen, als man bisher angenommen hatte. Hierher rechnen folgende systematische Einheiten im Familienrang

- Douvilleiceratidae PARONA & BONARELLI 1897 (non SPATH 1922)
- Cheloniceratidae HYATT 1903 (non SPATH 1923)
- Roloboceratinae CASEY 1961
- Parahoplitidae SPATH 1922
- Acanthohoplitinae STOYANOW 1949
- Astiericeratidae BREISTROFFER 1953
- Deshayesitidae STOYANOW 1949
- ? Mathoceratinae CASEY 1964⁶ und vor allem auch die
- Trochleiceratidae BREISTROFFER 1952.

Auf den ersten Blick besitzen diese Formen — vielleicht mit Ausnahme des scaphitoiden *Astiericeras* — alle Attribute eines echten Hoplitiden, insbesondere „thick test and strong ornament“, aber auch eine stark zerschlitzte und offenbar elementreiche Adultsutura. So ist es nicht verwunderlich, wenn man diese im Barreme, Apt und Alb bedeutsame Gruppe im allgemeinen den Hoplitaceae zugerechnet findet (L. F. SPATH 1923; C. W. WRIGHT 1952, 1955, 1957; E. BASSE 1952). Doch der äußere Schein trügt, denn was diese unechten Hoplitiden bei aller Mannigfaltigkeit einigt und zugleich von den echten Hoplitiden entfernt⁷, ist das Vorhandensein einer vierlobigen, quadrilobaten Primärsutura. Dies und eine Reihe weiterer, gewichtiger Argumente scheinen dafür zu sprechen, daß die Ahnformen dieser Gruppe nicht bei den Desmoceraten, Hoplitiden oder Neocomiten, sondern bei den Heteromorphen zu suchen sind. Doch zuvor sei ein kurzer Überblick über die recht bunten bisherigen Vorstellungen von der Herkunft dieser Gruppe gestattet.

⁶ Da es mir bisher an Material dieser jüngst von R. CASEY (1964, S. 289) aufgestellten Subfamilie fehlt, vermag ich nicht zu entscheiden, ob diese tatsächlich hier, u. zw. in den Verband der Deshayesiten, einzuordnen ist.

⁷ Irreführt durch die bisher einzige Lobenentwicklung eines echten Hoplitiden in L. F. SPATH (1923, Abb. 1) und R. CASEY (1965, Abb. 172), wo für *Calliboplites auritus* eine quadrilobate Primärsutura angegeben wird (vgl. S. 19 f.), wurde die Bedeutung dieses Merkmals bisher von mir unterschätzt (WIEDMANN 1963).

V. UHLIG (1883, S. 237 ff.) hat als erster das Augenmerk auf eine Reihe von weitgeabelten Formen des Barreme gerichtet, die sich um *Amm. guerini* d'ORBIGNY gruppieren und durch ein rasches Anwachsen der koronaten bis subzirkulären Windungen gekennzeichnet sind. Die Gehäuseform veranlaßte ihn, diese eigentümlichen und bis auf den heutigen Tag sehr ungenügend bekannten Formen der Perisphincten-Gattung *Aspidoceras* anzuschließen. W. KILIAN (1910, S. 255) verschob die Akzente geringfügig, als er gleichzeitig mit der Errichtung einer eigenen Gattung *Parasphitoceras* statt dessen an Beziehungen zu den Perisphinctiden *Spitoceras* bzw. *Himalayites* (W. KILIAN 1913, S. 339) dachte. Diese Herleitung der Gattung *Parasphitoceras*, die seit KILIAN (1913, S. 339) nun auch als Ausgangsform der eigentlichen Douvilleiceraten betrachtet wird, von den Perisphincten hat sich in der französischsprachigen Literatur noch lange erhalten (CH. SARASIN & CH. SCHÖNDELMAYER 1910, P. FALLOT & H. TERMIER 1923, E. BASSE 1952).

Die Auffassungen L. F. SPATH's zu diesem Fragenkomplex sind nicht ganz eindeutig. So trennte er zunächst (1923, S. 35, 63) frühe (Cheloniceratidae) und späte Douvilleiceraten (Douvilleiceratidae), den Ursprung der einen in Desmoceraten, den der anderen in Parahopliten oder echten Hoplititen suchend. Später (1927, S. 64) wurde dagegen der Apt-Lytocera *Citratites* als Ausgangsform der gesamten Douvilleiceraten angegeben, was jedoch auf stratigraphische Bedenken stoßen muß. Jüngst ist R. CASEY (1961, S. 174, 176) wieder zu der Annahme einer Herkunft der Douvilleiceraten von den Lytoceraten zurückgekehrt. Als mögliche Ausgangsform denkt CASEY an Kossmatellen des Barreme, z. B. an UHLIG's „*Lytoceras* (?) n.sp. aff. *agassizianum*“ (V. UHLIG 1883, S. 76, Taf. 14, Fig. 8). Nun handelt es sich jedoch aller Wahrscheinlichkeit nach bei dieser Form um einen Vertreter der Desmoceraten-Gattung *Silesites*; *Kossmatella* selbst setzt erst im Alb ein.

An Desmoceraten als Ahnformen der Douvilleiceraten hat auch C. W. WRIGHT (1952) gedacht, wobei er (1957, S. L 382) Trochleiceratidae, Douvilleiceratidae und Deshayesitidae aus drei verschiedenen Wurzelgruppen ableitete, u. zw. der Pulchellien-Gattung *Lopholobites*, dem Desmoceraten *Barremites* (*Raspailceras*) bzw. aus *Callizoniceras*.

Aufschlußreich ist schließlich die Auffassung von N. P. LUPPOV & V. V. DRUSHTCHIC (1958, S. 134, 135), die die Parahoplitidae (incl. Deshayesiten und Acanthohopliten) in die „Berriasellaceae“ (= Perisphinctaceae) einordnen, die eigentlichen Douvilleiceraten dagegen als selbständige Superfamilie in die Abfolge der Hoplitaceae stellen. Hierin spiegelt sich noch einmal die frühere Auffassung KILIAN's (1913, S. 348 ff.) wider, der für die Parahopliten ebenfalls einen von *Parasphitoceras* gesonderten Ursprung in den Neocomiten annahm.

Erst in jüngster Zeit hat sich dagegen gezeigt, daß die systematische Zäsur nicht zwischen Parahopliten und Douvilleiceraten anzubringen ist, sondern innerhalb der Parahopliten verläuft. Erstmals von A. STOYANOW (1949, S. 95) und dann auch von C. W. WRIGHT (1955, S. 564), R. CASEY (1957, S. 34; 1961, S. 593; 1964, S. 289) und I. A. MIKHAILOVA (1957, S. 181) sind die beiden Gattungen *Deshayesites* und *Dufrenoya* aus dem Verband der Parahopliten gelöst und als eigene Subfamilie bzw. Familie betrachtet worden. Demgegenüber bestehen engere Beziehungen zwischen Douvilleiceraten, Parahopliten und Acanthohopliten, wie dies im System C. W. WRIGHT's recht gut zum Ausdruck kommt.

Diesem zumindest diphyletischen Ursprung der Douvilleiceraten i. w. S. ist es wohl zuzuschreiben, daß diese nun auch von CASEY (1961, S. 173) als eigene Superfamilie betrachtet werden. Dies kann jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, daß über den Ursprung dieser Superfamilie nach wie vor völlige Unklarheit herrscht.

Nach eigenen Untersuchungen, über die a. a. O. ausführlicher berichtet werden soll, zerfällt die hier behandelte Formengruppe nach Suturen und Gehäuseform in vier getrennte Entwicklungsreihen. Von diesen stehen nur drei, nämlich Douvilleiceratidae, Parahop-

litidae und Trochleiceratidae, in direktem genetischem Zusammenhang. Auf sie wird die zu konservierende Superfamilie Douvilleicerataceae beschränkt. Von dieser sind die Deshayesiten scharf zu trennen, denen auf Grund ihrer suturalen Sonderentwicklung der Rang einer eigenen Superfamilie Deshayesitaceae zuerkannt werden soll.

5. Wie wichtig eine kombiniert morphogenetisch-phylogenetische Betrachtungsweise ist, läßt bereits die erste Formenreihe der Douvilleiceratidae erkennen. Die typische Gattung *Douvilleiceras* besitzt eine stark zerschlitze Alterssutur (Abb. 27d), bei der man — unvoreingenommen — an das Vorhandensein von drei Umbilikalloben zwischen I und einem stark asymmetrischen L denken würde. Berücksichtigt man die Lobenentwicklung (Abb. 23), so ergibt sich, daß diese Deutung falsch ist und daß die beiderseits der Naht gelegenen „Loben“ durch Aufspaltung des U in einen ventralen und einen dorsalen Ast, die auf der Flanke befindlichen Elemente dagegen durch Aufspaltung und stark asymmetrisches Wachstum des primär ungeteilten L hervorgegangen sind. Sämtliche Elemente der Alterssutur können hier also mühelos auf einen quadrilobaten Lobentyp zurückgeführt werden, wie er in der Primärsutur (Abb. 23a) in aller Deutlichkeit ausgebildet ist. Die später einsetzende Lobenspaltung steht offenbar in engem kausalem Zusammenhang mit der Lage der Protoloben U und L auf der Naht bzw. dem schon auf den koronaten Innenwindungen (Taf. 5, Fig. 2, 3) deutlichen Lateralkiel.

Während die Lobenspaltung bei den eigentlichen Douvilleiceraten des tieferen Alb bereits in der Frühontogenese erfolgt ist, setzt sie bei den vorausgehenden Cheloniceraten des Apt erst später ein (Abb. 24)⁸. So bleibt der quadrilobate Suturtyp hier länger erhalten (Abb. 24a—c), obwohl die Alterssutur (Abb. 27c) einen durchaus douvilleiceratiden Zerschlitzungsgrad erreicht. Dies scheint mir ein erster Hinweis darauf, daß die quadri- und nicht die quinquelobate Lobenlinie den ursprünglichen Suturtyp der Douvilleiceraten darstellt. Dies wird durch die bis ins Alter vierlobige *Paraspiticeras*-Sutur bestätigt. Zwar kann es auch hier bei besonders fortgeschrittenen, noch unbeschriebenen Arten zu einer mäßigen Aufspaltung des L kommen (Abb. 27b), normalerweise jedoch bleiben L und insbesondere U bis ins Alter ungespalten (Abb. 25). Sonst zeigt die Lobenontogenie von *Paraspiticeras* keine Überraschungen.

Damit verstärkt sich der Eindruck, daß die Douvilleiceraten-Sutur keineswegs — wie bisher üblich — einem regressiven, sondern einem progressiven Entwicklungstrend angehört, dessen Beginn durch die denkbar einfache, vierlobige Heteromorphen-Sutur gekennzeichnet ist. Freilich wäre es

⁸ Die Lobenentwicklung von *Cheloniceras* wurde bereits mehrfach untersucht, u. zw. von I. A. MIKHAILOVA (1960, Abb. 4) und von R. CASEY (1961, Abb. 54), ohne daß allerdings ihre weitreichende phylogenetische Bedeutung erkannt wurde.

verfrüht, bereits auf Grund dieses einen Merkmals auf eine Herkunft von den Heteromorphen zu schließen, obwohl bisher nur von diesen quadrilobate Suturen bekannt sind. Es ist unumgänglich, auch die frühontogenetische Gehäuseentwicklung der Douvilleiceraten mit in die Betrachtung einzubeziehen.

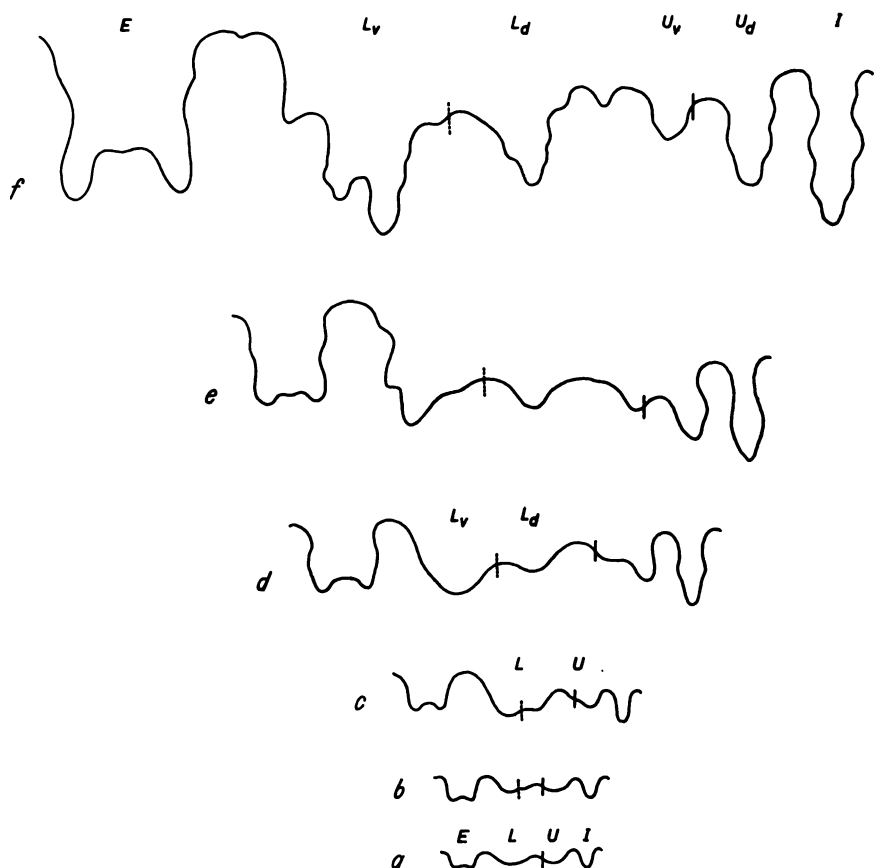


Abb. 23. *Douvilleiceras mammillatum* (SCHLOTH.). GPIT Ce 1310/38. Unteres Alb von Escagnolles (Alpes Maritimes, Frankreich). Etwa 25/1, f bei Wh 2 mm.

Diese lieferte eine nach dem Vorangehenden freilich nicht ganz unerwartete Überraschung. Schenkte ich zunächst dem generellen Fehlen der Anfangsspirale bei *Paraspiticer* (V. UHLIG 1883, Taf. 26, 27; CH. SARASIN & CH. SCHÖNDELMAYER 1901, Taf. 8 oder hier Taf. 4, Fig. 1 und 3) keine weitere Beachtung, da es auf den advoluten Charakter der *Paraspiticer*-Windungen zurückführbar sein mochte, so überraschte dann doch das Fehlen einer konkaven Windungszone unterhalb einer Windungshöhe von 1 mm

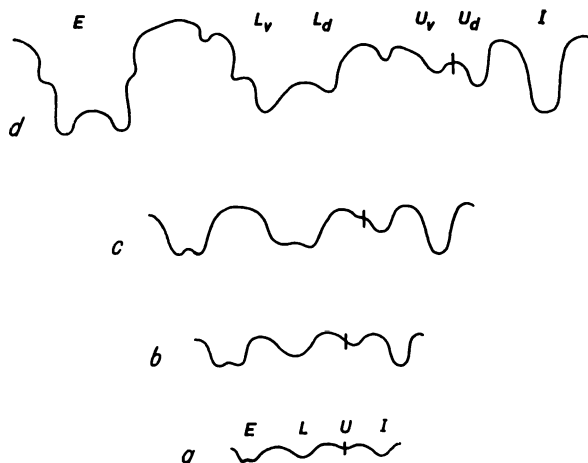


Abb. 24. *Cheloniceras* (*Cb.*) *cornuelianum* (D'ORB.). GPIT Ce 1310/41. Unteres Apt von Morella (Prov. Castellón d. l. Pl., Spanien). Etwa 25/1, d bei Wh 1,5 mm.

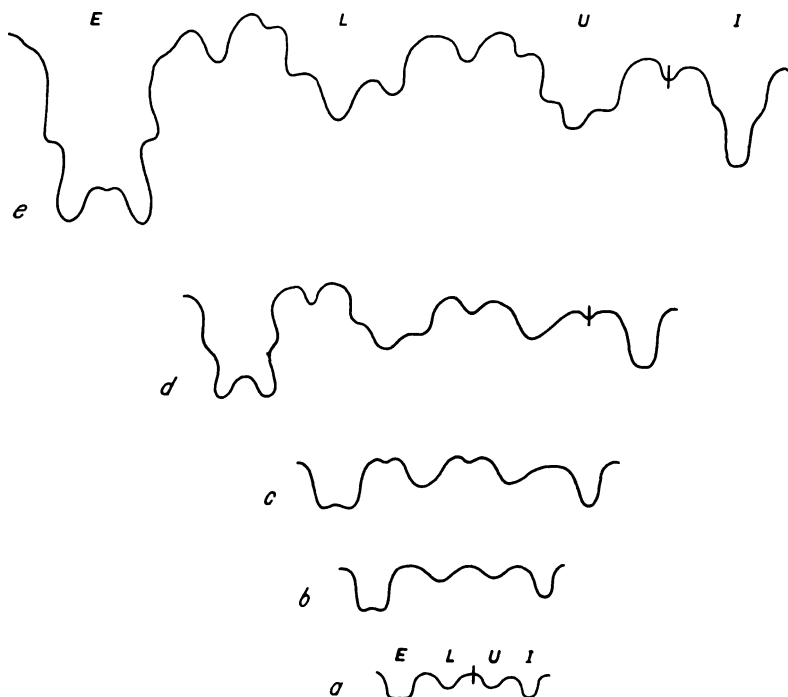


Abb. 25. *Parasiticerias schindewolfi* nov. sp. GPIT Ce 1310/45. Unteres Barreme, La Querola (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, e bei Wh 2 mm.

(Taf. 4, Fig. 1b). Dies forderte zu weiteren Untersuchungen heraus, die inzwischen an drei Exemplaren zum Erfolg führten und damit eine Verallgemeinerung erlauben. Alle drei Exemplare (GPIT Ce 1310/45, 46, 46a) entstammen dem prachtvollen Material, das in der Nähe der Querola, in der südspanischen Provinz Alicante gesammelt werden konnte, und zeigen nach Präparation des Nabels übereinstimmend eine offene Anfangsspirale (Taf. 4, Fig. 2a)⁹. Nur der Protoconch ist eingerollt, wie dies für die Heteromorphen bezeichnend ist (WIEDMANN 1963, Taf. 1, Fig. 2, 3). Nach dem ersten, crioceratitid egredierenden Umgang ohne konkave Windungszone schließt sich die Spirale, und es stellt sich auf den nunmehr advoluten Windungen die konkave Windungszone sekundär ein.

Gleichzeitig zeigen die Windungen einen raschen Zuwachs an Höhe und insbesondere an Breite, bis zu einem Betrag von 400 % pro Umgang (Taf. 4, Fig. 1b). Der erste halbe, baculitid egredierende Umgang ist skulpturlos. Sodann stellen sich protrakte Einfachrippen ein, die auf dem der Ventralseite genäherten kräftigen Lateralkiel der Innenwindungen Knoten tragen und den Venter ununterbrochen queren (Taf. 4, Fig. 1—3). Untergeordnet kommt es zur Bifurkation der Rippen an den Lateralknoten oder zur Einschaltung von unbeknoteten Rippen.

Einen absolut identischen Gehäuse- und Skulpturtyp durchläuft auch *Chelonicerias* (Taf. 4, Fig. 4) in seiner Jugendentwicklung, so daß eine Unterscheidung nur auf Grund der nunmehr völlig geschlossenen Anfangsspirale möglich ist. Allerdings geht diesem mittleren Skulpturstadium, das bei der Mehrzahl der *Chelonicerias*-Arten zusätzlich Einschnürungen aufweist¹⁰, noch ein fast skulpturloses frühes Stadium voraus (Taf. 4, Fig. 5). In diesem treten nur Lateralknoten auf, und es ist dieser Skulpturtyp, den wir als proterogenetische Neuerwerbung der Douvilleiceraten auffassen müssen. Er verknüpft gleichzeitig *Chelonicerias* mit *Douvilleicerias* und persistiert hier bereits bis zu einem wesentlich größeren Gehäuse-Durchmesser (Taf. 5, Fig. 2, 3). Damit aber verlaufen Gehäuse-, Skulptur- und auch die bereits behandelte Lobenentwicklung in der Reihe *Parasptiticerias* — *Chelonicerias* — *Douvilleicerias* so kontinuierlich, daß es undenkbar ist, hier an irgendeiner Stelle eine Zäsur von Familienrang (L. F. SPATH 1923, C. W. WRIGHT 1955) anzubringen.

⁹ Diese Anfangsspirale ist nicht streng kreisförmig, sondern schwach elliptisch und entspricht damit auffallend der „forme elliptique“ (J. BARRANDE 1867, H. K. ERBEN 1962) der Anfangswindungen primitiver Ammonoideen des tieferen Devon. Trotz großer Übereinstimmung, insbesondere in der in beiden Fällen wahrscheinlichen Herkunft von — primär oder sekundär — ausgerollten Formen, liegt in diesem Falle keine Reversion vor. Bei *Parasptiticerias* bleibt — in Reminiszenz zu den normal aufgerollten Ahnformen der Heteromorphen — der Protoconch geschlossen; es liegt also — im Gegensatz zu den sich primär aufrollenden Formen des Devon — keine echte Nabellücke vor.

¹⁰ Dies veranlaßte L. F. SPATH (1923, S. 35) ganz offenbar, an einen Zusammenhang zwischen *Cheloniceraten* und *Desmoceraten* zu denken.

Vor allem aber wird sich die Ableitung der Douvilleiceraten von normal aufgerollten Ammonoiten (seien es Perisphincten, Desmoceraten oder Lytoceraten) nun nicht mehr vertreten lassen. Wir müßten denn die offene Anfangsspirale von *Paraspticeras* als proterogenetische Neuerwerbung deuten, wogegen sich jedoch zahlreiche Argumente anführen lassen. Es sind dies das spätere Schicksal, die rasche Reduktion dieser unechten „Nabellücke“ und vor allem der Vergleich mit *Spiroceras*. Die Spiroceraten sind nach den Untersuchungen SCHINDEWOLF's (1951, 1961) die einzigen Heteromorphen, die sich unmittelbar auf eine ammonitide Ausgangsform, wahrscheinlich *Stenoceras*, zurückführen lassen. Zwar besitzt auch *Spiroceras* eine elementarme, man könnte meinen, trilobate Adultsutur, in seiner quinquelobaten Primärsutur liegt aber ein durchgreifender Unterschied zu allen echten Heteromorphen, einschließlich der Douvilleiceraten, und damit eine Reminiszenz an seine ammonitiden Vorfahren.

So dürfen wohl offene Anfangsspirale und quadrilobate Primärsutur von *Paraspticeras* gleichfalls als Rekapitulation seiner Vergangenheit gedeutet werden, die sich innerhalb der Heteromorphen abgespielt haben dürfte. Auf diese Weise werden nun aber auch eine Reihe von „Anomalien“ innerhalb der Douvilleiceraten verständlich, die — als ähnliche Reminiszenzen — nun sogar als weitere Belege für eine Heteromorphen-Natur der Douvilleiceraten angeführt werden können. Hierher gehören die Cheloniceraten mit egredierender Wohnkammer (Abb. 26) und insbesondere die scaphitoid aufgerollten Vertreter

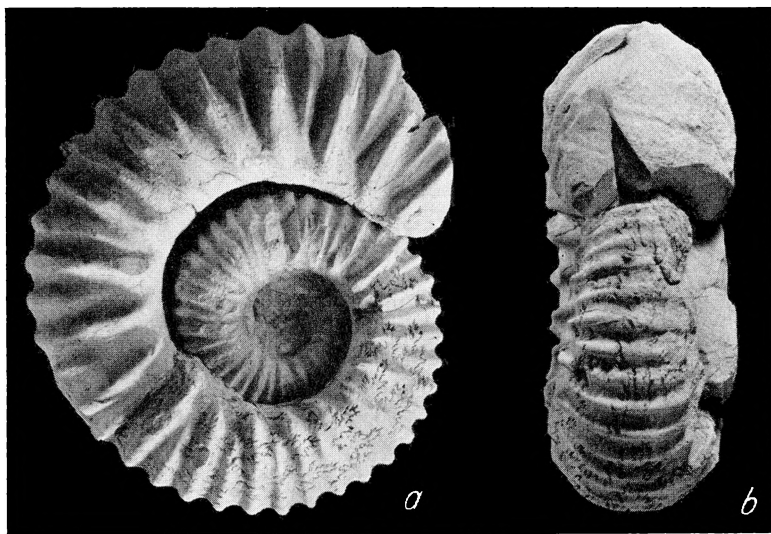


Abb. 26. Wohnkammerentrollung bei Cheloniceraten, u. zw. bei *Cb. (Cb.) jugonodosum* (HENNIG). Vgl. HENNIG 1937, Abb. 22. Holotyp, a Lateral-, b Frontalansicht. Oberes Apt, Port Amelia (Portug. Ostafrika). 1/3.

der Gattung *Astiericeras*. Diese stellten bisher innerhalb der Hoplitaceae einen unliebsamen Fremdkörper dar. Nach der Beschaffenheit der koronaten Anfangswindungen und der Sutura mit stark verbreitertem L (Abb. 27e) dürfte *Astiericeras* — entgegen den immer wieder geäußerten Bedenken (M. BREISTROFFER 1953, S. 74; R. CASEY 1961, S. 175) — tatsächlich ein Abkömmling der Douvilleiceraten sein (C. F. PARONA & E. G. BONARELLI 1897, S. 101; W. KILIAN 1910, S. 276), der sich tertiär wieder entrollt und seine konkave Windungszone verloren hat¹¹. Interessant ist, daß die Spaltung des U mit dem Verlust der konkaven Windungszone — entsprechend dem ursprünglichen Verhalten bei *Paraspticerat* — wieder rückgängig gemacht wird.

