

Über Dimorphismus und Verwandtschaftsbeziehungen bei „Oppelien“ des oberen Juras (*Ammonoidea: Haplocerataceae*)

Von Bernhard Ziegler, Stuttgart

Mit 2 Tafeln und 19 Abbildungen

Herrn Dr. Karl Staesche zum 70. Geburtstag gewidmet.

Zusammenfassung

Obwohl bei „Oppelien“ des oberen Juras mehrfach gleichzeitig sehr ähnliche Micro- und Macroconche („dimorphe Paare“) auftreten, handelt es sich um keinen echten Dimorphismus, da Unterschiede in der Morphologie und im phylogenetischen Verhalten nachweisbar sind. Die konventionelle Gattungs- und Art-Fassung ist deshalb beizubehalten. Die „Oppelien“ des oberen Juras gehören in ihrer Mehrheit zu zwei großen Verwandtschaftsgruppen. Die erste geht von *Hecticoceras* (s. l.) aus; die zweite wird von *Taramelliceras* verkörpert. Die Systematik der „Oppelien“ des oberen Juras kann dementsprechend neu gefaßt werden.

Summary

In several examples the „opeliids“ of the Upper Jurassic show micro- and macroconches (so-called dimorphic pairs) which are very similar and occur simultaneously. However, there is no real dimorphism, because differences in morphology and phylogeny can be shown. Therefore the conventional definition of genera and species can be maintained. In their vast majority the „opeliids“ of the Upper Jurassic belong to two great groups. The first starts from *Hecticoceras* s. l., the second is defined by *Taramelliceras* and its allies. The systematics of the Upper Jurassic „opeliids“ is to be revised.

Inhalt

1. Einleitung	2
2. Zielsetzung	4
3. <i>Creniceras</i> und <i>Taramelliceras</i>	4
4. <i>Streblites</i>	13
5. <i>Glochiceras</i> und <i>Taramelliceras</i>	19
6. <i>Lissoceratoides</i> und <i>Haploceras</i>	25
7. <i>Ochetoceras</i>	27
8. <i>Trimarginites</i>	29
9. Ergebnis	31
a. Zum Sexualdimorphismus	31
b. Zur Phylogenie	32
c. Zur Systematik	32
10. Anhang	33
a. Beobachtungen an <i>Creniceras reuggeri</i> (OPPEL)	33

b. Ein vermutlich zu <i>Creniceras lophotum</i> (OPPEL) gehörendes adultes Exemplar	34
c. Der Status von <i>Strebliticeras</i>	34
d. Über <i>Taramelliceras plicatocrenosum</i> BERCKHEMER & HÖLDER	35
e. Ein vermutlich zu <i>Paralingulaticeras</i> gehörendes Einzelstück	36
f. Zum Namen <i>Acanthoecites</i> ROLLIER	36
11. Literaturverzeichnis	37

1. Einleitung

Seit J. H. CALLOMON (1963) und H. MAKOWSKI (1962) ist die Erforschung des Dimorphismus bei Ammoniten, der schon H. DOUVILLÉ (1881, S. 242) bekannt war, erneut aufgelebt. Unter Dimorphismus wird dabei im allgemeinen die Erscheinung verstanden, daß an einem Ort zwei ähnliche Ammoniten-Arten in den gleichen Horizonten vorkommen, von denen die eine kleinwüchsig (microconch) und oft mit Mündungsöhren ausgestattet ist, während der anderen, großwüchsigen (macroconchen) Mündungsöhren fehlen. Die Gehäuse der Microconche sollen eine geringere Windungszahl aufweisen als die der Macroconche. Innere Umgänge beider sind in der Regel ununterscheidbar.

Der Dimorphismus wird von den meisten Autoren, wie schon von E. C. P. A. MUNIER-CHALMAS (1892), P. GLANGEAUD (1897) und L. ROLLIER (1913), sexuell erklärt. Macroconche gelten als Weibchen, Microconche als Männchen. Einschlägige Untersuchungen an jurassischem Material stammen vor allem von U. BAYER (1972), J. C. W. COPE (1967), J. GUÉX (1968, 1970, 1971, 1973), U. LEHMANN (1966, 1969, 1971), D. F. B. PALFRAMAN (1966, 1967) und G. WESTERMANN (1964). Selbst ein Symposium (G. WESTERMANN, Herausg., 1969) hat sich mit diesen Fragen beschäftigt.

Um den — oft unbestreitbaren — Dimorphismus als *Sexual* dimorphismus deuten zu können, müssen folgende Voraussetzungen erfüllt sein:

1. Die der Wohnkammer vorausgehenden Umgänge der dimorphen Formen müssen ununterscheidbar sein. Gestützt wird dieses Verlangen durch die Überlegung, daß sich Geschlechter einer Art oft erst im Reifezustand zu unterscheiden beginnen und dieser oft erst mit dem Abschluß des Wachstums erreicht wird. Allerdings sind Fälle denkbar und nachgewiesen, daß sich Männchen und Weibchen schon ab der frühesten Jugend deutlich unterscheiden. Auch können die Geschlechtsorgane reifen, lange ehe das Größenwachstum beendet ist. In diesen Fällen ist jedoch bei fossilem Material die Deutung so subjektiv, daß sie nicht ernsthaft diskutiert werden kann.

2. Es darf kein Merkmal geben, wodurch sich prämatüre Stadien der dimorphen Partner bei vertiefter Betrachtung doch unterscheiden lassen. So muß z. B. die Ontogenie der Lobenlinie übereinstimmend verlaufen. Auch Feinheiten der Skulptur, wie z. B. die Richtung des umbilikalen Rippenendes (vgl. Taf. 1, Fig. 1—3 mit Fig. 11), die bei den Oberjura-„Oppelien“ von Bedeutung ist, dürfen nicht unterschiedlich sein. Man könnte argumentieren, daß solche Merkmale sexuell bedingt seien. Damit würde man jedoch spekulativen Phantastereien Tür und Tor öffnen.

3. Die dimorphen Formen müssen stratigraphisch im gleichen Niveau vorkommen, sie müssen gleichzeitig auftreten und gleichzeitig erlöschen. Zeitlich unterschiedene, aber sonst übereinstimmende Partner können nicht Geschlechter einer Art sein.

4. Die dimorphen Formen müssen räumlich zusammen vorkommen. Ein völliges Übereinstimmen der beiderseitigen Verbreitungsgebiete ist jedoch nicht unbedingt erforderlich, da von manchen Tiergruppen Beispiele bekannt sind, daß Männchen und Weibchen getrennte Areale bewohnen und nur zur Fortpflanzungszeit zusammentreffen.

5. Die Phylogenie der dimorphen Formen muß parallel verlaufen. Natürlich kann man gegen diese Forderung einwenden, daß Umbildungsschritte im einen Geschlecht zu anderer Zeit auftreten können als im anderen oder daß die Abwandlungen überhaupt nur ein Geschlecht betreffen. Auch hier wird jedoch die Deutung der Befunde als Sexualdimorphismus so subjektiv, daß sie nur noch als Spekulation anzusehen ist.

6. Jeder Partner eines dimorphen Paares muß sein eigenes Gegenstück haben. Gelegentlich wird ein einziger Microconch mehreren verschiedenen Macroconchen (oder umgekehrt) als Partner zugeordnet. Begründet wird das damit, daß es vorkommen kann, daß Artunterschiede nur bei einem Geschlecht erkennbar, beim anderen dagegen verborgen sind. Akzeptiert man diese Deutung bei Fossilien, so läßt man reine Willkür zu.

7. Im Verlauf der Stammesgeschichte einer Gruppe dürfen nicht Microconche zu Macroconchen (oder umgekehrt) werden, wie das z. B. bei der oberjurassischen Perisphinctiden-Gattung *Aulacostephanus* nachgewiesen ist (B. ZIEGLER 1972).

Bei der Prüfung, ob dimorphe Partner Geschlechter einer Art sein können, sind folgende Punkte allerdings unerheblich:

1. Das Ausmaß der Verschiedenheit der Partner im Alter,
2. Das Häufigkeitsverhältnis der Partner,
3. Eine bestimmte Mündungsform der Partner und
4. Das Vorkommen eines „Hiatus“ von $1/2$ bis 1 Umgang zwischen den Partnern, wie er von H. MAKOWSKI (1962) postuliert wurde.

Zu beachten ist jedoch, daß die innersten Umgänge auch nicht miteinander verwandter Arten sehr weitgehend übereinstimmen können. O. HAAS (1952; 1955, S. 196) weist auf die übereinstimmenden Gehäuseproportionen jugendlicher Exemplare von *Taramelliceras richei* und *Phylloceras riasi* hin. Nur die Lobenlinien sind verschieden. Wenn schon bei nicht verwandten Arten so stark konvergente Formbildung vorkommt, so kann es nicht verwundern, daß innerhalb mancher Gattungen oder Familien innere Windungen artlich unbestimmbar sind, weil gleiche Gehäuseform und Skulptur mehrfach auftritt (z. B. bei vielen Perisphinctiden und bei *Aspidoceras*). Zwar kommt U. LEHMANN (1966, S. 37) beim Vergleich der Spiralkonstante einiger Arten zu abweichenden Ergebnissen, doch sind bei den von ihm dargestellten Arten nur *Harpoceras exaratum* und *Elegantoceras elegantulum* näher verwandt und auch hier die Unterschiede nicht statistisch abgesichert. Ferner dürfen seine Befunde nicht verallgemeinert werden. Deshalb ist bei der Bewertung der Ähnlichkeit innerer Umgänge verschiedener Ammoniten-Arten Zurückhaltung am Platze.

Zur Beurteilung des Dimorphismus ist auch eine Diskussion des parallelen Auftretens bestimmter Merkmale durch mehr oder weniger zeitgleiche Konvergenzen erforderlich. „Modeströmungen“ scheinen bei Ammoniten relativ verbreitet zu sein. So fällt z. B. das Erscheinen von externen Furchen im obersten Kimmeridgien (*beckeri*-Zone) auf, die für *Aspidoceras hermanni*, *Sutneria subeumela*, *Hybonotoceras* und „*Virgatosphinctes*“ *minutus* typisch sind. Noch auffallender ist bei den Aulacostephanen der gleichzeitige Erwerb eines glatten Externbandes an der Basis der *mutabilis*-Zone in mindestens fünf Linien. Bemerkenswert ist ferner das etwa zeitgleiche Auftreten sekundärer Einfachripper im unteren und mittleren Tithon (*Acuticostites* in Rußland, vergleichbare Perisphinctiden in Süddeutschland und *Simoceras* in der Tethys).

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß Sexualdimorphismus bei Ammoniten nur beim Vorliegen bestimmter, eindeutiger Kriterien behauptet werden kann. Es

genügt nicht, zwei Formen eines einzigen Fundgebietes miteinander zu vergleichen; sie müssen im Zusammenhang mit benachbarten Arten und der Stammesgeschichte der ganzen Gruppe gesehen werden.

2. Zielsetzung

Die „Oppelien“ (d. h. die Haplocerataceae) des oberen Juras wurden unter dem Gesichtswinkel eines möglichen Sexualdimorphismus noch nicht zusammenfassend dargestellt. Zwar betrachtete schon L. ROLLIER (1913) manche *Glochiceras*-Arten als sexuelle Partner von *Odiotoceras* und H. MAKOWSKI (1962) verglich *Glochiceras*-Arten mit *Lissoceratoides*. D. F. B. PALFRAMAN (1966) hielt *Creniceras reinggeri* für das zu *Taramelliceras richiei* gehörige Männchen. Diese Arbeiten griffen jedoch ausnahmslos Einzelbefunde heraus, ohne die Folgerungen für verwandte Gruppen zu berücksichtigen.

Die vorliegende Untersuchung knüpft an die Deutung D. F. B. PALFRAMAN'S (1966) an und behandelt zunächst das Verhältnis der microconchen Gattung *Creniceras* zur macroconchen Gattung *Taramelliceras*. Anschließend sind die Beziehungen von *Creniceras* zu anderen Macroconchen zu prüfen. Eine zweite Gruppe von microconchen „Oppelien“ des oberen Juras wird als Gattung *Glochiceras* zusammengefaßt. Auch ihr Verhältnis zu *Taramelliceras* und anderen macroconchen Gattungen ist zu untersuchen.

Nach der Klärung der Frage, ob ein Dimorphismus vorliegt und was er bedeutet, können stammesgeschichtliche und systematische Konsequenzen erörtert werden.

Das Schwergewicht der Untersuchung wird auf Material aus Süddeutschland liegen. Hier kommen fast alle zu besprechenden Gruppen vor und nur hier sind die Formen so durchgehend verbreitet, daß gesicherte Aussagen möglich sind.

3. *Creniceras* und *Taramelliceras*

Die Gattung *Creniceras* MUNIER-CHALMAS 1892 (vgl. B. ZIEGLER 1957 und D. F. B. PALFRAMAN 1966) umfaßt kleinwüchsige und engnabelige Gehäuse. Erst auf der Wohnkammer biegt die Naht aus der normalen Aufrollungsspirale aus. Mündungs-ohren sind vorhanden, ebenso ein externer Vorsprung („Rostrum“ bzw. „Kapuze“). Flankenskulptur fehlt meist völlig; nur selten sind sichelförmig geschwungene Spalt-rippen zu beobachten. Die Externseite innerer Windungen trägt feine Höckerchen, die mit Beginn der Wohnkammer wesentlich höher werden. Beim Fortbau des Gehäuses werden die Höcker durch eine Schalenlage unterfangen. Deshalb sind sie auf Steinkernen von Phragmokonen oft nicht erhalten. Die Lobenlinie und ihre onto-genetische Entwicklung wurde von O. H. SCHINDEWOLF (1964) untersucht. Die Sutura ist sehr elementreich; ihr innerster Umbilikal-Lobus ist in zwei Teiläste gespalten.

Ein erstes Hauptvorkommen der Gattung *Creniceras* fällt mit der Art *C. reinggeri* (OPPEL) ins untere Oxfordien. Ihr Verbreitungsgebiet reicht von England bis Vorderasien. Aus England beschrieb D. F. B. PALFRAMAN (1966) den Dimorphismus mit *Taramelliceras richiei* (DE LORIO) und deutete beide Arten als zueinander gehörige Geschlechter. Das Zusammenvorkommen von *C. reinggeri* und *T. richiei* läßt sich auch aus den übrigen Fundgebieten bestätigen.

Im höheren Oberjura kommt *Creniceras* nicht durchgehend vor. Im unteren Oberoxfordien (Zone des *Gregoryceras transversarium*, Weißjura unter-alpha, Birmenstorfer Schichten) fehlt es ganz. Unter den tausenden von Ammoniten, welche die Birmenstorfer Schichten der nördlichen Schweiz geliefert haben (vgl. u. a. B. KREBS

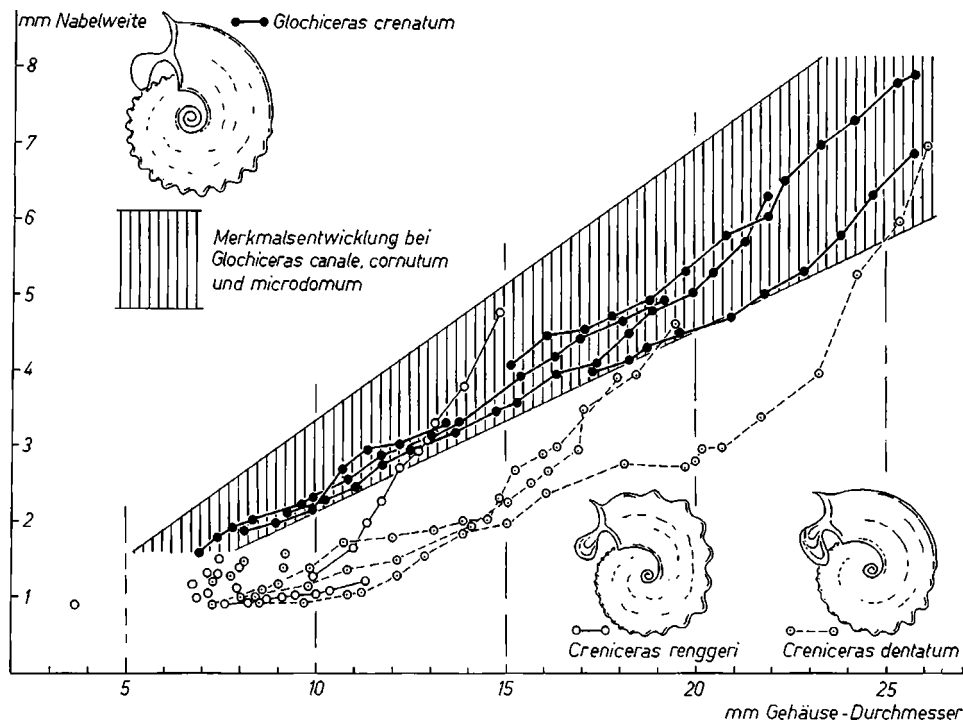


Abb. 1: Die Entwicklung der Nabelweite bei *Glochiceras* (*Coryceras*) *crenatum* (OPPEL) im Vergleich mit der Merkmalsentwicklung bei *Glochiceras* (*Coryceras*) *canale* (QUENSTEDT), *Gl. (C.) microdomum* (OPPEL) und *Gl. (C.) cornutum* ZIEGLER einerseits (vgl. Abb. 2) und *Creniceras renggeri* (OPPEL) und *Creniceras dentatum* (REINECKE) andererseits. Die Art *crenatum* (OPPEL) verhält sich wie die anderen *Glochiceras*-Arten und gehört deshalb zur Gattung *Glochiceras*.

The comparison of the umbilical width of some species of *Glochiceras* (*Coryceras*) with *Creniceras* shows that the species *crenatum* (OPPEL) belongs to *Glochiceras*.

1967), befand sich kein einziges Stück der Gattung. Die wegen ihrer Externskulptur zuweilen zu *Creniceras* gestellte Art *crenatum* gehört nach Gehäusegestalt und Lobenlinie tatsächlich zu *Glochiceras* (B. ZIEGLER 1958) (vgl. Abb. 1 und 3).

Creniceras taucht als große Seltenheit erst wieder in den höheren *impressa*-Mergeln (Weißjura mittel-alpha) mit der Art *C. lophotum* (OPPEL) auf. Die wenigen und unvollständigen Gehäuse aus diesem Horizont liefern keine brauchbaren Erkenntnisse, die über die Erstbeschreibung der Art durch A. OPPEL (1863) hinausgingen. Die Art ist erstmals von Reichenbach im oberen Filstal (Mittelwürttemberg) nachgewiesen worden. Die gezielten Aufsammlungen der letzten Jahre haben vom Irrenberg bei Balingen (Südwestwürttemberg) unter über 500 Ammoniten ein einziges Exemplar erbracht. In ähnlich umfangreichem Material von Weilerstöffel bei Schwäb. Gmünd (Ostwürttemberg) fehlt *C. lophotum* bisher. In den sehr fossilreichen Lochen-schichten (Zone des *Epipeltoceras bimammatum*, Weißjura ober-alpha) scheint die Gattung allerdings als große Seltenheit aufzutreten (vgl. auch S. 34).

Aus der Zone des *Idoceras planula* (Weißjura beta) stammt ein inzwischen verschollenes Einzelstück (E. DIETERICH 1940, S. 31). In der Zone der *Sutneria platynota* (Weißjura unter-gamma) fehlt *Creniceras* trotz großen Fossilreichtums erneut.

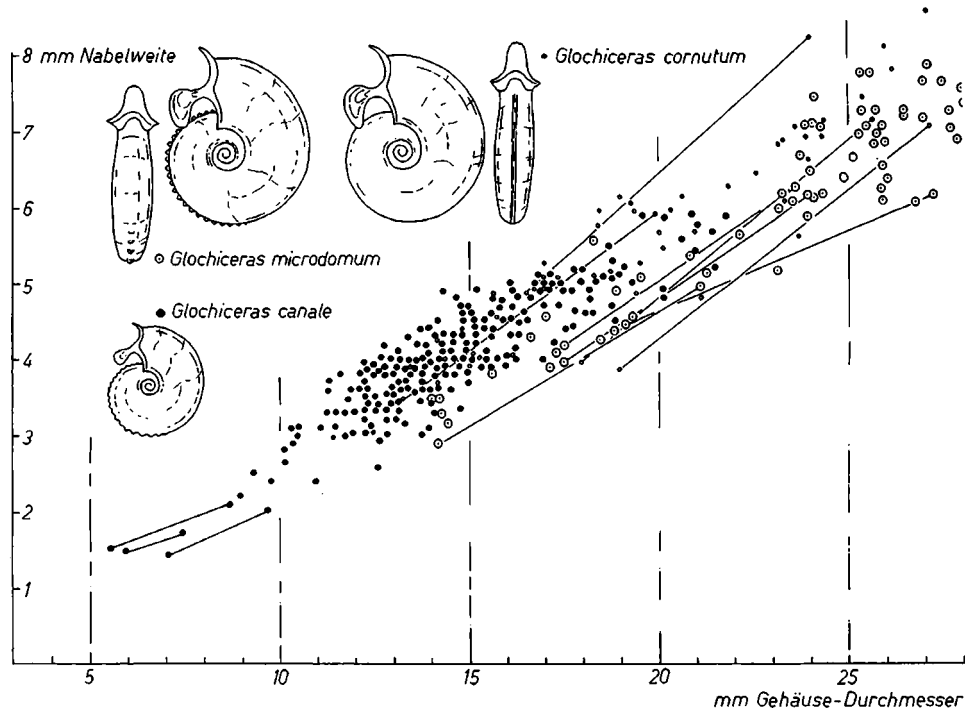
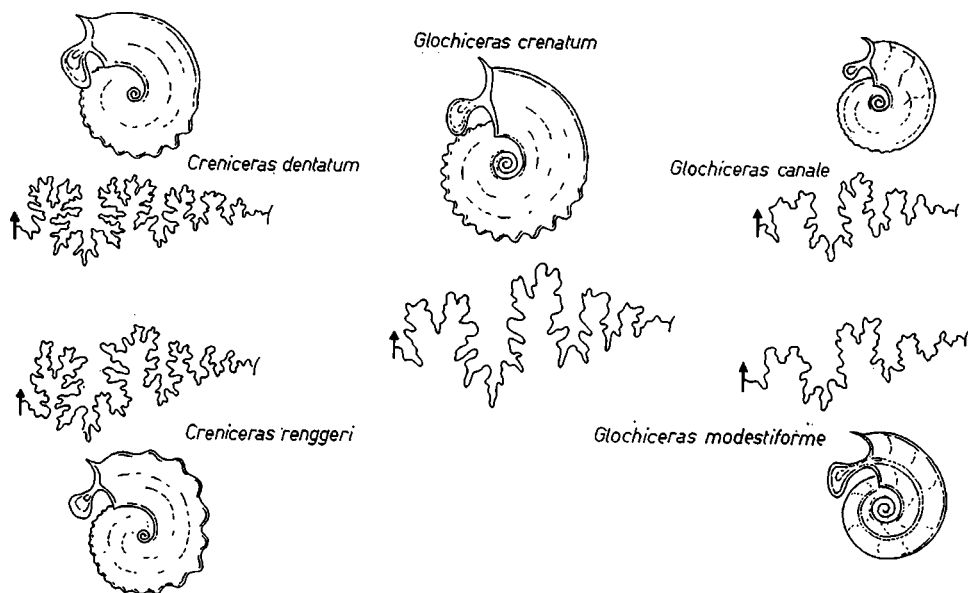


Abb. 2: Die Entwicklung der Nabelweite bei *Glochiceras (Coryceras) canale* (QUENSTEDT), *Gl. (C.) microdomum* (OPPEL) und *Gl. (C.) cornutum* ZIEGLER (vgl. Abb. 1).

