Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae

Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft

Band: 63 (1970)

Heft: 2

Artikel: Über den Ursprung der Neoammonoideen : das Problem einer Typogenese

Autor: Wiedmann, Jost

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-163873

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 05.02.2026

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

Eclogae geol. Helv.	Vol. 63/3	Seiten 923–1020	Mit 31 Abbildungen im Text und 10 Tafeln (1-10)	Basel, Dez. 1970

Über den Ursprung der Neoammonoideen — Das Problem einer Typogenese[1])

Von JOST WIEDMANN[2])

SUMMARY

The most obvious faunal caesura in the evolution of the Ammonoidea at the Triassic/Jurassic boundary is studied with the help of morphogenetic methods. In place of the, up to now, marked morphologic discontinuities between Meso- and Neoammonoids which led to the idea of Typogenesis and Quantum Evolution we can observe continual transitions from Triassic to Jurassic ammonoids. These transitions occur in very small populations and in several parallel lineages, as well as in mosaic evolution. The processes involved are those familiar from the higher tetrapods. As the new morphological features of the Neoammonoids were already developed in the Upper Triassic endogenic-biological causes for "Typogenesis" at the base of the Jurassic are unnecessary. The observed radiation is controlled solely by ecological factors (e.g. Liassic Transgression). The degree of this radiation is increased by disruptive sedimentological features.

ZUSAMMENFASSUNG

Der wohl deutlichste Faunenschnitt in der Entwicklung der Ammonoideen an der Trias/Jura-Grenze wird mit Hilfe morphogenetischer Untersuchungsmethoden analysiert. Anstelle der bisherigen morphologischen Diskontinuitäten zwischen Meso- und Neoammonoideen, die zum Modell der Typogenese-Vorstellungen wurden, kann ein kontinuierlicher Übergang von triadischen zu jurassischen Ammoneen ermittelt werden. Dieser Übergang erfolgte als Mosaikentwicklung in mehreren parallelen Entwicklungsbahnen und in extrem individuenarmen Populationen. Wir benötigen damit für die Evolution dieser wichtigen Invertebraten-Gruppe im Mesozoikum keinen anderen Entwicklungsmechanismus als wir ihn z. B. aus der Frühevolution nahezu aller Tetrapoden-Gruppen kennen. Da die wesentlichen Merkmale der Neoammonoideen bereits in der Oberen Trias angelegt wurden, scheiden endogen-biologische Motive für die «Typogenese» an der Lias-Basis aus. Die beobachtete Radiation dürfte allein von ökologischen Faktoren (Lias-Transgression) bestimmt werden. Ihr Ausmass wird durch sedimentologische Störfaktoren noch verstärkt.

INHALT

I. Einleitung 924
II. Derzeitiger Kenntnisstand 925
1. Morphographische Grundlegung 925
2. Morphogenetische Grundlegung 927

[1]) Auszugsweise vorgetragen bei der Jahreshauptversammlung der Paläontologischen Gesellschaft in Würzburg (September 1968) und der Hauptversammlung der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft in Basel (April 1970).

[2]) Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Tübingen, Sigwartstrasse 10

III. Diskussion
1. Die Evolution der Trias-Phylloceraten 930
A. Die Stammlinie *Leiophyllites–Monophyllites–Eopsiloceras* 930
B. Die Nebenlinie *Mojsvarites–Discophyllites–Rhacophyllites* 936
2. Die Frühevolution der Lytoceraten 939
A. Die Stammlinie *Trachyphyllites–Lytoceras* und das Problem des Lytoceraten-Ursprungs 939
B. Die tiefliassischen Nebenlinien 943
3. Das Problem der Psiloceraten-Herkunft 948
A. Zur Lobenlinie der Psiloceraten 949
B. Der Psiloceraten-Ursprung 954
IV. Phylogenetisch-systematische Schlussbetrachtungen 959
V. Das Typogenese-Problem 963
VI. Stratigraphisch-sedimentologische Schlussbetrachtungen 966
VII. Systematischer Teil 967
Literatur 1013