Offengeblieben ist die Frage, wo unter den Heteromorphen die Ausgangsformen der unechten Hoplitiden zu suchen sind. Auch diese Frage muß eine recht unerwartete Antwort erhalten, denn die Leptoceraten, eine Sammelgruppe kleinwüchsiger Crioceratiten und hier als Vorläufer der Douvilleiceraten betrachtet, wurden bisher als verzweigte Endformen angesehen. Demgegenüber dürften Kleinwüchsigkeit und hohe Variabilität aller Merkmale, die J. R. MANOLOV (1962) zu einer übertriebenen Aufsplitterung der bisherigen Gattung *Leptoceras* veranlaßte, weit eher Attribute einer phylogenetisch jugendlichen Gruppe darstellen. Vor allem aber zeigen bereits die Leptoceraten — ganz ähnlich wie übrigens auch *Eoscapites* (WIEDMANN 1965a) — eine deutliche Tendenz zur Wiederaufrollung. Nicht nur bei dem hier (Taf. 4, Fig. 6) abgebildeten *L. studeri* (W. A. OOSTER 1860, Taf. 36, Fig. 7—15), sondern auch bei *L. pumilum* (V. UHLIG 1883, Taf. 29, Fig. 4—6) durchlaufen die mittleren Umgänge ein advolutes Stadium. Zu beachten ist ferner die *Leptoceras* und *Paraspticerat* gemeinsame „forme elliptique“ und Skulptur der Anfangsspirale. Aber auch der Skulpturtyp der adulten *Paraspticerat* findet sich bei *L. pumilum* insofern angedeutet, als auch hier bereits Ansätze zu gegabelten Hauptrippen mit knotiger Verdickung des Gabelpunktes vorliegen (V. UHLIG 1883, Taf. 29, Fig. 4). Zu diesen morphologischen Befunden kommt hinzu, daß *Leptoceras* gerade im tieferen Barreme, also mit dem Einsetzen von *Paraspticerat*, seine maximale Verbreitung hat.

So möchte ich die Sequenz *Leptoceras* — *Paraspticerat* — *Chelonicerat* — *Douvilleicerat* — *Astiericeras* (Abb. 27) in einem realen stammesgeschichtlichen Zusammenhang sehen. Lediglich die Zuordnung von *Astiericeras* zu dieser Entwicklungsreihe kann noch nicht mit der wünschenswerten Sicherheit vorgenommen werden, ist aber zumindest sehr wahrscheinlich. Zusammenfassend lassen sich für diese be-

¹¹ Während der Drucklegung fortgesetzte Untersuchungen ergaben, daß *Astiericeras* nur auf seinen mittleren Umgängen eine konkave Windungszone besitzt. Diese fehlt nicht nur auf der Wohnkammer, sondern auch auf der vielleicht auch hier offenen Anfangsspirale. Dies braucht aber nicht gegen obige Ableitung zu sprechen.

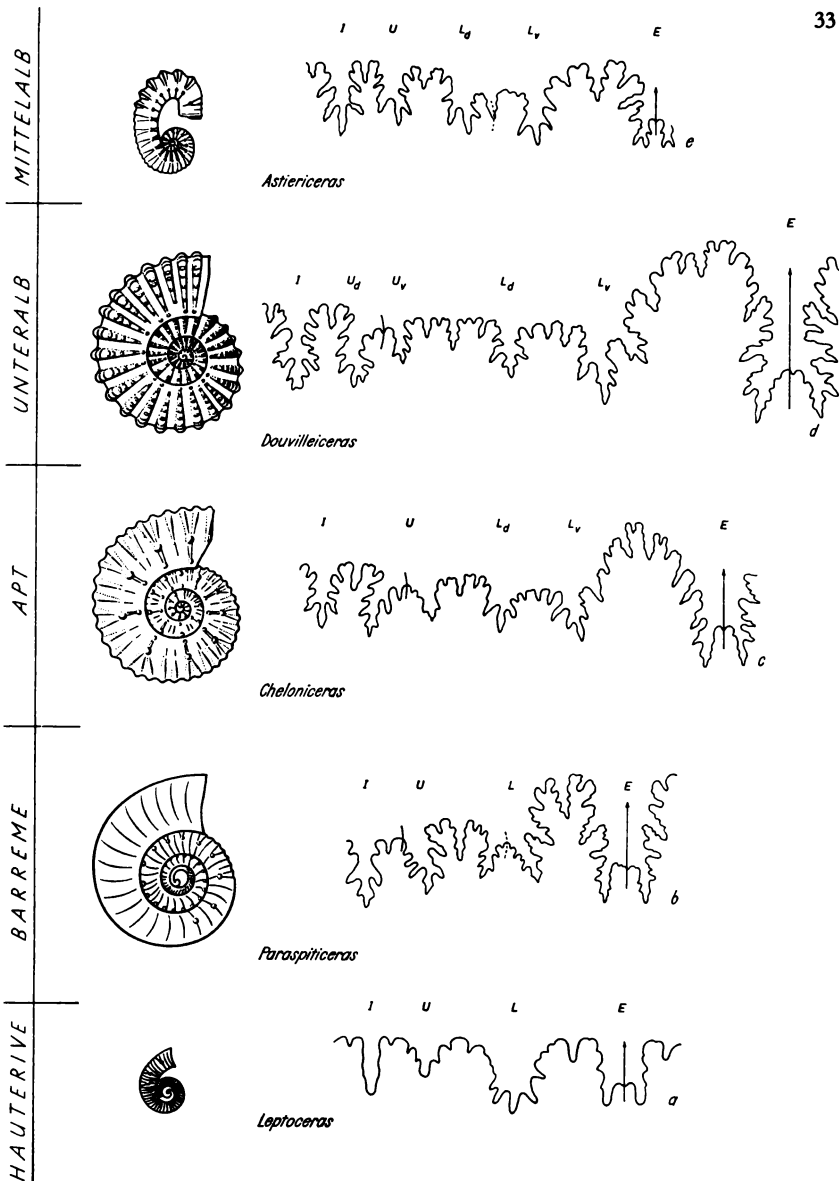


Abb. 27. Die Entwicklungsreihe *Leptoceras* — *Paraspiticeras* — *Cheloniceris* — *Douvilleiceras* — *Astiericeras*. Für die Darstellung der Gehäuseform wurden in der Regel die Typus-Arten zugrunde gelegt; ihre Wiedergabe erfolgte nicht maßstäblich. Die Suturen stammen von a) *Leptoceras studeri* (OOSTER). GPIT Ce 1310/49. „Neokom“ des Thuner Sees (Schweiz). Wh 4 mm. b) *Paraspiticeras* cf. *guerinianum* (D'ORB.). GPIT Ce 1310/44. Unteres Barreme, La Querola (Prov. Alicante, Spanien). Wh 6,5 mm. c) *Cheloniceris* (*Ch.*) *occidentale* (JACOB). GPIT Ce 1310/43. Oberes Apt von Gargas (Vaucluse, Frankreich). Wh 7,5 mm. d) *Douvilleiceras mammillatum* (SCHLOTH.). GPIT Ce 1310/40. Mittleres Alb (*dentatus*-Zone), Balme de Rencurel (Isère, Frankreich). Wh 7,5 mm. e) *Astiericeras astierianum* (D'ORB.). GPIT Ce 2/21/14d. Mittleres Alb von Escragnolles (Alpes Maritimes, Frankreich). Wh 6 mm.

sonders ausführlich behandelte Entwicklungsreihe unechter Hoplitiden folgende Merkmale als wesentlich hervorheben:

a) Von *Leptoceras* bis *Douvilleiceras* findet eine kontinuierliche Größenzunahme statt¹². Die Reihe liefert damit ein weiteres schönes Beispiel für die COPE'sche Regel.

b) Wesentliches Merkmal der Reihe ist die zu beobachtende Reversion der Gehäuseentrollung. Gehört *Astiericeras* tatsächlich dieser Reihe an, so würde damit der seltene Fall einer nochmaligen Umkehr der Reversion vorliegen.

c) Gleichzeitig mit der Wiederaufröhlung wird auch die Sutura wieder komplexer. Sie kann jedoch selbst bei adulten *Douvilleiceraten* stets noch auf einen quadrilobaten Grundbauplan zurückgeführt werden, wie er für die Heteromorphen typisch ist. Diese Tatsache spricht sehr gegen eine rein funktionelle Beziehung zwischen Sutura und Gehäuseform. Als Lobenformel gilt

$$E L (L_v L_d) U (U_v U_d) I.$$

d) Ein- und zweispitzige Internloben treten in derselben Entwicklungsreihe, teilweise sogar innerhalb einer Gattung (Abb. 23, 27) nebeneinander auf. Damit erweisen sich die weitreichenden systematischen Folgerungen, die seit H. SALFELD auf diesen geringfügigen Unterschied gegründet werden, als unberechtigt.

e) Da *Douvilleiceras* im Verlaufe seiner Ontogenese die Sutura- (Abb. 23) und teilweise auch die Skulpturenentwicklung seiner Vorfahren rekapituliert, stellt diese Entwicklungsreihe ein recht anschauliches Beispiel für die Gültigkeit des Biogenetischen Grundgesetzes dar.

f) Die auffällig hohe Variabilität innerhalb der *Cheloniceraten* und *Douvilleiceraten*, die von R. CASEY (1961, 1962, 1964) völlig mißdeutet worden ist und zu einer unzweckmäßigen Aufspaltung einheitlicher Formengruppen in unzählige neue „Arten“ geführt hat, findet nun eine befriedigende Erklärung. Sie ist ein weiterer Ausdruck der Zugehörigkeit dieser Reihe zu den Heteromorphen, für die mir eine erhöhte Variabilität zahlreicher Merkmale spezifisch zu sein scheint.

6. Einem recht einheitlichen Sutura-typ gehören die beiden Gruppen der Parahoplitiden und Acanthohoplitiden an. Ich könnte mir denken, daß beide Gruppen eher zwei Großgattungen entsprechen als zwei verschiedenen Subfamilien oder Familien (A. STOYANOW 1949, V. V. DRUSHTCHIC 1956, I. A. MIKHAILOVA 1957, C. W. WRIGHT 1957, V. V. DRUSHTCHIC & M. P. KUDRJAVCEV et al. 1960, R. CASEY 1965). Die hierfür angeführten Gründe —

¹² Die stilisierten Gehäuse-Wiedergaben auf Abb. 27 erfolgten unmaßstäblich. Für *Leptoceras* gilt ein durchschnittlicher Gehäuse-Durchmesser von 15 mm, für *Paraspiticeras* von 80 mm, für *Chelonicerates* von 160 mm, und *Douvilleiceras inaequodum* z. B. erreicht einen Durchmesser von 210 mm.

Vorhandensein von asymmetrischen bzw. symmetrischen Loben, geringere bzw. stärkere suturale Zerschlitzung, Fehlen bzw. Auftreten von Knoten — reichen m. E. nicht aus, um beide Gruppen im Familienrang zu separieren. Jedenfalls läßt die Sutura keine durchgreifenden Unterschiede zwischen Para- und Acanthohopliten erkennen, eher zwischen frühen (*Gargasceras*, *Colombiceras*) und späten Acanthohopliten (*Hypacanthoplites*).

Die Lobenentwicklung der jüngeren Acanthohopliten und Hypacanthopliten ist bereits seit langem bekannt (I. A. MIKHAILOVA 1957, 1958). Betrachtet man sie isoliert (Abb. 28), so ist man zunächst geneigt, mit der russischen Autorin an eine Lobenregeneration im Sattel LU zu denken. Die hier angelegten Elemente (Abb. 28b, c) wurden von I. A. MIKHAILOVA mit den Symbolen „U₁“ und „U₂“ russischer Terminologie versehen, entsprächen also unserem U₂ und U₃. Aus verschiedenartigen Gründen möchte ich mich dieser Auffassung nicht anschließen.

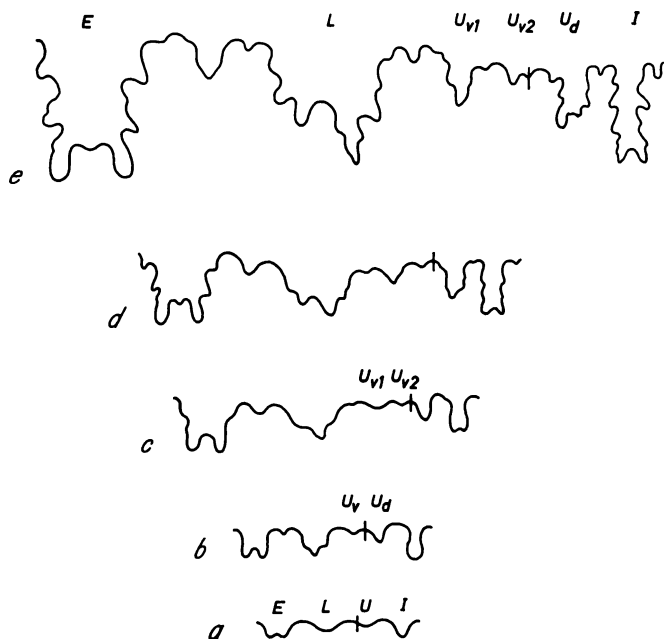


Abb. 28. Lobenentwicklung von *Hypacanthoplites clavatus* (FRITEL) (= *nodosicostatus* (FRITEL) = *sarasini* (COLLET) = *evanida* BREISTR. = *monocostatus* CASEY). GPIT Ce 1310/51. Oberes Apt von Vöhrum. Etwa 12/1, mit Ausnahme von a, b (25/1); e bei Wh 4 mm.

Die Sutureverhältnisse bei den noch zu behandelnden Deshayesiten lassen sich — mit aller zu Gebote stehenden Zurückhaltung — dahin gehend deuten, daß bei den Heteromorphen nicht der U₂ der quinquelobaten Grund-sutura ausgefallen ist, sondern vermutlich der U₁. Das würde bedeuten, daß der U der Heteromorphen dem U₂ der Jura/Kreide-Ammonoiten entsprechen

müßte. Dann aber würden die vermeintlichen „Metaloben“ bei den Acanthohopliten im Sattel LU_2 gebildet, also an einer Stelle, an der es nach unserer bisherigen Kenntnis nicht zur Bildung echter Loben kommt. Gegen eine Deutung als echte Loben spricht auch ihre seriale und nicht alternierende Bildungsfolge, die von L zur Naht hin fortschreitet. Dies aber hätte dann seine genaue Entsprechung in den bei den Scaphiten an der gleichen Stelle und in entsprechender Folge gebildeten Sekundärelementen, die ich zur Unterscheidung von echten Loben als Pseudoloben (p) bezeichnet habe (WIEDMANN 1965a). Damit aber würde sich für die jüngeren Acanthohopliten eine den Scaphiten ähnliche Lobenformel $E L p_1 p_2 p_3 U I$ ergeben, womit nun auch ein realer genetischer Zusammenhang zum Ausdruck käme. Denn in beiden Fällen haben wir es mit extrem involuten Deszendenten der Heteromorphen zu tun.

Beziehen wir nun auch die frühen Parahopliten, z. B. *Gargasiceras* (Abb. 29) in die Betrachtung ein, so zeigt sich, daß hier (Abb. 29c) die Inzision „ p_1 “ gar nicht im Sattel LU angelegt wird, sondern als ventraler Teilast aus dem Lobus U hervorgeht. Damit aber ist der Anschluß an die Cheloniceraten gewonnen, von denen ich die Acanthohopliten — entgegen der herrschenden Auffassung (I. A. MIKHAILOVA 1963, S. 92; R. CASEY 1965, S. 419) — ableiten möchte. Dies wird unterstrichen durch die frühontogenetische Gehäuseentwicklung, die zunächst ein koronates, knotenträgendes Stadium durchläuft (Taf. 5, Fig. 1c; Taf. 6, Fig. 1a), wie wir es bereits von *Chelonicerates* kennen. Auf diese Fragen soll jedoch erst im Anschluß an die Behandlung der Deshayesiten eingegangen werden, die von den genannten Autoren als Ausgangsformen der Acanthohopliten betrachtet werden.

Die Entwicklungstendenz der hier zusammengefaßten Formen geht also dahin, daß die schon bei *Chelonicerates* vorhandene Aufspaltung des U erhalten bleibt, der ventrale Teilast (U_v) aber in verstärktem Maße aus dem Lobus in den Bereich des Sattels LU abwandert. Die für *Chelonicerates* bezeichnende Spaltung des L wird dagegen sehr rasch wieder zurückgebildet, bzw. kommt nicht erst zur Ausbildung. Dies mag in Verbindung mit der Gehäuseentwicklung zu sehen sein, in der das *Chelonicerates*-Stadium auf die innersten Windungen beschränkt bleibt, ohne daß es zur Ausbildung des für die Douvilleiceraten so bezeichnenden Lateralkiels kommt. Bedingt durch einen raschen Höhenzuwachs der Windungen erfolgt dann eine zusätzliche Zerschlitzung zwischen den Teilästen U_v und U_d (Abb. 29f). Es scheint mir aus diesen Gründen sinnvoll, für die Acanthohopliten an Stelle der oben gegebenen folgende Lobenformel vorzuschlagen

$$E L U_{v1} U_{v2} U_{v3} : U_d I.$$

Sie gibt besser als jene die stammesgeschichtliche Entwicklung wieder und läßt vor allem nun auch die Beziehungen, aber auch die Unterschiede gegenüber den Douvilleiceraten erkennen.

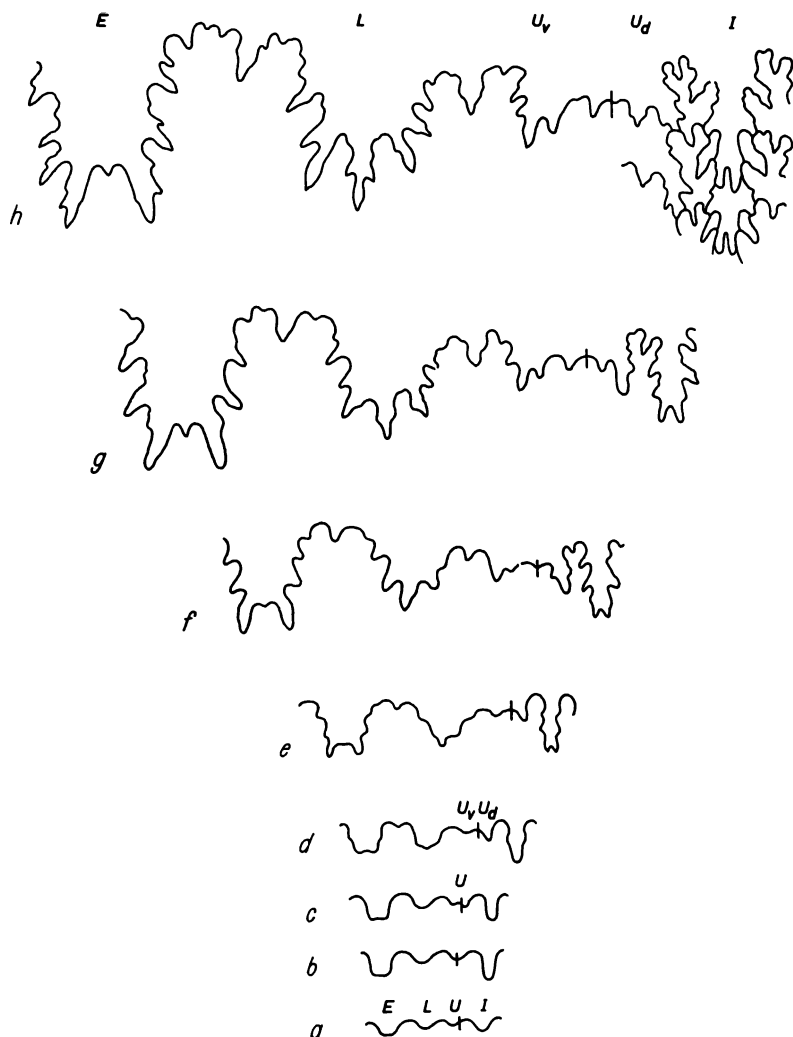


Abb. 29. *Gargasiceras gargasense* (D'ORB.). GPIT Ce 1310/52. Oberes Apt von Gargas (Vaucluse, Frankreich). A—d etwa 25/1, e—g 12/1, h bei Wh 4,5 mm.

Wenn der Frage der Mehrdeutigkeit der Acanthohopliten-Sutur größerer Raum gewidmet wurde, so ganz bewußt, um erneut zu verdeutlichen, wie irreführend vielfach die isolierte Betrachtung fortgeschrittener Formen sein kann.

7. Interessant ist in dieser Hinsicht die Betrachtung der 3. Formenreihe unechter Hopliten, der Trochleiceratidae. Die verzweigte, merkmalsarme Gattung *Trochleiceras* (Taf. 5, Fig. 5, 6; Abb. 30) nahm bisher eine

absolute Sonderstellung innerhalb der Kreideammoneen ein. Von P. FALLOT (1920, S. 58) zunächst zu *Waagenia*, später (P. FALLOT & H. TERMIER 1923, S. 74) in die Abfolge der Platylenticeraten und von J. R. BATALLER (1951, S. 341) sogar zu den Nautiliden gerechnet, zählten M. COLLIGNON (1950, S. 48), M. BREISTROFFER (1952, S. 267) und C. W. WRIGHT (1957, S. L 382) die Gattung einhellig zu den Pulchellien, in Anbetracht der nach wie vor großen Unterschiede als eigene Fam. Trochleiceratidae. Demgegenüber hielt ich (1960, S. 145) *Trochleiceras* nach Präparation der Internsutur und Ermittlung einer nur vierlobigen Sutura für einen Lytoceraten. Diese Auffassung wurde jedoch später (1963, S. 112) nach Maßgabe von Skulptur und ventraler Furche zugunsten der herrschenden Vorstellung wieder aufgegeben, wobei ich ein beträchtliches Maß der Suturedduktion von *Phylloceras* über *Pulchellia* zu *Trochleiceras* für möglich hielt (WIEDMANN 1963, Abb. 5). Es ist außerordentlich verwunderlich, daß — voreingenommen durch das überbewertete Merkmal der siphonalen Furche — nie an Beziehungen zu der vorliegenden Gruppe gedacht worden ist, wo in den Deshayesiten ein recht ähnlicher Gehäusetyp vorliegt (Taf. 6, Fig. 4).

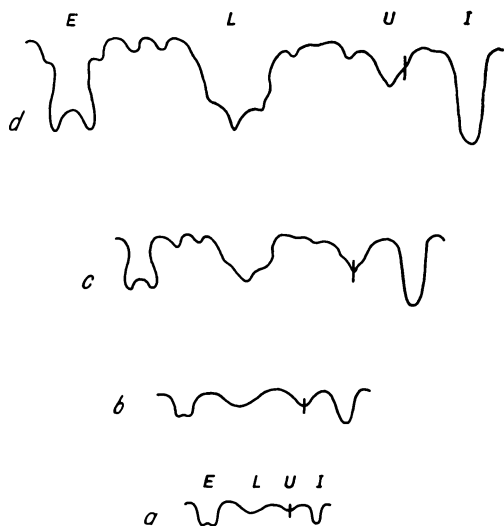


Abb. 30. *Trochleiceras balearense* FALLOT & TERMIER (nach WIEDMANN 1963). Exemplar GPIT Ce 1247/4, von der Apt/Alb-Grenze, Alcoraya/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien). D bei Wh 3 mm.

Nun kann hier (Taf. 5, Fig. 4) mit *Pseudoleymeriella*¹³ *iberica* nov. sp. aus dem südspanischen Oberapt der erste sichere Parahoplit mit deutlicher

¹³ Wie im Systematischen Anhang (S. 57) noch gezeigt wird, besteht über systematische Stellung und Alter dieser monotypischen Gattung selbst bei ihrem Autor (R. CASEY 1957, 1962) absolute Unklarheit. Erst ein reiches Material aus dem südspanischen Oberen

Siphonalfurche bekanntgemacht werden. *P. iberica* nov. sp. bietet sich damit nicht nur als ideale Ausgangsform von *Trochleiceras* an, sondern macht gleichzeitig auch die Herkunft dieses Seitenzweiges von den Parahopliten und nicht den Deshayesiten oder Pulchellien wahrscheinlich. Nichts kann damit die Unzulänglichkeit einer sich ausschließlich auf Gehäuse- und Skulpturmerkmale stützenden Systematik besser verdeutlichen als das Beispiel dieser bisher völlig mißverstandenen Formenreihe.