The umbilical width of some species of *Glochiceras (Coryceras)*.



Das zweite, jüngere Hauptvorkommen von *Creniceras* mit der Art *C. dentatum* (REINECKE) fällt ins untere Kimmeridgien. Von der Basis der Zone des *Ataxioceras hypselocyclum* (Weißjura mittel-gamma) bis in die Mitte der Zone des *Aulacostephanus eudoxus* (Weißjura mittel-delta) ist *Creniceras* in Süddeutschland und der Nordschweiz häufig. *C. dentatum* unterscheidet sich von *C. renggeri* und *C. lophotum* nur geringfügig. Auffallend ist vor allem die gegenüber *C. renggeri* — bei *C. lophotum* erlaubt das spärliche Material keine Aussagen — wesentlich geringere Variabilität, die darauf schließen läßt, daß eine langdauernde stabilisierende Selektion das Gepräge bestimmt hat (Abb. 4). Bemerkenswert ist ferner der morphologische Wandel zwischen dem ersten und letzten Vorkommen der Art (vgl. B. ZIEGLER 1957) (Abb. 5).

Die Gattung *Creniceras* stellt also sehr wahrscheinlich eine geschlossene Entwicklungslinie vom unteren Oxfordien bis ins untere Kimmeridgien dar (und nicht, wie ich 1958 vermutete, eine iterative Bildung). Ob sich die Gattung *Cyrtosiceras* HYATT 1900 mit *C. macrotelus* (OPPEL in ZITTEL) an sie anschließt, läßt sich derzeit nicht beurteilen. Allerdings ist *Creniceras* über lange Zeiträume hinweg so selten, daß nur die Spitzen seiner Häufigkeit überliefert sind.

*

Taramelliceras DEL CAMPANA 1905, zusammenfassend bearbeitet durch H. HÖLDER (1955), ist durch ein meist mittelgroßes oder großwüchsiges Gehäuse charakterisiert. Sein Mundsaum ist geschwungen, er trägt nie — auch nicht bei relativ kleinen Arten — gestielte seitliche Fortsätze. Die Nabelweite der Gehäuse ist fast immer gering. Sie liegt bei den meisten Arten unter 18 % des Gehäusedurchmessers. Nur vereinzelt kommen in Seitenlinien lockerer aufgewundene Formen vor. Bei fast allen Arten ist die Aufrollung regelmäßig. Auch die Endwohnkammer biegt nur geringfügig aus der Spirale aus. Eine der wenigen Ausnahmen ist *Taramelliceras anar* (OPPEL).

Die Skulptur besteht aus sichelförmig geschwungenen Spaltrippen, die bei manchen Arten abgeschwächt oder nur auf Teilen ihres Verlaufs deutlich erkennbar sind. Zu ihnen können marginale Knoten und Höcker hinzukommen. Seltener treten auch laterale Knoten auf. Manchmal fehlen die Rippen, zuweilen auch die marginalen Knoten. Die Externseite ist gerundet. Innere Windungen zeigen auf Steinkernen meist keine Externskulptur, wahrscheinlich weil wie bei *Creniceras* externe Höcker durch

Abb. 3: Vergleich der Alterslobenlinie von *Glodicerias* (*Coryceras*) *crenatum* (OPPEL) mit *Glodicerias* (*Coryceras*) *canale* (QUENSTEDT) und *Gl. (C.) modestiforme* (OPPEL) einerseits und *Creniceras renggeri* (OPPEL) und *Cr. dentatum* (REINECKE) andererseits. Die Art *crenatum* (OPPEL) verhält sich wie die anderen *Glodicerias*-Arten und gehört deshalb zur Gattung *Glodicerias*.

Alle Lobenlinien x 5. Originale im Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen.

Cr. dentatum: Ce 1104/20, Weißjura gamma, Weißensteiner Steige (Kreis Göppingen, Baden-Württemberg, Deutschland).

Cr. renggeri: Ce 1104/24, unteres Oxfordien, Liesberg (Kanton Bern, Schweiz).

Gl. crenatum: Ce 1104/23, Birmenstorfer Schichten (*transversarium*-Zone), Birmenstorf (Kanton Aargau, Schweiz).

Gl. canale: Ce 1113/51, Lochenschichten (*bimammatum*-Zone), Lothen (Zollernalb-Kreis, Baden-Württemberg, Deutschland).

Gl. modestiforme: Ce 1113/9, Weißjura ober-beta (*galar*-Subzone), Schwäbische Alb.

The comparison of suture lines shows that the species *crenatum* (OPPEL) belongs to *Glodicerias* and not to *Creniceras*.

eine Schalenlage unterfangen werden. Auf mittleren Stadien treten bei den meisten Arten runde oder längs gestreckte mediane Höcker auf, die bis auf die Wohnkammer übergreifen können. Selten ist die Externseite ganz glatt oder quer berippt. Die Lobenlinie und ihre ontogenetische Entwicklung (O. H. SCHINDEWOLF 1964) stimmt auf inneren Windungen mit derjenigen gleichgroßer *Creniceras*en völlig überein.

Der Entwicklungsgang der Gattung *Tarmelliceras* zeigt keinerlei Parallele zu demjenigen von *Creniceras*. *Tarmelliceras* ist im süddeutschen Oberoxfordien und

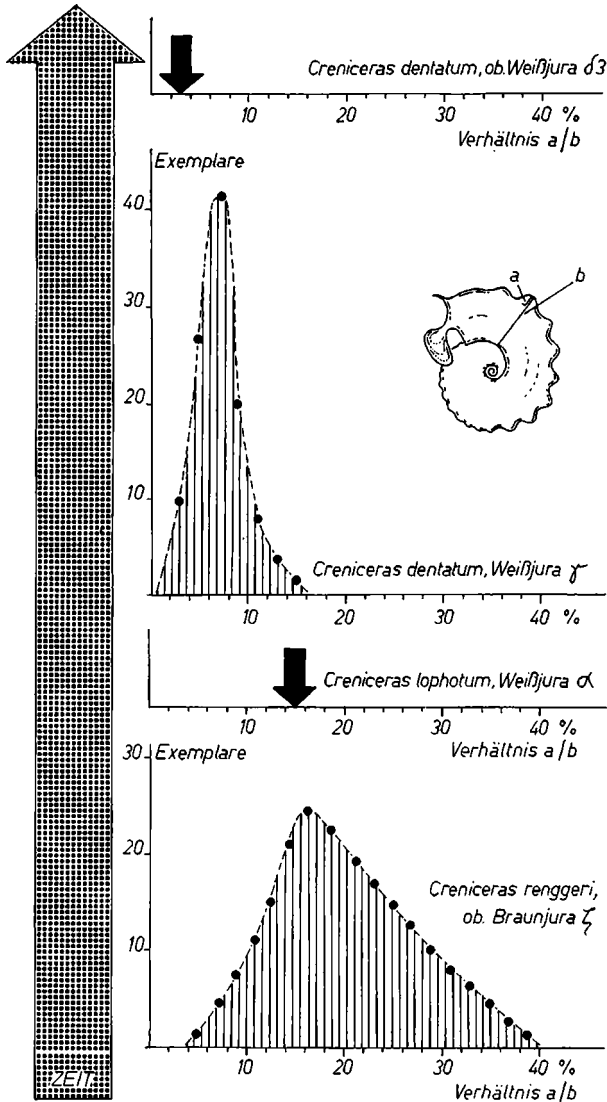


Abb. 4: Entwicklung der Höhe der Externzähne im Verlauf der Stammesgeschichte der Gattung *Creniceras*.

Evolution of the height of the external teeth in *Creniceras*.

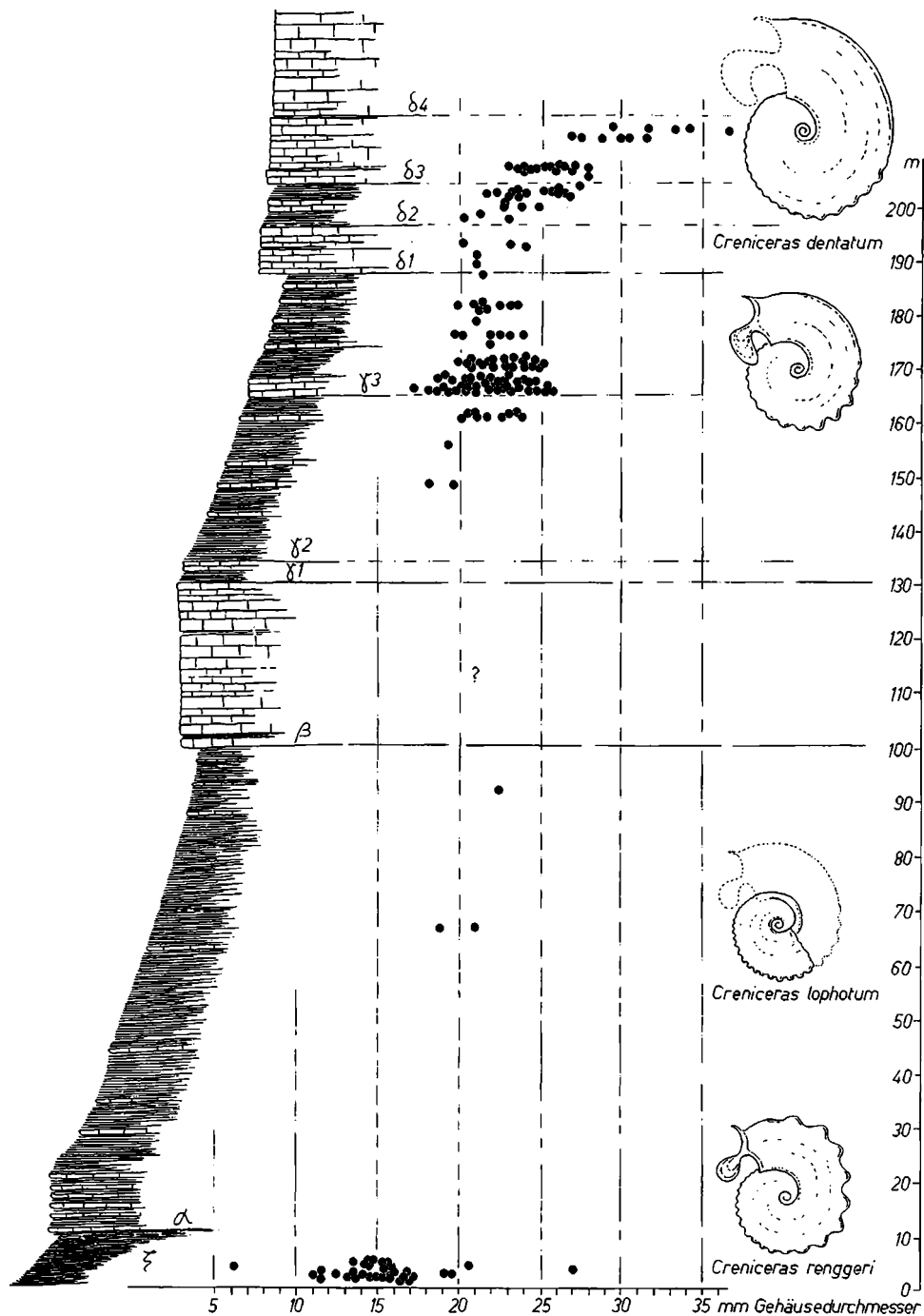


Abb. 5: Entwicklung des Gehäusedurchmessers im Verlauf der Stammesgeschichte der Gattung *Creniceras*.

Evolution of the diameter of the shell in *Creniceras* during the Oxfordian and Kimmeridgian.

Kimmeridgien durchweg häufig. Die Gattung entwickelte eine Fülle von Arten und Nebenlinien zu Zeiten, in denen *Creniceras* praktisch fehlt. Sie kommt auch nach dem Erlöschen von *Creniceras* noch formenreich vor. Innerhalb der Gattung *Taramelliceras* lassen sich mehrere Untergruppen abgrenzen. Daß diese Untergattungen monophyletische Einheiten sind, ist allerdings nicht schlüssig zu belegen.

Nahe der Wurzel der jüngeren *Taramelliceras* stehen die Formen des unteren Oxfordien. Es sind überwiegend relativ kleinwüchsige Arten. Sie decken ein breites Spektrum morphologischer Variationsmöglichkeiten. Die Masse der Formen besitzt eine gerundete Externseite; Flankenfurchen fehlen ihr. Bei einer kleinen Gruppe, die sich als Untergattung *Berniceras* JEANNET 1951 abgrenzen läßt [*T. (B.) inconspicuum* (DE LORIO), *T. (B.) subcostarium* (OPPEL)] kommt ein schwacher medianer Kielfaden vor. Auch die wenigen Formen mit Flankenfurchen [*T. canaliculatum* (QUENSTEDT), *T. rollieri* (DE LORIO)] fallen heraus. Sie wurden von A. JEANNET (1951) mit dem (präokkupierten) Namen *Rollieria* bezeichnet.

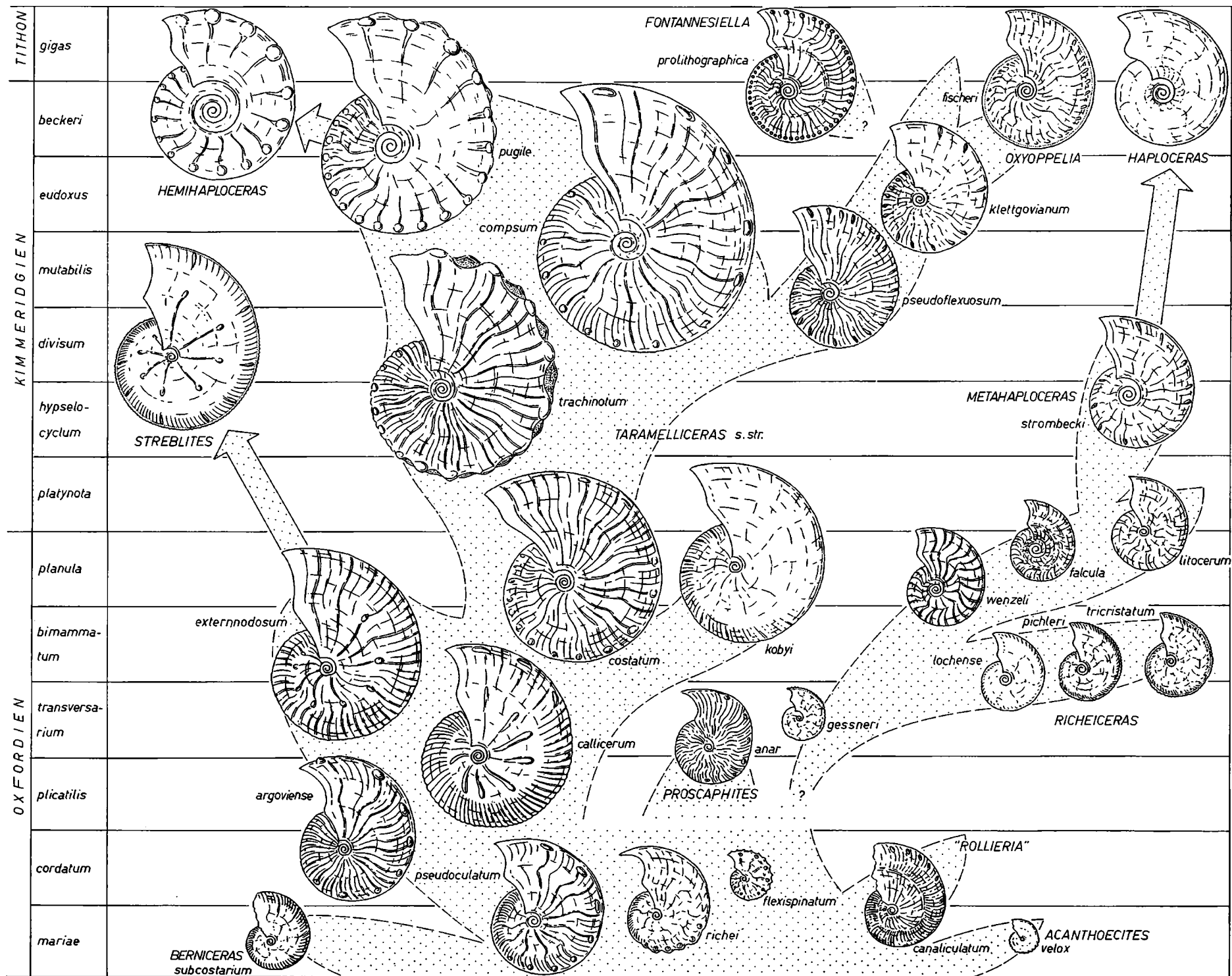
Die verbleibenden Formen des unteren Oxfordien umfassen in Süddeutschland und dem Jura-Gebirge noch mehrere Arten. Mit einiger Sicherheit lassen sich *T. richi* (DE LORIO), *T. suevicum* (OPPEL) und *T. flexispinatum* (OPPEL) unterscheiden (vgl. H. HÖLDER 1955, S. 76–77). Einen Überblick über die Formenvielfalt im unteren Oxfordien geben u. a. F. A. QUENSTEDT (1887), P. DE LORIO (1898, 1900), V. MAIRE (1928) und A. JEANNET (1951). Welcher Untergattungsname auf die Artengruppe anzuwenden ist, muß vorläufig offen bleiben. Eine weitere Art des unteren Oxfordien ist das winzige *T. (Acanthoecites) velox* (OPPEL).

Taramelliceras richi (DE LORIO) ist also nur eine der Arten des unteren Oxfordien. Obwohl sie in England ebenfalls nicht als einzige mit *Creniceras renggeri* zusammen vorkommt (W. J. ARKELL 1939), erlag D. F. B. PALFRAMAN (1966) dem Schluß, beide Formen seien Geschlechter einer Art. Seine Deutung wird den Verhältnissen in Mitteleuropa nicht gerecht, wo Partner der weiteren *Taramelliceras*-Arten nicht nachweisbar sind. Sie berücksichtigt auch nicht die Fauna Polens, wo *Creniceras renggeri* mit z. T. ganz anderen *Taramelliceras*-Arten zusammen vorkommt (vgl. G. BUKOWSKI 1887 und L. MALINOWSKA 1963).

Schon im unteren Oxfordien beginnt die Reihe der großwüchsigen *Taramelliceras* (*Taramelliceras* s. str.). Sie ist vom oberen Oxfordien bis ins unterste Tithon die auffallendste Artengruppe der Gattung. Zu ihr gehören vor allem die Arten *T. callicerum* (OPPEL), *T. costatum* (QUENSTEDT), *T. hauffianum* (OPPEL), *T. trachinotum* (OPPEL), *T. compsum* (OPPEL) und *T. pugile* (NEUMAYR). Diese an sich großwüchsigen Formen zeigen oft erhebliche Schwankungen in ihrer Endgröße. Nach H. HÖLDER (1955) hängt das damit zusammen, daß zuweilen Individuen bei geringerem Durchmesser die typischen Altersmerkmale erwerben (microgerontische Exemplare). Außerdem sind Jugendstadien mit Wohnkammern im Oberjura Süddeutschlands recht häufig. Daraus ergibt sich eine oft verwirrende Fülle von Gestalten, die nur schwer klare artliche Trennungen zuläßt.

An die großwüchsigen *Taramelliceras* schließen sich während des oberen Juras verschiedene Seitenzweige mit kleinerwüchsigen Arten an. Ein erster — der möglicherweise auch direkt von der Artengruppe um *T. richi* abzuleiten ist — wird durch *T.*

Abb. 6: Entwicklungsgang der Gattung *Taramelliceras*. Angegeben sind nur die häufigeren Arten.
Evolution of *Taramelliceras*. Only the more frequent species are mentioned.