I. Einleitung

Die Trias/Jura-Grenze stellt eine der schärfsten Zäsuren in der Entwicklung der Ammonoideen dar. Nach herrschender Vorstellung (BASSE 1952, ARKELL 1957, KUMMEL 1957, LUPPOV & DRUSHTCHIC 1958) vermag nur eine Formenreihe innerhalb der Phylloceraten diese kritische Grenze zu überschreiten. Sie wird damit automatisch zum Ausgangspunkt der explosiven Entfaltung der Neoammonoideen an der Lias-Basis, während die Gesamtheit der triadischen Mesoammonoideen noch in der Oberen Trias erlischt. Da dieser rein quantitativ erfassbare Faunenschnitt gleichzeitig von einer durchgreifenden qualitativen Umprägung der Baumerkmale der Mesoammonoideen zum Typus der Neoammonoideen begleitet scheint, wurde er zum Modell der Typogenese-Vorstellungen SCHINDEWOLFS (1945, 1950).

Vorliegende Untersuchung will zunächst die Anwendbarkeit morphogenetischer und insbesondere lobenontogenetischer Untersuchungsmethoden auf diesen kritischen Zeitabschnitt prüfen. Sie sieht sich dazu um so mehr ermutigt, als umfassende morphogenetische Untersuchungen der letzten Jahre (SCHINDEWOLF 1961–1968, 1969; WIEDMANN 1966a, 1966b, 1970a) die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der Jura/Kreide-Ammonoideen klarer werden lassen und ein auf wenige, qualitativ bedeutsame Merkmale begründetes System der Neoammonoideen anbieten können.

Als wesentliches Ergebnis dieser Untersuchungen bleibt festzuhalten, dass die bislang an den Basen sämtlicher Superfamilien bestehenden Diskontinuitäten oder Hiaten der phylogenetischen Abfolge auf ein Mindestmass reduziert werden konnten, nämlich diejenigen an der Basis der Psiloceratacea, der Lytoceratacea und der Ancyloceratacea. Alle übrigen Superfamilien der Neoammonoideen lassen sich diesen drei Stammgruppen nunmehr mühelos und kontinuierlich anschliessen, so dass es berechtigt erscheint, diese drei nun monophyletischen Entwicklungsreihen der Neoammonoideen als selbständige Unterordnungen Ammonitina, Lytoceratina und Ancyloceratina der Konservativgruppe der Phylloceratina gegenüberzustellen. Zur Annahme von Polyphylie oder Iterativentwicklung innerhalb der Ammonitina und Ancyloceratina, wie sie noch von ARKELL & WRIGHT (1957) vertreten wurde, besteht weder Anlass noch Berechtigung.