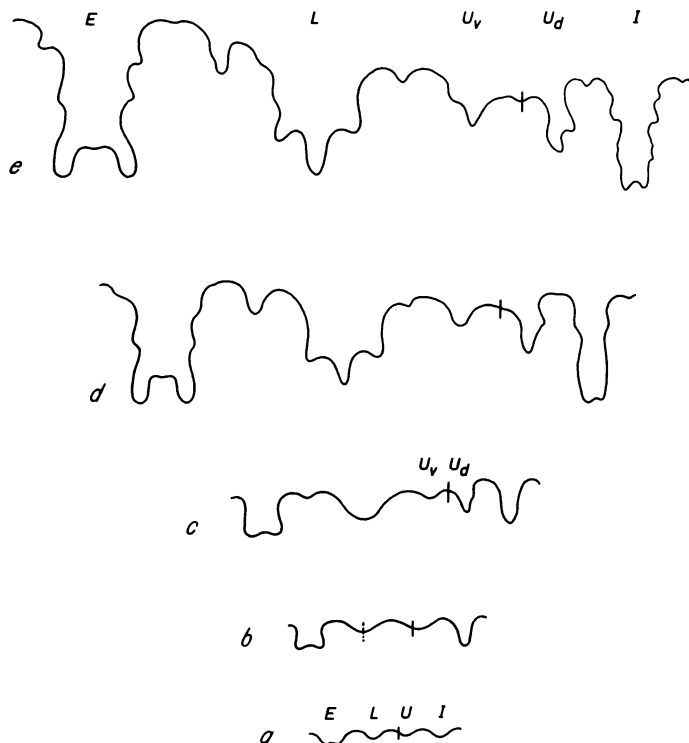


Abb. 31. *Pseudolemymeriella iberica* nov. sp. Paratypoid, GPIT Ce 1310/54. Oberes Apt (nolani-Zone), Hornos de Yeso/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, e bei Wh 2 mm.

Apt erlaubte es, diese Frage nunmehr einer befriedigenden Lösung zuzuführen. Zur Ermittlung der Identität dieser Formen mit dem kanadischen Typ war es unumgänglich, auch den bisher nur ungenügend bekannten und einzigen Vertreter der Gattung und Typus-Art, *Hoplites baidaquensis* WHITEAVES aus der kanadischen Haida-Formation (Unteres Alb ?), in die Betrachtung einzubeziehen. Herrn Kollegen Dr. J. A. JELETZKY (Ottawa) bin ich für die freundliche Übermittlung des Holotyps dieser Art sehr verpflichtet, dessen Kenntnis erst die hier vorgenommene Zuordnung der neuen spanischen Formen zur Gattung *Pseudolemymeriella* ermöglichte.

Das von M. COLLIGNON (1962) beschriebene *Trochleiceras termieri* kann als Bindeglied in der Reihe *Pseudolemymeriella*-*Trochleiceras* angesehen werden.

Durch *Pseudoleymeriella* wird nun aber auch die Suturentwicklung von *Trochleicer*as verständlich, u. zw. als Regressiventwicklung der Parahopliten-Sutur. *Pseudoleymeriella* besitzt bei einer teils parahopliten, teils acanthohopliten Skulptur eine Lobenlinie, in der die für die Parahopliten bezeichnende Aufspaltung und Differenzierung des U wieder rückgängig gemacht wird¹⁴. Dies bestätigt nun umgekehrt die Richtigkeit der Deutung der Parahopliten-„Umbilikalloben“ als Teile des aufspaltenden U, während die Reihe *Pseudoleymeriella*—*Trochleicer*as durch den rückläufigen Vorgang gekennzeichnet ist. Zwar besitzt die ausgewachsene *Pseudoleymeriella iberica* nov. sp. noch eine parahoplitide Sutur (Abb. 31), daneben aber finden sich verzweigte oder Jugendformen derselben Art, bei denen die Lobenentwicklung bereits mit dem *Trochleicer*as-Stadium endet (Abb. 32).

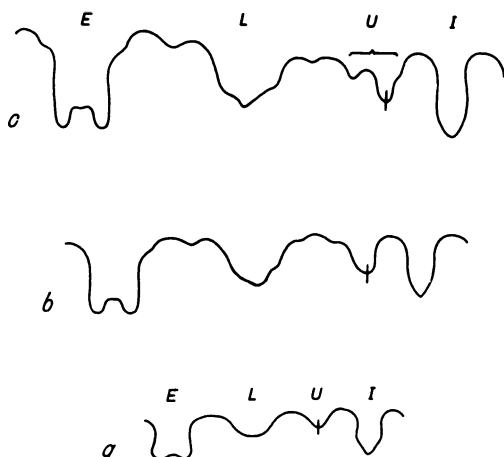


Abb. 32. *Pseudoleymeriella iberica* nov. sp., Jugendform. Paratypoid, GPLT Ce 1310/55. Gleicher Fdpkt. wie Abb. 31. Etwa 25/1, c bei Wh 1,5 mm.

Die Übereinstimmung mit der Lobenlinie der *Trochleicer*aten erreicht dabei ein erstaunliches Ausmaß, und es läßt sich damit für die hier behandelte Formenreihe die Lobenformel

$$E L U (U_{\nabla} U_d) I$$

angeben.

¹⁴ Da *Pseudoleymeriella* bisher nur aus dem obersten Apt (*nolani* Subzone im Sinne CASEY's) und unterem Alb (?) bekannt ist und damit jünger ist als *Parahoplites*, muß zunächst an eine Regressiventwicklung und nicht an eine auf einem ursprünglichen Zustand stehengebliebene Konservativform gedacht werden. Dies wird durch die bei *Trochleicer*as im Grenzbereich Apt/Alb noch weiter fortschreitende Reduktion im Bereich des U unterstrichen.

Damit liefern die Trochleiceraten ein weiteres Beispiel für die Schwierigkeit, isolierte Formen selbst in ihrer Suturentwicklung richtig zu interpretieren. Erst die genaue Kenntnis von *Pseudoleymeriella* als vermittelnder Übergangsform vermochte Klarheit über die Genese dieser bisher umstrittenen Gruppe zu verschaffen.

Insgesamt haben wir damit innerhalb der Douvilleiceraten i. w. S. bisher eine gewissermaßen stabile (*Douvilleiceras*), eine progressive (*Acanthohoplites*) und eine regressive Entwicklungsreihe (*Trochleiceras*) kennengelernt, die sehr schön die Entfaltungsmöglichkeiten eines konstant gegebenen Suturstyps in Abhängigkeit von Sekundärmerkmalen (Gehäuseform, Skulptur) erkennen lassen. Auf der anderen Seite aber wird deutlich, wie eng dieser modifizierbare Rahmen doch ist und wie wenig im Grunde der quadrilobate Ausgangstyp von der recht großen Vielfalt verschiedener Gehäuse- und Skulpturtypen oder dem in weiten Grenzen schwankenden Involutionsgrad beeinflußt worden ist.

8. Gerade bei der Geschlossenheit des innerhalb der bisher behandelten Douvilleiceraten gewonnenen Bildes wird es sehr schwer, auch die Deshayesitidae, wie bisher, diesem Verband einzufügen. Die Suturentwicklung von *Deshayesites* ist bereits mehrfach mitgeteilt worden (S. D. AR-

KHANGUELSKI 1925, I. A. MIKHAILOVA 1957, R. CASEY 1964) und zeigt (Abb. 33) abweichend von den bisher geschilderten Verhältnissen die Bildung neuer Elemente im Sattel UI.

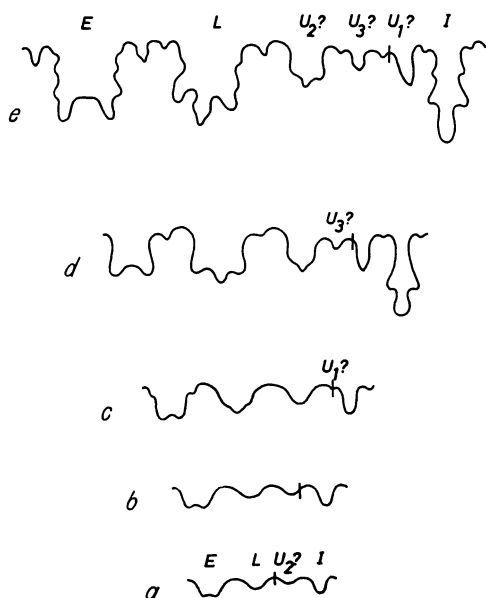


Abb. 33. *Deshayesites deshayesi* (LEYM. in D'ORB.). GPIT Ce 1310/60. Unteres Apt, E Morella (Prov. Castellón d. l. Pl., Spanien). Etwa 25/1, e bei Wh 3 mm.

Dies läßt die freilich recht spekulative Deutung zu, daß diese Elemente, die zu Lobengröße anwachsen, dem U_1 bzw. U_3 der normal aufgerollten Ammoneen des Jura und der Kreide entsprechen könnten, in deren Position sie ja auch angelegt werden. Dies würde zu der weiteren Folgerung führen, daß der U der Heteromorphen dem Protolobus U_2 der quinquelobaten Ammoneen entspräche, wie dies O. H. SCHINDEWOLF (1951, Abb. 17; 1961, Abb. 45) für den Dogger-Heteromorphen *Spiroceras* tatsächlich nachweisen konnte. Damit in Einklang stehen wiederum die an den Parahopliten und Scaphiten gemachten Beobachtungen, daß die hier ganz unüblich zwischen diesem eventuellen U_2 und L angelegten Elemente tatsächlich keine echten Loben darstellen, sondern entweder Spaltprodukte des genetischen U (U_2) oder Inzisionen des gelängten Sattels LU sind.

Für unsere Zwecke wichtiger ist die Frage, wie es zu dieser Sonderentwicklung gekommen ist und ob diese in irgendeiner Form mit den Verhältnissen bei den Parahopliten zu vereinbaren ist.

Die Primärsutur (Abb. 33a) weicht zunächst von den bisher geschilderten Verhältnissen nicht ab. U liegt noch innerhalb der Naht, wie bei allen Douvilleiceraten bzw. allen Jura/Kreide-Ammoneen mit konkaver Windungszone. Bei einer Wh von 0,2 mm vollzieht sich hingegen ein sehr rascher Wechsel, insofern U auf die äußere Flanke bzw. die Naht auf die Antisiphonallinie zuwandert (Abb. 33b). Damit wird die zunächst noch breite konkave Windungszone stark eingeengt. Auf diese Weise gelangt naturgemäß der Sattel UI auf die Naht, was seine weitergehende Zerschlitzung zur Folge hat. Zunächst erfolgt die Anlage eines U_1 ? (Abb. 33c), der — wie zu erwarten — in der Internsutur verbleibt. Zwischen diesem und dem U_2 ? kommt es dann zur Ausbildung eines weiteren Elements (Abb. 33d), das auf die äußere Flanke wandert und so wohl mit Recht als U_3 ? bezeichnet werden kann. Die resultierende Lobenformel der Deshayesiten müßte dann lauten

$$E \ L \ U_2? \ U_3? : U_1? \ I.$$

Diese Verhältnisse bei den Deshayesiten sind nicht etwa als Anomalie aufzufassen. Die Gattung *Dufrenoya*, die heute zu Recht den Deshayesitidae zugerechnet wird, zeigt in ihrer Lobenentwicklung (Abb. 34) volle Übereinstimmung.

Aber auch schon in der Beschaffenheit der Anfangswindungen unterscheiden sich *Deshayesites* (Taf. 6, Fig. 4) und *Dufrenoya* (Taf. 6, Fig. 5) deutlich von den Douvilleiceraten. Ein koronates *Paraspiticas*- oder *Chelonias*-Stadium fehlt ganz. Statt dessen bleiben die zunächst breit-, dann hochovalen Windungen bis zu einem recht fortgeschrittenen Stadium glatt. Ab Wh 5 mm setzen dann sigmoidale, auf der Flankenmitte bifurkierende und knotenlose Rippen ein, die auf dem Venter ausdünnen. Bei *Dufrenoya* kann es außerdem an der Peripherie des planen bis konkaven Venter zur Ausbildung klavater Marginalknoten kommen. Sucht man nun nach

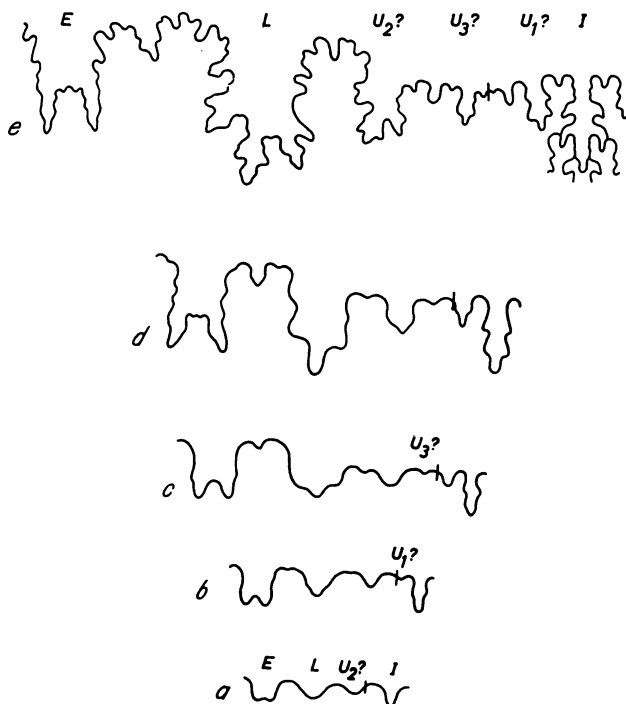


Abb. 34. *Dufrenoya dufrenoyi* (D'ORB.). Kombiniert aus GPIT Ce 1310/61 (e) und -/62 (a—d). Oberes Apt von Gargas (Vaucluse, Frankreich). Etwa 12/1, mit Ausnahme von e (6/1), e bei Wh 10 mm.

Formen, die die Eigentümlichkeit dieser Skulptur, vor allem aber die Lage des U auf der Flanke mit den Deshayesiten gemeinsam haben, so gelangt man fast zwangsläufig zu einer wiederum nur ungenügend bekannten Gruppe, den Hemihopliten. Diese wurden von C. W. WRIGHT im Entwurf der Treatise-Systematik (1952, Abb. 1) noch den Hoplitaceae zugeordnet, im Treatise selbst dann (1957, S. L 212) den Ancylocerataceae, wie dies von S. S. SARKAR (1955) angeregt worden war. Allerdings muß der von SARKAR (op. cit., S. 18, 22) und zahlreichen Vorgängern aufgestellten Behauptung widersprochen werden, die Hemihopliten stellten eine der sich allmählich entrollenden Ausgangsgruppen der angeblich polyphyletischen Ancylocerataceae dar. Das Gegenteil ist der Fall, die Hemihopliten müssen als stammesgeschichtliche Endformen der Crioce ratiten gedeutet werden, die sekundär zur normalen Aufrollung zurückstreben (J. WIEDMANN 1962c, Abb. 35).

Die unzulängliche Kenntnis der Gattung *Hemihoplites* — von der Typus-Art *H. feraudianus* kennt man bisher nur die Originalzeichnung D'ORBIGNY's (1841, Taf. 96, Fig. 4, 5); die Gesamtsutur der Hemihopliten ist bis zum Augenblick unbekannt — läßt es erforderlich erscheinen, hier zunächst eine knappe Charakteristik zu geben. *H. feraudianus*

ist, wie das Hypotypoid auf Taf. 6, Fig. 3 bestätigt, eine hochmündige, evolute Form, die auf den Flanken engstehende, mäßig geschwungene und teilweise am Nabel bifurkierende Rippen trägt. Die Rippen queren die abgestutzte bis konkave Ventralseite geradlinig und unter starker Abschwächung, sie besitzen zierliche Nabel- und klavate Marginalknötchen. Aber auch Formen mit stärker radialen, trituberkulaten Einfachrippen und einem subquadratisch-polygonalen Windungsquerschnitt, wie z. B. *H. astarte* (FALLOT & TERMIER) (Taf. 6, Fig. 6) und die weiteren Vertreter von „*Matheronites*“ RENNGARTEN, gehören zweifellos zur selben Gattung (C. W. WRIGHT 1957, S. L 212)¹⁵. Die äußeren Umgänge sind advolut bis mäßig konvolut mit schmaler und seichter konkaver Windungszone. Die Anfangsspirale der Hemihopliten ist bisher unbekannt; es besteht jedoch der Verdacht, daß sie — als Reminiszenz an die crioceratitiden Vorfahren — offen ist (Taf. 6, Fig. 3a) und den evoluten Anfangswindungen demzufolge die konkave Windungszone noch fehlt. Die Sutura (Abb. 35) ist crioceratitid, d. h. quadrilob und stark zerschlitzt. Die Elemente L, U und I sind trifid. U liegt auf der umbilikalen Flanke, die Naht halbiert den Sattel UI. Die Hemihopliten kennzeichnen das Barreme.



Abb. 35. Gesamtsutura von *Hemihoplites* cf. *astarte* (FALLOT & TERMIER). GPIT Ce 1310/63. Oberes Barreme, Barranco de las Higueras/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien). Wh 8 mm, 6/1.

Die Übereinstimmungen zwischen *Hemihoplites* und *Deshayesites* sind damit deutlich. Einer der wesentlichsten Punkte scheint mir die Konfiguration der umbilikalen Sutura im Zusammenhang mit einer in beiden Fällen sehr schmalen konkaven Windungszone zu sein. Die Naht liegt nicht, wie üblich, im Sattel LU oder im Lobus U; sie hat sich extrem weit an den Internlobus herangeschoben und halbiert den Sattel UI. Bei *Hemihoplites* kommt es an dieser Stelle zur Ausbildung einer kräftigen Medianinzision (Abb. 35), die nach meiner Auffassung die erste Vorstufe zur Bildung des U_1 bei *Deshayesites* bildet. Schon aus einem Vergleich der Septalflächen (Taf. 6, Fig. 4a, 5b, 6b) geht dieses Hemihopliten wie *Deshayesites* gemeinsame Merkmal deutlich hervor. Nicht weniger deutlich aber ist die Übereinstimmung in Gehäuseform und Skulptur, wenn man z. B. *H. ferandianus* der etwas jüngeren *Dufrenoya* gegenüberstellt (Taf. 6, Fig. 3a und 5c, bzw. 3b und 5a).

¹⁵ Dies entspricht absolut den Verhältnissen bei *Crioceratites*, wo gleichfalls eine Abtrennung der trituberkulaten Formen („*Emericeras*“ SARKAR) widersinnig wäre (C. W. WRIGHT 1957, S. L 208; J. WIEDMANN 1962c, S. 112).

Allerdings könnte es sich hierbei auch um konvergente Bildungen handeln, da zwischen Hemihopliten und Dufrenoyen nach unserem bisherigen Wissen ein freilich geringfügiger Hiatus im unteren Apt klafft. So besitzen wohl größeres Gewicht für die hier postulierte stammesgeschichtliche Beziehung eine Reihe von Formen aus dem höheren Barreme, die, wie z. B. *Turkmeniceras* TOVBINA, zwischen *Hemihoplites* und *Deshayesites* vermitteln. Als *Turkmeniceras* wurden von S. Z. TOVBINA in H. J. KRYMHOLZ (1962)^{15a} Formen des turkmenischen Oberen Barreme beschrieben, die ganz offenbar advolute Anfangswindungen und schwach sigmoidale, an der Flankenmitte aufgabelnde Rippen besitzen, die die gerundete Ventralseite queren. Knoten sind nicht erkennbar. Diese *Turkmeniceraten* wurden zwar von der Autorin auf Grund ihrer Skulptur zu den *Deshayesiten* gestellt, sie lassen sich aber sicher nicht weniger mühelos und unmittelbar an die von F.-J. PICTET (1863, Taf. 1bis) abgebildeten *Pseudothurmannien* (*Pseudothurmannia provençalis* WIEDMANN) anschließen, die als Vorläufer der Hemihopliten zu betrachten sind und teilweise noch neben diesen fortbestanden haben (J. WIEDMANN 1962b). Die vermittelnde Stellung der *Turkmeniceraten* wird noch dadurch betont, daß sie von R. CASEY (1964, S. 290) von den *Deshayesitidae* zu den Hemihoplitidae überführt wurden, ohne daß CASEY dabei der engen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen diesen beiden Gruppen gewahr wurde. Wie schon C. W. WRIGHT möchte auch CASEY (1961, S. 174) die *Deshayesiten* auf *Callizoniceras* zurückführen, das er jedoch neuerdings nicht mehr für einen Desmoceraten (R. CASEY 1957, S. 29), sondern für einen *Lytoceraten* hält. Die Sutura der *Callizoniceraten* ist ein unübersehbares Argument gegen die Auffassungen CASEY's.

Alle genannten Gründe sprechen sehr gegen einen gemeinsamen Ursprung von Douvilleiceraten i. w. S. und *Deshayesiten*. Zu beantworten bleibt die Frage, ob nicht u. U. ein Teil der Douvilleicerataceae, u. zw. speziell die Parahopliten, von den *Deshayesiten* abgeleitet werden kann, wie dies von R. CASEY (1961, S. 174) und I. A. MIKHAILOVA (1963, Abb. 2) angenommen wurde. Die von CASEY (1965, Abb. 152) angegebene vermutliche Übergangsform zwischen *Dufrenoya* und *Colombiceras* kann, da nicht genauer lokalisierbar, m. E. für die Entscheidung dieser Frage nicht ernstlich in Betracht kommen. Vor allem aber dürften die deutlichen Inkongruenzen der hier wiedergegebenen Suturen, Septalflächen und

^{15a} Während der Drucklegung dieser Arbeit ist ein neuer Beitrag von S. Z. TOVBINA (Über die Ontogenie der Ammoniten-Gattung *Colchidites*. — Paleont. Zhurn., 1965 (3), 40—48, 5 Abb. Moskva 1965. — [Russ.]) erschienen, der eine unerwartete und willkommene Bestätigung der hier vertretenen Auffassung einer Ableitung der *Deshayesiten* von heteromorphen Ausgangsformen darstellt. Allerdings möchte die russische Autorin *Turkmeniceras* und die *Deshayesiten* von der Heteroceraten-Gattung *Colchidites* ableiten, also von Formen mit helicoider Anfangsspirale. Einen solchen Ursprung für die Gesamtheit der *Deshayesitaceae* anzunehmen, fällt indessen recht schwer, da die Heteroceraten im W Europa nur eine sehr untergeordnete Rolle gespielt haben. Oder hat vielleicht gar *Hemihoplites* — ganz oder teilweise — eine helicoidale Anfangsspirale besessen?

Lobenentwicklungen sehr gegen eine solche Verbindung sprechen. Dieser Eindruck wird durch die frühontogenetische Gehäuseentwicklung der Colombiceraten (Taf. 6, Fig. 2) und Gargasiceraten (Taf. 5, Fig. 1) aus dem unteren Oberapt verstärkt, die — ganz wie zu erwarten — nicht dem *Deshayesites*-, sondern dem *Chelonicer*-Typ zuzurechnen ist.

Die hier vertretenen grundsätzlich nicht neuen Auffassungen (vgl. L. F. SPATH 1930, S. 437; W. E. HUMPHREY 1949, S. 121; E. BASSE 1952, S. 654) über die Herkunft der Deshayesiten bedürfen natürlich noch gründlicher Überprüfung und mögen vielleicht zu einer Bearbeitung der bislang vernachlässigten Pseudothurmannien und Hemihopliten des Barreme anregen. Sie zeigen aber auch, daß bei aller Verschiedenheit von Douvilleicerataceae und Deshayesitaceae auch die bisherige Vereinigung beider Formenreihen nicht ganz ihrer Grundlage entbehrt, insofern nämlich, als beide fast vom selben Ausgangspunkt innerhalb der Heteromorphen ihren Ursprung genommen haben. Es ist dies der engere Umkreis der Gattung *Crioceratites*, u. zw. einmal die kleinwüchsigen Crioceren der Großgattung *Leptoceras*, zum andern die zur normalen Aufrollung zurückstrebenden Abkömmlinge von *Crioceratites* selbst, die Hemihopliten.

IV. Schlußbetrachtung

Wie gering unsere Kenntnis vom Verlauf der Stammesgeschichte und den Grundzügen der Systematik der posttriadischen Ammonoideen ist, ist gerade in den letzten Jahren offenkundig geworden, als in rascher Folge die Ammoniten-Bände des französischen *Traité de Paléontologie* (E. BASSE 1952), des angelsächsischen *Treatise on Invertebrate Paleontology* (W. J. ARKELL & C. W. WRIGHT 1957) und der russischen *Osnovy Paleontologii* (N. P. LUPPOV & V. V. DRUSHTCHIC 1958) erschienen. Während in diesen Handbüchern über die beiden Konservativstämme der Phylloceratina und Lytoceratina einheitliche Auffassungen herrschen, gehen die Meinungen über Herkunft und System der eigentlichen Ammonitina und der Heteromorphen um so mehr auseinander. Bei aller Unterschiedlichkeit stimmen die Interpretationen dieser Gruppen allerdings in einem Punkte überein: Ihnen liegt eine morphologische Betrachtungsweise zugrunde, die insbesondere die adulte Gehäusegestalt, Skulptur, Beschaffenheit ehemaliger Mundränder, Einschnürungen oder auch die Alterssutur — meist jedoch nur in ihrem externen Teil — berücksichtigt.