(*Proscaphites*) *anar* (OPPEL) in der *transversarium*-Zone (Weißjura unter-alpha) verkörpert.

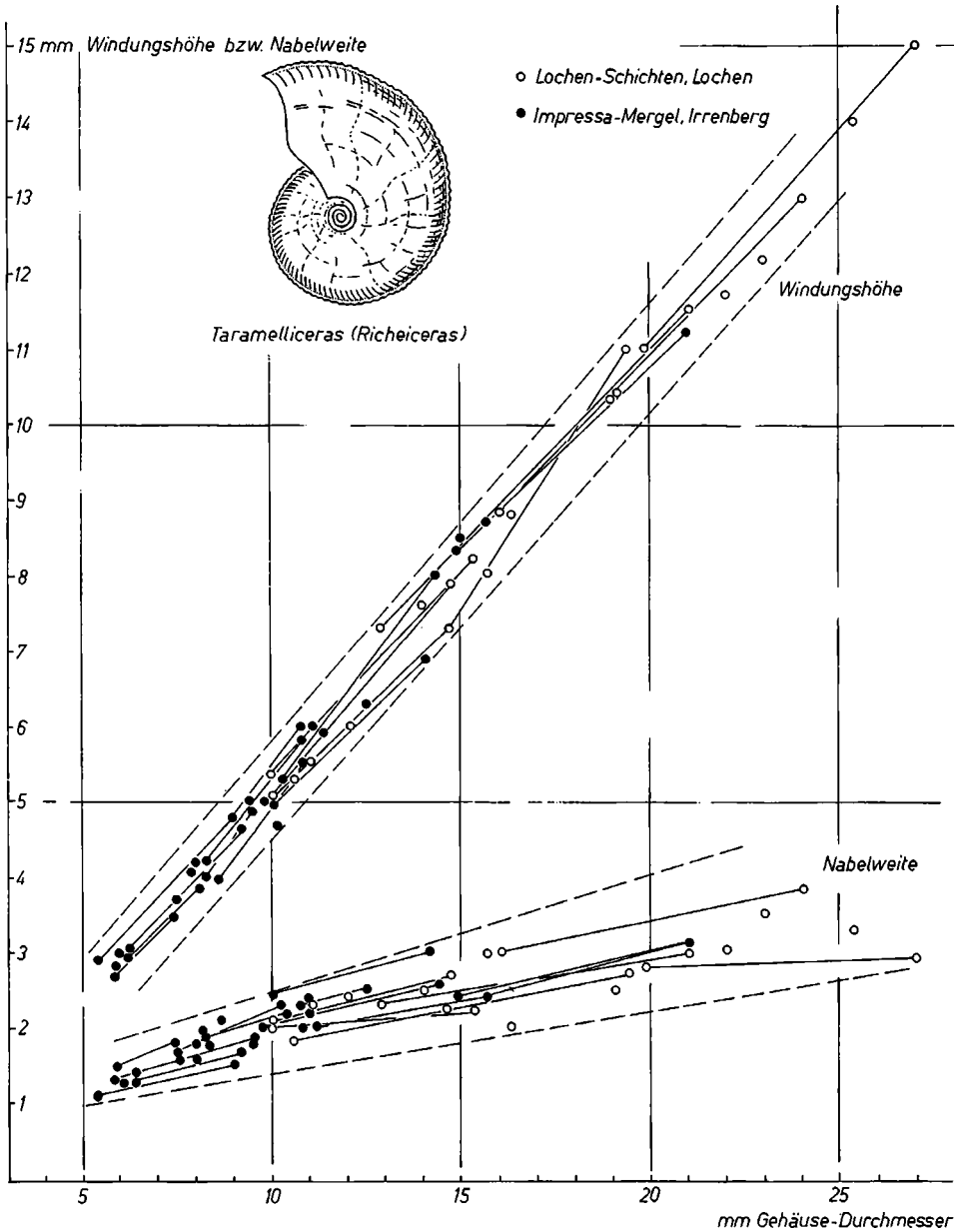


Abb. 7: Die Entwicklung von Windungshöhe und Nabelweite bei der zu *Taramelliceras* gehörigen Untergattung *Richeiceras* im oberen Weißjura alpha (Ober-Oxfordien, *bimammatum*-Zone) der südwestlichen Schwäbischen Alb.

Nach Material aus dem Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen und aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart.

Whorl height and umbilical width in *Taramelliceras* (*Richeiceras*) from the Upper Oxfordian (*bimammatum* zone) of South-western Germany.

Ein zweiter umfaßt besonders die Arten *T. pichleri* (OPPEL), *T. dentostriatum* (QUENSTEDT), *T. tricristatum* (OPPEL), *T. semiplanum* (OPPEL) und *T. lochense* (OPPEL). Er läßt sich als Subgenus *Richeiceras* JEANNET 1951 (Typus: *T. pichleri*) auffassen und kennzeichnet die *bimammatum*-Zone (Weißjura ober-alpha). Auch er steht möglicherweise noch im direkten Zusammenhang zur *richei*-Gruppe.

Die dritte Nebengruppe herrscht im Weißjura beta (*planula*-Zone). Ob sie direkt von *Taramelliceras* s. str., ob von *Richeiceras* oder ob von anderen, noch ungenügend bekannten Arten des tieferen Oxfordien abzuleiten ist, läßt sich derzeit nicht entscheiden. Sie umfaßt vor allem die Arten *T. wenzeli* (OPPEL), *T. tenuinodosum* (WEGELE), *T. falcula* (QUENSTEDT) und *T. litocerum* (OPPEL). Nomenklatorischen Status hat diese Gruppe nicht.

Auf *T. falcula* dürfte die vierte Seitenlinie zurückgehen, zu der *T. strombecki* (OPPEL) und *T. semibarbarum* HÖLDER gehören. Sie läßt sich als Subgenus *Metahaploceras* SPATH 1925 [Typus: *M. affinis* SPATH = *T. strombecki* (OPPEL)] abgrenzen. Ihr bezeichnendes Merkmal ist die Erweiterung des Nabels auf 20 bis über 30 %, wodurch sich die Windungsverhältnisse ziemlich weit von der Norm der *Taramelliceras* entfernen. *Metahaploceras* ist bezeichnend für das untere Kimmeridgien bis hinauf in die *divisum*-Zone (Weißjura ober-gamma). Im Weißjura delta (*mutabilis*- und *eudoxus*-Zone) kommt die Untergattung nicht mehr vor. In der *beckeri*-Zone (Weißjura epsilon) setzt jedoch *Haploceras* ein, das wahrscheinlich auf *Metahaploceras* zurückzuführen ist (vgl. S. 27).

Im höheren Teil der *divisum*-Zone (Weißjura ober-gamma) tritt neben das großwüchsige *T. compsum* die ähnliche, aber kleinerwüchsige Art *T. pseudoflexuosum* (FAVRE). An sie schließen die jüngeren Arten *T. klettgovianum* (WÜRTEMBERGER) (vor allem *eudoxus*-Zone) und *T. wepferi* (BERCKHEMER) (vor allem *beckeri*-Zone) an. Die Entwicklungsreihe ist durch allmähliche Abschwächung der Flankenskulptur und der Externknötchen gekennzeichnet. Die Marginalhöckerchen bleiben jedoch erhalten. Die Reihe leitet wahrscheinlich (F. BERCKHEMER & H. HÖLDER 1959, S. 69) zur (Unter-) Gattung *Oxyoppelia* BERCKHEMER 1926 über. Nomenklatorischen Status hat sie nicht.

Eine weitere Gruppe von Arten knüpft im obersten Kimmeridgien oder im untersten Tithon an *T. pugile* an. Es handelt sich um die Gattung *Hemihaploceras* SPATH 1925 mit der typischen Art *H. nobile* (NEUMAYR). *Hemihaploceras* kommt in Süddeutschland nach F. BERCKHEMER & H. HÖLDER (1959, S. 77) nur ganz vereinzelt vor.

Ebenfalls an *Taramelliceras* s. str. knüpft schon im oberen Oxfordien eine Entwicklungslinie an, die zur Gattung *Streblites* HYATT 1900 führt. Sie wird in der *bimammatum*-Zone (Weißjura ober-alpha) durch *T. externodosum* (DORN) verkörpert. Gekennzeichnet wird sie durch eine *Streblites*-ähnliche Flankenskulptur und eine Externseite, die auf dem Phragmokon gerundet ist und isolierte Höcker trägt, sich auf der Endwohnkammer dagegen abflacht. H. HÖLDER (1955, S. 70 und 90–95) bezeichnete sie als *Strebliticeras* mit der typischen Art *S. tegulatum* (QUENSTEDT). Der von H. HÖLDER bestimmte Lectotypus dieser Art (F. A. QUENSTEDT 1888, Taf. 120, Fig. 3) ist jedoch ein ausgewachsenes Wohnkammer-Exemplar eines echten *Streblites* (vgl. S. 34). Der Name *Strebliticeras* ist demnach ein jüngeres Synonym von *Streblites*. Die Tatsache, daß *Taramelliceras* zu *Streblites* überleitet, bleibt jedoch bestehen.

Im unteren Tithon schließt sich an *Taramelliceras* s. str. eine Sonderentwicklung an, deren Arten dadurch gekennzeichnet sind, daß sie auf gewissen Gehäusestadien

(vor allem im Bereich des Phragmokon-Endes erwachsener Stücke) Knötchen an jedem marginalen Rippenende tragen. Eine hierher gehörige Art ist *Taramelliceras valerianum* (FONTANNES), der Generotypus der (Unter)gattung *Fontannesiella* SPATH 1925. W. J. ARKELL (1957, S. L281) hielt zwar das Vorhandensein deutlich differenzierter Rippenstiele, die auf Flankenmitte in einem Knötchen enden, für das bezeichnende Merkmal der Gruppe. Da jedoch auch *Taramelliceras callicerum* und *T. externodosum* diese Charakteristika aufweisen, ohne in direkter Beziehung zu den Arten des unteren Tithons zu stehen, kann ihnen kein diagnostischer Wert zukommen. Eine weitere Art des Untertithons mit Knötchen an jedem marginalen Rippenende ist *Taramelliceras prolithographicum* (FONTANNES) (vgl. S. 20).

Diese Aufzählung von Gruppen und Seitenlinien innerhalb der Gattung *Taramelliceras* ist nicht erschöpfend. Zahlreiche Arten sind hier nicht berücksichtigt. Es wird jedoch deutlich, daß die Gattung *Taramelliceras* eine Vielfalt von kleinen und größeren Einheiten umfaßt und sich deshalb stammesgeschichtlich völlig anders als die recht einheitliche Gattung *Creniceras* verhält. Dieser grundlegende Unterschied in der stammesgeschichtlichen Entwicklung der beiden Gattungen verbietet es, sie als sexuelle Partner aufzufassen.

Während D. F. B. PALFRAMAN (1966) *Creniceras renggeri* und *Taramelliceras richi* des unteren Oxfordien als Geschlechter einer Art auffaßt, gibt es überdies für eine entsprechende Zuordnung vor allem von *Creniceras dentatum* keinerlei Handhaben. Keine Art der Gattung *Taramelliceras* des unteren Kimmeridgien stimmt in ihren inneren Umgängen so weitgehend mit *Creniceras* überein, wie dies D. F. B. PALFRAMAN (1966) aus dem unteren Oxfordien berichtet. Eine Verwechslung unerwachsener *Taramelliceras* und *Creniceras* im unteren Kimmeridgien ist ausgeschlossen. Für *Creniceras dentatum* läßt sich kein zu *Taramelliceras* gehöriger Macroconch erkennen.

4. *Streblites*

Die stratigraphische Verbreitung der Gattung *Streblites* HYATT 1900 stimmt in Süddeutschland genau mit derjenigen von *Creniceras dentatum* überein. Es ist darum erforderlich, auch die Beziehungen von *C. dentatum* zu *Streblites* zu diskutieren.

Streblites ist nach H. HÖLDER (1955) ein Abkömmling einer Seitenlinie von *Taramelliceras*. Eine Übersicht über die süddeutschen Arten gibt U. HÖROLDT (1964). Die Gehäuse von *Streblites* sind im erwachsenen Zustand mittelgroß bis großwüchsig. Ihr Phragmokon endet bei einem Durchmesser von 50–80 mm. Mündungsöhren besitzen sie nicht; der Mundsau springt auf Flankenmitte etwas vor.

Neben den großen Exemplaren kommen häufig (oft zu über 50% des Materials) auch Kleinformen mit Wohnkammer vor. Zwischen ihnen und den Großformen gibt es alle Übergänge. Es handelt sich bei den Kleinformen nach der Analyse der Gehäusegröße und nach sonstigen Merkmalen um Jugendstadien. Bei diesen Jugendstadien ist kein bestimmter Größenwert bevorzugt. Das steht im krassen Gegensatz zu *Creniceras dentatum*, bei dem unter 5% des Materials vorzeitig abgestorben sind. Dieses unterschiedliche Verhalten erschwert die Deutung der beiden Formen als ein dimorphes Paar (vgl. Abb. 8).

Die Windungsverhältnisse von *Creniceras dentatum* und *Streblites tenuilobatus* stimmen auf inneren Umgängen vollständig überein (Abb. 9). Das bedeutet allerdings noch nicht, daß beide Arten deshalb als dimorphe Geschlechter einer Art aufzufassen sind. Die Parallelität von Windungshöhe und Nabelweite bei beiden Arten

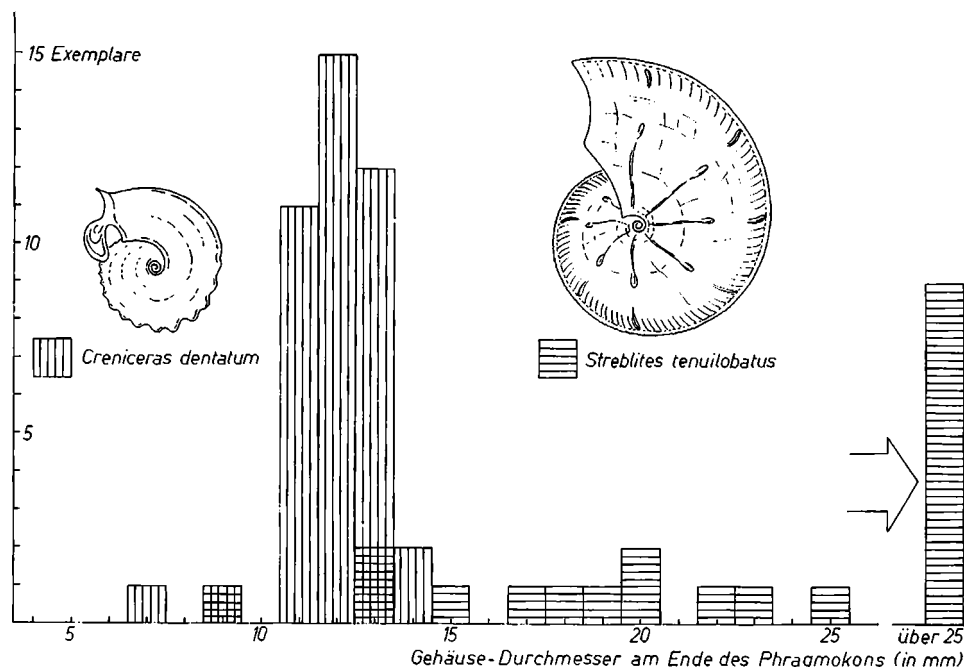


Abb. 8: Anteil unerwachsener Wohnkammer-Exemplare in einer Fauna der *hypselocyclum*-Zone (enger Schichtkomplex von etwa 1 m Mächtigkeit) der Steige Bärenthal — Kolbingen (Kreis Tuttlingen, Baden-Württemberg, Deutschland). Er ist bei *Creniceras* sehr gering, bei *Streblites* dagegen sehr hoch. Nach Material aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart.

Immature individuals are much more frequent in *Streblites* than in *Creniceras* (*hypselocyclum* zone, Southwestern Germany).

bewegt sich nämlich in Größendimensionen, in denen auch Vertreter anderer Gattungen oft nicht deutlich zu unterscheiden sind.

Ein Vergleich der Windungsverhältnisse innerer Umgänge verschiedener „Opelien“gattungen zeigt (Abb. 10), daß bis etwa 5 mm Gehäusedurchmesser Gattungskennzeichen meist noch nicht feststellbar sind (nur *Trimarginites* fällt durch seine geringe Windungsdicke klar heraus) und daß erst zwischen 10 und 15 mm Durchmesser eine statistische Trennung der Werte möglich wird.

Die Lobenlinie von *Streblites* zeichnet sich im Alter durch ihren Element-Reichtum und den extremen Zerschlitungsgrad aus. Auf Jugendstadien ist sie allerdings wesentlich einfacher gebaut. Bei einer Windungshöhe von 5—6 mm stimmt sie mit der Sutura von *Creniceras dentatum* völlig überein (Abb. 11). Dieselbe Übereinstimmung besteht allerdings auch mit gleichgroßen Stadien von *Taramelliceras*-Arten (vgl. H. HÖLDER 1955, S. 88, Abb. 47—50/51). Die frühe Ontogenie der Lobenlinie ist bei *Streblites* wegen des der Untersuchung ungünstigen Erhaltungszustandes noch nicht bekannt (vgl. auch O. H. SCHINDEWOLF 1964, S. 421).

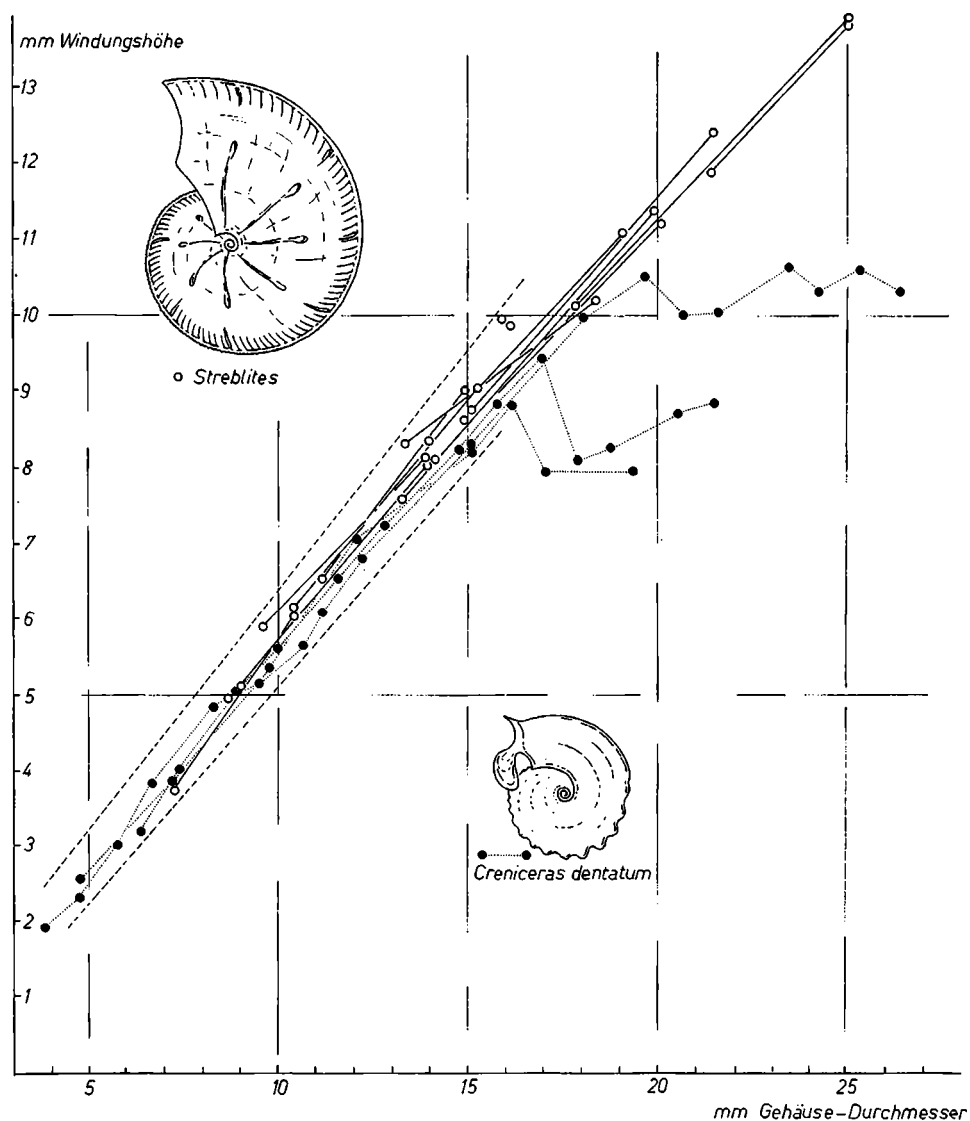


Abb. 9: Innere Windungen von *Creniceras dentatum* (REINECKE) und *Streblites tenuilobatus* (OPPEL) unterscheiden sich in Windungshöhe und Nabelweite nicht. Das untersuchte Material stammt aus dem Weißjura gamma der Schwäbischen Alb.

Inner whorls of *Creniceras dentatum* (REINECKE) and *Streblites tenuilobatus* (OPPEL) do not differ in whorl height and umbilical width.