Demgegenüber hat O. H. SCHINDEWOLF in einer seit 1961 fortlaufenden Veröffentlichungsreihe versucht, Stammesgeschichte und System der Jura-/Kreide-Ammoniten auf verfeinerten morphogenetischen Untersuchungen zu begründen, in deren Mittelpunkt die ontogenetische Entwicklung der Lobenlinie steht. Auch hier begegnen uns neue stammesgeschichtliche Vor-

stellungen, wie z. B. die phylogenetische Sterilität der jurassischen Phylloceraten oder der monophyletische Ursprung aller Jura-Ammonitina in obertriadischen Lytoceraten, die die Grundauffassung der zitierten Handbücher und die dort angewandte Methodik in Frage stellen.

So entstand der vorliegende Beitrag aus dem wohl allgemeinen Bedürfnis, Vor- und Nachteile morphologischer und morphogenetischer Betrachtungsweise gegeneinander abzuwägen, um auf diese Weise wieder zu einem festen Standpunkt im raschen Wandel der heutigen Ammoniten-Systematik zu gelangen. Glückliche Fundumstände trugen dazu bei, daß ich zu diesem Fragenkomplex aus dem mir vertrauten Bereich der kretazischen Ammoniten beitragen kann, wo mir die Anwendung der lobenontogenetischen Methode durch die konvergente Ausbildung haupttragender Lobenmerkmale (Suturallobenbildung, quadrilobate Lobenreduktion) bisher kaum anwendbar schien (J. WIEDMANN 1963).

Demgegenüber gestatten die im vorangehenden dargestellten Beobachtungen nun folgende summarische Aussagen:

1. Eine rein morphologische Betrachtungsweise ist nicht in der Lage, die stammesgeschichtlichen Beziehungen der jurassischen, ebenso wie der kretazischen Ammonoideen angemessen wiederzugeben. Sie hat zu einem künstlichen System geführt. Als Beispiel hierfür mögen die konstruierten Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Desmocerataceae und Phylloceratina, Trochleiceratidae und Pulchelliidae, Douvilleiceraten und Barremiten bzw. Callizoniceraten dienen.

2. Die Berücksichtigung der Morphogenese, u. zw. insbesondere der Frühontogenese, ist für die Ermittlung des realen stammesgeschichtlichen Ablaufs und damit der echten verwandtschaftlichen Beziehungen unerläßlich. Dabei sollten Lobenontogenie und Gehäuseontogenie in gleicher Weise berücksichtigt werden.

3. Allerdings muß innerhalb der Suture-Merkmale in stärkerem Maße als bisher differenziert werden. Nicht alle Modi der Lobenentwicklung bzw. Lobentypen haben gehalten, was sie ursprünglich versprochen. Dies gilt in erster Linie für die Suturallobenbildung (WEDEKIND, SCHINDEWOLF), die eine Unterscheidung von phylloceratiden und lytoceratiden Deszendenten ermöglichen sollte, nach unserem heutigen Wissen jedoch mehrmals unabhängig zur Ausbildung kam (Phylloceratina, Tetragonitaceae, Desmoceratidae). Es gilt in gleicher Weise für die bi- bzw. trifide Lobenform des Laterals (PERVINQUIÈRE, NOWAK, DRUSHTCHIC). Zwar bleibt bei den Phylloceratina die trifide Lobenform unverändert, bei Lytoceraten, Heteromorphen und den Ammonitina treten dagegen beide Lobentypen nebeneinander auf. Auch dieses Merkmal ist damit für eine Alternativgliederung in Phyllo- und

Lytoceraten denkbar ungeeignet. In die gleiche Rubrik wäre das ebenfalls überbewertete Merkmal des ein- bzw. zweispitzigen Internlobus (SALFELD, BEZNOV) zu rechnen. Bei den Hildoceraten (SCHINDEWOLF 1964, S. 328) und den Douvilleiceraten (S. 34) treten beide Lobentypen in derselben Gattung, bei *Pseudoleymeriella iberica* nov. sp. (Abb. 31, 32) sogar in derselben Art nebeneinander auf.

Auf der anderen Seite scheint sich eine Reihe bisher vernachlässigter Suturemerkmale außerordentlicher Konstanz zu erfreuen. Hier müssen in erster Linie die Form des Internlobus (I_1 = lituid, I_s = Septallobus) und der quadrilobate Suturetyp genannt werden, wie er die Primärsuture der Heteromorphen kennzeichnet. Mit Hilfe dieser geringfügig erscheinenden Merkmale ist erstmals eine präzise Diagnose der nunmehrigen vier Unterordnungen möglich:

A. Primärsuture quinquelobate

1. I lituid. Phylloceratina
2. I mit terminalem Septallobus Lytoceratina
3. I normal zerschlitzt, kein I_s Ammonitina

B. Primärsuture quadrilobate

4. I normal zerschlitzt, kein I_s Ancyloceratina

Die Vorzüge dieser knappen Charakteristiken gegenüber den vagen Diagnosen „thick test and strong ornament“, „evolute, loosely coiled, usually round-whorled shells“, „smooth or feebly ornamented“ bei ARKELL & WRIGHT (1957) liegen auf der Hand.

Einen tieferen Platz in der Merkmalshierarchie dürfte die Beschaffenheit der internen Umbilikalloben einnehmen, deren Bedeutung erstmals von SCHINDEWOLF erkannt wurde. Hier wäre einmal der U_n zu nennen, ein zwischen U_1 und I — also an ungewöhnlicher Stelle — angelegter Metallobus, der die Gesamtheit der Stephanocerataceae kennzeichnen soll. Die stammesgeschichtliche Bedeutung dieses Merkmals ist noch nicht klar abzuschätzen, da zahlreiche von SCHINDEWOLF vorgenommene Umgruppierungen (u. zw. der Parkinsonien, Morphoceraten und Spioceraten von den Perisphinctaceae zu den Stephanocerataceae) zunächst noch der Überprüfung bedürfen.

Ähnliches gilt für den U_1 , dessen Umgestaltung nach der Auffassung SCHINDEWOLF's — wenigstens im Jura — einheitlichen Prinzipien unterworfen sein soll. Während die Phylloceraten einheitlich einen ungespaltenen U_1 aufweisen, ist dieses Element bei den Lytoceraten überwiegend zweiteilig. Auch die Ammonitina übernehmen, wie nach ihrer einheitlichen Ableitung von den Lytoceraten nicht anders zu erwarten, zunächst diese zweiteilige Form des U_1 , sind aber bestrebt, diese Spaltung wieder rückgängig zu machen. Nach SCHINDEWOLF ergibt sich eine Abgrenzung der jurassischen Superfamilien dadurch, daß sie

1. die Spaltung des U_1 bewahren: Hammatocerataceae, Oppeliaceae,
2. neben dem gespaltenen U_1 bereits den sekundär ungespaltenen U_1 aufweisen: Psilocerataceae, Stephanocerataceae, Perisphinctaceae oder aber
3. als phylogenetische Endformen nur noch durch einen einheitlichen, ungespaltenen U_1 gekennzeichnet sind: Hildocerataceae, Haplocerataceae.

Grundlage dieser Auffassung und der von SCHINDEWOLF vorgeschlagenen Umgruppierungen ist, daß eine Umkehr dieses Entwicklungstrends nicht stattfand (SCHINDEWOLF 1962, S. 255; 1964, S. 330).

Die Richtigkeit unserer Beobachtungen vorausgesetzt, hat nun aber die Umkehr dieses Trends in der Kreide offenbar stattgefunden. Innerhalb der frühen Desmocerataceae ist es anscheinend zur Bildung eines geteilten aus dem ursprünglich ungespaltenen U_1 der Haploceraten gekommen. Sollte unsere Auffassung durch weitere Untersuchungen bestätigt werden können, so müßte dies zwangsläufig auch zu einer Überprüfung der von SCHINDEWOLF nach Maßgabe dieses Merkmals vorgenommenen Umgruppierungen führen. Unter diesen steht an erster Stelle die Verteilung nahe verwandter Gruppen (Hildoceraten/Hammatoceraten, Haploceraten/Oppelien) auf verschiedene Superfamilien oder die generelle Ablehnung bisher üblicher phylogenetischer Ableitungen (der Amaltheen von der *Androgynoceras-Oistoceras*-Gruppe, der Hammatoceraten von den Hildoceraten usw.).

Festzuhalten bleibt, daß die an der Spitze der Merkmals-hierarchie stehenden Suturetypen (quadri/quinquelobate Primärsuturen, lituider I/Septallobus/normal zerschlitzter I) sich autonom, d. h. von der Gehäuseform unabhängig verhalten. Da, wo sie einer Weiterentwicklung unterworfen sind (Douvilleicerataceae, Deshayesitaceae), erfolgt diese Entwicklung in recht konstanten Bahnen. Eine rein funktionelle Deutung der Ammonoideen-Sutur muß daher abgelehnt werden.

4. Die frühontogenetische Gehäuseentwicklung liefert da wertvolle weitere Indizien, wo sie — dem Biogenetischen Grundgesetz folgend — den Skulptur- und Gehäusotyp der Ahnformen nochmals aufgreift. Beispiele hierfür liefern die Paraspiticeraten, Douvilleiceraten, Acanthohopliten, Trochleiceraten, Eodesmoceraten. Beobachtungen dieser Art sind als Kontrolle der lobenontogenetischen Untersuchungen unerlässlich.

5. Die isolierte Betrachtung phylogenetisch abgeleiteter Formen ist eine häufige Fehlerquelle bei der Ausdeutung stammesgeschichtlicher Zusammenhänge. In diesem Zusammenhang wurde der Diskussion mehrdeutiger Suturen bewußt größerer Raum gewidmet, bewußt, da man diese Diskussion heute nicht mehr umgehen kann und auch nicht umgehen sollte. Am Beispiel der Scaphiten, Douvilleiceraten, Acanthohopliten, Trochleiceraten oder der Desmoceraten

wurde gezeigt, daß wir zu recht unterschiedlichen Deutungen gelangen können, wenn wir die Lobenentwicklung früher oder später Repräsentanten derselben Entwicklungsreihe betrachten. In vielen Fällen wird die Lobenontogenie erst durch die Ermittlung des phylogenetischen Entwicklungstrends, die „Lobenphylogenie“, verständlich (WIEDMANN 1965a, Abb. 14; hier Abb. 27).

6. Allerdings kann das zu starre Festhalten an einmal erkannten Entwicklungstrends oder die zu dogmatische Auslegung gewisser phylogenetischer Regeln, wie z. B. des Irreversibilitätsprinzips, zu einer weiteren Fehlerquelle werden. Abb. 36 soll verdeutlichen, daß z. B. die Reduktion der Spaltung im U_1 keineswegs einer gerichteten, „orthogenetischen“ Entwicklung unterworfen war. Werden die Phylloceraten als wahrscheinliche Ausgangsformen der Lytoceraten und die Heteromorphen mit in die Betrachtung einbezogen, so ist statt einer Orthogenese vielmehr ein mehrfaches Pendeln der Entwicklung zu beobachten.

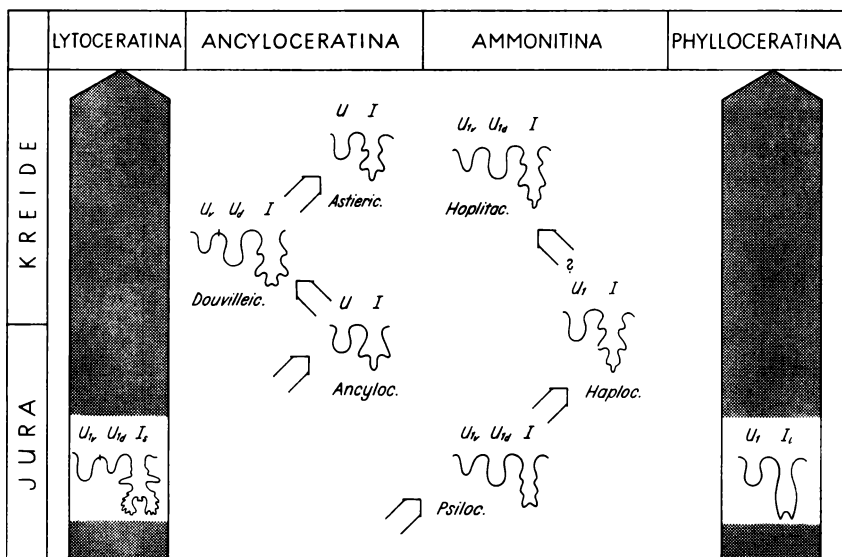


Abb. 36. Die Entwicklung der Elemente I und U_1 (bzw. U) bei den Neoammonoideen.

Dies gilt in noch stärkerem Maße für die Gehäuse-Entrollung bzw. Wiederaufrüllung der Heteromorphen. Daß diese Formen regressive Endstadien normal aufgerollter Ammonoideen darstellen, ist nie bezweifelt worden. Daß es ihnen aber gelingen könnte, sekundär zur normalen Aufrollung zurückzukehren, lag bisher außerhalb unserer Denkmöglichkeiten. Und doch haben solche Vorgänge stattgefunden, wie uns nunmehr von den

Ancyloceraten, Crioceratiten, Scaphiten, Douvilleiceraten und Deshayesiten bekannt ist. Stellt *Astiericeras* tatsächlich eine Endform der *Douvilleiceras*-Reihe (Abb. 27) dar, so wäre hier sogar ein erneutes Zurückpendeln zur offenen Spirale zu verzeichnen. Schließlich darf auch in diesem Zusammenhang nicht übersehen werden, daß alle diese Vorgänge sekundärer Natur sind und daß die spiral aufgerollten Ammonoideen ursprünglich aus gestreckten Formen hervorgingen. Abb. 37 stellt diesen Ausschnitt aus der frühen Stammesgeschichte der Ammonoideen dar, die wir uns wohl im Sinne HYATT's, SCHINDEWOLF's und ERBEN's vorzustellen haben. Fügt man Abb. 37 und 27 aneinander und betrachtet ausschließlich die Entwicklung der Gehäusespirale, so ist diese weder als orthogenetisch, noch — auf den ersten Blick — als irreversibel zu bezeichnen.

Ein weiteres Beispiel für die nachteiligen Auswirkungen phylogenetischer Dogmen liefern die in der Kreide sich häufenden Fälle pseudoceratitischer Suturvereinfachung. Diese Regressivbildungen werden ebenso wie die letzterwähnten Erscheinungen der Gehäuseaberranz in allgemeiner Übereinstimmung als Endstationen des stammesgeschichtlichen Ablaufs gedeutet. Nach unseren Beobachtungen trifft dies jedoch nicht generell zu, da die Pseudoceratiten *Pulchellia* und *Brancoceras* offenbar Ausgangspunkte für neue Radiationen darstellten, in denen es zu einer erneuten suturalen Zerschlitzung kommen konnte.

Alle diese Reversionen haben jedoch eines gemeinsam: Sie betreffen stets nur ein Einzelmerkmal oder einen Merkmalskomplex (Umbilikalsutur, Gehäuseaufrollung, suturale Zerschlitzung), nie den gesamten Organismus, von dem uns ohnehin nur die Hartteile bekannt sind. Auch dies kann wieder durch Abb. 27 und 37 verdeutlicht werden, wo zwar die Gehäuseentwicklung in einzelnen Fällen konvergent zu verlaufen scheint, nicht aber die Suturentwicklung. Zwar zeigen die Heteromorphen auch in diesem Merkmal eine interessante Entwicklungsumkehr, so geben sie die für Jura- und Kreideammoniten typische quinquelobate Primärsutur zugunsten der quadrilobaten Primärsutur der permotriadischen Ammonoideen auf, nie jedoch kehren sie zum trilobaten Grundtyp der devonischen Ahnformen zurück. Vor allem bewahrt sich die Heteromorphen-Sutur nahezu stets die für die posttriadischen Ammonoideen bezeichnende bipolare Zerschlitzung. Hinzu kommt, daß bei genauerem Vergleich der äußerlich konvergenten Aufrollungsmodi devonischer und kretazischer Ammonoideen auch in diesem Merkmal grundsätzliche Unterschiede beachtet werden müssen. Es ist dies die Verhaltensweise der Anfangsspirale und des Protoconches. Während dieser bei den devonischen Formen grundsätzlich noch nicht aufgerollt ist und damit die Anfangsspirale eine echte Nabellücke umschließt (Abb. 37), ist er bei den kretazischen Formen stets eingerollt (Abb. 27) und rekapituliert hierdurch in einer kurzen Momentaufnahme noch einmal die vom Devon bis zur Kreide durchlaufene Geschichte. Auch in diesem Falle kommt es damit zu keiner

echten Umkehr der Entwicklung. Das Irreversibilitätsgesetz bleibt in seiner allgemeinen Gültigkeit unangetastet.

Aber auch die orthogenetische Entwicklung der Ammonoideen wird von diesen Vorgängen im Grunde nicht berührt, berücksichtigt man, daß die auf Abb. 27 und 37 dargestellten Vorgänge nur

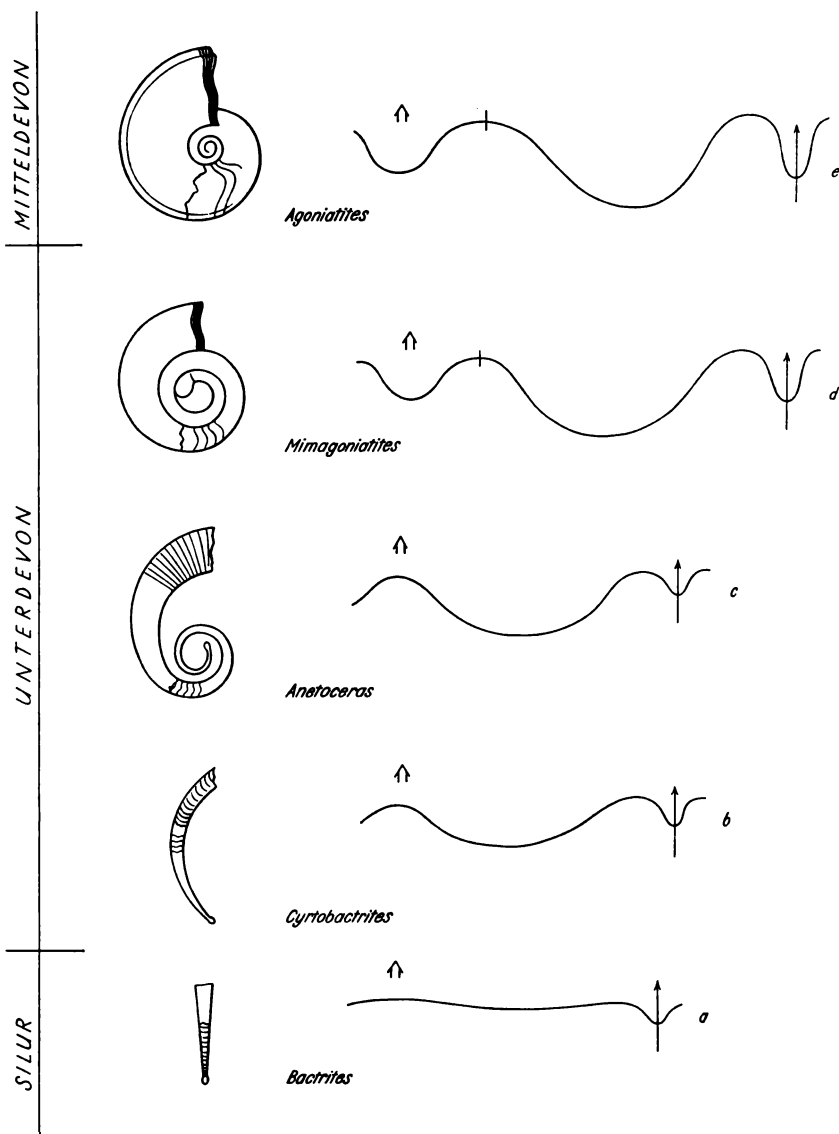


Abb. 37. Der Vorgang der Primäraufrollung bei den devonischen Ammonoideen (nach den Vorstellungen von A. HYATT, O. H. SCHINDEWOLF, H. K. ERBEN).

$$\begin{array}{c}
ELU_2U_1I_s \\
ELU_2(U_3=S)U_1I_s \\
ELUI \\
ELp_1p_2UI \\
ELU_2?U_3?U_1?I \\
EL_vL_dU_vU_dI \\
ELU_2U_3U_5U_4U_1I \\
ELU_2U_3U_{1v}U_{1d}I \\
ELU_2U_3U_5 \dots U_4U_{1v}U_{1d}I \\
ELU_2U_3U_4U_1(U_{1v}U_{1d})U_nI \\
ELU_2U_3(U_4=S)U_{1v}U_{1d}(U_1)I \\
ELU_2U_3U_5U_7U_8U_6U_4U_1I \\
ELU_2U_3U_4=S U_{1v}U_{1d}(U_1)I \\
ELU_2U_3U_5U_6U_4U_1I \\
\\
ELU_2U_3(U_4)=SU_1I_l
\end{array}$$

$\perp$
 $\perp$

Abb. 38a. Lobenformeln zum System der jungerozoischen Ammonoiten.

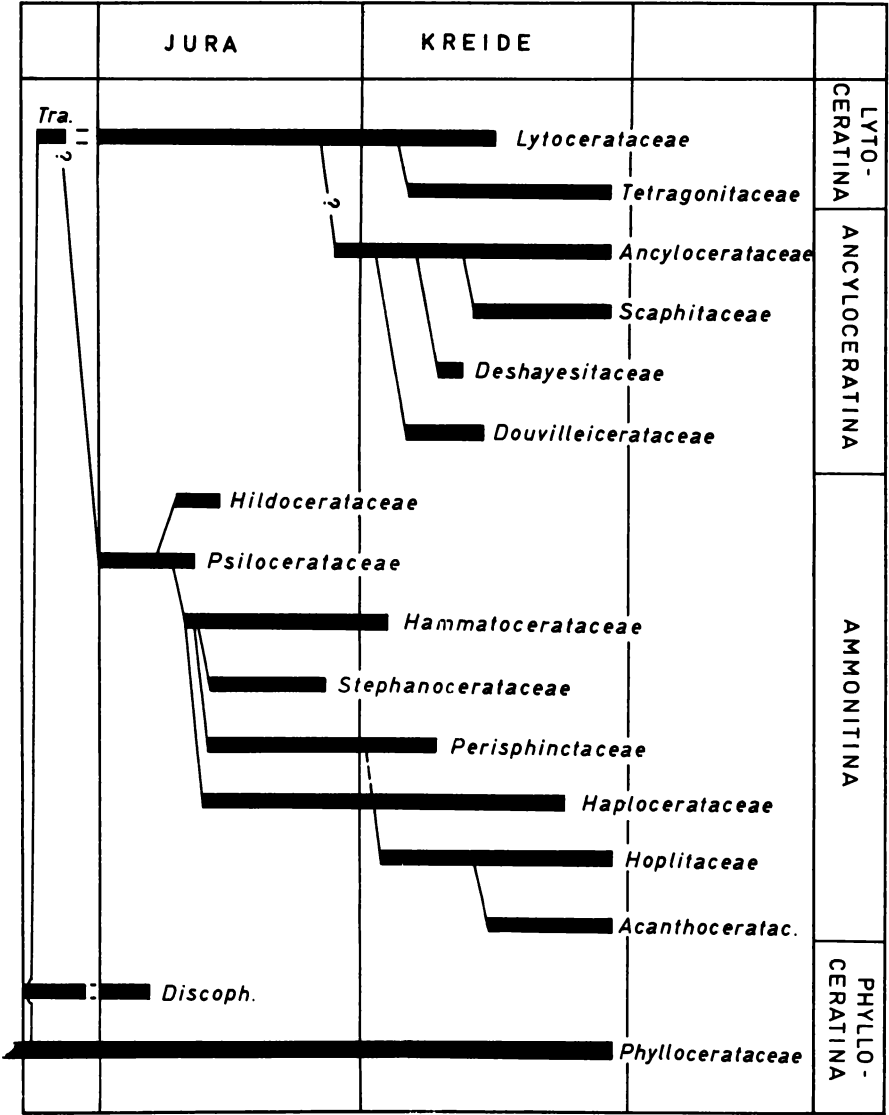


Abb. 38. Stammesgeschichte und System der jungmesozoischen Ammoneen, für den Jura nach O. H. SCHINDEWOLF (1962, 1964, 1965), für die Kreide nach eigenen Untersuchungen.