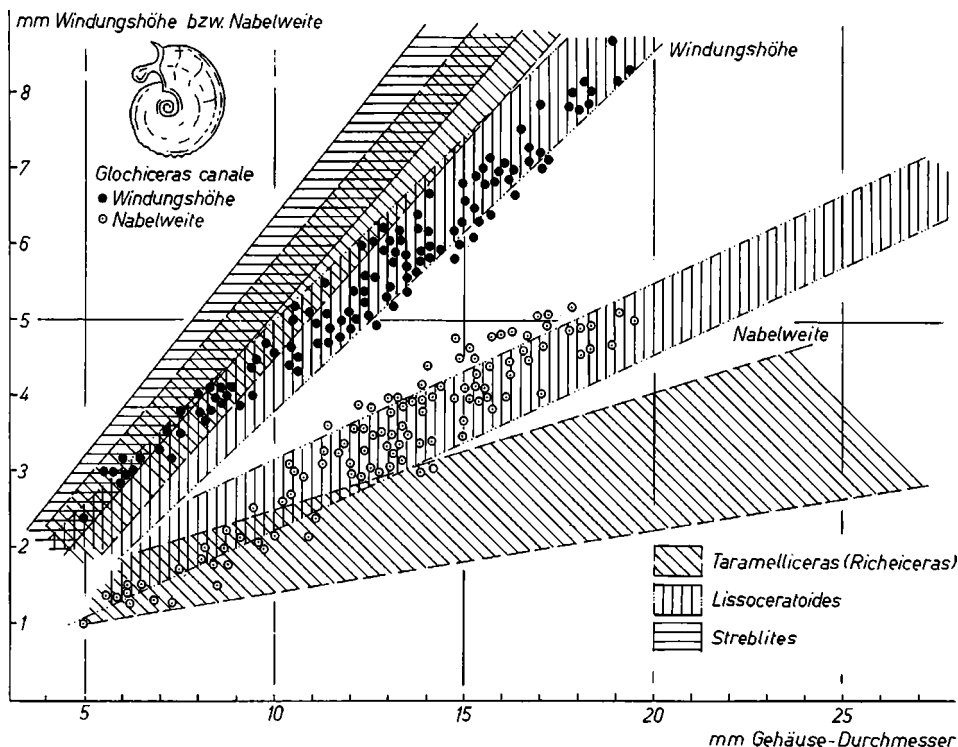
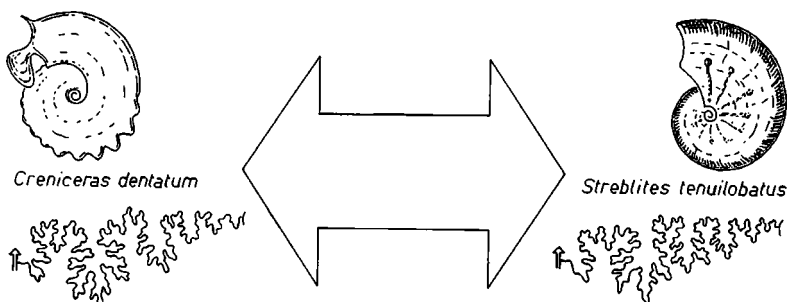


Abb. 10: Nabelweite und Windungshöhe bei inneren Windungen verschiedener „Oppelien“-Gattungen des oberen Juras. Unterhalb von 5–7 mm Gehäusedurchmesser sind die Windungsverhältnisse aller dargestellten Gattungen sehr ähnlich. Vgl. auch Abb. 1, 2, 7, 9, 16, 17 und 18.

In shells of several different genera of Upper Jurassic „oppeiliids“ smaller than 5–7 mm the umbilical width and whorl height do not differ markedly.



Ein für *Streblites* in etwas fortgeschrittenen ontogenetischen Stadien bezeichnendes Merkmal ist der feingezähnte Kiel, der von einem meist in Kalkspat umgewandelten Hohlkielboden unterfangen wird. Dieses spätere Kielband ist schon bei Gehäusedurchmessern ab etwa 10 mm i. d. R. deutlich erkennbar und liefert eine sichere Unterscheidungshilfe gegenüber sonst ähnlichen Innenwindungen von *Taramelliceras*. Noch kleinere Stadien sind extern entweder ganz schwach gehöckert oder glatt.

Bei *Creniceras dentatum* tragen frühe Stadien, soweit bekannt, ebenfalls auf der Externseite ein feingezähntes Kielband. Allerdings ist ein — sich ebenfalls ab etwa 10 mm Gehäusedurchmesser entwickelnder — späterer Kielboden wesentlich seltener erhalten als bei *Streblites*. Daraus folgt, daß der Bau der Externseite in großen Zügen zwar übereinstimmt. In der Beschaffenheit des Hohlkielbodens müssen jedoch statistische Unterschiede bestehen, die erklären, weshalb er bei *Creniceras dentatum* seltener in Calzit umgewandelt und dadurch erhalten wird.

Die für *Creniceras* bezeichnenden groben Externzähne sind ein Altersmerkmal. Erst gegen Ende des Phragmokons löst sich der feingezackte Kiel in Einzelzähne auf. Ein Altersmerkmal bei *Streblites* ist die Abflachung und Eindellung der Externseite, in deren Mitte oft noch ein flacher Kielfaden mit niedrigen aufsitzenden Zähnchen zu verfolgen ist (vgl. U. HÖROLDT 1964, S. 10).

Die Flankenskulptur setzt bei *Streblites* in Form kurzer marginaler Rippchen etwa bei 10 mm Gehäusedurchmesser ein. Auf gleichgroßen Stadien fehlt bei *Creniceras* jede Marginalskulptur. Da auf entsprechenden Stadien jedoch schon die Auflösung des Externkiels zu beobachten ist, kann man auch das Fehlen von Skulptur als Altersmerkmal auffassen.

Obwohl Jugendstadien von *Creniceras dentatum* und *Streblites tenuilobatus* demnach in zahlreichen Merkmalen übereinstimmen, halte ich die beiden Formen nicht für Geschlechter einer Art. Gegen diese Deutung sprechen die unterschiedliche Absterberate unerwachsener Stadien und verschiedene Eigentümlichkeiten in der Skulptur. Die Gemeinsamkeiten von Windungsverhältnissen und Lobenbau lassen sich zwanglos dadurch erklären, daß sie keine artcharakteristischen, sondern gruppenspezifische Merkmale darstellen.

Den gravierendsten Einwand gegen die Zuordnung von *Creniceras dentatum* und *Streblites* zueinander liefert jedoch die stratigraphische Verbreitung von *Streblites* außerhalb von Süddeutschland, die in keiner Weise mehr mit derjenigen von *Creniceras dentatum* übereinstimmt (Abb. 12).

Abb. 11: Auf inneren Windungen stimmen Bauplan und Zerschlitungsgrad der Lobenlinien bei *Creniceras dentatum* (REINECKE) und *Streblites tenuilobatus* (OPPEL) im Rahmen der normalen Variabilität völlig überein.

Lobenlinien x 5.

Cr. dentatum: Original im Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Ce 1104/20, Weißjura gamma, Weißensteiner Steige (Kreis Göppingen, Baden-Württemberg, Deutschland).

St. tenuilobatus: Original im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart, Nr. 22854, Weißjura gamma (*hypselocyclum*-Zone), Steige Bärenthal-Kolbingen (Kreis Tuttlingen, Baden-Württemberg, Deutschland).

The suture lines in juvenile stages of *Creniceras dentatum* (REINECKE) and *Streblites tenuilobatus* (OPPEL) are very similar.

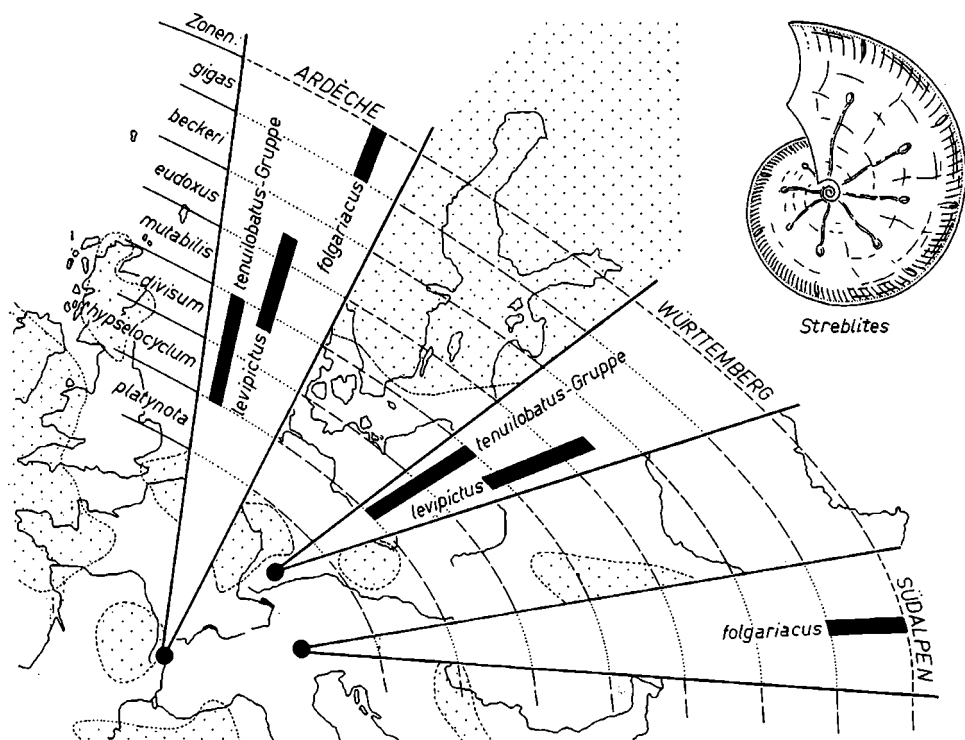


Abb. 12: Das stratigraphische Vorkommen von *Streblites* in der Ardèche (Südfrankreich), in Württemberg (Süddeutschland) und in den Südalpen (Norditalien).

The stratigraphical distribution of *Streblites*.

In die Verwandtschaft von *Streblites* gehört nach F. BERCKHEMER & H. HÖLDER (1959) und A. ZEISS (1968) die untertithonische Gattung *Neochetoceras*; O. F. GEYER (1960) stellt sie allerdings zu den *Ochetoceratinae*. Die für die Verwandtschaft von *Neochetoceras* mit *Streblites* angeführten Gründe (F. BERCKHEMER & H. HÖLDER 1959, S. 103) sind allerdings nicht beweiskräftig. Die Nabelweite stimmt mit *Streblites* und mit engnabeligen Vertretern von *Ochetoceras* überein. Die Flankenrinne kann auch bei manchen eindeutigen *Ochetoceraten* weitgehend unterdrückt sein (vgl. U. HÖROLDT 1964, Taf. 4, Fig. 4, 6); sie ist jedoch bei *Neochetoceras steraspis* nach A. ZEISS (1968, S. 122) vorhanden. Die für *Streblites* bezeichnende Ausbildung der Sutura (Laterallobus länger als Externlobus) ist auch bei *Ochetoceras* beobachtet (U. HÖROLDT 1964, S. 45). Das bei *Neochetoceras* und *Streblites* fehlende Aufbiegen der Marginalrippchen zum Kiel ist bei *Ochetoceras* nur Artmerkmal.

Dagegen erinnert die nach A. ZEISS (1968, S. 122) bei *Neochetoceras* vorhandene Verbreiterung der Externseite auf der Wohnkammer an die Verhältnisse bei *Streblites*. Die Gestalt des Mundsaumes hat jedoch Ähnlichkeit mit *Ochetoceras*. Die systematische Stellung von *Neochetoceras* muß demnach vorläufig als unklar gelten.

Nach A. ZEISS (1968, S. 121) kommen bei *Neochetoceras* dimorphe Arten vor. *N. steraspis* wird als Microconch mit Mündungsohren gedeutet; von *N. mucronatum* werden Mündungsohren abgebildet (A. ZEISS 1968, S. 123, Taf. 26, Fig. 4). Als zu-

gehörige macroconche Arten erwähnt A. ZEISS (1968, S. 121) *N. bous* und *N. usselse*. Da „*N.*“ *bous* jedoch bisher erst völlig unzureichend beschrieben ist, kann die Zugehörigkeit der Art zur Gattung *Neodietoceras* nicht als bewiesen gelten. *N. usselse* ist bisher nur in einem Einzelstück bekannt. Die Frage eines Dimorphismus bei *Neodietoceras* kann somit noch nicht schlüssig beurteilt werden; für die Verhältnisse bei *Streblites* ist sie ohne Belang.

5. *Glochiceras* und *Taramelliceras*

Die Gattung *Glochiceras* HYATT 1900 (B. ZIEGLER 1958) umfaßt kleinwüchsige Gehäuse, die regelmäßig aufgewunden und durchweg mäßig weit genabelt sind. Die Mündung trägt seitliche Ohrfortsätze, bei manchen Arten auch eine externe Kapuze (Rostrum). Die Skulptur ist meist schwach, manchmal nicht erkennbar. Selten kommen kräftigere sichelförmige Spaltrippen vor. Einige Arten tragen marginale Knötchen, wie sie bei *Taramelliceras* verbreitet sind. Die Externseite ist gerundet, zugefirstet oder längs gefurcht; sie kann glatt, gehöckert oder quer gekerbt sein. Die Lobenlinie ist element-ärmer als bei *Taramelliceras* und *Creniceras*. Ob die von O. H. SCHINDEWOLF (1964, S. 381—382) beschriebene Einheitlichkeit des innersten Umbilikal-Lobus für alle Arten gilt, ist nicht bekannt.

Von *Taramelliceras* ist *Glochiceras* klar unterschieden. *Glochiceras*-Gehäuse sind fast stets weiter genabelt; auch innere Umgänge ab 5—7 mm Gehäusedurchmesser unterscheiden sich dadurch deutlich. Ferner sind die Suturen bei *Glochiceras* i. d. R. element-ärmer und weniger stark zerschlitzt. Die Skulptur von *Glochiceras* ist schon auf inneren Windungen fast stets viel schwächer; die umbilikalen Anteile der Rippen sind zum Nabel hin zurückgekämmt, während sie bei *Taramelliceras* hakenförmig vorgebogen sind.

Trotz dieser Unterschiede, die keinerlei objektive Anhaltspunkte zur Deutung von *Taramelliceras* und *Glochiceras* als dimorphe Macro- und Microconche übriglassen, wurden die Gattungen immer wieder aufeinander bezogen. Das lag mindestens teilweise daran, daß zu bestimmten Zeiten Artenpaare auftreten, die sich im Adultstadium — oft aber nicht auf inneren Umgängen — außerordentlich ähnlich sehen.

Ein erstes „Artenpaar“ kommt in der *bimammatum*-Zone (Weißjura ober-alpha) ziemlich häufig vor. Es handelt sich um *Taramelliceras lochense* und *Glochiceras microdomum*. Für beide Arten sind feine externe Zähnen bezeichnend. *Taramelliceras lochense* ist allerdings durch Übergänge mit *T. pichleri* verbunden, das sich artlich nur schwer trennen läßt und deutliche Marginalrippchen trägt, die *T. lochense* und den gleichaltrigen *Glochiceraten* fehlen. Diese sind außerdem auch auf inneren Windungen (ab 5—7 mm Gehäusedurchmesser) deutlich weiter genabelt. Am Beginn der Wohnkammer beträgt die Nabelweite bei *Glochiceras microdomum* durchschnittlich 25 % (21—29 %) gegenüber 11—18 % bei *T. lochense* und *T. pichleri*. *Gl. microdomum* einerseits und *T. lochense* und *T. pichleri* andererseits sind somit keine Dimorphe.

Ein zweiter Fall von Ähnlichkeiten zwischen *Taramelliceras* und gleichaltrigen *Glochiceraten* ist aus der *planula*-Zone (Weißjura beta) mit dem Paar *T. falcula* und *Gl. lingulatum* bekannt (B. ZIEGLER 1958). Allerdings ist *T. falcula* eine kleinwüchsige Art ihrer Gattung; sie unterscheidet sich in ihrer Größe kaum von *Gl. lingulatum* und gibt damit kein Beispiel größendimorpher Arten ab. Die Gehäuse von *T. falcula*

sind i. d. R. wenig enger genabelt und dicker als die zeitgleichen *Glochiceraten*, doch liegen die Meßwerte noch innerhalb der Variationsbreite von *Gl. lingulatum*:

	Durchmesser mm	Windungsdicke ‰	Nabelweite ‰
<i>Glochiceras lingulatum</i>	29 (21—38)	29 (25—33)	28 (19—35)
<i>Taramelliceras falcula</i>	28 (21—34)	32 (29—36)	25 (21—30)

Im Gegensatz zu den meisten *Taramelliceras*-Arten fehlen bei *T. falcula* marginale und externe Knötchen. Die Skulptur erinnert dadurch stark an kräftig skulptierte Varianten von *Glochiceras*. Dennoch sind auch hier klare Unterschiede vorhanden: Wie bei allen *Glochiceraten* sind bei *Gl. lingulatum* die Umbilikalrippchen zum Nabel hin zurückgekämmt. Bei *T. falcula* sind sie jedoch — wie stets bei *Taramelliceras* — am Nabel wieder nach vorne eingekrümmt. Da durch dieses Merkmal auch die Jugendstadien unterschieden sind, können die beiden Arten keine Dimorphe sein.

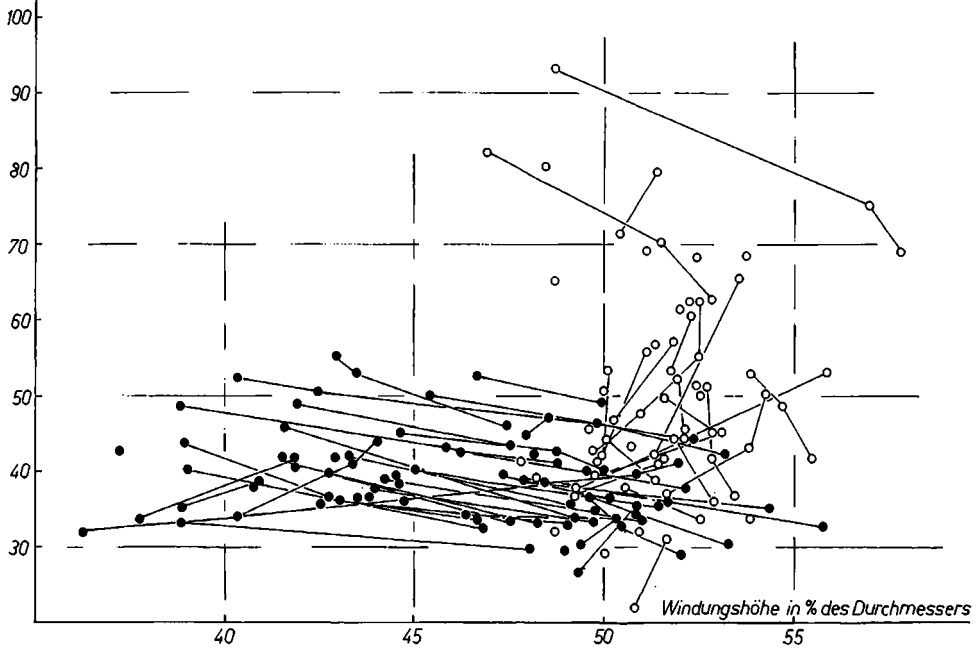
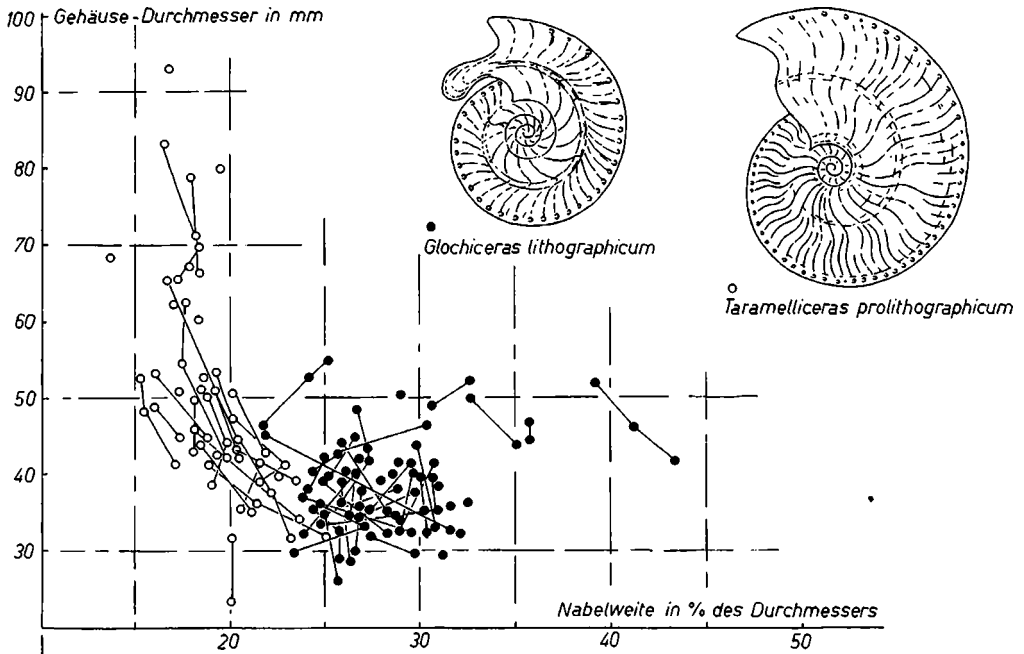
Sehr weitgehende Übereinstimmung zeigen die beiden Arten *Taramelliceras plicatocrenosum* und *Glochiceras pseudocarachteis* aus der *beckeri*-Zone (Weißjura epsilon und unter-zeta). Da jedoch begründete Zweifel bestehen, daß *T. plicatocrenosum* wirklich ein *Taramelliceras* ist (vgl. S. 35), seien beide Arten in diesem Zusammenhang nicht weiter erörtert.