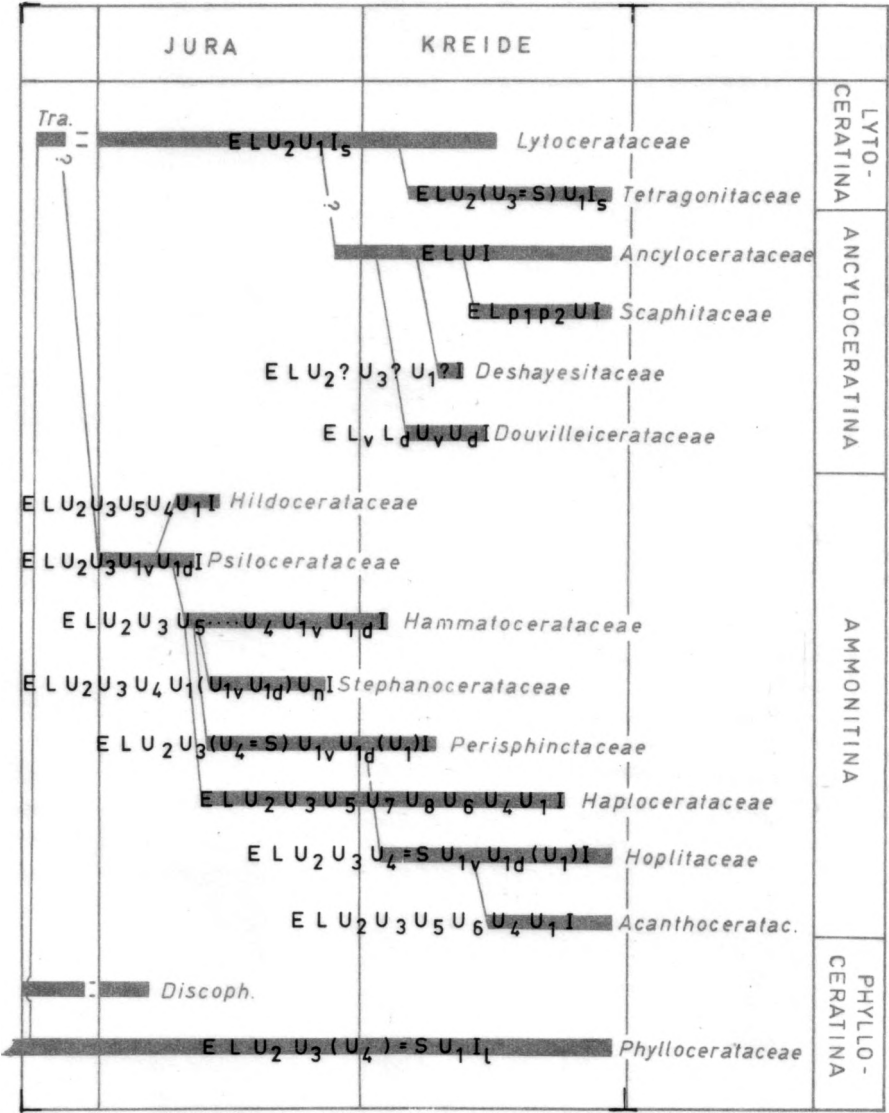


Abb. 38a. Stammesgeschichte und System der jungmesozoischen Ammonoiten, für den Jura nach O. H. SCHINDEWOLF (1962, 1964, 1965), für die Kreide nach eigenen Untersuchungen.

einen ganz schmalen Ausschnitt aus der Stammesgeschichte der Ammonoideen repräsentieren. Sie kennzeichnen Beginn und Ende des Gesamtablaufs oder — um mit SCHINDEWOLF zu sprechen — Typogenese und Typolyse. Der lange Zeitraum der allmählichen Um- und Ausgestaltungen dieses Bauplans zwischen Devon und Kreide zeigt dagegen ganz klar die bekannte progressive oder, wenn man will, orthogenetische Fortentwicklung der Sutura, die zur Grundlage unseres Systems geworden ist.

Abb. 38 soll abschließend die stammesgeschichtlich-systematischen Vorstellungen verdeutlichen, wie sie sich aus einer vorwiegend morphogenetischen Betrachtungsweise ergeben haben. Das Schema gibt im Jura die Auffassungen SCHINDEWOLF's wieder, ohne daß wir uns im einzelnen mit diesen identifizieren können (vgl. S. 48f.). Nur die Gliederung der kretazischen Ammonoideen stützt sich auf eigene Untersuchungen des Verf., die allerdings noch in den Anfängen stehen. So will das Schema keineswegs als endgültig angesehen werden, sondern vielmehr als Diskussionsgrundlage, gewissermaßen als Antithese zu den Entwürfen eines Systems durch die morphologisch oder besser morphographisch orientierten Schulen.

Allerdings sind wir davon überzeugt, daß die diesem System zugrundeliegende Merkmalshierarchie, die sich zwangsläufig aus der stammesgeschichtlichen Bedeutung der einzelnen Merkmale ergibt, nun auch die systematischen Kategorien adäquat wiedergibt. Während sich die Unterordnungen durch die hochrangigen Merkmale des Internlobus und der Primärsutura erstmals scharf unterscheiden lassen (S. 48), scheint eine Diagnostik der Superfamilien mit Hilfe der weniger konstanten Umbilikalloben möglich (Abb. 38a). Erst im Familien- und Gattungsrang gewinnen dagegen die Skulpturmerkmale an Bedeutung, die bisher eine Überbewertung erfahren haben.

Eine Bestätigung unserer stammesgeschichtlichen Auffassungen sehen wir darin, daß die bisherigen Diskontinuitäten an der Basis einiger Superfamilien (Desmocerataceae, Douvilleicerataceae, Acanthocerataceae) in Fortfall geraten sind. Vielmehr verläuft die Entwicklung unterhalb der Unterordnungsebene nun derart kontinuierlich, daß ein Teil der bisherigen Superfamilien vereinigt werden muß (Psilocerataceae/Eoderocerataceae, Hoplitaceae/Desmocerataceae), ein anderer nur noch auf der Basis geringfügiger Suturaunterschiede aufrechterhalten werden kann (Ancylocerataceae/Scaphitaceae, Ancylocerataceae/Douvilleicerataceae, Haplocerataceae/Hoplitaceae, Hoplitaceae/Acanthocerataceae). Lediglich zwischen den einzelnen Unterordnungen bleiben weiterhin Diskontinuitäten bestehen. Wenngleich Ammonitina und Ancyloceratina heute mit einem hohen Wahrscheinlichkeitsgrad an die Lytoceratina angeschlossen werden können, so liegen die genauen Anknüpfungspunkte nach wie vor völlig im dunkeln.

V. Systematischer Anhang

Subordo Ancyloceratina nov.

Über den Umfang dieser neuen Unterordnung gibt Abb. 38 Auskunft. Diagnostikum der Unterordnung ist die quadrilobate Primärsutur, nicht die Aufrollungsart ihrer Vertreter. Es sei noch einmal betont, daß Aufrollungsstil und Skulptur für die Großsystematik der Ammoniten völlig unbrauchbar sind. Einmal vereinigen die Ancyloceratina nun Heteromorphe und normal aufgerollte Ammoneen, zum andern erweisen sich die mitteljurassischen Spiroceraten, die mit SCHINDEWOLF in die Abfolge der Stenoceraten gestellt werden, trotz Entrollung durch ihre quinquelobate Primärsutur als echte Ammonitina.

Auch die vier hier eingeschlossenen Superfamilien sind durch grundsätzliche Suturenterschiede charakterisiert. Die Ancylocerataceae kennzeichnet das Fortbestehen der vierlobigen Ausgangssutur durch die Gesamtontogenese; sie stellen damit den konservativen Hauptstamm der Unterordnung dar. Die Scaphitaceae stehen ihnen sehr nahe, insofern sich auch hier ontogenetisch und phylogenetisch fortgeschrittene Suturen stets noch auf den quadrilobaten Ausgangstyp beziehen lassen. Allerdings kommt es hier nun zu einer deutlichen Progression, nämlich zur Bildung lobenähnlicher Elemente (Pseudoloben) im Sattel LU. Während ich noch jüngst der Auffassung war, diese Bildung würde eine Trennung von Scaphitaceae und Ancylocerataceae nicht rechtfertigen (WIEDMANN 1965a, S. 450), kann man im Hinblick auf Douvilleiceraten und Deshayesiten nun auch diesem Lobenbildungstyp eine gewisse Eigenständigkeit zubilligen. Die Douvilleicerataceae stellen die zweite progressive Formenreihe dar, bei der die fortschreitende Differenzierung die Loben L und insbesondere U erfaßt. Aber auch hier scheint der quadrilobate Grundtyp stets noch gewahrt zu bleiben, während es offenbar den Deshayesitaceae allein vorbehalten blieb, im Sattel UI sekundär wieder echte Loben auszubilden.

Unsicher bleibt die Position der Acuariceratidae, die SCHINDEWOLF (1961, S. 97) aus der Abfolge der Spiroceraten löste und auf Grund einer zunächst nur unvollständig bekannten vierlobigen Suture und einer Übereinstimmung in der Skulptur den Ancylocerataceae anschloß. Schon aus stratigraphischen Gründen haben wir uns (1962c, S. 82) gegen eine solche Zuordnung gewandt. Diese auch schon beim Suturevergleich aufkommenden Bedenken sind noch verstärkt worden, nachdem SCHINDEWOLF (1963, Abb. 3) nun die gesamte Lobenontogenie dieser Formen aufhellen konnte und auch hier eine quinquelobate Primärsutur ermittelt hat. Auch SCHINDEWOLF neigt seither (1965, S. 498) wieder mehr der Auffassung zu, die Acuariceraten aus diesem Grunde doch bei den Spiroceratidae zu belassen. Das letzte Wort ist über die verwandtschaftliche Zugehörigkeit dieser eigentümlichen Formen wohl noch nicht gesprochen.

Unbestreitbar ist, daß sich die Ancyloceratina von ihren bei den Lytoceraten vermuteten Ausgangsformen weit mehr entfernen als die Ammonitina. Aber auch diesen und den Phylloceraten stehen sie so fremd gegenüber, daß dies die Aufstellung einer eigenen Unterordnung rechtfertigen dürfte.

Superfam. Douvilleicerataceae PARONA & BONARELLI 1897

Familie Douvilleiceratidae PARONA & BONARELLI 1897

Genus *Paraspiticer* KILIAN 1910Typus-Art: *Aspidoceras percevali* UHLIG 1883.Diagnose: Chelonicerat mit offener Anfangsspirale¹⁶.

Die unvollständige und von der falschen Vorstellung eines Ursprungs in den Spiticeraten ausgehende Charakteristik dieser Gattung durch KILIAN (1910, S. 255) bedarf heute zahlreicher Ergänzungen: Der erste Umgang bildet eine offene Spirale, entsprechend der „forme elliptique“ BARRANDE's. Nur der Protoconch bleibt eingerollt. 2. und folgende Umgänge wieder advolut. Nabel offen. Umgänge rasch anwachsend. Innenwindungen koronat, mit deutlichem Lateralkiel. Alterswindungen meist gerundet. Skulptur zunächst aus einfachen Rippen, die auf dem Lateralkiel Knoten tragen und an diesen bifurkieren können. Jüngere Formen mit Skulpturreduktion. Sutura bis ins Alter deutlich quadrilobat; U stets ungespalten, trifid; L trifid oder mit einsetzender Spaltung.

Damit wird nun die intermediäre Position der Paraspiticeraten zwischen Crioceratiten und Cheloniceraten deutlich. Die Innenwindungen konservieren noch Aufrollungsstil und Skulptur der Leptoceraten (vgl. Taf. 4, Fig. 2 und 6), während die äußeren bereits den Skulpturtyp von *Chelonicer* vorwegnehmen (vgl. Taf. 4, Fig. 2 und 4).

Zur Gattung *Paraspiticer* zählen folgende Arten:*P. percevali* (UHLIG)*P. pachycylus* (UHLIG)*P. schindewolfi* nov. sp.*P. guerinianum* (D'ORBIGNY)*P. laevis* (FALLOT & TERMIER)

und zwei bisher noch unbeschriebene Arten.

Verbreitung: Barreme von Südfrankreich, Schweiz, Mähren, Mallorca und Südspanien.

Paraspiticer *schindewolfi* nov. sp.

Taf. 4, Fig. 1, 2, 3; Abb. 25 und 39

Holotyp: Exemplar GPIT Ce 1310/47, aus dem Unteren Barreme der Querola, Prov. Alicante, Spanien.

Paratypen: GPIT Ce 1310/45, 46, 48.

¹⁶ Daß es sich hierbei nicht etwa um eine einmalige individuelle Anomalie handelt, geht aus einer vollständigen Revision der bisher bekannten *Paraspiticer*-Arten und eines reichen noch unbeschriebenen Materials eindeutig hervor. Trotz der Zerbrechlichkeit der Objekte konnte die Anfangsspirale inzwischen an drei Exemplaren freigelegt werden. In allen übrigen Fällen war diese zwar nicht erhalten, vielfach konnte aber wenigstens noch das verspätete Einsetzen der konkaven Windungszone festgestellt werden.

Diagnose: Kleinwüchsige evolutive Art mit breit-koronatem Windungsquerschnitt. Berippung scharf und persistierend; zunächst Einfachrippen, die alternierend kräftige laterale Dornen tragen und später an diesen bifurkieren. Lobenlinie einfach; U und L ungeteilt, trifid.

Beschreibung: Wie aus den Abmessungen ersichtlich, nimmt die relative Nabelweite dieser noch extrem evoluten Formen während der Ontogenese kontinuierlich ab. Gleichzeitig erfolgt eine rasche Höhen- und Breitenzunahme der koronaten Umgänge. Der erste halbe Umgang der egredierenden Anfangsspirale ist glatt; danach setzt die Skulptur mit stets kräftigen protrakten Rippen ein, die auf dem Lateralkiel Knoten tragen. Zunächst alternieren regelmäßig Hauptrippen mit mächtigen konischen und septierten Hohldornen (vgl. R. CASEY 1961, S. 196, Abb. 59 p) und Zwischenrippen, die auf dem Lateralkiel schwache radiale Anschwellungen zeigen. Später stellen sich größere Unregelmäßigkeiten ein, insbesondere die Tendenz der Hauptrippen, an den Lateralknoten zu bifurkieren (Taf. 4, Fig. 2a). Auf den Umgang entfallen etwa 30 Primärrippen. Alle Rippen nehmen zur Siphonallinie hin an Stärke zu und queren die Externseite ununterbrochen. Einsetzen der konkaven Windungszone erfolgt bei einer Windungshöhe von 1 mm (Taf. 4, Fig. 1b).

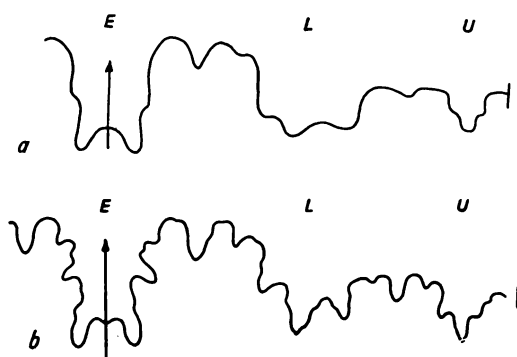


Abb. 39. Externsutura von *Paraspticerias schindewolfi* nov. sp. a) Holotyp, GPIT Ce 1310/47, bei Wh 1,5 mm. b) Paratypoid, GPIT Ce 1310/48, bei Wh 2,7 mm. Etwa 25/1. Unteres Barreme der Querola (Prov. Alicante, Spanien).

Die Sutura (Abb. 39) bleibt bis ins Alter deutlich quadrilobat. U und L sind trifid und ungespalten. Bemerkenswert ist die hohe Variabilität der Sutura- und Skulpturmerkmale.

Abmessungen:

	Dm	Wh	Wb	Nw
GPIT Ce 1310/47: 5 mm,	1,6 mm (0,32),	2,8 mm (0,56),	2,8 mm (0,56);	
GPIT Ce 1310/48: 6	, 2,2 (0,37),	3,6 (0,60),	2,4 (0,40);	
GPIT Ce 1310/46: 8,5	, 3,2 (0,38),	5,1 (0,60),	3,2 (0,38).	

Beziehungen: *P. schindewolfi* unterscheidet sich von der Typus-Art durch seine Skulpturdichte, die geringe Zahl der Zwischenrippen und durch seine Sutura, von *P. guerinianum* durch seine den Venter ohne Unterbrechung

querende Berippung. Es erübrigt sich, nochmals auf die engen Beziehungen gerade dieser Art zu den Leptoceraten auf der einen (Taf. 4, Fig. 6) und *Chelonicer* (*Ch.*) *cornuelianum* (Taf. 4, Fig. 4) auf der anderen Seite hinzuweisen.

Verbreitung: Unteres Barreme, La Querola bei Cocentaina (Prov. Alicante, Spanien).

Familie Trochleiceratidae BREISTROFFER 1952

Genus *Pseudoleymeriella* CASEY 1957

Typus-Art: *Hoplites haidaquensis* WHITEAVES 1893.

Diagnose: Parahoplit mit ventraler Furche.

Die Gattung umfaßt kleinwüchsige, evolute bis mäßig involute Formen mit subzirkulärem Windungsquerschnitt und teils para-, teils acanthohoplitider Skulptur. Gemeinsames Kennzeichen aller dieser Formen ist das Auftreten einer ventralen Furche. Die Lobenlinie besitzt die Formel $E L U_v U_d I$, der Umbilikalobus wird also durch die Naht geteilt, während L ungeteilt bleibt und einen asymmetrisch-trifiden Umriß besitzt. I ist ein- oder zweispitzig.

Die stammesgeschichtliche Bedeutung von *Pseudoleymeriella* beruht auf ihrer zwischen Para/Acanthohoplitiden und Trochleiceraten vermittelnden Stellung. Sie bewahrt die Skulptur der Ausgangsformen, besitzt aber in ihrer ventralen Furche bereits das Hauptkennzeichen der Trochleiceraten. Die Sutura weist einen zwischen beiden Gruppen vermittelnden Differenzierungsgrad auf.

Über die systematische Zugehörigkeit dieser Gattung besteht allerdings selbst bei ihrem Autor völlige Unklarheit, wurde sie doch zunächst (CASEY 1957, S. 35) als „important link between the Brancoceratid-Lyelliceratid complex and the Leymeriellinae“, neuerdings (CASEY 1962, S. 244) als „an ally of *Tmetoceras*“ betrachtet, der „may give a clue to the presence of a Lower Bajocian horizon in the Yakoun“! Es ist dies ein Beispiel mehr für die zunehmende Nachlässigkeit bei der Aufstellung neuer Gattungen und für ein dem Ansehen der Systematik sehr abträgliches Systematisieren nach rein stratigraphischen Gesichtspunkten. Trotz der von CASEY ursprünglich an *Pseudoleymeriella* geknüpften stammesgeschichtlichen Erwartungen wissen wir von der bislang monotypischen Gattung außerordentlich wenig. Erst durch die Kenntnis des vorliegenden spanischen Materials richtete sich das Interesse erneut auf die monotypische kanadische Typus-Art, deren Holotyp mir freundlicherweise durch die Vermittlung von Dr. J. A. JELTZKY (Ottawa) zugänglich gemacht wurde. Das Studium der Sutura dieser Form ergab, daß wir es bei *H. haidaquensis* weder mit einem jurassischen Hildoceraten (*Tmetoceras*), noch mit einem Acanthoceraten aus der Abfolge der *Leymeriella rencurelensis* JACOB zu tun haben, sondern mit einem

quadrilobaten Parahopliten aus der unmittelbaren Verwandtschaft der zu beschreibenden skulptierten Trochleiceraten aus dem südspanischen Apt. Berücksichtigt man die fast völlige, aber auf Konvergenz beruhende Identität der Gehäuse von *H. baidaquensis* und *Leymeriella rencurelensis*, so wird die hervorragende systematische Bedeutung der Sutura besonders deutlich. Leider ließ sich die erforderliche Neubeschreibung der kanadischen Art in die vorliegende Studie nicht mehr einfügen; sie muß einem späteren Anlaß vorbehalten bleiben.

Auch eine Reihe von M. COLLIGNON (1962) aus dem madagassischen Apt beschriebener Trochleiceraten gehören zweifellos der vorliegenden Gattung an und verbinden diese mit dem etwas jüngeren *Trochleicerat*.

Zu *Pseudoleymeriella* werden gerechnet

P. baidaquensis (WHITEAVES)

P. iberica nov. sp.

P. collignoni nov. sp.

?*P. termieri* (COLLIGNON)

und zwei noch unbeschriebene Arten.

Verbreitung: Oberes Apt von Südspanien und Madagascar, Unteres Alb (?) von Kanada.

Pseudoleymeriella iberica nov. sp.

Taf. 5, Fig. 4; Abb. 31, 32 und 40

Holotyp: Exemplar GPIT Ce 1310/53, aus dem Oberen Apt (*nolani*-Zone) der Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien).

Paratypoide: GPIT Ce 1310/54, 55.

Diagnose: Schwach involute Form mit subzirkulärem Windungsquerschnitt. 35 einheitliche unbeknotete und schwach sigmoidal geschwungene Rippen je Umgang, die an den Rändern der siphonalen Furche knotig anschwellen.

Beschreibung: *P. iberica* besitzt einen offenen Nabel. Die Umgänge zeigen ein rasches Anwachsen, sind gleich hoch wie breit, wobei das Maximum der Windungsbreite in das innere Drittel der stark gewölbten Flanken zu liegen kommt. Der erste Umgang ist glatt, der zweite Umgang läßt schwach die für die Innenwindungen der Douvilleicerataceae bezeichnende laterale Beknotung erkennen. Danach setzt die typische uniforme Berippung ein; die zunächst noch schwachen und protrakten Rippen entspringen auf der Nabelwand, schwingen im inneren Drittel der Flanken unter schwacher Anschwellung zurück, um an der gerundeten Marginalkante wieder in die orale Richtung zurückzubiegen. Bevor die Rippen an den Rändern der kräftigen siphonalen Furche abbrechen, schwellen sie noch einmal knotenartig an.

Die Lobenentwicklung ist auf Abb. 31 und 32 eingehend dargestellt worden. Abb. 40 verdeutlicht lediglich noch einmal die wesentlichen Merk-

male der *Pseudoleymeriella*-Sutur: einen relativ flachen, subsymmetrisch trifiden L und einen insgesamt nur schwachen suturalen Zerschätzungsgrad.

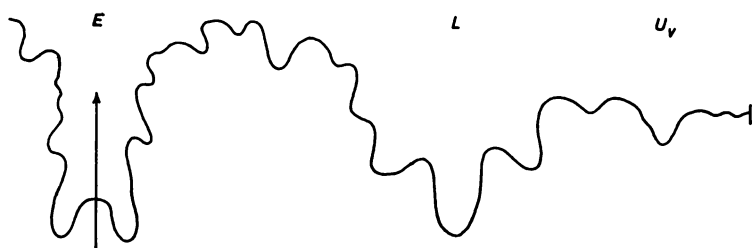


Abb. 40. Externsutur von *Pseudoleymeriella iberica* nov. sp. Holotyp, GPIT Ce 1310/53. Oberes Apt (*nolani*-Zone), Hornos de Yeso/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien).

Die Abmessungen des Holotyps

Dm	Wh	Wb	Nw
GPIT Ce 1310/53: 8 mm,	4,0 mm (0,50),	4,0 mm (0,50),	2,5 mm (0,31).

Beziehungen: *P. iberica* unterscheidet sich von *P. collignoni* nov. sp. durch die Einheitlichkeit, von ?*P. termieri* (COLLIGNON) durch das frühe Einsetzen der Berippung.

Verbreitung: *Nolani*-Zone des Oberen Apt, Hornos de Yeso/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien).

*Pseudoleymeriella collignoni*¹⁷ nov. sp.

Abb. 41

Holotyp: *Trochleiceras* sp. aff. *termieri* COLLIGNON 1962, S. 37, Taf. 230, Fig. 987 (Sammlg. M. COLLIGNON Nr. 987/47A).

Diagnose: Kräftige parahoplite Berippung, bestehend aus längeren Haupt- und kürzeren Zwischenrippen.

Beschreibung: Die Wohnkammer (Abb. 41) trägt mäßig engstehende, kräftige und schwach sigmoidal geschwungene Rippen. Die längeren Hauptrippen setzen am Nabel ein und zeigen dabei eine knotenartige Anschwellung. Zwischen sie schalten sich jeweils zwei Zwischenrippen, die in unterschiedlicher Höhe auf der inneren Flanke einsetzen. Sonst besteht recht weitgehende Übereinstimmung mit der vorhergehenden Art, auch im Hinblick auf den subzirkulären Windungsquerschnitt. Allerdings übertrifft hier die Breite geringfügig die Höhe (Wh: Wb = 8:9,1). Sutur unbekannt.

¹⁷ Ich erlaube mir, diese neue Art Herrn General M. COLLIGNON zu dedizieren, dem wir die Kenntnis dieser Form verdanken und der sich durch seine musterhaften Monographien über die madagassischen Ammoniten-Faunen bleibende Verdienste erworben hat. Vor allem hat er Verf. mehrfach bereitwillig Einblick in seine reichen Sammlungen gewährt und damit unschätzbare Dienste erwiesen.