Ein weiteres „Artenpaar“ stellen *Taramelliceras prolithographicum* und *Glochiceras lithographicum* dar. *Gl. lithographicum* ist ein Angehöriger der Untergattung *Paralingulaticeras* (B. ZIEGLER 1958), die konvergent zu *Taramelliceras* Marginalknötchen entwickelt hat. Beide Arten kommen in der *lithographicum*- (*hybonotum*-, *gigas*- bzw. *stereaspis*-)Zone (Weißjura mittel-zeta) Südwestdeutschlands nur sehr selten vor, treten jedoch in der südlichen Frankenalb und in Südostfrankreich (Montagne de Crussol) nebeneinander häufig auf. Ihre Gemeinsamkeiten und Unterschiede sind schon von F. BERCKHEMER & H. HÖLDER (1959) und H. HÖLDER & B. ZIEGLER (1959) hervorgehoben worden. Daß auch die Jugendstadien deutlich verschieden sind, geht aus einem Vergleich der Entwicklung der Windungsverhältnisse (Abb. 13) hervor. Bei Innenwindungen um 30 mm Gehäusedurchmesser ist *T. prolithographicum* deutlich enger genabelt als *Gl. lithographicum*; die Variationsbreiten überlappen sich allerdings etwas. Beim weiteren Wachstum verengt sich der Nabel bei *T. prolithographicum* sehr deutlich; bei *Gl. lithographicum* ist dagegen keine klare Gesetzmäßigkeit festzustellen. Umgekehrt nimmt bei den meisten Individuen von *Gl. lithographicum* die Windungshöhe mit steigendem Gehäusedurchmesser sehr deutlich ab, während bei *T. prolithographicum* dieser regelmäßige Trend fehlt. Die beiden Arten unterscheiden sich somit nicht nur im Habitus allein, sondern auch in den morphogenetischen Trends. Sie können keinesfalls Dimorphe sein.

Abb. 13: Das Artenpaar *Glochiceras lithographicum* (OPPEL) und *Taramelliceras prolithographicum* (FONTANNES). Die Arten unterscheiden sich trotz der generellen Ähnlichkeit nicht nur im Mundsäum und in Feinheiten der Skulptur (Verlauf der Umbilikal-Rippen!), sondern auch im ontogenetischen Verhalten von Nabelweite und Windungshöhe. Das untersuchte Material stammt aus den Mörsheimer Schichten (Unter-Tithon, *hybonotum*-Zone) des Horstbruches bei Mörsheim (Landkreis Eichstätt, Bayern, Deutschland).

Nach Material im Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich und einer Ausarbeitung durch B. BLANC und D. FREY in den Paläontologischen Übungen für Vorgeordnete an der Universität Zürich (1959).

Whorl height and umbilical width in *Glochiceras lithographicum* (OPPEL) and *Taramelliceras prolithographicum* (FONTANNES).



Ähnlichkeiten treten nicht nur zwischen Arten von *Taramelliceras* und *Glochiceras* auf, sondern auch zwischen *Glochiceras*-Arten desselben stratigraphischen Niveaus gibt es bemerkenswerte Parallelitäten. *Glochiceras microdomum* zeigt weitgehende Übereinstimmung zum gleichaltrigen, kleineren *Gl. canale* (vgl. B. ZIEGLER 1958). Außer durch die Gehäusegröße lassen sich beide Arten allerdings auch durch den Bau der externen Zähne gut unterscheiden. Bei *Gl. microdomum* werden die Zähne durch eine sekundäre Schalenlage unterfangen, die im fossilen Zustand meist als spätes Band erhalten ist. Bei *Gl. canale* fehlt eine derartige Struktur. Die beiden Arten können wegen dieser morphologischen Verschiedenheit nicht als Dimorphe betrachtet werden.

Von der Basis der *planula*-Zone (Weißjura beta) an kommen nebeneinander die beiden Arten *Gl. lingulatum* und *Gl. nudatum* vor. Sie unterscheiden sich auf der Wohnkammer durch folgendes Merkmal: *Gl. lingulatum* trägt eine — meist schwache — Flankenskulptur, die auf Flankenmitte knieförmig weit vorspringt. Bei *Gl. nudatum* sind die Rippchen wesentlich schwächer geschwungen (vgl. B. ZIEGLER 1958, Taf. 12, Fig. 1—5 mit Fig. 8—10).

Dieselben Unterschiede treten auch bei den an der Wende Kimmeridgien/Tithon nebeneinander vorkommenden Arten *Gl. planulatum* und *Gl. solenoides* auf. Bei *Gl. planulatum* sind die Rippchen auf Flankenmitte weit vorgezogen, bei *Gl. solenoides* sind sie dagegen nur schwach geschwungen (vgl. B. ZIEGLER 1958, Taf. 15, Fig. 2, 3 und 6 mit Fig. 9). Innenwindungen der beiden Artenpaare sind ununterscheidbar, doch gilt das auch gegenüber anderen Arten der Gattung *Glochiceras*.

Die auffällige Parallelität im zeitlichen Vorkommen von *Gl. lingulatum* und *Gl. nudatum* bzw. von *Gl. planulatum* und *Gl. solenoides* kann möglicherweise heißen, daß es sich bei den paarweise auftretenden Formen nicht um getrennte Arten, sondern nur um unterschiedliche Erscheinungsformen einer einzigen Art handelt. In diesem Falle wäre es denkbar, daß die Paare sexuelle Dimorphe darstellen. Begründet ist diese Vorstellung jedoch nicht.

*

Die Stammesgeschichte der Gattung *Glochiceras* verläuft mit derjenigen von *Taramelliceras* nicht parallel (vgl. Abb. 14). Auch mit der Entfaltung anderer Gattungen besteht keine Übereinstimmung. Die Wurzeln von *Glochiceras* sind nicht eindeutig nachzuweisen, wenn auch vermutet werden kann, daß die Gattung von *Hecticoceras* (s. l.) abstammt. Im gesicherten unteren Oxfordien sind unzweideutige *Glochiceraten* noch nicht bekannt. Das mittlere Oxfordien (Zone des *Perisphinctes plicatilis*) ist auf seine *Glochiceras*-Fauna noch nicht genau untersucht. Erst ab dem oberen Oxfordien (Zone des *Gregoryceras transversarium*) ist die Gattung formenreich vertreten.

Eine erste Gruppe (Untergattung *Glochiceras* s. str.) ist in sich sehr geschlossen und besteht aus einer Kette sich ablösender Arten, die von der *transversarium*-Zone bis ins untere Tithon reicht. Seitenlinien sind nur ganz vereinzelt nachzuweisen. Die Untergattung wird charakterisiert durch den linsenförmigen Querschnitt ihrer Gehäuse, durch die externe Mündungskapuze, durch den zum Nabel zurückweichenden Mundsaum und durch die relativ plumpen Loben, deren Teiläste kürzer sind, als das sonst bei *Glochiceras* der Fall ist.

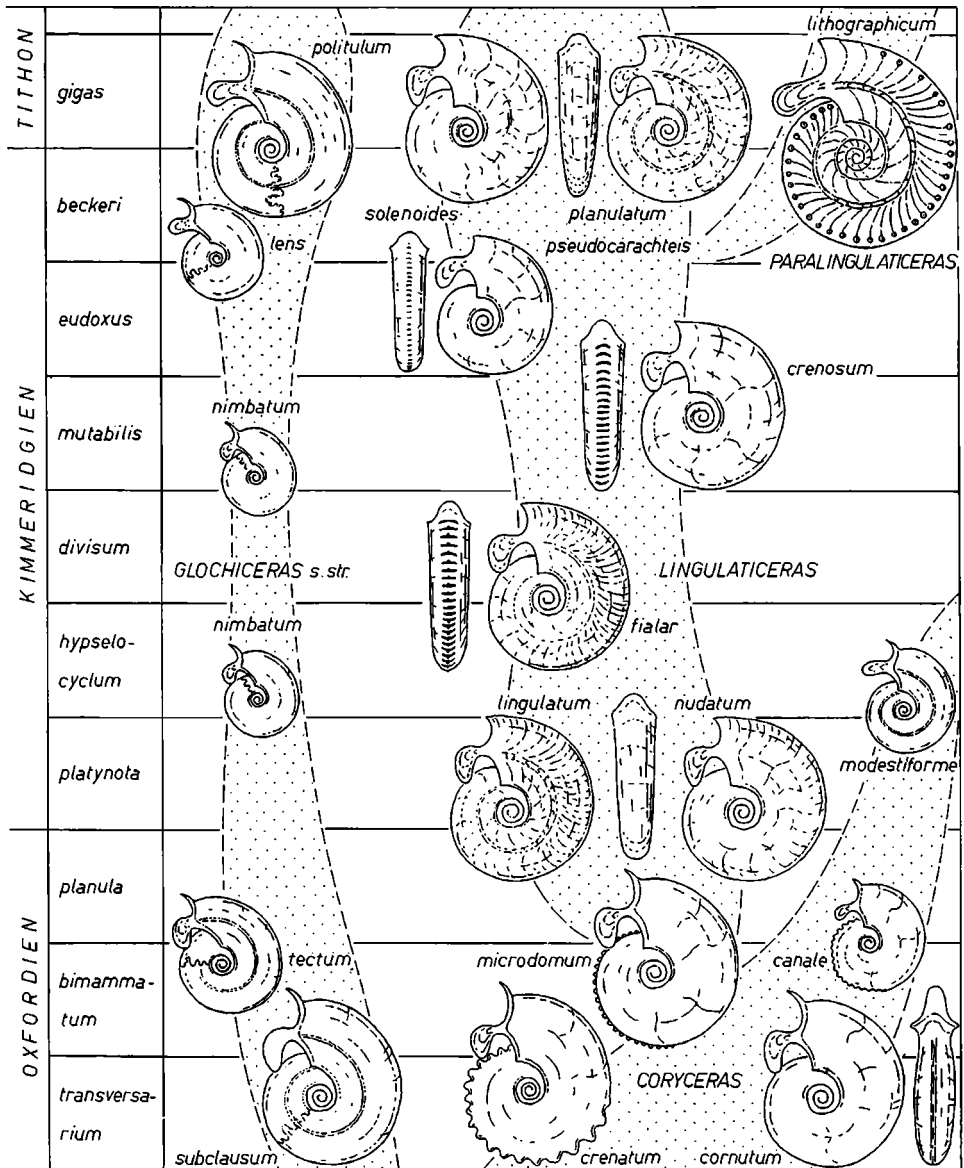


Abb. 14: Entwicklungsgang der Gattung *Glodicer*. Angegeben sind nur die häufigeren Arten.

Evolution of *Glodicer*. Only the more frequent species are mentioned.

Weit weniger einheitlich ist die Untergattung *Coryceras*, die sich durch hoch-ovalen Windungsquerschnitt, externe Mündungskapuze, den zum Nabel nicht zurückweichenden Mundsaum und weniger plumpe Loben auszeichnet. Sie tritt erstmals in der *transversarium*-Zone mit mehreren Arten auf und ist in Süddeutschland durch-

gehend bis ins untere Kimmeridgien nachgewiesen. Klare Entwicklungslinien lassen sich bei ihr nur mit Mühe feststellen; es ist vorstellbar, daß sich von *Gl. cornutum* (*transversarium*-Zone) die beiden Arten *Gl. microdomum* und *Gl. canale* (*bimammatum*-Zone) ableiten und daß an *Gl. canale* die Art *Gl. modestiforme* (*planula*-Zone bis *hypselocyclum*-Zone) anknüpft. In Mexico ist *Coryceras* noch in jüngeren Schichten bekannt. Nach K. W. BARTHEL (1962, S. 17–19) zeigt auch *Gl. carachtheis* aus dem mittleren Tithon die für *Coryceras* typischen Merkmale.

Die Untergattung *Lingulaticeras* scheint auf *Gl. microdomum* zurückzugehen. Sie unterscheidet sich von *Coryceras* durch das Fehlen der externen Mündungskapuze. Die von B. ZIEGLER (1958, S. 128) hierher gestellte Art *Gl. politum* dürfte die für die Untergattung bezeichnenden Merkmale konvergent erworben haben. Die Stammesgeschichte von *Lingulaticeras* ist schwierig zu beurteilen, da über die Stellung verschiedener Arten keine volle Klarheit herrscht. Was die häufigeren Arten betrifft, so ist am wahrscheinlichsten, daß das Artenpaar *Gl. lingulatum* und *Gl. nudatum* an der Wurzel der Untergattung steht. An *Gl. lingulatum* dürften die Arten mit externer Querskulptur — *Gl. fialar*, *Gl. crenosum*, *Gl. pseudocaracheis* — anschließen. An *Gl. nudatum* scheint *Gl. modestum* anzuknüpfen. Im oberen Kimmeridgien (*beckeri*-Zone, Weißjura epsilon) durchläuft die Untergattung eine Phase, während der erneut Formen auftreten, die denen des oberen Oxfordien sehr ähnlich sind. Beispiele sind *Gl. planulatum* und *Gl. solenoides*.

Ebenfalls in die *beckeri*-Zone fällt die Entstehung der Untergattung *Paralingulaticeras*. Auf Grund der Gehäusemerkmale kann man annehmen, daß sie von *Lingulaticeras* abstammt. Sie ist durch hochovalen Windungsquerschnitt, das Fehlen einer externen Mündungskapuze, den zum Nabel nicht zurückweichenden Mundsaum, wenig plumpe Loben und marginale Knötchen ausgezeichnet. Die marginalen Knötchen, die als Konvergenzbildung zu den Marginalknötchen der *Taramelliceras* aufzufassen sind, kommen bei den Arten der *beckeri*-Zone (*Gl. nodosum* und *Gl. parcevali*) nur in geringer Zahl vor. Bei *Gl. lithographicum* im unteren Tithon (Weißjura mittel- und ober-zeta) krönen sie dagegen das marginale Ende jeder Rippe, wie das auch für die *Taramelliceras*-Untergattung *Fontannesiella* bezeichnend ist. Allerdings bereitet es Schwierigkeiten, einen Einzelfund, der vermutlich aus dem höheren Weißjura delta (*eudoxus*-Zone) stammt (vgl. S. 36), in dieses Bild einzufügen.

Trotz aller noch offenen Fragen geht aus der Stammesgeschichte von *Glochiceras* eindeutig hervor, daß es sich bei der Gattung um einen zusammengehörigen Kreis von Arten handelt, die nicht als Partner anderer, dimorpher, Gruppen aufgefaßt werden können.

Dasselbe Ergebnis bringt eine Untersuchung der Häufigkeitsverteilung von *Glochiceras* in bestimmten Abschnitten des Kimmeridgien der Schwäbischen Alb (Abb. 15). Die drei Arten *Gl. nimbatum*, *Gl. crenosum* und *Gl. modestum* lösen sich in ihren Häufigkeitsmaxima während der *mutabilis*- und der *eudoxus*-Zone (Weißjura delta) mehrfach ab. Andere Formen (z. B. *Taramelliceras*-Arten) zeigen ein vergleichbares Verhalten nicht. Nimmt man an, daß die *Glochiceras*-Arten sich in ihren ökologischen Ansprüchen weitgehend ähneln, jedoch nicht völlig übereinstimmen, und daß sich die Lebensbedingungen während des Weißjura delta geringfügig änderten, so ist von miteinander nahe verwandten Arten geradezu zu erwarten, daß sie einander ablösende Häufigkeitsmaxima zeigen, wie sie bei den *Glochiceras*-Arten zu beobachten sind.

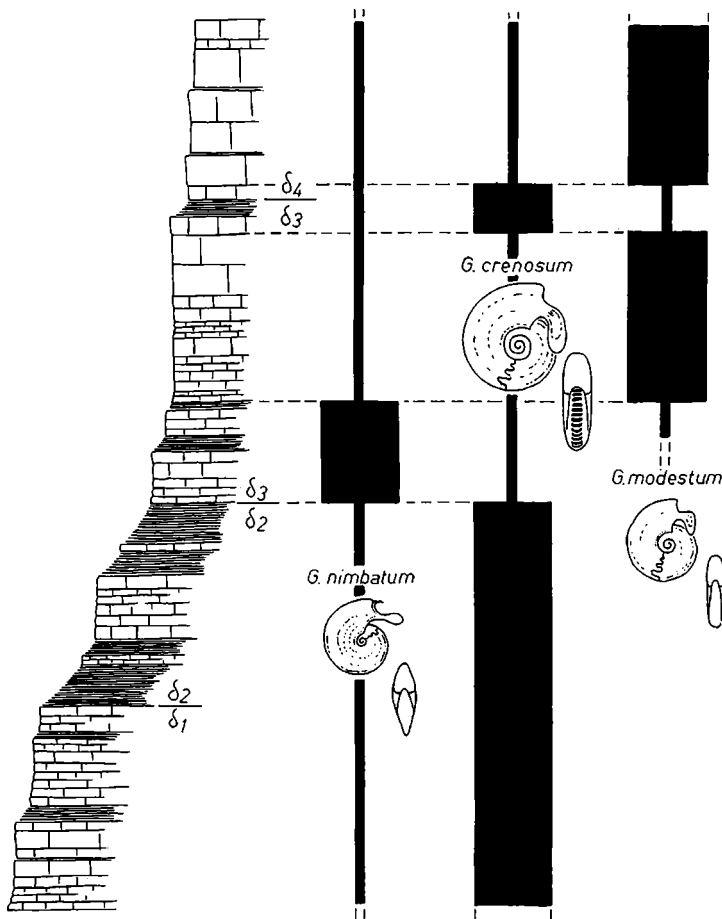


Abb. 15: Die Häufigkeits-Verteilung dreier *Glochiceras*-Arten im Weißjura delta (Kimmeridgien, *mutabilis*- und *eudoxus*-Zone) der Schwäbischen Alb. Daß die Arten sich in ihren Häufigkeits-Maxima mehrfach ablösen, ohne daß andere Gattungen diese Erscheinung zeigen, läßt auf ökologische Vertretung und nahe Verwandtschaft schließen.

The frequency of three species of the genus *Glochiceras* in the Kimmeridgian (*mutabilis* and *eudoxus* zones) of Southwestern Germany.

6. *Lissoceratoides* und *Haploceras*

Die Gattung *Lissoceratoides* SPATH 1923 wurde von H. MAKOWSKI (1962, S. 25) als macroconcher Partner von *Glochiceras* gedeutet. H. MAKOWSKI bezog insbesondere die Arten *L. erato* und *Gl. cornutum* aufeinander. *Lissoceratoides* ist wie *Glochiceras* skulpturarm. Seine Externseite ist gerundet. Es ist allerdings in fortgeschrittenen Altersstadien deutlich höherründig und schlanker als *Glochiceras*. Auch innere Windungen ab ca. 20 mm Gehäusedurchmesser unterscheiden sich, allerdings nur in ihren Durchschnittswerten und nicht im Einzelfall. Ferner sind die Anwachsstreifen bei *Lissoceratoides* wie bei *Taramelliceras* am Nabel hakenförmig eingekrümmt, bei *Glochiceras* jedoch zurückgekämmt. Während der Ontogenie der Lobenlinie bleibt der innerste Umbilikal-Lobus nach O. H. SCHINDEWOLF (1964, S. 376) einheitlich, wie das möglicherweise auch für *Glochiceras* gilt.

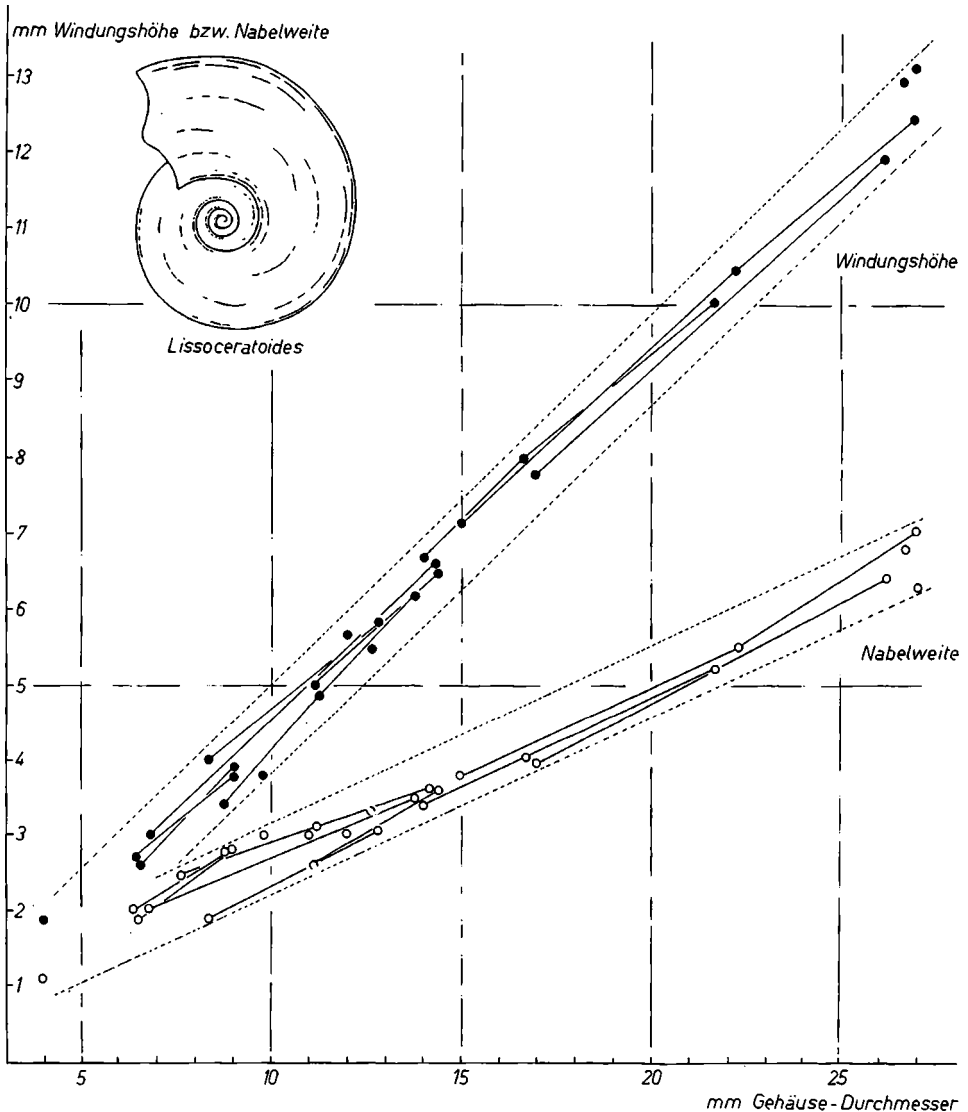


Abb. 16: Die Entwicklung von Windungshöhe und Nabelweite von *Lissoceratoides rollieri* (DE LORIO) aus dem unteren Oxfordien von La Voulte sur Rhône (Département Ardèche, Frankreich). Nach Material aus dem Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich.

Whorl height and umbilical width in *Lissoceratoides rollieri* (DE LORIO) (Lower Oxfordian).

Unterschiedlich ist vor allem das stratigraphische Vorkommen. *Lissoceratoides* scheint mit der Gattung *Lissoceras* (Bajocien-Bathonien) durch zeitliche Bindeglieder in Beziehung zu stehen; die Gattung ist im unteren Oxfordien häufig und reicht bis in die *transversarium*-Zone (Weißjura unter-alpha) hinein. Danach fehlt sie. *Glochiceras* setzt dagegen erst in der *transversarium*-Zone voll ein und reicht bis ins Tithon. Die von H. MAKOWSKI angenommenen Beziehungen können deshalb nicht aufrecht erhalten werden.

Nach O. H. SCHINDEWOLF (1964, S. 379, S. 428) ist *Haploceras* ZITTEL 1870 ein direkter Abkömmling von *Lissoceratoides*. Begründet wird das mit der übereinstimmenden Lobenentwicklung frühontogenetischer Stadien. Das Fehlen jeglicher zeitlicher Bindeglieder in allen Zonen zwischen der *bimammatum*-Zone (Weißjura ober-alpha) und der *eudoxus*-Zone (Weißjura ober-delta) jeweils einschließlich spricht jedoch gegen eine direkte Verwandtschaft der beiden Gattungen. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß ein allmählicher morphologischer Übergang von *Taramelliceras* über *Metahaploceras* zu *Haploceras* nachgewiesen ist (H. HÖLDER 1955, S. 74). Bezeichnende Entwicklungsschritte sind dabei die Erweiterung des Nabels (*Taramelliceras strombecki*: 20–26%, *T. semibarbarum*: 28–36% Nabelweite), sowie die Reduktion zunächst der Marginalknötchen (bei *T. semibarbarum* fehlen sie i. d. R.), später auch der Flankenskulptur (bei *Haploceras subelimum* ist sie noch angedeutet, bei jüngeren *Haploceras* kaum mehr erkennbar). Zwar ist auch hier eine zeitliche Lücke vorhanden, doch umfaßt sie nur den Weißjura delta (*mutabilis*- und *eudoxus*-Zone). Es ist meines Erachtens nicht zulässig, das (statistisch ungenügend abgesicherte) eine Merkmal der Lobenontogenie höher zu bewerten als die Vielzahl sonstiger morphologischer und stratigraphischer Befunde. Mir scheint deshalb die Ableitung der Gattung *Haploceras* von *Taramelliceras* über *Metahaploceras* wahrscheinlicher zu sein als diejenige von *Lissoceratoides*.

Haploceras ist wie *Lissoceratoides* und *Taramelliceras* macroconch. Die Unterschiede zu *Taramelliceras* s. str. liegen in der viel schwächeren Skulptur und im weiteren Nabel. Noch weiter genabelt ist *Glochiceras*, dessen Gehäuse durchschnittlich kleiner bleiben und Mündungsohren tragen. Der Verbreitungsschwerpunkt von *Haploceras* liegt im mediterranen Raum, wo *Glochiceras* weitgehend fehlt. Deshalb, wegen der unterschiedlichen stratigraphischen Verbreitung und weil keine Artpaare bekannt sind, die sich aufeinander beziehen ließen, sind *Glochiceras* und *Haploceras* auch nicht als zusammengehörige Dimorphe zu deuten.

Ungeklärt ist allerdings, ob nicht manche ungenügend bekannten Arten des Tithons derzeit falsch eingeordnet sind. Auch die Möglichkeit, daß sich bei *Haploceras* in manchen Fällen Mündungsohren konvergent zu *Glochiceras* entwickelt haben könnten, ist nicht völlig von der Hand zu weisen. Solange hierzu jedoch kein ausreichendes Beobachtungsmaterial vorliegt, bleiben diese Überlegungen Spekulationen. Was allerdings die bisher meist zu *Haploceras* gestellte Art *carachtheis* aus dem mittleren Tithon betrifft, so dürfte K. W. BARTHEL (1962, S. 17–19) recht haben, wenn er sie *Glochiceras* zuordnet. Auch der Verlauf der umbilikalen Rippenstiele (bei *Glochiceras* zurückgekämmt, bei *Haploceras* hakenartig vorgebogen) scheint seine Auffassung zu bestätigen.

7. *Ochetoceras*

Eine weitere macroconche Gattung des oberen Juras ist *Ochetoceras* HAUG 1885, zusammenfassend bearbeitet von U. HÖROLDT (1964). Allerdings dürfte in Anbetracht der Seltenheit vollständig erhaltenen Materials und angesichts der überraschenden Feststellung durch A. ZEISS (1968, S. 121), daß *Neochetoceras steraspis* und *N. mucronatum* Mündungsohren tragen, eine Überprüfung der Aussage U. HÖROLDT's, *Ochetoceras* besitze „in keinem Wachstumsstadium Ohren“ (1964, S. 40) erforderlich sein. Gekennzeichnet ist *Ochetoceras* durch seinen externen Kiel und die Flankenfurche, die allerdings nicht stets deutlich ist. Die Ontogenie der Lobenlinie ist nicht genau bekannt (O. H. SCHINDEWOLF 1964, S. 403).

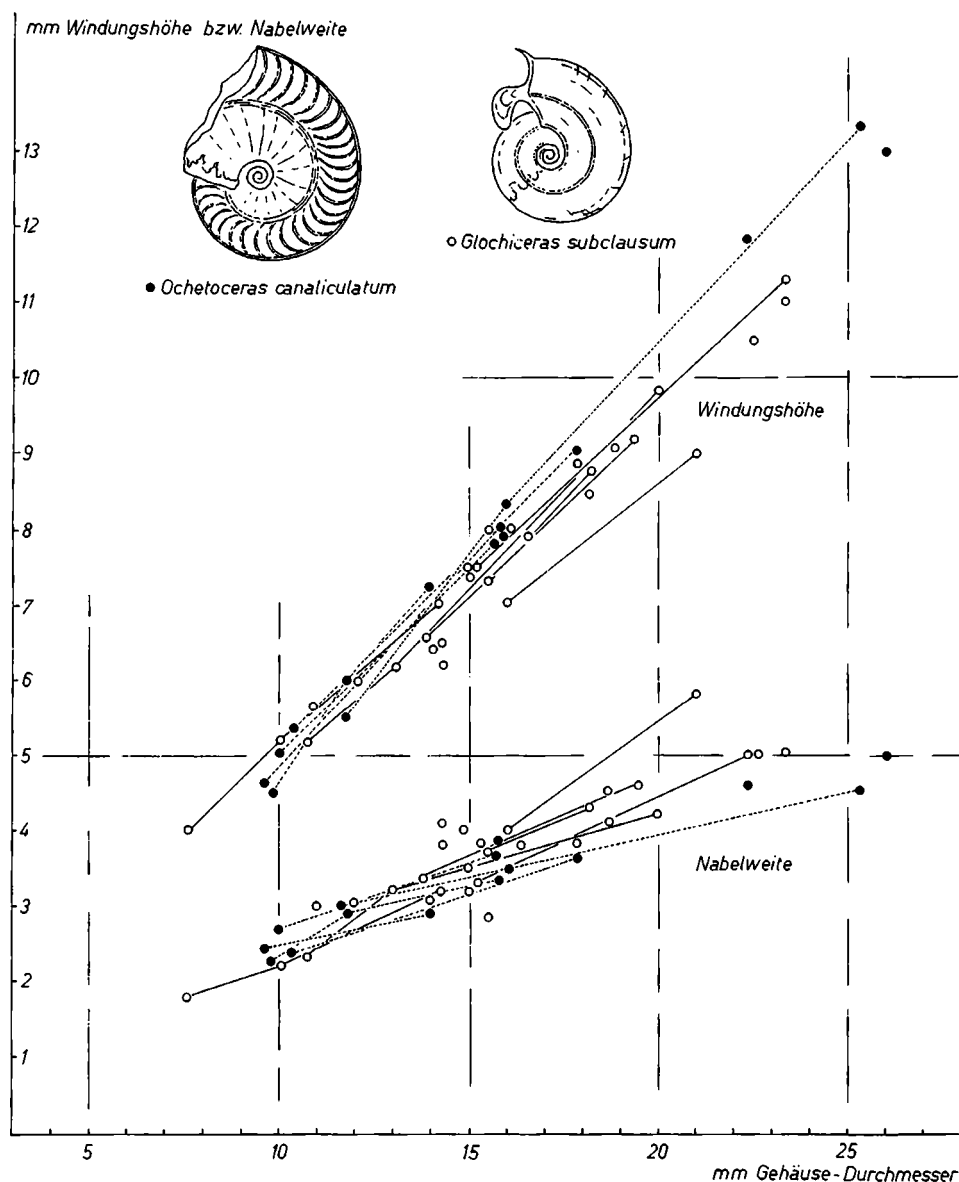


Abb. 17: Die Entwicklung von Windungshöhe und Nabelweite von *Ochetoceras canaliculatum* (VON BUCH) im Vergleich mit der Merkmalsentwicklung bei *Glochiceras* (*Glochiceras*) *subclausum* (OPPEL). Die inneren Windungen beider Arten unterscheiden sich in den Windungsverhältnissen nicht. Das untersuchte Material stammt aus den Birnenstorfer Schichten (*transversarium*-Zone) des Weißen Grabens bei Mönthal (Kanton Aargau, Schweiz) (vgl. B. KREBS 1967, S. 694–695). Nach Material aus dem Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich.

Whorl height and umbilical width in *Ochetoceras canaliculatum* (VON BUCH) and *Glochiceras* (*Glochiceras*) *subclausum* (OPPEL) (*transversarium* zone).

L. ROLLIER (1913) vertrat die Auffassung, die *Ochetoceras* der *transversarium*-Zone (d. h. vor allem *O. canaliculatum*) seien die Weibchen der als Männchen geduteten Art *Glochiceras subclausum*. Tatsächlich sind die inneren Windungen von *O. canaliculatum* und *Gl. subclausum* sehr ähnlich. Ihre Windungsverhältnisse stimmen bis 20 mm Gehäusedurchmesser weitgehend überein (Abb. 17). Die bezeichnende Flankenfurche ist bei beiden Arten ab etwa 10 mm Gehäusedurchmesser vorhanden. Bei derselben Größe setzt bei *O. canaliculatum* die marginale Berippung ein, die bei *Gl. subclausum* fehlt. Dieser Skulpturunterschied erlaubt die Trennung der beiden Arten schon in einem Stadium, bei dem *Gl. subclausum* noch fast einen halben Umgang bis zum definitiven Ende des Phragmokons vor sich hat. Einen weiteren Unterschied zeigt die Externseite. Bei *Gl. subclausum* ist sie ab etwa 10 mm Gehäusedurchmesser firstartig zugespitzt und trägt einen zarten Kielfaden; auf kleineren Stadien ist sie gerundet und glatt. Bei *O. canaliculatum* ist der Steinkern (in Schale erhaltenes Material stand zur Untersuchung nicht zur Verfügung) bis etwa 10 mm Gehäusedurchmesser extern ebenfalls gerundet und glatt. Danach tritt jedoch ein feiner Sägekiel auf, der sich erst bei etwa 15 mm Gehäusedurchmesser zu einem einheitlichen Kiel mit Hohlkielboden zusammenschließt. Aus diesen morphologischen Gründen halte ich es für falsch, *O. canaliculatum* und *Gl. subclausum* als dimorphe Partner einer Art zu deuten.

Ein zweites Argument gegen die Zusammengehörigkeit von *Ochetoceras canaliculatum* und *Gl. subclausum* liefert die Stammesgeschichte. Zwar zeigt *Glochiceras* (Subgenus *Glochiceras*) mit seiner bei manchen Arten vorkommenden Flankenfurche und der leichten firstartigen Zuschärfung der Externseite gewisse Anklänge an die Morphologie innerer *Ochetoceras*-Windungen. Die in sich sehr geschlossene Untergattung entwickelt sich jedoch während des Oberjuras völlig anders als *Ochetoceras*. Die *Ochetoceras*-Arten bilden sich zu ganz anderen Zeiten um (vgl. U. HÖROLDT 1964, S. 95, Abb. 35 mit B. ZIEGLER 1958, S. 156, Abb. 65!). Ferner lassen sie keinerlei Anklänge an die für *Glochiceras* (*Glochiceras*) bezeichnende Größenentwicklung (Abb. 14) erkennen. Überdies entwickeln sich aus *Ochetoceras* mit *Granulochetoceras*, *Cymaceras* und *Oxydiscites* Seitenlinien, für die es bei *Glochiceras* (*Glochiceras*) keine Entsprechung gibt.

Angesichts der engen Verwandtschaft von *Glochiceras* (s. str.) mit *Coryceras* und *Lingulaticeras* (vgl. S. 24) müssen außerdem die Beziehungen von *Ochetoceras* zu *Glochiceras* in seiner Gesamtheit gesehen werden. Den meisten Arten von *Coryceras* und *Lingulaticeras* fehlt jede Andeutung einer Flankenfurche; auch eine externe Zufirstung ist nur in Ausnahmefällen zu beobachten. Schon aus morphologischen Gründen können diese beiden Untergattungen von *Glochiceras* also nicht dimorphe Partner von *Ochetoceras* sein. Außerdem zeigt auch ihr Entwicklungsgang keinerlei Parallelitäten zu *Ochetoceras*. Deshalb läßt sich die Gattung *Glochiceras* insgesamt mit *Ochetoceras* nicht in Beziehung setzen.

8. *Trimarginites*

Nach H. CHRIST (1961) entwickelten sich *Ochetoceras* und *Trimarginites* über *Campylites* aus *Hecticoceras* (s. l.). *Trimarginites* ROLLIER 1909 ist eine klar umrissene Gattung, die sich auch in Jugendstadien durch ihre dreikielige Externseite gut von allen verwandten Gruppen abhebt. Frühstadien, bei denen die Externkiele noch nicht entwickelt sind, oder bei denen sie durch die Erhaltung (Kieskerne!) nicht feststellbar sind, lassen sich an der geringen Windungsbreite erkennen.

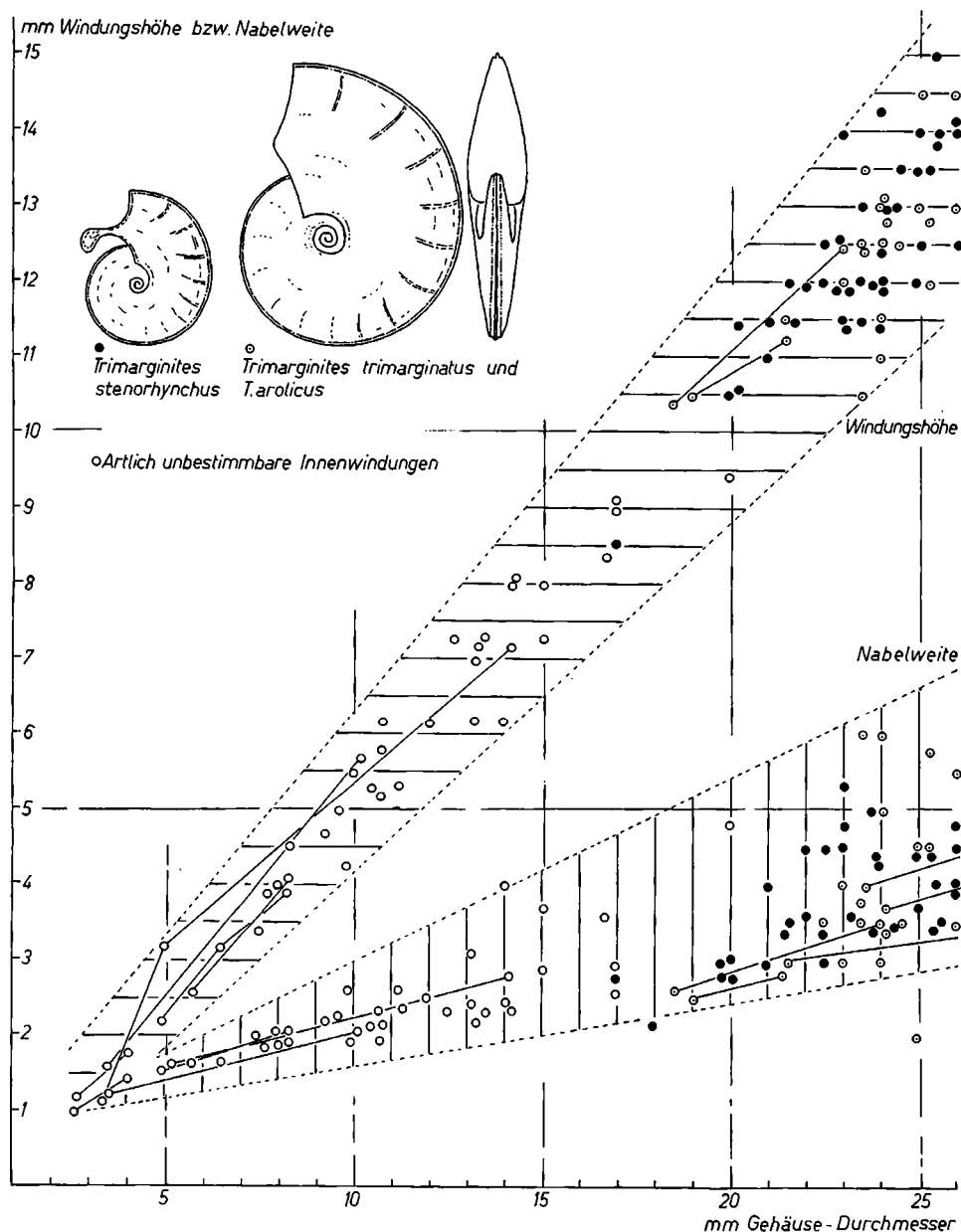


Abb. 18: Die Entwicklung von Windungshöhe und Nabelweite bei *Trimarginites* in den Birnenstorfer Schichten (*transversarium*-Zone) des Weißen Grabens bei Mönthal (Kanton Aargau, Schweiz) (vgl. B. KREBS 1967, S. 694—695) und den *impressa*-Mergeln (Weißjura mittel-alpha) des Irrenbergs bei Balingen (Zollernalb-Kreis, Baden-Württemberg, Deutschland).

Nach Material im Paläontologischen Institut und Museum der Universität Zürich und im Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart sowie einer Ausarbeitung durch P. HELBIG in den Paläontologischen Übungen für Vorgerückte an der Universität Zürich (1962).

Whorl height and umbilical width in *Trimarginites* (Upper Oxfordian).

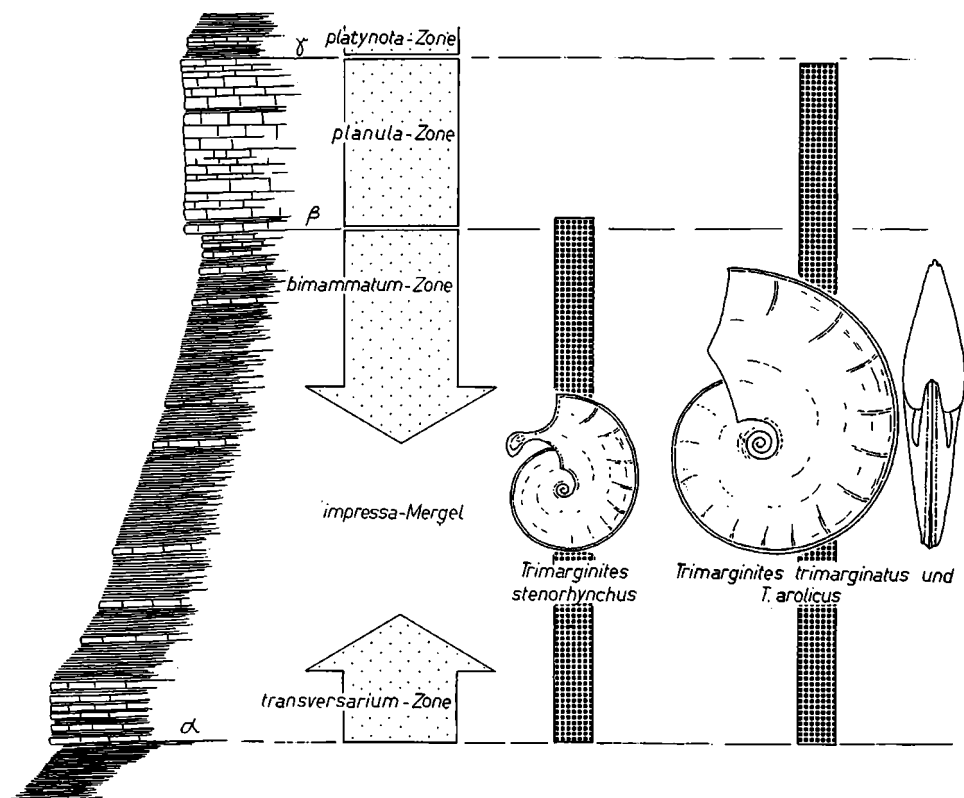


Abb. 19: Die stratigraphische Verbreitung der *Trimarginites*-Arten im oberen Oxfordien Südwestdeutschlands und der Nordschweiz.