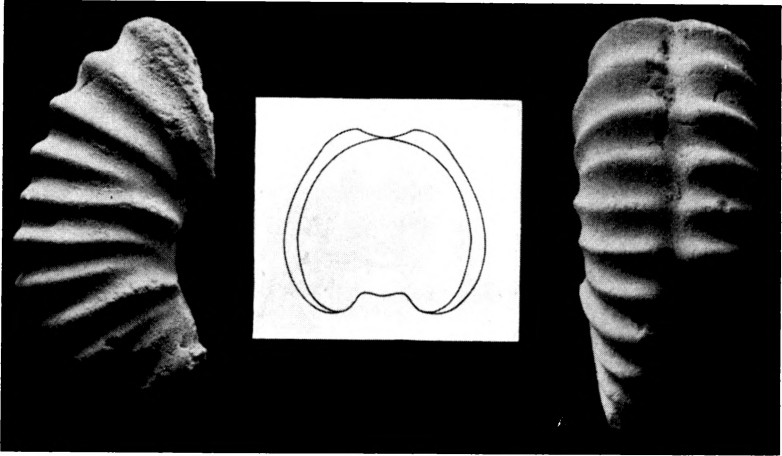


Abb. 41. *Pseudoleymeriella collignoni* nov. sp. Holotyp, Sammlung M. COLLIGNON Nr. 987/47A. Oberes Apt von Ambanjabe (Madagascar). Vgl. COLLIGNON 1962, Taf. 230, Fig. 987. a) Lateral-, b) Ventralansicht, c) Querschnitt. 3/1.

Beziehungen: Das von M. COLLIGNON (1962) als „*Trochleiceras* sp. aff. *termieri*“ bezeichnete Wohnkammerfragment wird hier als Typus einer neuen Art betrachtet. Diese steht der letztgenannten *P. iberica* sehr nahe, unterscheidet sich aber hinlänglich durch eine geringere Dichte und eine weitergehende Differenzierung der Skulptur. Ein Abguß der konkaven Windungszone des Holotyps läßt erkennen, daß auch der Phragmokon von *P. collignoni* kräftig skulptiert gewesen ist. Dies gestattet die mühelose Trennung von ?*P. termieri*, bei dem eine schwache parahoplite Skulptur erst auf der Wohnkammer einsetzt. Obwohl man den glatten Phragmokon dieser Art bedenkenlos zu *Trochleiceras* rechnen würde, zeigt die Suture des Holotyps — soweit erkennbar — noch deutlich die Züge der vorliegenden Gattung: schmale tiefe Loben und einen auf der inneren Flanke gelegenen ventralen Spaltast des U. Dies scheint dafür zu sprechen, auch *T. termieri* der vorliegenden Gattung anzuschließen.

Verbreitung: Oberes Apt („Zone mit *Aconeceras nisus* und *Melchiorites melchioris*“) von Ambanjabe (Madagascar).

Subordo Ammonitina HYATT 1889
 Superfam. Haplocerataceae ZITTEL 1884
 Familie Haploceratidae ZITTEL 1884
 Genus *Haploceras* ZITTEL 1870

Neolissoceras SPATH 1923 wird hier als Subgenus in die weiter zu fassende Gattung *Haploceras* einbezogen. Die Charakteristika von *Neolissoceras*, flache Flanken und scharfe Nabelkante, reichen für eine generische Trennung nicht aus. Abb. 42 und 43 lassen die weitgehende suturale Übereinstimmung

mung der beiden nunmehrigen Untergattungen erkennen. Außerdem kann gezeigt werden, daß auch die typische Untergattung bis in die Unterkreide hinein persistiert.

Im so verstandenen Sinne scheint *Haploceras* den Ausgangspunkt für Aconeceraten und Desmoceraten gebildet zu haben.

Haploceras (Haploceras) elimatum (OPPEL)

Taf. 1, Fig. 1; Abb. 42b und 43a

- 1865 *Ammonites elimatus* OPPEL, Tithon. Etage, S. 549.
 1868 *Ammonites elimatus* OPPEL. — ZITTEL, Stramberg, S. 79, Taf. 13, Fig. 1—7.
 1870 *Haploceras elimatum* OPPEL. — ZITTEL, Tithonbildungen, S. 51, Taf. 3, Fig. 7.
 1890 *Haploceras elimatum* OPPEL. — TOUCAS, Ardèche, S. 576, Taf. 13, Fig. 4.
 1914 *Haploceras elimatum* (OPPEL). — ZWIERZYCKI, Tendaguru, S. 45, Taf. 5, Fig. 3, 4, 10.
 1930 *Lissoceras (Haploceras) elimatum* (OPPEL). — BESAIRIE, Madagascar, S. 193, Taf. 12, Fig. 3.
 1933 *Lissoceras elimatum* (OPPEL). — DIETRICH, Tendagurus., S. 21, Taf. 1, Fig. 5.
 1951 *Haploceras elimatum* OPPEL. — ARNOULD-SAGET, Tunisie, S. 8, Taf. 1, Fig. 9.
 1960 *Haploceras elimatum* OPPEL. — COLLIGNON, Atlas 6, Taf. 142, Fig. 536, 537.
 1962 *Haploceras elimatum* (OPPEL). — BARTHEL, Neuburger Bankk., S. 11, Taf. 1, Fig. 12—17.
 1964 *Haploceras cf. elimatum* (OPPEL). — SCHINDEWOLF, Studien 3, S. 351, Abb. 208.

Nach den Angaben von ARKELL & WRIGHT (1957, S. L 273) erlischt *Haploceras* s. str. mit dem Tithon und wird dann von *Neolissoceras* abgelöst. Schon SCHINDEWOLF äußerte (1964, S. 351 ff.) Zweifel an der Richtigkeit dieser Auffassung. Tatsächlich finden sich im westmediterranen Valendis neben *Neolissoceras grasianum* in großer Häufigkeit Formen, die von der typischen Untergattung, u. zw. der Typus-Art selbst, nicht unterschieden werden können. Das hier abgebildete Hypotypoid besitzt die Abmessungen

	Dm	Wh	Wb	Nw
GPIT Ce 1310/20:	13,5 mm	7,0 mm (0,52),	5,0 mm (0,37),	2,7 mm (0,20).

Von Interesse ist hier der Vergleich der Suturen. *Haploceras* s. str. (Abb. 42b, 43a) scheint u. a. durch einen grazileren und deutlich trifiden L charakterisiert, während die plumpe und fünffingrige Beschaffenheit dieses Elements bei *Neolissoceras* auffällt (Abb. 42a, 43c). Gemeinsam ist jedoch beiden Untergattungen die Höhe des Sattels LU_2 und der demzufolge schräg zur Naht herabhängende Lobus U_2 . U_1 ist — wie erwähnt — ungeteilt.

Haploceras (Haploceras) aberrans nov. sp.

Taf. 1, Fig. 4; Abb. 43b

Holotyp: Exemplar GPIT Ce 1310/21, aus dem Unteren Valendis¹⁸ des Col de Premol (Dep. Drôme, Frankreich).

¹⁸ Den Empfehlungen des Colloque sur le Crétacé Inférieur (Lyon 1963) folgend werden hier das Berrias als eigene Stufe und demzufolge die *roubaudiana*-Zone als Unteres und die *verrucosum*-Zone als Oberes Valendis betrachtet.

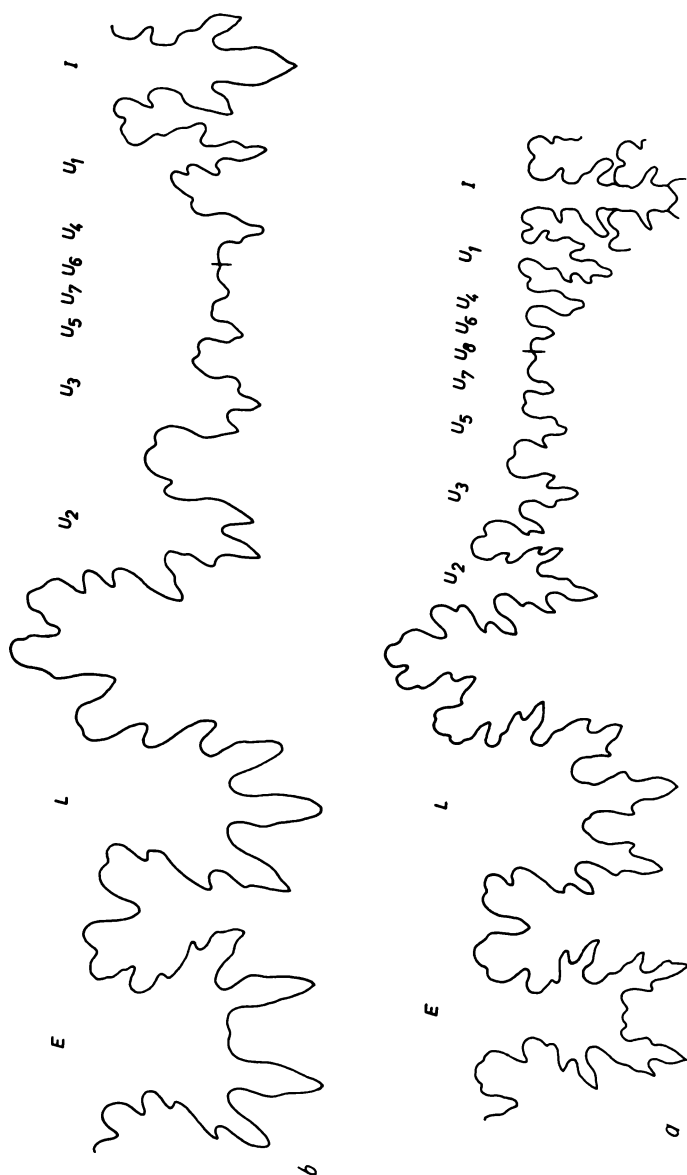


Abb. 42. Gesamtsuturen von a) *Haploceras* (*Neolissoceras*) *grasianum* (D'ORB.). GPIT Ce 1310/17. Oberes Valendis der Querola (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, bei Wh 3,5 mm. b) *H. (Haploceras) elimatum* (OPPEL). GPIT Ce 1310/65. Unteres Valendis, Col de Premol (Drôme, Frankreich). Etwa 25/1, bei Wh 4 mm.

Diagnose: Haplocerat mit schmal-hochovalen Windungsquerschnitt und kielartiger Zuschärfung des Venter.

Beschreibung: Eine recht involute, hochmündige Form. Die maximale Breite der hochovalen Windungen befindet sich nahe der gerundeten Nabelkante. Ab einer Windungshöhe von 5,5 mm beginnt die Herausbildung eines knotigen Kiels auf dem Venter. Die Skulptur des Steinkerns besteht aus schwachen sigmoidalen Rippen. Die Sutura (Abb. 43b) zeigt einen L mit grazilem Lobenkörper und trifider Endigung.



Abb. 43. Externsuturen von a) *H. (Haploceras) elimatum* (OPPEL). GPIT Ce 1310/20. Gleicher Fdpt. wie Abb. 42b. Etwa 12/1, bei Wh 6,5 mm. b) *H. (Haploceras) aberrans* nov. sp. Holotyp, GPIT Ce 1310/21. Fdpt. w. o. Etwa 12/1, bei Wh 6,5 mm. c) *H. (Neolisoceras) desmoceratoides* nov. sp. Holotyp, GPIT Ce 1310/19. Oberes Valendis der Querola (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, bei Wh 3 mm.

Abmessungen:

	Dm	Wh	Wb	Nw
GPIT Ce 1310/21:	13,5 mm	7,0 mm (0,52),	4,6 mm (0,34),	3,3 mm (0,25).

Beziehungen: *H. (H.) aberrans* schließt sich unmittelbar an die Typus-Art — *H. elimatum* — an. Innerhalb der Suturen (Abb. 43a, b) herrscht nahezu Identität. Dennoch mag die Herausbildung eines ventralen Kiels die Separierung gestatten. Diese gewinnt an Bedeutung durch die von SCHINDEWOLF (1964, S. 398) vorgeschlagene Angliederung der gekielten Kreide-, „Oppelien“, der Aconeceraten, an die Haploceraten. Diese Gruppe setzt im Unteren Hauterive mit *Protaconeceras* ein, einer Form mit grob-gezähneltem Kiel und sigmoidaler Berippung. Es fällt nicht schwer, in *H. (H.) aberrans* die Ausgangsform dieser Gruppe zu sehen.

Verbreitung: Unteres Valendis (*roubaudiana*-Zone), Col de Premol (Dep. Drôme, Frankreich).

Haploceras (Neolissoceras) desmoceratoides nov. sp.

Taf. 1, Fig. 3; Abb. 43c

Holotyp: Exemplar GPIT Ce 1310/19, aus dem Oberen Valendis der Querola bei Cocentaina (Prov. Alicante, Spanien).

Diagnose: Haplocerat mit offenem Nabel und subrectangulärem Windungsquerschnitt.

Beschreibung: Der Involutionsgrad des Gehäuses ist für einen Haploceraten gering. Die Umgänge besitzen einen hochrechteckigen Querschnitt mit flachen, subparallelen Flanken und einem breitabgestumpften Venter. Nabel- und Marginalkanten sind gleichmäßig gerundet. Die Andeutung schwach sigmoidaler Rippen bzw. Einschnürungen ist in unregelmäßigen Abständen auf dem Steinkern vorhanden. Die Sutura (Abb. 43c) ist durch einen plumpen L von geringer Tiefe und einen mäßig hohen Sattel LU_2 gekennzeichnet.

Abmessungen:

	Dm	Wh	Wb	Nw
GPIT Ce 1310/19:	7,5 mm	3,3 mm (0,44)	2,8 mm (0,37)	2,2 mm (0,29)

Beziehungen: *H. (N.) desmoceratoides* steht *H. (N.) grasianum* (D'ORBIGNY) (Taf. 1, Fig. 2) sehr nahe und unterscheidet sich durch einen offeneren Nabel und einen demzufolge gedrungeneren Windungsquerschnitt. Auch die Sutura (Abb. 43c) ist die eines Neolissoceraten. Nur die Nabelkante entspricht nicht der bisherigen Definition von *Neolissoceras*, sie ist — ebenso wie der Nabelabfall der Flanken — gleichmäßig gerundet. Auch dies spricht für die hier vorgeschlagene Vereinigung mit *Haploceras*.

Die für einen Haploceraten auffallend geringe Involution, die Skulptur und die nur noch mäßige Höhe des Sattels LU_2 dürften es gestatten, in *H. (N.) desmoceratoides* einen Vorläufer der — gleichfalls im höheren Valendis — mit *Eodesmocerat* einsetzenden Desmoceraten zu sehen.

Verbreitung: Oberes Valendis, La Querola bei Cocentaina (Prov. Alicante, Spanien).

Superfam. Perisphinctaceae STEINMANN 1890

Familie Berriasellidae SPATH 1922

Subfam. Neocomitinae SPATH 1924

Genus *Kilianella* UHLIG 1905Subgenus *Neohoploceras* SPATH 1939

Typus-Art: *Ammonites submartini* MALLADA 1887.

Im Gegensatz zur Auffassung von L. F. SPATH (1939) und C. W. WRIGHT (1957) wird hier *Neohoploceras* als Subgenus in die weiter zu fassende Gattung *Kilianella* einbezogen.

Neohoploceras ist aus *Kilianella* hervorgegangen unter Zunahme der Involution und dem Erwerb einer kräftigen lateralen, marginalen und im Alter auch umbilikalen Beknotung und eines subzirkulären Windungsquerschnitts.

Die Lobenlinie (Abb. 44a) zeigt wie bei *Kilianella* einen gespaltenen U_1 , aber außerdem eine starke Asymmetrie des L und eine deutliche Suturallobenbildung im U_4 .

Ein besonderes Kennzeichen der Gattung stellen die kräftigen protrakten Einschnürungen dar. Daß bei den Unterkreide-Perisphincten Einschnürungen keine Seltenheit darstellen — sie sind z. B. auch bei den Olcostephanen (*Subastieria*) verbreitet —, verdient insofern Beachtung, als die Präsenz von Einschnürungen ein Hauptargument für die Ableitung der Desmoceraten von den Phylloceraten bildet (SPATH, ARKELL & WRIGHT). Dies ist in zweifacher Hinsicht unrichtig; denn 1. besitzen die frühesten Desmoceraten (*Eodesmoceras*) keine Einschnürungen und 2. bieten sich durchaus auch die Perisphincten als mögliche Ausgangsformen wenigstens eines Teils der Desmoceraten an. Hierauf wird im folgenden nochmals zurückzukommen sein.

Neohoploceras ist bisher aus dem Valendis Frankreichs, Spaniens, der Salt Range und Madagascars bekannt geworden.

Kilianella (*Neohoploceras*) *submartini* (MALLADA)

Taf. 2, Fig. 4; Abb. 44a

1887 *Ammonites sub-Martini* MALLADA, Sinopsis 3, S. 17, Taf. 10, Fig. 7—9, Taf. 11, Fig. 12—14.

non 1907 *Leopoldia* (*Hoplitides*) *submartini* MALLADA. — SAYN, Amm. valang. 2, S. 57, Taf. 4, Fig. 13, 17 (sed *N. sayni*? COLL.).

non 1939 *Neohoploceras submartini* (MALLADA). — SPATH, Salt Range, S. 105, Taf. 16, Fig. 1 (sed *N. sayni*? COLL.).

? 1962 *Neohoploceras submartini* MALLADA. — COLLIGNON, Atlas 8, S. 46, Taf. 192, Fig. 872.

Neotyp: Nach Verlust der Sammlung MALLADA das hier abgebildete Exemplar GPIT Ce 1310/9, aus dem Oberen Valendis der Querola (Prov. Alicante, Spanien).

Diagnose: Windungsquerschnitt hochoval. Alle Rippen mit spitzkonischen Lateralknoten, schwachen radial verlängerten Marginal- und kaum wahrnehmbaren Nabelknoten. L stark asymmetrisch.

Beschreibung: Die mäßig involuten Umgänge besitzen einen hochoval-subzirkulären Querschnitt, dessen maximale Breite unterhalb der Flankenmitte liegt. Die Skulptur besteht aus bi- und trifurkierenden Rippen, die regelmäßig Lateral- und Marginalknoten tragen, mit denen sie am Rande der siphonalen Furche abbrechen. Die Rippengabelung erfolgt recht einheitlich an den Lateralknoten, nur untergeordnet auch an den zierlichen, kaum erkennbaren Nabelknoten, die erst im Alter eine gewisse Bedeutung erlangen. Der Verlauf der Rippen ist protrakt, und es entfallen etwa 20 Primärrippen auf den Umgang. Etwa 6 kräftige Einschnürungen gleichen Verlaufs queren einen Umgang und werden an ihrem hinteren Rande von einer mit extrem kräftigen Marginalknoten versehenen Wulstrippe begrenzt.

Die Sutura (Abb. 44a) zeigt bei einem geringen Zerschlitungsgrad einen hinter E an Tiefe zurückbleibenden stark asymmetrischen L, Suturaallobenbildung im U_4 und einen zweiteiligen U_1 .

Abmessungen des Neotyps

	Dm	Wh	Wb	Nw
GPIT Ce 1310/9:	9 mm,	4,0 mm (0,45),	4,4 mm (0,49),	3,0 mm (0,33).

Beziehungen: *N. submartini* im hier verstandenen Sinne zeigt zwischen *N. provinciale* (SAYN) und *N. sayni* COLL. vermittelnde Züge. *N. provinciale* ist eine hochmündige Form mit deutlichen spitzkonischen Nabel- und Marginalknoten. Einschnürungen und die ihnen folgenden Wulstrippen sind nahezu vollständig zurückgebildet, die marginale Beknotung wirkt demzufolge uniform. *N. sayni* besitzt dagegen einen kreisrunden bis breitovalen Windungsquerschnitt, zwar ebenfalls Nabelknoten, aber nur sporadisch auftretende und dann besonders stark betonte Lateralknoten. Gleiches gilt für die Marginalknoten, die auf die den Einschnürungen folgenden Wulstrippen beschränkt sind. Die Lateralloben beider Arten sind subsymmetrisch trifid.

Verbreitung: Der Neotyp stammt aus dem Oberen Valendis der Querola bei Cocentaina (Prov. Alicante, Spanien); MALLADA zitiert die Art von Jodar und der Sierra de los Martos (Andalusien).

? Familie Holcodiscidae SPATH 1924

Genus *Almohadites* nov. gen.¹⁹

Typus-Art: *A. subcamelinus* nov. sp.

Diagnose: Holcodiscide mit ventraler Furche und regressiver Sutura. Lobenformel: E L U_2 U_3 (= S) U_1 I.

¹⁹ Almohaden: Maurisches Herrschergeschlecht in Südspanien und NW-Afrika im 12./13. Jahrhundert.

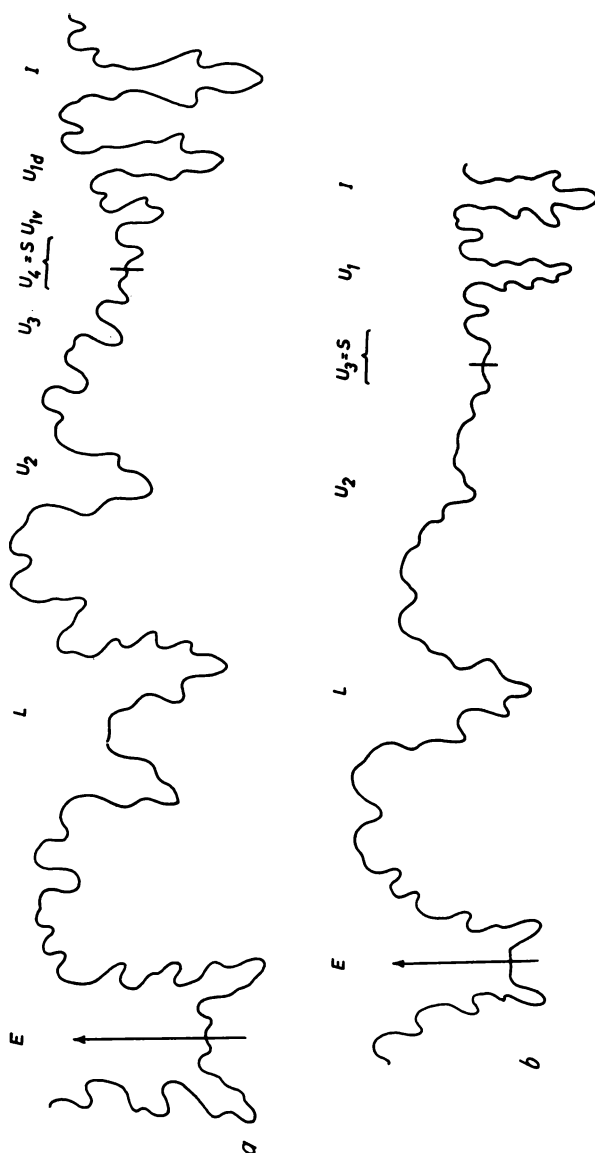


Abb. 44. Gesamtsuturen von a) *Neoboploceras submartini* (MALLADA). GPIT Ce 1310/9. Oberes Valendis der Querola (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, bei Wh 3,7 mm.
 b) *Almobadites subcamelinus* nov. gen. et nov. sp. GPIT Ce 1310/13. Unteres Barreme, gleicher Fdpkt. Etwa 25/1, bei Wh 3 mm.

Die hier vereinigten — weitgehend noch unbeschriebenen — Arten unterscheiden sich von *Holcodiscus* s. str. durch die Ausbildung einer bis ins Alter persistierenden siphonalen Furche. Eine verschiedenartige Herkunft beider Gattungen ist nicht ausgeschlossen. *Holcodiscus* wird wohl mit Recht als Abkömmling der Hauterive-Gattung *Spitidiscus* betrachtet, deren Lobenentwicklung auf Abb. 19 dargestellt wurde. Wie bereits (S. 21) erwähnt, werden diese Formen von L. F. SPATH und C. W. WRIGHT mit *Eodesmoceras* in genetischen Zusammenhang gebracht, da beide Gruppen den Besitz von Einschnürungen gemeinsam haben sollen. Eine Revision von *Eodesmoceras* zeigte, daß diese Auffassung nicht haltbar ist. Der Gehäusehabitus und die Lobenentwicklung von *Spitidiscus* scheinen vielmehr für Beziehungen zu den Perisphincten zu sprechen, wo in der Olcostephanen-Gattung *Subastieria* vergleichbare Formen vorliegen. Schon V. UHLIG (1883) und W. KILIAN (1910) hatten derartige Beziehungen für möglich gehalten.

Ob auch für *Almohadites* ein gleicher Ursprung angenommen werden kann, scheint mir zweifelhaft. Insbesondere die Innenwindungen von *Almohadites* (Taf. 2, Fig. 5) lassen eine so auffallende Übereinstimmung mit den im vorangehenden beschriebenen Neohoploceraten (Taf. 2, Fig. 4) erkennen, daß man in diesem Falle eher Beziehungen zu den Kilianellen annehmen möchte. Der einzige Hinderungsgrund für eine generische Vereinigung von Almohaditen und Neohoploceraten besteht darin, daß erstere bisher nur aus dem Unteren Barreme, letztere dagegen nur aus dem höheren Valendis bekannt sind. Der zeitliche Hiatus während des gesamten Hauterive zwingt zunächst noch dazu, an eine reine Homoeomorphie zu denken.²⁰ Allerdings könnte dieser Hiatus durchaus in der Lückenhaftigkeit des präbetischen Hauterive begründet sein (J. WIEDMANN 1965b, Tab. 4).