The stratigraphical distribution of the species of the genus *Trimarginites* in the Upper Oxfordian of Southwestern Germany and Northern Switzerland.

Sowohl *Campylites* als auch *Trimarginites* sind dimorph. In beiden Gattungen treten typische macroconche und microconche Formen auf. Macroconche Vertreter von *Trimarginites* sind die beiden (nicht eindeutig unterscheidbaren) Arten *T. trimarginatus* und *T. arolicus*. Microconch ist *T. stenorhynchus*. Macroconche und Microconche sind bis zu einer Gehäusegröße ununterscheidbar, bei der *T. stenorhynchus* seine Endwohnkammer anlegt. Trotzdem ist die Deutung von *T. stenorhynchus* als sexueller dimorpher Partner von *T. trimarginatus* und *T. arolicus* vorzuziehen, da die stratigraphische Verbreitung der macro- und microconchen Reihen unterschiedlich ist (Abb. 19).

9. Ergebnis

a. Zum Sexualdimorphismus.

Ein oberflächlicher „Dimorphismus“, d. h. weitgehende Ähnlichkeit unerwachsener Stadien bei gleichzeitigem Vorkommen, ist bei vielen „Oppeien“ des oberen Juras nachweisbar. Die Partner der „dimorphen“ Paare unterscheiden sich jedoch bei genauerer Betrachtung durch morphologische Feinheiten, durch abweichendes stratigraphisches Verhalten oder durch unterschiedliche Stammesgeschichte.

Klarer Dimorphismus innerhalb der Grenzen konventioneller, morphologisch definierter Gattungen ist nur bei *Trimarginites* bewiesen, doch ist Sexualdimorphismus auch hier nicht gesichert. Scheinbarer Dimorphismus besteht z. B. zwischen *Creniceras renggeri* und *Taramelliceras richei*, zwischen *Creniceras dentatum* und *Streblites tenuilobatus*, zwischen *Glochiceras* (*Glochiceras*) *subclausum* und *Ochetoceras canaliculatum* sowie zwischen *Glochiceras* (*Paralingulaticeras*) *lithographicum* und *Taramelliceras prolithographicum*. Sehr wahrscheinlich handelt es sich dabei um konvergente Ähnlichkeiten bei einander nahestehenden, aber nicht engst verwandten Gruppen. Sexualdimorphismus dürfte auszuschließen sein.

Arten und Gattungen können bei den Oberjura-„Oppelien“ in konventioneller Weise abgegrenzt werden. Es spricht nichts dafür, jedoch alles dagegen, den Dimorphismus in der Weise zu berücksichtigen, daß vermeintliche Partner zu einheitlichen Arten zusammengefaßt werden.

b. Zur Phylogenie

Die Verwandtschaftsbeziehungen bei den „Oppelien“-Gattungen des oberen Juras lassen sich nicht an Einzelmerkmalen (z. B. Lobenentwicklung), sondern nur am Gesamtgepräge feststellen. Danach gehören die untersuchten Gattungen zu mindestens zwei getrennten Gruppen.

Die erste Gattungsgruppe wird von *Taramelliceras* verkörpert, das nach H. HÖLDER (1955, S. 74) zu *Oppelia* Verwandtschaftsbeziehungen aufweist. An *Taramelliceras* knüpfen einerseits *Streblites* (und vielleicht *Neochetoceras*), andererseits *Metahaploceras* und *Haploceras* an. Weitere Abkömmlinge von *Taramelliceras* sind *Hemihaploceras* und *Oxyoppelia*. Auch *Creniceras* dürfte in seine Verwandtschaft gehören.

Die zweite Gattungsgruppe nimmt ihren Ausgang bei *Hecticoceras* (s. l.). Hierher gehört einmal *Glochiceras* (mit seinen Untergattungen), das über Zwischenformen im unteren Oxfordien (z. B. „*Glochiceras*“ *inermis*) mit *Hecticoceras* (s. l.) verknüpft ist. Andererseits schließen sich hier über *Campylites* die Gattungen *Trimarginites* und *Ochetoceras* (sowie *Cymaceras* und *Oxydiscites*) an.

Lissoceratoides scheint mit *Lissoceras* verbunden zu sein; seine Verwandtschaft ist nur an Material des Doggers zu überprüfen.

c. Zur Systematik

Das System der untersuchten und einiger mit ihnen verwandter Gattungen der Oberjura-„Oppelien“ (W. J. ARKELL 1957, S. L271–L286) verändert sich durch die phylogenetischen Ergebnisse grundlegend. Es muß nunmehr lauten:

Superfamilie: Haplocerataceae Zittel 1884

Familie: Oppeliidae BONARELLI 1894

Die Angehörigen dieser Familie wurden hier nicht untersucht und erörtert.

Familie: Haploceratidae ZITTEL 1884

1. Subfamilie: Taramelliceratinae SPATH 1928

Gattungen: *Taramelliceras* (mit Subgenera *Berniceras*, *Proscaphites*, *Acanthoecites*, „*Rollieria*“, *Richeiceras*, *Metahaploceras*, *Fontannesiella*), *Oxyoppelia*, *Hemihaploceras*, ? *Mazapilites*, *Creniceras*, ? *Cyrtosiceras*.

2. Subfamilie: *Streblitinae* SPATH 1925

Gattungen: *Streblites*, *Substreblites*, ? *Neochetoceras*, *Semiformiceras*.

3. Subfamilie: *Haploceratinae* ZITTEL 1884

Gattungen: *Haploceras*, *Pseudolissoceras*, *Neolissoceras*.

Familie: *Glochiceratidae* HYATT 19001. Subfamilie: *Hecticoceratinae* SPATH 1925

Die Angehörigen dieser Subfamilie wurden hier nicht untersucht und erörtert.

2. Subfamilie: *Distichoceratinae* HYATT 1900

Die Angehörigen dieser Subfamilie wurden hier nicht untersucht und erörtert.

3. Subfamilie: *Ochetoceratinae* SPATH 1928

Gattungen: *Campylites* (mit Subgenus *Neoprionoceras*), *Trimarginites*, *Ochetoceras* (mit Subgenus *Granulochetoceras*), *Cymaceras*, *Oxydiscites*.

4. Subfamilie: *Glochiceratinae* HYATT 1900

Gattungen: *Glochiceras* (mit Subgenera *Coryceras*, *Lingulaticeras*, *Paralingulaticeras*), ? „*Bukowskites*“, *Hildoglochiceras*.

Die verwandtschaftliche und systematische Stellung des oberjurassischen *Lisso-ceratoides* ist unklar. Sie muß auch noch bei weiteren von W. J. ARKELL (1957) aufgeführten Gattungen und Familien geklärt werden, ehe sie ins oben skizzierte System eingefügt werden können. Das betrifft u. a. *Lissoceras*, *Strigoceras*, *Phlycticeras*, *Scaphitodites*, *Popanites*, *Gymnodiscoceras* und *Uhligites*.

10. Anhang

a. Beobachtungen an *Creniceras renggeri* (OPPEL)

Creniceras renggeri (OPPEL) trägt normalerweise keine oder nur undeutliche Flankenskulptur. Ein Exemplar aus dem unteren Oxfordien (*renggeri*-Tone) von Liesberg (Kanton Bern, Schweiz) (Taf. 1, Fig. 2—3) fällt demgegenüber weit aus dem Rahmen. Die Gehäusegröße, Egression des Nabels und Gestalt der Externseite weisen das Exemplar eindeutig der Gattung *Creniceras* zu und es dürfte richtig sein, es auch zu der einzigen in den Fundschichten vorkommenden Art dieser Gattung, d. h. zu *C. renggeri* (OPPEL) zu stellen.

Das Stück zeichnet sich durch außergewöhnlich starke Flankenskulptur aus. Es trägt sichelförmig geschwungene Rippen, die im umbilikalen Teil kräftig sind und sich am Nabel schwach hakenartig nach vorne einkrümmen. Auf der letzten halben Windung des Phragmokons stehen 7 Umbilikalrippen; auf der Wohnkammer werden sie undeutlicher und im Abstand unregelmäßig. Etwa auf Flankenmitte gabeln sie sich; außerdem sind Sekundärrippchen eingeschaltet. Auf den letzten halben Umgang des Phragmokons kommen 28 Rippchen im Marginalbereich, die zur Externseite hin deutlich vorgebogen sind. Die Flankenskulptur ähnelt somit stark derjenigen von *Taramelliceras*, z. B. der mit *C. renggeri* zeitgleichen Art *T. richi* (DE LORIO) (Taf. 1, Fig. 1).

Die Externzähne tragen bei *C. renggeri* normalerweise keine weiteren Strukturen. Bei einem Exemplar aus den *renggeri*-Tonen von Andelot bei Salins (Département Jura, Frankreich) sind jedoch radial verlaufende Riefen zu beobachten. Bei einem weiteren Exemplar aus Villers-sous-Montrond (Département Doubs, Frankreich) sind

diese Riefen zu förmlichen Sekundärzacken geworden (Taf. 1, Fig. 4–5). Diese Strukturen sind jeweils auf Steinkernen beobachtet. Inwieweit sie auch auf der Schalen-Außenseite erkennbar sind, bleibt unbekannt.

b. Ein vermutlich zu *Creniceras lophotum* (OPPEL) gehörendes adultes Exemplar

Von *Creniceras lophotum* (OPPEL) sind bisher nur wenige und unvollständige Stücke bekannt, so daß es nicht möglich ist, ein gesichertes Bild der Morphologie dieser Art zu entwerfen. In der Sammlung A. RIEBER (Reutlingen) liegt jedoch ein mit Wohnkammer erhaltenes Exemplar eines *Creniceras*, das angeblich aus den Lochenschichten (*bimammatum*-Zone, Weißjura ober-alpha) des Lochengründe bei Balingen (Südwestwürttemberg) stammt. Erhaltungszustand und Gestein lassen diese Herkunft als möglich erscheinen. Das Individuum ist demnach mit großer Wahrscheinlichkeit zu *C. lophotum* zu stellen (Taf. 1, Fig. 6–8).

Auffallend ist an ihm die weitgehende morphologische Übereinstimmung mit dem jüngeren *C. dentatum* (REINECKE). Vor allem der große Abstand der letzten Externzähne von der Mündung hat große Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *C. dentatum*. Bei der älteren Art *C. renggeri* (OPPEL) greifen demgegenüber die Zähne viel weiter bis zum Mundsaum vor. Das Einzelstück aus der *bimammatum*-Zone unterscheidet sich dagegen in der Gestalt der Externseite der Wohnkammer von *C. dentatum*. Sie ist in ihrer ganzen Länge gut gerundet, im Gegensatz zum Habitus von *C. dentatum*, wo die Externseite median eingefurcht ist. Das Fehlen der Furche stimmt dagegen mit *C. renggeri* überein, dessen Externseite ebenfalls gerundet ist. Das vermutlich zu *C. lophotum* zu stellende Exemplar vermittelt somit morphologisch zwischen *C. renggeri* und *C. dentatum*, was mit dem vermuteten stratigraphischen Alter gut in Übereinstimmung steht.

c. Der Status von *Strebliticeras*

H. HÖLDER (1955, S. 70, 90) begründete die Untergattung *Strebliticeras* und deutete sie als Übergangsgruppe von *Taramelliceras* zu *Streblites*. Subgenerotypus ist *S. tegulatum* (QUENSTEDT), dessen Lectotypus bei F. A. QUENSTEDT (1888, Taf. 120, Fig. 3) abgebildet und bei H. HÖLDER (1955, S. 94) beschrieben ist. Das Exemplar zeigt folgende Eigentümlichkeiten:

Zu Beginn des sichtbaren Teils des Phragmokons sitzen dem Steinkern der glatten Externseite isolierte, aber dicht gedrängte Höcker aus conellöser Substanz auf, die später stellenweise zusammentreten (Taf. 2, Fig. 9–10). Die Conellen sind nach H. HÖLDER & R. MOSEBACH (1950) pyramidenförmige Strukturen innerhalb der Ammoniten-Schale, die bei der Auflösung der Schale übrig bleiben. Sie sind im Gegensatz zur übrigen Schale calzitisch (wobei hier nicht zu erörtern ist, ob der Calzit primär angelegt oder sekundäres Umwandlungsprodukt ist). Deshalb liegt die Vermutung nahe, daß die Conellenreihe auf der Externseite des fraglichen Exemplares die Lösungsreste eines ursprünglichen Hohlkielbodens darstellen. H. HÖLDER leitete zwar aus den conellösen Höckern das ursprüngliche Vorhandensein isolierter Medianhöcker ab, doch erscheint mir diese Deutung nicht zwingend.

Am Ende des Phragmokons und zu Beginn der Wohnkammer wird die Externseite unter dem Hohlkielboden wellig. Dann verbreitert sie sich und senkt sich median ein (Taf. 2, Fig. 8–9). In der Flankenskulptur stimmt der Lectotypus von *Strebliticeras tegulatum* weitgehend mit skulpturarmen Varianten von *Streblites* überein. Am meisten ähnelt *Streblites levipictus* (FONTANNES) (vgl. U. HÖROLDT 1964, Taf. 2, Fig. 2, 4). Auch die Lobenlinie entspricht völlig derjenigen echter *Streblites*.

Bei *Streblites* treten auf der Externseite schon bei wenigen mm Gehäusedurchmesser feine Zähnnchen auf (Taf. 2, Fig. 4–5). Diese Zähnung der externen Schale wird ab etwa 10 mm Gehäusedurchmesser von einem Hohlkielboden unterfangen, der meist als conellöser Streifen erhalten ist (Taf. 2, Fig. 2) (vgl. H. HÖLDER 1952, S. 45, Abb. 8). Dadurch wird die Externseite geglättet. Manchmal ist die externe Zähnung im Dach der Hohlkielröhre erhalten (Taf. 2, Fig. 3) (vgl. H. HÖLDER 1952, S. 45, Abb. 8, links). Vereinzelt ist eine weitere Zähnung an der Innenfläche des Hohlkielbodens, vor allem nahe dem Beginn der Wohnkammer, zu beobachten (Taf. 2, Fig. 2). Bei einigen Stücken sind diese Höckerchen der hinteren Wohnkammer zu einem durchlaufenden Steg verschmolzen (U. HÖROLDT 1964, S. 10, Abb. 3). Gut zu beobachten ist dies am Original zu F. A. QUENSTEDT (1888), Taf. 119, Fig. 1. Die Wohnkammer adulter Stücke ist extern verbreitert und median eingetieft.

Nach U. HÖROLDT (1964, S. 21) unterscheiden sich *Streblites* und *Strebliticeras* durch folgendes Merkmal: *Streblites* trägt auf dem Phragmokon einen Hohlkiel, *Strebliticeras* dagegen eine dicht aufgereichte Folge von Medianhöckern. Da die Höcker von *Strebliticeras* aus Conellsubstanz bestehen (vgl. H. HÖLDER 1955, S. 90), keinen regelmäßigen Abstand einhalten und sich als Lösungsreste eines Hohlkielbodens deuten lassen, betrachte ich bei der sonstigen Übereinstimmung der beiden Formen die charakteristischen Merkmale von *Strebliticeras* als erhaltungsbedingt. Zusätzliche Bedenken bereitet das stratigraphische Vorkommen: Der Lectotypus von *Strebliticeras tegulatum* stammt aus dem Weißjura delta (vermutlich *mutabilis*-Zone), also aus Schichten, die bedeutend jünger sind als das Hauptvorkommen von *Streblites* (das sich von *Strebliticeras* ableiten soll). Aus diesen Gründen halte ich den Typus von *Ammonites pictus tegulatus* QUENSTEDT, d. h. den Generotypus von *Strebliticeras*, für einen echten *Streblites*, der entweder eng verwandt oder artgleich ist mit *Streblites levipictus* (FONTANNES). Die (Unter)gattung *Strebliticeras* ist ein jüngerer subjektives Synonym von *Streblites*. Der Name kann eingezogen werden.

d. Über *Taramelliceras plicatocrenosum* BERCKHEMER & HÖLDER

F. BERCKHEMER & H. HÖLDER (1959, S. 78, Taf. 20, Fig. 101) beschrieben unter dem Namen *Taramelliceras plicatocrenosum* zwei Exemplare aus dem obersten Kimmeridgien (Weißjura ober-epsilon, *beckeri*-Zone, *setatum*-Subzone), die „durch Querkerbung der Externseite an *Glochiceras pseudocarachteis* erinnern“. Als Beweis für die Zugehörigkeit zu *Taramelliceras* wird der „nicht-gehornte Mundsaum und leichte Vorbiegung der schwachen Rippen am Nabelrand“ angegeben.

Eine Überprüfung des Holotypus (Taf. 1, Fig. 9–10) ergab, daß der Mundsaum nur sehr unvollkommen erhalten ist, so daß das Fehlen eines Mündungsohres nicht bewiesen werden kann. Die Vorbiegung der Rippchen am Nabelrand ist äußerst schwach und auf die unmittelbare Nachbarschaft zur Naht beschränkt. Auch sie muß nicht im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Glochiceras* stehen.

Unterschiede zu *Glochiceras pseudocarachteis* (FAVRE), die auch mich (B. ZIEGLER 1958) davon abhielten, das mir vorliegende Stück zu *Glochiceras* zu stellen, betreffen vor allem die Gehäusegröße. *Glochiceras pseudocarachteis* wird nach dem verfügbaren Material bis zu 31 mm groß (vgl. B. ZIEGLER 1958, S. 144), das Typusexemplar von *Taramelliceras plicatocrenosum* hat jedoch einen Enddurchmesser von 39 mm. Bei der sonstigen Übereinstimmung der beiden Formen sollte man jedoch die Gehäusegröße nicht überbewerten. Der Typus der Art *plicatocrenosum* kann dann zu *Glochiceras pseudocarachteis* gestellt werden. Der Name *Taramelliceras plicatocrenosum* BERCKHEMER & HÖLDER ist einzuziehen.

e. Ein vermutlich zu *Paralingulaticeras* gehörendes Einzelstück

Im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart wird ein von E. BÄCHTLE aufgesammeltes Exemplar aufbewahrt (Taf. 1, Fig. 11–12), das laut Etikette und Aufschrift auf dem Stück aus dem oberen Weißjura delta (*eudoxus*-Zone) der Teck bei Kirchheim (mittlere Schwäbische Alb) stammt.

Das Gehäuse ist 33 mm groß und mit 32% weit genabelt. Etwa $\frac{3}{4}$ der letzten Windung gehören zur Wohnkammer. Der Mundsäum ist nicht erhalten. Die Lobenlinien sind nicht in ihrem ganzen Verlauf zu verfolgen. Die erhaltenen Ausschnitte stimmen gut mit den Verhältnissen bei *Glochiceras* (*Lingulaticeras*) und *Glochiceras* (*Paralingulaticeras*) überein.

Die letzten beiden Halbwindungen tragen je 10 zarte umbilikale Rippenstiele, die zum Nabel hin zurückgekämmt sind. Etwas innerhalb der Flankenmitte spalten sie jeweils in zwei stumpfe Teilrippen auf, die zunächst zurückgebogen und marginalwärts wieder vorgekrümmt sind. Sie verbreitern sich zur Marginalseite hin und enden mit tangential etwas verlängerten Knötchen. Die Externseite des Gehäuses ist zugeföhrtet, doch bleibt unklar, in welchem Ausmaß der First durch die Verdrückung des Gehäuses übersteilt ist.

Das Gehäuse zeigt keinerlei Übereinstimmung mit sonstigen aus dem höheren Kimmeridgien Südwestdeutschlands bekannten Arten. Das veranlaßte F. BERCKHEMER, auf den Begleit-Etiketten „Irrtum bezüglich der Fundortangabe“ und „Täuschung“ zu vermuten. Das Gestein könnte allerdings durchaus zu der angegebenen Fundschicht und zum Fundort „Teck“ passen. Es ist ein heller, relativ weicher Kalk. Doch bleibt immerhin die Möglichkeit einer Verwechslung offen.

Der weite Nabel, die Gestalt der Lobenlinie und die Richtung der umbilikalen Rippenstiele weisen das Exemplar der Gattung *Glochiceras* zu. Zu beachten ist allerdings, daß der Mundsäum nicht erhalten ist und deswegen die Gattungszugehörigkeit nicht mit Sicherheit angegeben werden kann. Zur Vorsicht mahnt ferner die ungewöhnliche Länge der Wohnkammer. Sofern das Exemplar der Gattung *Glochiceras* zugeordnet wird, ist es wegen der Marginalknötchen in die Untergattung *Paralingulaticeras* zu stellen. Hier allerdings wäre es der stratigraphisch älteste Nachweis und würde außerdem nicht in das bisherige Bild der Phylogenie dieser Gruppe passen (vgl. S. 24). Trotz dieser Unsicherheiten dürfte es zulässig sein, das Exemplar als *Glochiceras* (*Paralingulaticeras*) sp. zu bezeichnen.

f. Zum Namen *Acanthoecites* ROLLIER

Der Name *Acanthoecites* wurde von L. ROLLIER für die Art *A. velox* (OPPEL) aufgestellt. Bei der ersten Nennung (L. ROLLIER 1909) wird er mit dem Umlaut „œ“ geschrieben. Er bedeutet „Stachelhaus“. Die von W. J. ARKELL (1957, S. L280 und L282) gegebene Deutung des Umlautes als „ae“ ist sprachlich unzutreffend.