Denn auch die Lobenlinie von *Almohadites* (Abb. 44b) läßt sich durch fortschreitende Reduktion so mühelos aus der der Neohoploceraten (Abb. 44a) ableiten, daß hier ein realer genetischer Zusammenhang durchaus zu bestehen scheint. Zwar wird im Verlauf der Lobenentwicklung (Abb. 20) der U_1 nicht mehr gespalten, aber dies entspricht völlig dem schon bei *Kilianella* (Abb. 6) einsetzenden und für die jüngeren Perisphinctaceae charakteristischen Trend zur Reduktion der ursprünglicheren Zweiteilung des U_1 . Gleichzeitig nimmt die Elementzahl im Bereich der umbilikalischen Sutur ab.

Ein endgültiges Urteil über die Herkunft der Holcodiscen kann im Augenblick noch nicht gefällt werden. Es muß dies Spezialuntersuchungen vorbehalten bleiben. Zweierlei deutet sich jedoch hier schon an. Einmal liegt der Ursprung dieser Gruppe wohl sicher nicht in den Desmoceraten, wie dies SPATH und WRIGHT annahmen, sondern sehr wahrscheinlich in den Perisphinctaceae, wie es den älteren Auffassungen UHLIG's und KILIAN's entspricht. Darüber hinaus besteht der Verdacht, daß die „Holcodiscidae“

²⁰ Selbst W. KILIAN wurde (1910, S. 199) ein Opfer dieser Homoeomorphie, als er aus dem Valendis von Ste. Croix (Drôme) eine dem *Holcodiscus camelinus* „überraschend ähnliche Art“ erwähnte. Sehr wahrscheinlich handelt es sich dabei um Neohoploceraten.

im Sinne der englischen Autoren gar keine natürliche Einheit darstellen, sondern ein Agglomerat recht verschiedenartiger Gruppen, die nur das zufällig gemeinsame Merkmal diskordant zur Skulptur verlaufender Einschnürungen verbindet. Auch in diesem Punkte wären wir damit wieder zu W. KILIAN zurückgekehrt, der (1910, S. 264—266) einen dreifachen Ursprung der Holcodiscen für möglich hielt, u. zw. in den Perisphincten *Spiticeras*, „*Astieria*“ (= *Olcostephanus*) und *Kilianella*.

Schon eine flüchtige Durchsicht der von C. W. WRIGHT (1957, S. L 371 f.) in den Holcodiscidae vereinigten Gattungen läßt den heterogenen Charakter dieser Gruppe deutlich werden. *Holcoptychites* z. B., eine großwüchsige, im Alter glatte Form aus dem Hauterive (?) von Neuquén (Argentinien), würde sich viel eher an die Berriasellen (*Argentiniceras*, *Andiceras*) anschließen, wo sie zunächst — unter Angabe eines Berrias(?)-Alters — auch angeordnet werden sollte (op. cit., S. L 354, Abb. 466). Der noch recht ungenügend bekannte *Plesiospitidiscus* läßt dagegen an Beziehungen zu *Barremites* denken.

Diese etwas ausführlicheren Erörterungen sollten nochmals verdeutlichen, wie berechtigt das Fragezeichen in der Überschrift ist, u. zw. sowohl im Hinblick auf die Herkunft der Holcodiscidae als auch in Anbetracht ihrer Uneinheitlichkeit.

Zu *Almohadites* nov. gen. gerechnet werden

A. subcamelinus nov. sp.

A. evolutus nov. sp.

?*A. camelinus* (D'ORBIGNY)²¹

und eine Reihe noch unbeschriebener Arten.

Die Gattung ist — soweit mit Sicherheit — bisher nur aus dem Unteren Barreme Südspaniens bekannt.

Almohadites subcamelinus nov. gen. et nov. sp.

Taf. 2, Fig. 5; Taf. 3, Fig. 2, 5; Abb. 20 und 44b

Holotyp: Exemplar GPIT Ce 1310/12a, aus dem Unteren Barreme der Querola (Prov. Alicante, Spanien).

Paratypoide: GPIT Ce 1310/12, 13, 14, 15, 15a.

Diagnose: Mäßig involuter Almohadit mit breit-ovalem Windungsquerschnitt.

Beschreibung: *A. subcamelinus* durchläuft folgende Skulpturstadien: (1) Umgang glatt, mit scharfem Lateralkiel und trichterförmigem Nabel; (2) Lateralkiel beknotet, sonst noch glatt; (3) Anlage protrakter Primärrippen zwischen Lateralknoten und Nabel; (4) Verlängerung der Rippen

²¹ Diese Art ist zur Typisierung der Gattung leider ungeeignet, da über ihre Charakteristik sehr widersprechende Angaben vorliegen, man vgl. die Originalabb. D'ORBIGNY's (1850, Taf. 8, Fig. 1—4) und die „Neotypen“ in J. COTTREAU (1937, Taf. 4, Fig. 12—15).

über die Lateralknoten hinaus bei gleichzeitiger Gabelung; knotiges Anschwellen der Sekundärrippen an den Rändern der siphonalen Furche, die nicht gequert wird; (5) periodische Einschaltung protrakter und zur Skulptur schwach diskordanter Einschnürungen, die auch den Venter queren und von besonders kräftigen Rippen eingeschlossen werden; die hintere Rippe — stets eine Gabelrippe — trägt einen exzessiven, radial mehrfach gespaltenen Marginalknoten; die übrigen Rippen bilden sich zu Einfachrippen zurück; die laterale Beknotung wird reduziert. Dieses Stadium ist bereits bei einem vergleichsweise geringen Gehäuse-Durchmesser von 6 mm (Taf. 2, Fig. 5) erreicht und bleibt dann praktisch unverändert (Taf. 3, Fig. 2 und 5).

Der Windungsquerschnitt verändert sich gleichzeitig von koronat zu breit-oval. Die Involution des Gehäuses ist gering, aber deutlich.

Die Lobenlinie (Abb. 44b) ist fast pseudoceratitisch vereinfacht. Dieser Eindruck wird dadurch verstärkt, daß die Loben U_2 und $U_3 (= S)$ im Verlauf der Ontogenese zur Größe von Inzisionen zurückgebildet werden und im Schwung der girlandenartigen Sättel kaum noch hervortreten. E, L, U_1 und I behalten dagegen normale Lobengröße bei und sind schmal und tief. L ist stark asymmetrisch ausgebildet.

Abmessungen:

	Dm	Wh	Wb	Nw
GPIT Ce 1310/12a:	17 mm,	7,0 mm (0,41),	8,3 mm (0,49),	6,0 mm (0,35);
GPIT Ce 1310/13a:	10 „ „	4,0 „ (0,40),	4,7 „ (0,47),	3,4 „ (0,34);
GPIT Ce 1310/15a:	7 „ „	2,9 „ (0,41),	4,2 „ (0,60),	2,4 „ (0,34);
GPIT Ce 1310/14a:	9 „ „	3,4 „ (0,38),	4,8 „ (0,53),	3,0 „ (0,33);
GPIT Ce 1310/12 :	6 „ „	2,3 „ (0,38),	3,8 „ (0,64),	1,8 „ (0,30).

Beziehungen: *A. subcamelinus* unterscheidet sich von ?*A. camelinus* (D'ORBIGNY) durch seinen breit-ovalen Windungsquerschnitt. Inwieweit auch in der Skulptur Unterschiede bestehen, kann erst entschieden werden, wenn über die Typisierung von *Amm. camelinus* Klarheit geschaffen ist. Wie bereits erwähnt, sind die Originalzeichnungen D'ORBIGNY's (1850, Taf. 8, Fig. 1—4) von den photographischen Wiedergaben der „Types du Podrome“ (J. COTTREAU 1937, Taf. 4, Fig. 12—15) völlig verschieden. Hier zeigen die Innenwindungen im Gegensatz zur Darstellung D'ORBIGNY's keine siphonale Furche, vielmehr queren die Rippen den Venter ununterbrochen und sogar verstärkt. Hierdurch und durch eine kräftige laterale Beknotung erinnert dieses Stück eher an einen Cheloniceraten als an einen *Holcodiscus*. Allerdings würde dieses Exemplar, das der vorliegenden Gattung unter keinen Umständen angehört, auch kaum der Diagnose D'ORBIGNY's entsprechen.

Verbreitung: Unteres Barreme, La Querola bei Cocentaina (Prov. Alicante, Spanien).

Almohadites evolutus nov. gen. et nov. sp.

Taf. 3, Fig. 3, 4; Abb. 45

Holotyp: Exemplar GPIT Ce 1310/66, aus dem Unteren Barreme der Querola (Prov. Alicante, Spanien).

Paratypoid: GPIT Ce 1310/67.

Diagnose: Kleinwüchsiger evoluter Almohadit mit subquadratischem Windungsquerschnitt und kräftiger siphonaler Furche. Einfachripper. Sutur mit flachen gedrungenen Loben.

Beschreibung: Weitnabelige Form mit advoluten Windungen, die einen subquadratischen Querschnitt besitzen. Die Windungshöhe übertrifft rasch die -breite. Der Venter ist mit einer breiten glatten Furche versehen. Die Art erreicht nur geringe Dimensionen. Die Skulpturentwicklung ist verkürzt; die Skulpturstadien (1) bis (3) der vorhergehenden Art werden sehr rasch durchlaufen (Taf. 3, Fig. 3) und unmittelbar von Stadium (5) abgelöst. Das bedeutet, daß an die Stelle des Stadiums mit Lateralknoten und Gabelrippen sofort die Altersskulptur der vorhergehenden Art tritt, bestehend aus in diesem Falle schwach konvexen Einfachrippen mit schwacher marginaler Beknotung und je einer unregelmäßig gegabelten Rippe mit den typischen exzessiven Marginalknoten in der Gefolgschaft der Einschnürungen. 6 Einschnürungen entfallen auf den letzten Umgang des Holotyps, von dem die Hälfte bereits von der Wohnkammer gebildet wird.

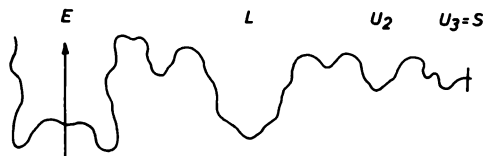


Abb. 45. Externsutur von *Almohadites evolutus* nov. sp. Holotyp, GPIT Ce 1310/66. Unteres Barreme der Querola (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, bei Wh 2 mm.

Die Lobenlinie (Abb. 45) ist stark vereinfacht. Die Loben sind durch einen gedrungenen Lobenkörper und geringe Tiefe gekennzeichnet; die Sättel sind symmetrisch zweigeteilt.

Abmessungen:

	Dm	Wh	Wb	Nw
GPIT Ce 1310/66:	7,5 mm	3,0 mm (0,40),	2,8 mm (0,37),	2,8 mm (0,37);
GPIT Ce 1310/67:	5,3 „	1,8 „ (0,34),	2,2 „ (0,41),	2,0 „ (0,38).

Der Phragmokon-Durchmesser des Holotyps beträgt 5 mm.

Beziehungen: *A. evolutus* unterscheidet sich von der letztgenannten Art mühelos durch seine Größe, geringere Involution, Windungsquerschnitt, Skulptur und Sutur.

Verbreitung: Unteres Barreme, La Querola bei Cocentaina (Prov. Alicante, Spanien).

Superfam. Hoplitaceae H. DOUVILLÉ 1890

(Incl. Desmocerataceae ZITTEL 1895)

Familie Desmoceratidae ZITTEL 1895

Subfam. Puzosiinae SPATH 1922

Genus *Silesitoides* SPATH 1925

Silesitoides alicantensis nov. sp.

Taf. 2, Fig. 3; Abb. 46

Holotyp: Exemplar GPIT Ce 1310/32, aus dem Unteren Alb von Alcoraya/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien).

Diagnose: Evolute Form mit breit-rechteckigem Windungsquerschnitt und 6 Einschnürungen je Umgang. Sonst glatt.

Beschreibung: Weitnabelige Form mit glatten Windungen, die einen breit-rechteckigen Querschnitt besitzen. Die Flanken sind flach und subparallel; auch der breite Venter ist nur schwach gewölbt. Die Windungsbreite übertrifft die -höhe deutlich; die maximale Windungsbreite liegt an der Flankenmitte. Nabel- und Marginalkanten sind gerundet, der Nabelabfall ist steil. Auf den Umgang entfallen 6 kräftige, schwach sigmoidale Einschnürungen, die Flanken und Venter ununterbrochen queren. Zwischen ihnen sind auf der glatten Schale nur schwache Undulationen erkennbar.

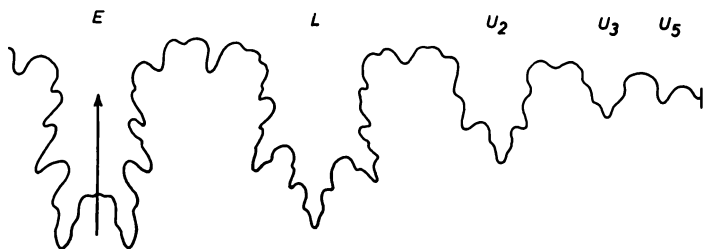


Abb. 46. Externsutura von *Silesitoides alicantensis* nov. sp. Holotyp, GPIT Ce 1310/32. Unteres Alb, Alcoraya/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, bei Wh 2,5 mm.

Die Lobenlinie ist kräftig zerschlitzt (Abb. 46) und durch symmetrisch trifide Hauptloben (L, U₂) gekennzeichnet.

Die Abmessungen des Holotyps sind

Dm	Wh	Wb	Nw
GPIT Ce 1310/32: 9,5 mm,	3,0 mm (0,32),	4,0 mm (0,42),	4,2 mm (0,44).

Beziehungen: *S. alicantensis* ist durch die größere Zahl der Einschnürungen und seinen Windungsquerschnitt von *S. escragnollensis* (JACOB) und *S. palmensis* (FALLOT & TERMIER) leicht zu unterscheiden. Die Art kann als Ausgangsform der Brancoceraten gelten.

Verbreitung: Unteres Alb von Alcoraya/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien).

Superfam. Acanthocerataceae HYATT 1900

Familie Brancoceratidae SPATH 1933

Genus *Parabrancoceras* BREISTROFFER 1952

Wie bereits (S. 23) erwähnt, wird hier — abweichend von der Auffassung C. W. WRIGHT's (1957, S. L 403) — *Parabrancoceras* als selbständige Gattung, nicht als Untergattung von *Eubrancoceras* BREISTROFFER betrachtet. *Eubrancoceras* wird dagegen als Synonym von *Brancoceras* STEINMANN angesehen.

Parabrancoceras nimmt eine intermediäre Stellung zwischen *Silesitoides* (Hoplitaceae) und *Brancoceras* (Acanthocerataceae) ein. Die Acanthocerataceae lassen sich, wie bereits ausgeführt, mühelos auf die frühen Desmoceraten zurückführen. Ein grundsätzlicher Unterschied besteht lediglich in der stärkeren suturalen Zerschlitzung dieser Desmoceraten (einschließlich *Silesitoides*) gegenüber einer pseudoceratitischen Suturvereinfachung bei den frühen Acanthoceraten, speziell den hier behandelten Brancoceraten. Ob dieser geringfügige Unterschied die Beibehaltung einer Superfamilie Acanthocerataceae erlaubt, erscheint sehr fraglich.

Die bisher nur aus Madagascar bekannte Gattung kann hier nun auch aus Europa bekanntgemacht werden.

Parabrancoceras besairiei (COLLIGNON)

Taf. 2, Fig. 1, 2; Taf. 3, Fig. 1; Abb. 21 und 47

1949 *Brancoceras Besairiei* COLLIGNON, Ambarimanginga, S. 89, Abb. 25—27, Taf. 19, Fig. 1—4.

1963 *Brancoceras Besairiei* COLL. — COLLIGNON, Atlas 10, S. 122, Taf. 289, Fig. 1250—1252.

Die bisher von der Sierra Mediana vorliegenden *Parabrancoceras* dürften ausnahmslos der Typus-Art, *P. besairiei*, angehören. Der von COLLIGNON gegebenen, ausführlichen Beschreibung der Art ist kaum etwas hinzuzufügen. Erwähnenswert ist die Beschaffenheit der Anfangswindungen, die sich eng an die zuvor geschilderten Verhältnisse bei *Silesitoides* anschließen scheinen. Die Umgänge besitzen zunächst (Taf. 2, Fig. 2) einen querovalen Querschnitt, der erst allmählich (Taf. 3, Fig. 1) in die für *P. besairiei* bezeichnende hochovale Querschnittsform (Taf. 2, Fig. 1) übergeht. Ebenso wie bei *Silesitoides* werden die nahezu glatten Umgänge in diesem Stadium von mäßig protrakten Einschnürungen gequert, die auch auf der Ventralseite ununterbrochen sind. Sie können von Wulstrippen begleitet sein und sind weniger zahlreich als bei *Silesitoides*. Für die Anfangswindungen von *P. besairiei* scheinen vier solcher Einschnürungen je Umgang kennzeichnend zu sein, in regelmäßigen Abständen von 90° angeordnet. Aber

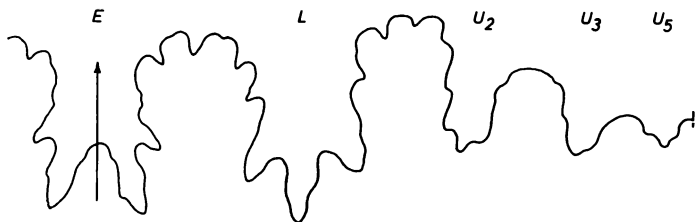


Abb. 47. Externsutura von *Parabrancoceras besairiei* (COLLIGNON). GPIT Ce 1310/33a. Unteres Alb, Alcoraya/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien). Etwa 25/1, bei Wh 2,5 mm.

schon dieses Merkmal unterliegt offenbar der erwähnten Variabilität, wie das auf Taf. 3, Fig. 1 abgebildete Hypotypoid erkennen läßt. Stärkerer Variabilität scheint die Skulptur unterworfen zu sein, die entweder vollständig fehlt (Taf. 2, Fig. 1) oder aus einer wechselnden Zahl von Radialfalten zwischen den Einschnürungen besteht (Taf. 2, Fig. 2). Gerade dieses Exemplar erinnert damit stark an den Habitus adulter *Silesitoides*-Gehäuse. Daß die beiden auf Taf. 2 dargestellten Typoide trotz dieser deutlichen Unterschiede einer einzigen Art zugerechnet werden dürfen, wird durch die auf Taf. 3 dargestellten Innenwindung bestätigt, die mit einer schwachen Skulpturierung der Flanken einen intermediären Charakter zwischen den beiden Extremen aufweist. Auch die Abmessungen der hier abgebildeten Typoide lassen ihre Zusammengehörigkeit erkennen, ebenso wie auch die bereits erwähnte Tendenz der Querschnittsentwicklung:

	Dm	Wh	Wb	Nw
GPIT Ce 1310/33 :	7,0 mm	2,3 mm (0,33),	3,0 mm (0,43),	2,7 mm (0,39);
GPIT Ce 1310/33a:	8,3 „	2,8 „ (0,34),	3,0 „ (0,36),	3,2 „ (0,39);
GPIT Ce 1310/34 :	12,5 „	5,0 „ (0,40),	4,2 „ (0,34),	4,5 „ (0,36).

Der geringe morphologische Abstand zwischen *Silesitoides* und *Parabrancoceras* — und damit zwischen Hoplitaceae und Acanthocerataceae — wird jedoch nicht nur aus der Gehäusemorphologie heraus deutlich. Entgegen der Auffassung M. COLLIGNON's (1949, S. 91) fügt sich auch die Sutura hinreichend in dieses Bild ein. Die in Abb. 21 wiedergegebene Lobenentwicklung von *Parabrancoceras* sprach zumindest nicht gegen eine Ableitung von frühen Desmoceraten. Vergleichen wir hier nun lediglich die Externsuturen von *Silesitoides* (Abb. 46) und *Parabrancoceras* (Abb. 47), so kann die Übereinstimmung kaum größer sein. Auffällig ist lediglich, daß die Sutura der fortgeschritteneren Form die weniger differenzierte ist und daß gerade diese „degenerierende“ Form zur Ausgangsform für die unvermittelt einsetzende Radiation der Acanthocerataceae geworden ist.

Nach allem, was die Ammoniten der Kreide bisher an Überraschungen bereitgehalten haben, scheint mir jedoch auch dieses „regelwidrige“ Verhalten der primitivsten Acanthoceraten kein ernst zu nehmendes Argument

gegen eine Ableitung dieser Gruppe von den in ihren Suturen höher differenzierten Desmoceraten darzustellen. Die erstmals von L. F. SPATH (1942, S. 710) angedeutete und auch von C. W. WRIGHT (1957, S. L 402) angenommene Möglichkeit einer solchen Verknüpfung dürfte sich voll und ganz bestätigt haben. Ganz im Gegenteil scheinen mir die Unterschiede zwischen den bisherigen Superfamilien so geringfügig, daß ihre Berechtigung überprüft werden muß. Ob die sich an *Parabracoceras* anschließende rasche Typogenese der die Oberkreide beherrschenden Acanthocerataceae als Argument für ihre Separierung ausreicht, muß hier zunächst dahingestellt bleiben.

Während *P. besairiei* bisher nur aus dem tieferen Teil des Mittleren Alb von Madagascar bekannt wurde, stammen die hier dargestellten Hypotypoide ausnahmslos aus dem oberen Teil des Unteren Alb von Alcoraya/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien).

Eine detailliertere Beschreibung der im vorhergehenden summarisch behandelten Formen und Formengruppen wäre zwar wünschenswert gewesen, hätte aber den Rahmen dieser Arbeit gesprengt, deren Ziel es war, einen gerafften Überblick zu geben. So mußte ich mich im Systematischen Anhang auf die Formen beschränken, die nicht nur neu oder ungenügend bekannt sind, sondern deren Kenntnis mir zur Erläuterung der hier vertretenen Auffassungen unerläßlich schien. Die Darstellung eines weit umfangreicheren Materials, das in den vergangenen Jahren in Spanien und Südfrankreich gesammelt werden konnte und auf das sich unsere Aussagen in gleicher Weise stützen, muß der Zukunft vorbehalten bleiben.

Es ist mir eine Pflicht, an dieser Stelle der Deutschen Forschungsgemeinschaft zu danken, die diese Aufsammlungen wesentlich unterstützt hat, teilweise im Rahmen ihres Schwerpunktprogramms „Neue Systematik“. Gleichzeitig gilt mein Dank Herrn W. WETZEL, der für die Qualität des photographischen Teils sorgte, und Herrn F. SPRINGER, der mir bei der Reinzeichnung der Abb. 27, 36 und 37 behilflich war.

VI. Literatur

- ARKELL, W. J.: The Ammonites of the English Corallian beds. Part I—XIV. — Mon. Palaeont. Soc., **88—102**, XXXII + 420 S., 138 Abb., 78 Taf. London 1935—1948.
- A classification of the Jurassic Ammonites. — J. Paleont., **24**, 354—364, 2 Abb. Tulsa 1950.
- The English Bathonian Ammonites. Part I—VIII. — Mon. Palaeont. Soc., **104—112**, VIII + 264 S., 83 Abb., 33 Taf. London 1951—1958.
- ARKELL, W. J. & WRIGHT, C. W.: In ARKELL, W. J., KUMMEL, B. & WRIGHT, C. W., Mesozoic Ammonoidea. — Treatise on Invertebrate Paleontology, L, S. L 80—L 490, Abb. 124—558. Lawrence (Kansas) 1957.
- ARKHANGUELSKI, S. D.: (*Hoplites* der *Deshayesi-Dufrenoyi*-Gruppe aus der Umgebung von Saratov). — Utsh. zap. Saratov. Univ. Geol., **3** (2), 43—48, Abb., Saratov 1925. — (Russ.).
- ARNOULD-SAGET, S.: Les Ammonites pyriteuses du Tithonique Supérieur et du Berriasien de Tunisie central. — Ann. Mines Géol., **10**, 132 S., 61 Abb., 11 Taf. Tunis 1951.
- ARTHABER, G. v.: Ammonoidea leiostaca aus der Oberen Trias von Timor. — Jb. Mijnwezen Nederl.-Indie, **55** (1926), Verh., Tweede Gedeelte, Text m. 174 S., 19 Abb., Atlas m. 20 Taf. 'S-Gravenhage 1927.