Für die vorliegende Arbeit standen mir die Bestände und Neuaufsammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart zur Verfügung. Für die Ausleihe weiteren Materials danke ich Prof. Dr. E. KUHN-SCHNYDER und Prof. Dr. H. RIEBER (Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich) sowie Prof. Dr. F. WESTPHAL (Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen). Dr. A. RIEBER (Reutlingen) machte mir ein Exemplar aus seiner Sammlung zugänglich. Auskünfte, Hinweise und Literatur verdanke ich Dipl.-Geol. G. DIETL und Dr. M. URLICHS (beide Ludwigsburg) sowie Dr. J. WENDT (Tübingen).

11. Literaturverzeichnis

- ARKELL, W. J. (1939): The Ammonite succession at the Woodham Brick Company's pit, Akeman Street Station, Buckinghamshire, and its bearing on the classification of the Oxford Clay. — Quart. J. geol. Soc., **95**, S. 135—222, Taf. 8—11, 4 Abb., 4 Tab., London.
- (1957): in MOORE, R. C. (Herausg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea. — 490 S., 558 Abb., Kansas (Univ. Press).
- BARTHEL, K. W. (1962): Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie der Neuburger Bankkalke. — Abh. bayer. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl., n. F., **105**, S. 1—30, Taf. 1—5, 4 Abb., München.
- BAYER, U. (1972): Zur Ontogenie und Variabilität des jurassischen Ammoniten *Leioceras opalinum*. — N. Jb. Paläont., Abh., **140**, 3, S. 306—327, 10 Abb., 1 Tab., Stuttgart.
- BERCKHEMER, F. (1926): Führer durch die Naturaliensammlung zu Stuttgart. I. Die geognostische Sammlung Württembergs. — 88 S., 48 Abb., Stuttgart (Schweizerbart).
- BERCKHEMER, F. & HÖLDER, H. (1959): Ammoniten aus dem Oberen Weißen Jura Süddeutschlands. — Beih. geol. Jb., **35**, 135 S., 27 Taf., 89 Abb., Hannover.
- BONARELLI, G. (1893): *Hecticoceras novum genus ammonidarum*. — Bull. Soc. malacol. ital., **18**, S. 73—108, 3 Abb., 1 Tab., Pisa.
- BUKOWSKI, G. (1887): Über die Jurabildungen von Czenstochau in Polen. — Beitr. Paläont. Österr.-Ungarn u. d. Orients, **5**, 4, S. 75—171, Taf. 25—30, Wien.
- CALLOMON, J. H. (1963): Sexual Dimorphism in Jurassic Ammonites. — Transact. Leicester lit. phil. Soc., **57**, S. 21—56, 1 Taf., 9 Abb., Leicester.
- CAMPANA, D. DEL (1905): Fossili del Giura superiore di Sette Comuni in Provincia di Vicenza. — Pubbl. r. ist. studi super., sez. sci. fis. e natur., **28**, S. 1—140, Taf. 1—7, 19 Abb., Firenze.
- COPE, J. C. W. (1967): The Palaeontology and Stratigraphy of the Lower Part of the Upper Kimmeridge Clay of Dorset. — Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geology, **15**, 1, S. 3—79, 33 Taf., 12 Abb., London.
- CHRIST, H. A. (1961): Über *Campylites* und *Trimarginites* (Ammonoidea, Jura). — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **111**, 3, S. 274—325, Taf. 16—18, 6 Abb., 1 Tab., Stuttgart.
- DIETERICH, E. (1940): Stratigraphie und Ammonitenfauna des Weißen Jura B in Württemberg. — Jh. Ver. vaterl. Naturkd. Württ., **96**, S. 1—40, 2 Taf., 6 Abb., Stuttgart.
- DOUVILLÉ, H. (1881): Note sur l'*Ammonites pseudo-anceps* et sur la forme de son ouverture. — Bull. Soc. géol. France, (3), **8**, S. 239—246, 7 Abb., Paris.
- GEYER, O. F. (1960): Über *Oxydiscites* DACQUÉ. Ein Beitrag zur Kenntnis der Ochotoceratinae (Cephal. jurass.). N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **1960**, 9, S. 417—425, 9 Abb., 1 Tab., Stuttgart.
- GLANGEAUD, PH. (1897): Sur la forme de l'ouverture de quelques ammonites. — Bull. Soc. géol. France, (3), **25**, S. 99—106, Taf. 3, Paris.
- GUÉX, J. (1968): Note préliminaire sur le dimorphisme sexuel des Hildocerataceae du Toarcien moyen et supérieur de l'Aveyron (France). — Bull. Soc. vaud. Sci. natur., **70**, 327, S. 54—83, 3 Taf., 28 Abb., Lausanne.
- (1970): Sur le sexe des ammonites. — Bull. Soc. vaud. Sci. natur., **70**, 331, S. 241—246, Lausanne.
- (1971): Sur la classification des Dactylioceratidae (Ammonoidea) du Toarcien. — Eclogae geol. Helvet., **64**, 2, S. 225—243, 3 Taf., 1 Abb., 1 Tab., Basel.
- (1973): Dimorphisme des Dactylioceratidae du Toarcien. — Eclogae geol. Helvet., **66**, 3, S. 545—583, 3 Taf., 47 Abb., Basel.
- HAAS, O. (1952): An example of homeomorphy from a Jurassic Ammonite fauna. — J. Paleont., **26**, 5, S. 857—858, 4 Abb., Tulsa, Oklahoma.
- (1955): Revision of the Jurassic Ammonite Fauna of Mount Hermon, Syria. — Bull. Amer. Mus. natur. Hist., **108**, 1, S. 1—210, Taf. 1—30, 4 Abb., 2 Tab., New York.
- HAUG, E. (1885): Beiträge zu einer Monographie der Ammonitengattung *Harpoceras*. — N. Jb. Mineral. Geol. Paläont., Beil. Bd., **3**, S. 585—722, Taf. 11—12, Stuttgart.
- HÖLDER, H. (1952): Der Hohlkiel der Ammoniten und seine Entdeckung durch F. A. QUENSTEDT. — Jh. Ver. vaterl. Naturkd. Württ., **107**, S. 37—50, 13 Abb., Stuttgart.
- (1955): Die Ammoniten-Gattung *Taramellicerias* im südwestdeutschen Unter- und Mittelmalm. Morphologische und taxonomische Studien an *Ammonites flexuosus* BUCH (Oppeliidae). — Palaeontographica, A, **106**, 3—6, S. 37—153, Taf. 16—19, 182 Abb., Stuttgart.

- HÖLDER, H. & MOSEBACH, R. (1950): Die Conellen auf Ammonitensteinkernen als Schalenreste fossiler Cephalopoden. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 92, S. 367—414, Taf. 4—6, 25 Abb., Stuttgart.
- HÖLDER, H. & ZIEGLER, B. (1959): Stratigraphische und faunistische Beziehungen im Weißen Jura (Kimmeridgien) zwischen Süddeutschland und Ardèche. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 108, 2, S. 150—214, Taf. 17—22, 8 Abb., Stuttgart.
- HÖRDLT, U. (1964): Morphologie und Systematik der weißjurassischen Ammoniten-Gattungen *Sirebites* und *Ochetoceras* unter besonderer Berücksichtigung des Hohlkiels. — Diss. Univ. Tübingen, 105 S., 6 Taf., 35 Abb., Tübingen.
- HYATT, A. (1900): in ZITTEL, K. & EASTMAN, W.: Textbook of Palaeontology. — 693 S., 1476 Abb., London (Macmillan).
- JEANNET, A. (1951): Stratigraphie und Palaeontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung. — Beitr. Geol. Schweiz, geotechn. Ser., 5, 13, 240 S., 107 Taf., 545 Abb., Bern.
- KREBS, B. (1967): Zwei *Steneosaurus*-Wirbel aus den Birnenstorfer Schichten (Ober-Oxford) vom „Weißen Graben“ bei Mönthal (Kt. Aargau). — Eclogae geol. Helvet., 60, 2, S. 689—695, 2 Abb., Basel.
- LEHMANN, U. (1966): Dimorphismus bei Ammoniten der Ahrensburger Lias-Geschiebe. — Paläont. Z., 40, 1—2, S. 26—55, Taf. 3—4, 11 Abb., Stuttgart.
- (1969): Dimorphismus und Apophysen-Ausbildung bei *Grammoceras doerntense* (DENCKMANN) (Ammonoidea, Oberes Toarcium). — Paläont. Z., 43, 3—4, S. 169—176, Taf. 20, 2 Abb., Stuttgart.
- (1971): New Aspects in Ammonite Biology. — Proc. N. Amer. Paleont. Convent., 1, S. 1251—1269, 9 Abb., Lawrence/Kansas.
- LORIO, P. DE (1898): Étude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien inférieur ou Zone à *Ammonites renggeri* du Jura Bernois. — Mém. Soc. paléont. Suisse, 25, 6, S. 1—115, 7 Taf., 29 Abb., Genève.
- (1900): Étude sur les Mollusques et Brachiopodes de l'Oxfordien inférieur ou Zone à *Ammonites renggeri* du Jura Lédonien. — Mém. Soc. paléont. Suisse, 27, 4, S. 1—143, 6 Taf., 19 Abb., Genève.
- MAIRE, V. (1928): Contribution à la connaissance de la faune des marnes à *Creniceras renggeri* dans la Franche-Comté septentrionale. — Trav. Laborat. Géol. Lyon, 12, 10, S. 3—60, 3 Taf., Lyon.
- MAKOWSKI, H. (1962): Problem of Sexual Dimorphism in Ammonites. — Palaeont. Polon., 12, S. I bis VIII, 1—92, 20 Taf., 12 Text-Taf., 14 Abb., Warszawa.
- MALINOWSKA, L. (1963): Stratygrafia oksfordu Jury Częstochowskiej na podstawie Amonitów. — Prace Inst. geol., 36, 165 S., 41 Taf., 26 Abb., Warszawa.
- MUNIER-CHALMAS, E. C. P. A. (1892): Sur la possibilité d'admettre un dimorphisme sexuel chez les Ammonitidés. — C. r. Soc. géol. France (3), 20, S. CLXX—CLXXIV, Paris.
- OPPEL, A. (1862—63): Über jurassische Cephalopoden. — Paläont. Mitt. Mus. k. bayer. Staat., 1, 3, S. 127—266, Taf. 40—74, Stuttgart.
- PALFRAMAN, D. F. B. (1966): Variation and Ontogeny of some Oxfordian ammonites: *Taramelliceras richi* (DE LORIO) and *Creniceras renggeri* (OPPEL), from Woodham, Buckinghamshire. — Palaeontology, 9, 2, S. 290—311, Taf. 48—52, 15 Abb., London.
- (1967): Variation and ontogeny of some Oxford Clay ammonites: *Distidoceras bicoatum* (STAHL) and *Horioceras baugieri* (D'ORBIGNY), from England. — Palaeontology, 10, 1, S. 60 bis 94, Taf. 9—13, 11 Abb., London.
- QUENSTEDT, F. A. (1886—87): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. II. Band. Der Braune Jura. — S. 441—815, Taf. 55—90, Stuttgart (Schweizerbart).
- (1887—88): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. III. Band. Der Weiße Jura. — S. 817—1123, Taf. 91—126, Stuttgart (Schweizerbart).
- ROLLIER, L. (1909): Phyllogénie des principaux genres d'Ammonoïdes de l'Oolithique (Dogger) et de l'Oxfordien. — Arch. Sci. phys. natur., (4), 28, 611—623, Genève.
- (1913): Sur quelques Ammonoïdes jurassiques et leur dimorphisme sexuel. — Arch. Sci. phys. natur., (4), 35, S. 263—288, 12 Abb., Genève.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1964): Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lieferung III. — Akad. Wiss. Literat., Abh. Math.-naturwiss. Kl., 63, 6, S. 289—432, 94 Abb., Wiesbaden.

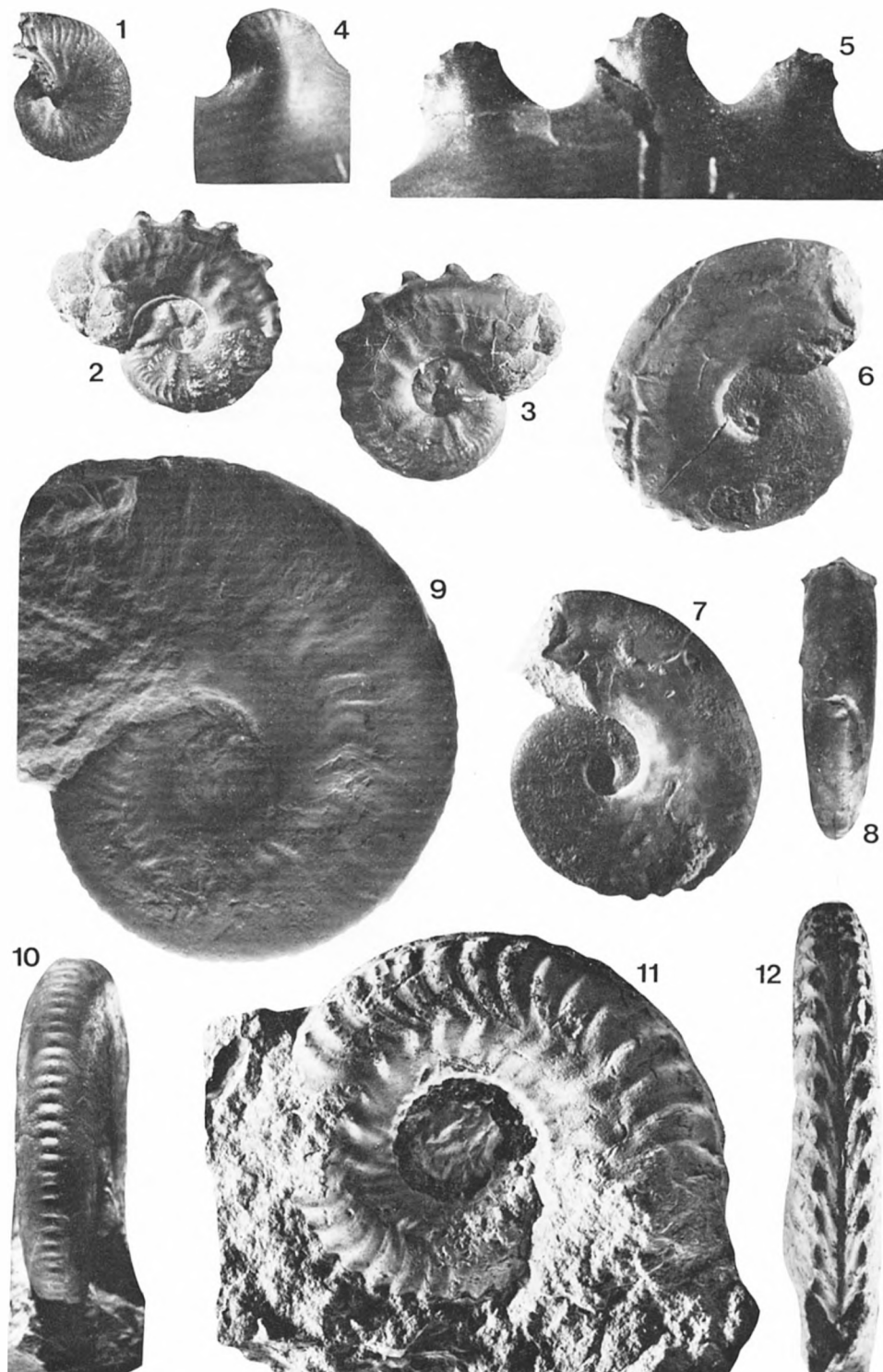
- SPATH, L. F. (1923): A Monograph of the Ammonoidea of the Gault. — Mem. Palaeont. Soc., 1921, 1, S. 1—72, Taf. 1—4, London.
- (1925): Ammonites and aptychi. — Mon. geol. departm. Hunterian Mus. Glasgow, 1, S. 111 bis 164, Taf. 15—16, 12 Abb., Glasgow.
 - (1928): Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kachh (Cutch). — Palaeontologia Indica, n. s., 9, Mem. 2, 2, S. 73—161, Taf. 8—19, Calcutta.
- WESTERMANN, G. E. G. (1964): Sexual-Dimorphismus bei Ammonoideen und seine Bedeutung für die Taxonomie der Otitidae (einschließlich Sphaeroceratinae; Ammonitina, M. Jura). — Palaeontographica, A, 124, 1—3, S. 33—73, Taf. 6—9, 14 Abb., Stuttgart.
- WESTERMANN, G. E. G., Herausg. (1969): Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications. — Internat. Union geol. Sci., A, 1, 250 S., 14 Taf., 52 Abb., Stuttgart. — [25 Aufsätze, davon 4 über Sexualdimorphismus bei jurassischen Ammoniten.]
- ZEISS, A. (1968): Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter-Tithon der Südlichen Frankenalb. — Abh. bayer. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., n. N., 132, S. 1—190, Taf. 1—27, 17 Abb., 6 Tab., München.
- ZIEGLER, B. (1957): *Creniceras dentatum* (Ammonitacea) im Mittel-Malm Südwestdeutschlands. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1956, 12, S. 553—575, 13 Abb., 2 Tab., Stuttgart.
- (1958): Monographie der Ammonitengattung *Glochiceras* im epikontinentalen Weissjura Mitteleuropas. — Palaeontographica, A, 110, 4—6, S. 93—164, Taf. 10—16, 66 Abb., Stuttgart.
 - (1972): Artbildung bei Ammoniten der Gattung *Aulacostephanus* (Oberjura). — Jh. Ges. Naturkde. Württ., 127, S. 75—79, 2 Abb., Stuttgart.
- ZITTEL, K. A. (1870): Die Fauna der älteren Cephalopoden führenden Tithonbildungen. — Palaeontographica, Suppl. 2, 1, S. 1—192, Taf. 1—15, Cassel.
- (1881—85): Handbuch der Paläontologie. 1. Abt.: Palaeozoologie. II. Band. Mollusca und Arthropoda. — 893 S., 1109 Abb., München und Leipzig (Oldenbourg).

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Bernhard Ziegler, Staatliches Museum für Naturkunde, D 7000 Stuttgart 1, Schloß Rosenstein.

Tafel 1

- Fig. 1: *Taramelliceras richi* (DE LORIO), unteres Oxfordien (*renggeri*-Tone), Villers-sous-Montrond (Département Doubs, Frankreich). Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Nr. L/30. x 1,5.
- Fig. 2 und 3: *Creniceras renggeri* (OPPEL) (vgl. S. 33), unteres Oxfordien, Liesberg (Kanton Bern, Schweiz). Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Nr. L/29. x 1,5.
- Fig. 4: *Creniceras renggeri* (OPPEL) (vgl. S. 33), unteres Oxfordien (*renggeri*-Tone), Andelot bei Salins (Département Jura, Frankreich). Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Nr. L/27. x 9.
- Fig. 5: *Creniceras renggeri* (OPPEL) (vgl. S. 34), unteres Oxfordien (*renggeri*-Tone), Villers-sous-Montrond (Département Doubs, Frankreich). Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, Nr. L/28. x 12.
- Fig. 6—8: *Creniceras* cf. *lophotum* (OPPEL) (vgl. S. 34), oberes Oxfordien (Lochenschichten, *bimammatum*-Zone), Lochengründe bei Balingen (Zollernalb-Kreis, Baden-Württemberg, Deutschland). Sammlung A. RIEBER, Reutlingen. x 2.
- Fig. 9 und 10: „*Taramelliceras*“ *plicatocrenosum* BERCKHEMER & HÖLDER, Holotypus (vgl. S. 35), oberstes Kimmeridgien (*beckeri*-Zone, *setatus*-Subzone), Kolbinger Steige (Kreis Tuttlingen, Baden-Württemberg, Deutschland). Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Nr. 19479. x 2.
- Fig. 11 und 12: *Glochiceras* (*Paralingulaticeras*) sp. (vgl. S. 36), Kimmeridgien (vermutlich *eudoxus*-Zone), Teck bei Kirchheim (Kreis Eßlingen, Baden-Württemberg, Deutschland). Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Nr. 22853. x 2.
- Fig. 1—5: phot. J. AICHINGER, Zürich; Fig. 6—12: phot. H.-E. HAEHL, Stuttgart.



Tafel 2

Fig. 1—3: *Streblites tenuilobatus* (OPPEL) (vgl. S. 35), Kimmeridgien (Weißjura gamma), Umgebung von Boll (Kreis Göppingen, Baden-Württemberg, Deutschland). Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Ce 5/119/15.

Fig. 1: x 1; Fig. 2: x 2; Fig. 3: x 4.

Fig. 4 und 5: *Streblites* sp. (vgl. S. 35), jugendliches Wohnkammer-Exemplar (deshalb ist kein Hohlboden sichtbar), Kimmeridgien (Weißjura gamma, *hypselocyclum*-Zone), Steige von Bärenthal nach Kolbingen (Kreis Tuttlingen, Baden-Württemberg, Deutschland). Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Nr. 22855. x 4.

Fig. 6—10: *Streblites tegulatus* (QUENSTEDT), Lectotypus (vgl. S. 34), Kimmeridgien (Weißjura delta, vermutlich *mutabilis*-Zone), Stetten bei Melchingen (Zollernalb-Kreis, Baden-Württemberg, Deutschland). Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, Ce 5/120/3. Fig. 6—8: x 1; Fig. 9 und 10: x 2.

Fig. 1—10: phot. H.-E. HAEHL, Stuttgart.