- BESAIRE, H.: Recherches géologiques à Madagascar. — Thèse, 272 S., 17 Abb., 27 Taf., 4 Kart. Toulouse (H. BASUYAU) 1930.
- BARTHEL, K. W.: Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie der Neuburger Bankkalke. — Abh. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., (N. F.) **105**, 30 S., 4 Abb., 5 Taf. München 1962.
- BASSE, E.: Classe des Céphalopodes. Sous-Classe des Ammonoidea. — Traité de Paléontologie, **2**, 522—688, 60 Abb., 24 Taf. Paris 1952.
- BATALLER, J. R.: Sinopsis de las especies nuevas del Cretácico de España. Pars VIII-Mollusca, 3-Cephalopoda. Pars IX-Arthropoda. — Mem. Acad. Ci. y Artes Barcelona, **9** (1950), 337—440, div. Abb., Barcelona 1951.
- BAUMBERGER, E.: Fauna der untern Kreide im westschweizerischen Jura. 6. Teil. Die Ammonitiden der untern Kreide im westschweizerischen Jura. — Abh. schweiz. paläont. Ges., **36** (3), 56 S., Abb. 148—165, Taf. 29—33. Zürich 1910.
- BEZNOSOV, N. V.: (Materialien zur Systematik der Familien Lytoceratidae NEUMAYR und Nannolytoceratidae SPATH). — Vestn. Moskovsk. Univ., **1958**, Ser. Biol., Potshv., Geol., Geogr., 109—117, 6 Abb. Moskau 1958. — (Russ.).
- BREISTROFFER, M.: Sur quelques Ammonites de l'Albien Inférieur de Madagascar. — C. R. somm. séanc. Soc. géol. France, **1951**, 266—268. Paris 1952.
- In BREISTROFFER, M. & VILLOUTREYS, O. de, Les Ammonites albiennes de Peille (Alpes-Maritimes). — Trav. Lab. Géol. Univ. Grenoble, **30** (1952), 69—74. Grenoble 1953.
- CASEY, R.: The Cretaceous ammonite genus *Leymeriella*, with a systematic account of its British occurrences. — Palaeontology, **1**, 29—59, 6 Abb., Taf. 7—10. London 1957.
- The Ammonoidea of the Lower Greensand. Part III. — Mon. Palaeont. Soc., **115** (1961), 119—216, Abb. 39—68, Taf. 26—35. London 1961.
- The Ammonoidea of the Lower Greensand. Part IV. — Ibid., **116** (1962), 217—288, Abb. 69—103, Taf. 36—42. London 1962.
- The Ammonoidea of the Lower Greensand. Part V. — Ibid., **117** (1963), 289—398, Abb. 104—144, Taf. 43—66. London 1964.
- The Ammonoidea of the Lower Greensand. Part VI. — Ibid., **118** (1964), 399—546, Abb. 145—206, Taf. 67—90. London 1965.
- COBBAN, W. A.: Scaphitoid Cephalopods of the Colorado group. — Geol. Surv. Prof. Paper, **239**, 42 S., 4 Abb., 21 Taf. Washington 1952.
- COLLIGNON, M.: Les Ammonites pyriteuses de l'Aptien d'Antananarivafy. — Ann. Paléont., **26**, 1—28, 13 Abb., 3 Taf. Paris 1937.
- Recherches sur les faunes albiennes de Madagascar. I. L'Albien d'Ambarimaninga. — Ann. Géol. Serv. Mines, **16**, 128 S., 29 Abb., 22 Taf., Paris 1949.
- Recherches sur les faunes albiennes de Madagascar. III. L'Albien de Komihevitra. Ibid., **17**, 21—54, 4 Abb., Taf. 3—9. Paris 1950.
- Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar (Ammonites). Fasc. VIII (Berriasien, Valanginien, Hauterivien, Barrémien). — Serv. géol. Republ. Malgache, **96** S., Taf. 176—214. Tananarive 1962.
- Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar (Ammonites). Fasc. IX (Aptien). — Ibid., **64** S., Taf. 215—240. Tananarive 1962.
- Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar (Ammonites). Fasc. X (Albien). — Ibid., **184** S., Taf. 242—317. Tananarive 1963.
- DIETRICH, W. O.: Zur Stratigraphie und Palaeontologie der Tendaguruschichten. — Palaeontographica, Suppl. **7**, 2. Reihe II, 86 S., 1 Abb., 12 Taf. Stuttgart 1933.
- DIETZ, A.: Untersuchungen über die Lobenlinien der Ammoniten des Lias α — γ . — N. Jb. Miner. usw., Beil.-Bd. **47** (1922), 381—494, 33 Abb., 8 Tab. Stuttgart 1923.
- DOUVILLÉ, H.: Une famille d'Ammonites, les Desmocératidés; essai d'une classification rationnelle, valeur et subordination des caractères. — C. R. séanc. Acad. Sci., **162**, 369—373. Paris 1916.

- DRUSHTCHIC, V. V.: (Unterkreide-Ammoniten der Krim und des nördlichen Kaukasus). — 147 S., 63 Abb., 13 Taf. Moskau (Izd. Mosk. Univ.) 1956. — (Russ.).
- (Der Umfang der Ordnung Lytoceratida.) — Bjull. Moskovsk. obšč. ispytatel. Prirody, otd. geol., 37, 132—133. Moskau 1962. — (Russ.).
- DRUSHTCHIC, V. V., KUDRJAVCEV, M. P. et al.: (Atlas der Unterkreide-Faunen des nördlichen Kaukasus und der Krim). — Trudy VNIIGaz, 396 S., 153 Abb., 139 Taf. Moskau 1960. — (Russ.).
- ERBEN, H. K.: Die Evolution der ältesten Ammononoidea. (Liefg. I). — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 120, 107—212, 15 Abb., 1 Tab., Taf. 7—10. Stuttgart 1964.
- FALLOT, P.: La faune des marnes aptiennes et albiennes de la région d'Andraitx (Majorque). — Trab. Mus. nac. Ci. nat., Ser. geol., 26, 68 S., 25 Abb., 3 Taf. Madrid 1920.
- FALLOT, P. & TERMIER, H.: Ammonites nouvelles des Îles Baléares. — Ibid., 32, 83 S., 32 Abb., 6 Taf. Madrid 1923.
- GROSSOUVRE, A. DE: Recherches sur la Craie Supérieure. 2e partie: Paléontologie. Les Ammonites de la Craie Supérieure. — Mém. serv. explic. Carte géol. France, Text m. 264 S., 89 Abb., Atlas m. 39 Taf. Paris 1894.
- HAUŠA, V.: Sexual dimorphism and the system of Jurassic and Cretaceous Ammonoidea (Preliminary note). — Čas. Nár. Muzea přir., Paleozool., 134, 33—35. Praha 1965.
- HENNIG, E.: Der Sedimentstreifen des Lindi-Kilwa-Hinterlandes. — Palaeontographica, Suppl. 7, 2. Reihe II, 99—186, 26 Abb., Taf. 13—15. Stuttgart 1937.
- JONES, D. L., MURPHY, M. A. & PACKARD, E. L.: The Lower Cretaceous (Albian) Ammonite genera *Leconteites* and *Breweriaceras*. — Geol. Surv. Prof. Paper, 503-F, 21 S., 17 Abb., 11 Taf. Washington 1965.
- KILIAN, W.: Unterkreide (Palaeocretacium). — In: FRECH, Lethaea geognostica, II. Mesozoicum, Band 3 (Kreide), 1. Abt., 398 S., 7 Abb., 3 Kart., 18 Taf. Stuttgart 1907—1913. (1. Liefg.: 1—168, 1907; 2. Liefg.: 169—287, 1910; 3. Liefg.: 289—398, 1913).
- KRYMHOLOZ, H. JA. (Herausgeber): (Feldatlas der Leitformen der Jura- und Neokom-schichten des westlichen Turkmenien). — 108 S., 1 Abb., 1 Tab., 3+46 Taf. Leningrad (Gostoptekh.) 1962. — (Russ.).
- LUPPOV, N. P. & DRUSHTCHIC, V. V.: (Ammonoidea [Ceratitida, Ammonitida], Endocochlia. Beilage: Coniconchia). — Osnovy Paleontologii, Molluski-Golovonogye 2, 359 S., 160+8 Abb., 70+7 Taf. Moskau 1958. — (Russ.).
- MAKOWSKI, H.: Problem of sexual dimorphism in Ammonites. — Palaeontol. Polonica, 12 (1962), 92 S., 14 Abb., 12+20 Taf. Warszawa 1963.
- MANOLOV, J. R.: New Ammonites from the Barremian of North Bulgaria. — Palaeontology, 5, 527—539, 2 Abb., Taf. 73—76. London 1962.
- MIKHAILOVA, I. A.: (Zur Systematik der Familien Parahoplitidae SPATH und Deshayesitidae STROYANOW). — Vestn. Moskovsk. Univ., 1957, Ser. Biol., Potshv., Geol., Geogr., 173—182, 9 Abb. Moskau 1957. — (Russ.).
- (Einige Daten über die Gattungen *Acanthoboplites* SINZOW und *Hypacanthoboplites* SPATH). — Ibid., 1958, 101—108, 4 Abb. Moskau 1958. — (Russ.).
- (Ontogenese und systematische Stellung der Gattung *Colombiceras* SPATH). — Bjull. Moskovsk. obšč. ispytatel. Prirody, N. S., 65, otd. geol. 35, 116—120, 4 Abb. Moskau 1960. — (Russ.).
- (Über systematische Stellung und Umfang der Gattung *Diadochoceras*). — Paleont. Shurn., 1963, 65—77, 10 Abb., Taf. 7. Moskau 1963. — (Russ.).
- NEUMAYR, M.: Die Phylloceraten des Dogger und Malm (Jurastudien 3). — Jb. geol. Reichsanst., 21, 297—354, Taf. 12—17. Wien 1871.
- Die Ammoniten der Kreide und die Systematik der Ammonitiden. — Z. dt. geol. Ges., 27, 854—942. Berlin 1875.
- NOWAK, J.: Über die bifiden Loben der oberkretazischen Ammoniten und ihre Bedeutung für die Systematik. — Bull. int. Acad. Sci. Cracovie, Cl. Sci. math. naturwiss., (B) 1915, 1—13. Cracovie 1915.

- D'ORBIGNY, A.: Terrain Crétacé. I. Céphalopodes. — Paléontologie Française, 662 S., 148 Taf. Paris 1840—1842.
- Notes sur quelques nouvelles espèces remarquables d'Ammonites des étages néocomien et aptien de la France. — J. Conchylol., 1, 196—201, Taf. 8. Paris 1850.
- PARONA, C. F. & BONARELLI, G.: Fossili albiani d'Escagnolles, del Nizzardo e della Liguria occidentale. — Palaeontol. Italica, 2 (1896), 53—112, Taf. 10—14. Pisa 1897.
- PERVINQUIÈRE, L.: Étude de Paléontologie Tunisienne. I. Céphalopodes des terrains secondaires. — Carte géol. Tunisie, Text m. 438 S., 158 Abb., Atlas m. 27 Taf. Paris 1907.
- PICTET, F.-J.: Sur l'enroulement varié de l'*Ammonites angulicostatus* et sur la limite des genres *Ammonites* et *Crioceras*. — Mélanges paléontol., 1, 11—14, Taf. 1bis. Basel & Genf 1863.
- POMPECKJ, J. F.: Ammoniten des Rhät. — N. Jb. Miner. usw., 1895 II, 1—46, 4 Abb., Taf. 1—2. Stuttgart 1895.
- SALFELD, H.: Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei Jura- und Kreide-Ammonoideen. — Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math. phys. Kl., 1919, 449—467, 7 Abb., 3 Taf. Berlin 1920.
- Die Bedeutung der Konservativstämme für die Stammesentwicklung der Ammonitiden. — 16 S., 16 Taf. Leipzig 1924.
- SARASIN, CH. & SCHÖNDELMAYER, CH.: Étude monographique des Ammonites du Crétacique Inférieur de Châtel-Saint-Denis. — Mém. Soc. Paléont. Suisse, 28, 1—91, 2 Abb., Taf. 1—11. Genf 1901; 29, 95—195, Abb. 3—6, Taf. 12—25. Genf 1902.
- SARKAR, S. S.: Révision des Ammonites déroulées du Crétacé Inférieur du Sud-Est de la France. — Mém. Soc. géol. France, N. S., 72, 176 S., 23 Abb., 11 Taf. Paris 1955.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Neoammonoidea WDKD. — Cbl. Miner. usw., 1923, 337—350, 359—370, 5 Abb. Stuttgart 1923.
- Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonoitenlobenlinie. — Abh. preuß. geol. Landesanst., N. F., 115, 102 S., 40 Abb., 1 Taf. Berlin 1929.
- Zur Morphogenie und Terminologie der Ammonoiten-Lobenlinie. — Paläont. Z., 25, 11—34, 19 Abb., Taf. 1. Stuttgart 1951.
- Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Liefg. I. — Abh. Akad. Wiss. u. Lit., Math.-naturw. Kl., 1960, Nr. 10, 1—109, 59 Abb., 2 Taf. Mainz 1961.
- Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Liefg. II. — Ibid., 1962, Nr. 8, 111—257, Abb. 59—149, Taf. 3. Mainz 1962.
- *Acuariceras* und andere heteromorphe Ammoniten aus dem Oberen Dogger. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 116, 119—148, 14 Abb., Taf. 6—8. Stuttgart 1963.
- Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Liefg. III. — Abh. Akad. Wiss. u. Lit., Math.-naturw. Kl., 1963, Nr. 6, 259—406, Abb. 150—243. Mainz 1964.
- Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Liefg. IV. — Ibid., 1965, Nr. 2, 407—508, Abb. 244—301, Mainz 1965.
- SIEMIRADZKI, J. VON: Monographische Beschreibung der Ammonitengattung *Perisphinctes*. — Palaeontographica, (A), 45, 1:69—296, Taf. 20—25. Stuttgart 1898; 2: 297—352, Taf. 26—27. Stuttgart 1899.
- SMITH, J. P.: The development of *Lytoceras* and *Phylloceras*. — Proc. California Acad. Sci., (3), 1, 129—150, Taf. 16—20. San Francisco 1898.
- SPATH, L. F.: A monograph of the Ammonoidea of the Gault. Part I. — Mon. Palaeont. Soc., 75 (1921), 1—72, 14 Abb., Taf. 1—4. London 1923.
- A monograph of the Ammonoidea of the Gault. Part II. — Ibid., 76 (1922), 73—110, Abb. 15—25, Taf. 5—8. London 1924.
- Notes on Yorkshire Ammonites. — 1: Naturalist, 1925, 107—112, 137—141, 167—172, 201—206, 263—269, 299—306, 327—331, 359—364. London 1925; 2: Ibid. 1926, 45—49, 137—140, 169—171, 265—268, 321—326. London 1926.

- SPATH, L. F.: On the Cephalopoda of the Uitenhage beds. — Ann. S. African Mus., **28**, 131—157, 1 Abb., Taf. 13—15. Cape Town 1930.
- A monograph of the Ammonoidea of the Gault. Part VIII. — Mon. Palaeont. Soc., **83** (1929), 313—378, Abb. 103—124, Taf. 31—36. London 1931.
- Revision of the Jurassic cephalopod fauna of Kachh (Cutch). — Mem. Geol. Surv. India, Palaeont. Indica, **9**, Mem. 2, 944 S., 130 Taf. Calcutta 1927—1933.
- A catalogue of the Ammonites of the Liassic family Liparoceratidae in the British Museum (Natural History). — 191 S., 17 Abb., 26 Taf. London (Brit. Museum) 1938.
- A monograph of the Ammonoidea of the Gault. Part XV. — Mon. Palaeont. Soc., **96** (1942), 669—720, Abb. 245—248, 4 Taf. London 1942.
- STOYANOW, A.: Lower Cretaceous stratigraphy in Southeastern Arizona. — Mem. geol. Soc. America, **38**, 169 S., 2 Abb., 7 Tab., 27 Taf. N. York 1949.
- Suess, E.: Über Ammoniten. 1. Abt. — Sitz.-ber. Akad. Wiss., **52**, 71—90. Wien 1865.
- TOUCAS, A.: Étude de la faune des couches tithoniques de l'Ardèche. — Bull. Soc. géol. France, (3), **18**, 560—629, 1 Abb., 1 Tab., Taf. 13—18. Paris 1890.
- UHLIG, V.: Die Cephalopoden der Wernsdorfer Schichten. — Denkschr. Akad. Wiss., **46**, 127—290, 32 Taf. Wien 1883.
- WHITEAVES, J. F.: Descriptions of two new species of Ammonites from the Cretaceous rocks of the Queen Charlotte Islands. — Canadian Rec. Sci., **1893**, 441—446, Taf. 7. 1893.
- WIEDMANN, J.: Zur Systematik jungmesozoischer Nautiliden (unter besonderer Berücksichtigung der iberischen Nautilinae d'ORB.). — Palaeontographica, (A), **115**, 114—206, 26 Abb., Taf. 17—27. Stuttgart 1960.
- Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). I. Phylloceratina, Lytoceratina. — Ibid., **118**, 119—237, 58 Abb., 4 Textbeil., Taf. 8—14, Stuttgart 1962. — (1962a).
- Die systematische Stellung von *Hypophylloceras* SALFELD. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **115**, 243—262, 5 Abb., 1 Tab., Taf. 16. Stuttgart 1962. — (1962b).
- Unterkreide-Ammoniten von Mallorca. 1. Liefg.: Lytoceratina, Aptychi. — Abh. Akad. Wiss. u. Lit., Math.-naturw. Kl., **1962**, Nr. 1, 148 S., 36 Abb., 1 Tab., 10 Taf. Mainz 1962. — (1962c).
- Entwicklungsprinzipien der Kreideammoniten. — Paläont. Z., **37**, 103—121, 6 Abb., Taf. 1, Stuttgart 1963.
- Unterkreide-Ammoniten von Mallorca. 2. Liefg.: Phylloceratina. — Abh. Akad. Wiss. u. Lit., Math.-naturw. Kl., **1963**, Nr. 4, S. 151—256, Abb. 37—64, Taf. 11—21. Mainz 1964.
- Origin, limits, and systematic position of *Scaphites*. — Palaeontology, **8**, 397—453, 16 Abb., Taf. 53—60. London 1965. — (1965a).
- Sur la possibilité d'une subdivision et des corrélations du Crétacé Inférieur ibérique. — Mem. Bur. Rech. géol. min., **34**, (Colloque Crétacé Inf., Lyon 1963), 819—823, 5 Tab. Paris 1965. — (1965 b).
- WRIGHT, C. W.: A classification of the Cretaceous Ammonites. — J. Paleont., **26**, 213—222, 2 Abb. Tulsa 1952.
- Notes on Cretaceous Ammonites. II. The phylogeny of the Desmocerataceae and the Hoplitaceae. — Ann. Mag. Nat. Hist., (12), **8**, 561—575. London 1955.
- In ARKELL, W. J., KUMMEL, B. & WRIGHT, C. W., Mesozoic Ammonoidea. — Treatise on Invertebrate Paleontology, L, S. L 80—L 490, Abb. 124—558. Lawrence (Kansas) 1957.
- ZITTEL, K. A. v.: Die Cephalopoden der Stramberger Schichten. — Palaeont. Mitth. Mus. Bayer. Staates, **2** (1), VIII + 118 S., 24 Taf. Stuttgart 1868.
- Die Fauna der aeltern Cephalopoden fuhrenden Tithonbildungen. — Palaeontographica, Suppl. **2** (1, 2), 1: 1—96, Taf. 1—8. Cassel 1870; 2: 97—192, Taf. 9—15. Cassel 1870.

- ZITTEL, K. A. v.: Handbuch der Paläontologie. 1. Abt. Paläozoologie. 2. Band. — 1. Aufl. 893 S., 1109 Abb. München & Leipzig 1881—1885.
- ZWIERZYCKI, J.: Die Cephalopodenfauna der Tendaguru-Schichten in Deutsch-Ostafrika. —Arch. Biontologie, 3 (4), 96 S., 39 Abb., 10 Taf. Berlin 1914.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 31. Januar 1966.

Anschrift des Verfassers:

Dr. JOST WIEDMANN, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie,
Universität Tübingen, Sigwartstr. 10.

Tafelerklärungen

Tafel 3

- Fig. 1. *Parabrancoeras besairiei* (COLLIGNON). Hypotypoid, GPIT Ce 1310/33a. Unteres Alb, Alcoraya/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien). 4/1. a) Lateral-, b) Frontal-, c) Ventralansicht.
- Fig. 2. *Almobadites subcamelinus* nov. gen. et nov. sp. Innenwindung, GPIT Ce 1310/15a. Unteres Barreme, La Querola/Sierra Mariola (Prov. Alicante, Spanien). 3/1. a) Lateral-, b) Frontalansicht.
- Fig. 3. *Almobadites evolutus* nov. gen. et nov. sp. Innenwindung, GPIT Ce 1310/67. Fdpkt. w.o. 5/1. a) Ventral-, b) Frontal-, c) Lateralansicht.
- Fig. 4. Desgl. Holotyp, GPIT Ce 1310/66. Fdpkt. w.o. 4/1. a) Ventral-, b) Frontal-, c) Lateralansicht.
- Fig. 5. *Almobadites subcamelinus* nov. gen. et nov. sp. Holotyp, GPIT Ce 1310/12a. Fdpkt. w.o. 2/1. a) Ventral-, b) Frontal-, c) Lateralansicht.

Tafel 4

- Fig. 1. *Paraspticerias schindewolfi* nov. sp. Paratypoid, GPIT Ce 1310/48. Unteres Barreme, La Querola/Sierra Mariola (Prov. Alicante, Spanien). 5/1. a) Lateralansicht, b) Querbruch läßt Einsetzen der konkaven Windungszone erkennen, c) Ventralansicht.
- Fig. 2. Desgl. mit erhaltener Anfangsspirale. Holotyp, GPIT Ce 1310/47. Gleicher Fdpkt. 5/1. a) Lateral-, b) Ventralansicht.
- Fig. 3. Desgl. Paratypoid, GPIT Ce 1310/46. Gleicher Fdpkt. 5/1. a) Lateral-, b) Frontal-, c) Ventralansicht.
- Fig. 4. *Chelonicerias (Chelonicerias) cornuelianum* (D'ORBIGNY). Hypotypoid, GPIT Ce 1310/42. Unteres Apt von Morella (Prov. Castellón d. l. Pl., Spanien). 5/1. a) Ventral-, b) Lateralansicht.
- Fig. 5. Desgl. Innenwindung, GPIT Ce 1310/41. Gleicher Fdpkt. 10/1. a) Frontal-, b) Lateralansicht.
- Fig. 6. *Leptoceras studeri* (OOSTER). Hypotypoid mit advolutem mittlerem Umgang, GPIT Ce 1310/49. ? Barreme des Thuner Sees (Schweiz). 2/1. Man beachte die deutliche Lobendrängung im adoralen Teil des Phragmokons.

Tafel 5

- Fig. 1. *Gargasicerias gargasense* (D'ORBIGNY). Hypotypoid, GPIT Ce 1310/52. Oberes Apt von Gargas, bei Apt (Vaucluse, Frankreich). 2/1. a) Ventral-, b) Frontal-, c) Lateralansicht.
- Fig. 2. *Dowvilleicerias mammillatum* (SCHLOTHEIM). Hypotypoid, GPIT Ce 1310/39. Unteres Alb von Escagnolles (Alpes Maritimes, Frankreich). 2/1. a) Lateral-, b) Frontalansicht.
- Fig. 3. Desgl. Innenwindung, GPIT Ce 1310/38. Gleicher Fdpkt. 5/1. a) Ventral-, b) Lateralansicht.
- Fig. 4. *Pseudoleymeriella iberica* nov. sp. Holotyp, GPIT Ce 1310/53. Oberes Apt (*nolani*-Zone), Hornos de Yeso/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien). 5/1. a) Lateral-, b) Frontal-, c) Ventralansicht.
- Fig. 5. *Trochleicerias balearense* FALLOT & TERMIER. Exemplar mit Wohnkammer, GPIT Ce 1310/57. Oberstes Apt, Alcoraya/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien). 10/1. a) Lateral-, b) Ventralansicht.
- Fig. 6. Desgl. Frontalansicht mit Septalfäche. Hypotypoid, GPIT Ce 1310/58. Gleicher Fdpkt. 8/1.

Tafel 6

- Fig. 1. *Hypacanthoplites clavatus* (FRITEL). Hypotypoid, GPIT Ce 1310/50. Oberstes Apt (*jacobi*-Zone) von Vöhrum. Mittlere Windung (tuberculo-costates Stadium), koronate Innenwindungen erkennbar. 1/1. a) Lateral-, b) Frontalansicht.
- Fig. 2. *Colombiceras* cf. *crassicostratum* (D'ORBIGNY). Hypotypoid, GPIT Ce 1310/64. Oberes Apt, Alcoraya/Sierra Mediana (Prov. Alicante, Spanien). Man beachte die koronaten Innenwindungen. 3/1. a) Ventral-, b) Lateralansicht.
- Fig. 3. *Hemiboplites feraudianus* (D'ORBIGNY). Hypotypoid, Coll. PICTET, Mus. Hist. Nat. Genève, Wi „JuAm“/1. Oberes Barreme, „Basses Alpes“ (Frankreich). 1/1. a) Lateral-, b) Ventralansicht.
- Fig. 4. *Deshayesites deshayesi* (LEYMERIE in D'ORBIGNY). Innenwindungen, GPIT Ce 1310/59. Unteres Apt, Masía del Rey/Chert (Prov. Castellón d. l. Pl., Spanien). 5/1. a) Frontal-, b) Lateralansicht.
- Fig. 5. *Dufrenoyia dufrenoyi* (D'ORBIGNY). Hypotypoid, GPIT Ce 1310/61. Oberes Apt von Gargas, bei Apt (Vaucluse, Frankreich). 2/1. a) Ventral-, b) Frontal-, c) Lateralansicht.
- Fig. 6. *Hemiboplites astarte* (FALLOT & TERMIER). Hypotypoid, Coll. PICTET, Mus. Hist. Nat. Genève, Wi „JuAm“/2. Oberes Barreme von Nice (Alpes Maritimes, Frankreich). 1.5/1. a) Ventral-, b) Frontal-, c) Lateralansicht.