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

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

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

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

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

II. Derzeitiger Kenntnisstand

1. Morphographische Grundlegung

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

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

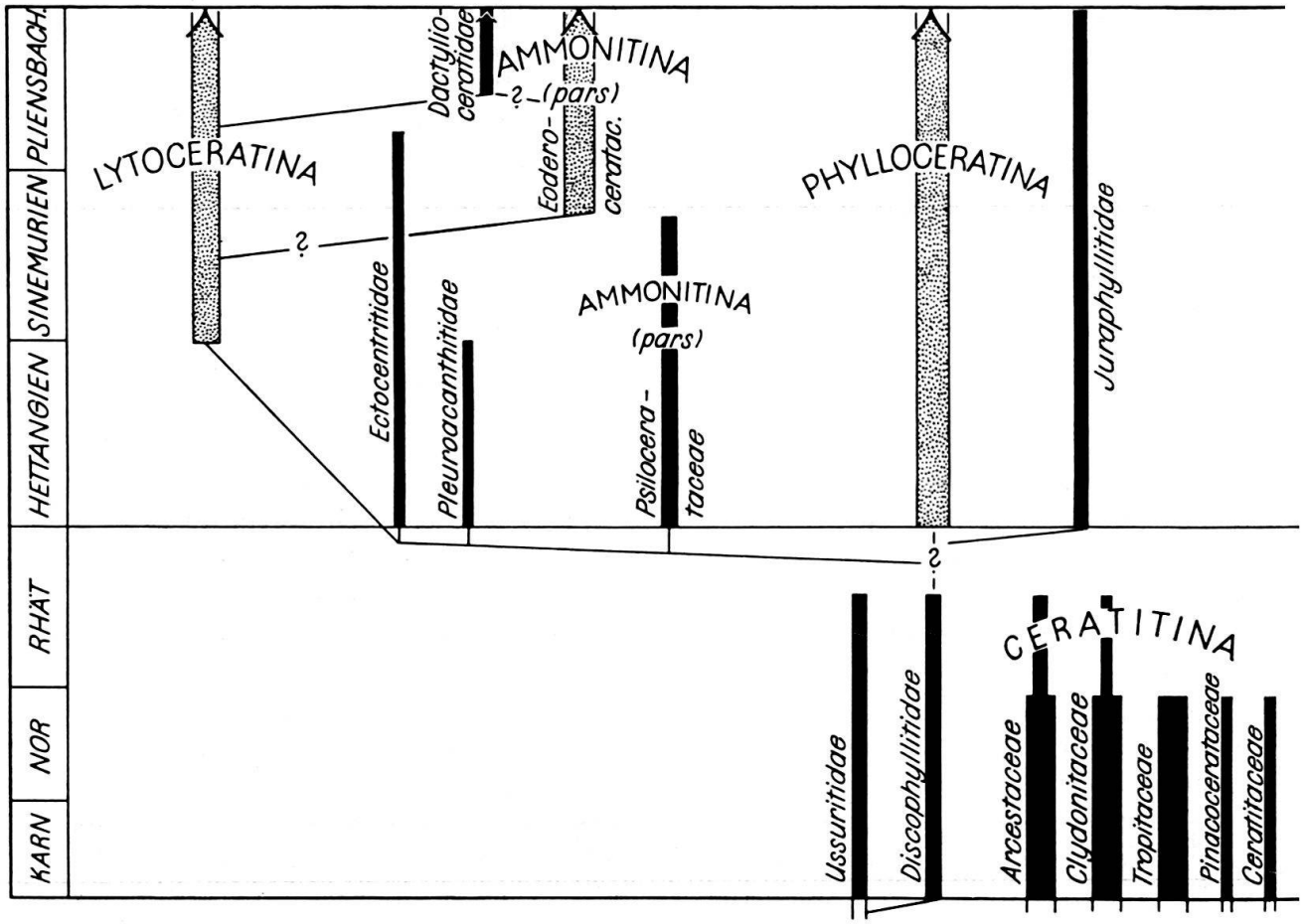


Fig. 1. Entstehung der Neoammonoideen nach ARKELL & KUMMEL (1957) [vereinfacht].

Danach ist es einer einzigen Formenreihe der Phylloceraten vorbehalten, die Rhät/Lias-Grenze zu überschreiten (ARKELL 1957, Textfig. 150; RUZHENCEV 1962, Textfig. 77). Sie wird damit zwangsläufig nicht nur zur Stammlinie für die explosive Entfaltung der Jura/Kreide-Phylloceraten (Phylloceratidae, Juraphyllitidae), sondern auch die der Lytoceraten (Ectocentritidae, Pleuroacanthitidae, Lytoceratidae, Derolytoceratidae) und der Psiloceraten, während die jüngeren Jura-Ammonitina, beginnend mit den Eoderocerataceae, statt dessen eine iterative Entwicklung von lytoceratiden Ausgangsformen genommen haben sollen (FREBOLD 1922, S. 16; 1923, S. 1; SALFELD 1924, S. 10; SPATH 1925, S. 304; 1938, S. 19; ARKELL 1950, S. 355; 1957, S. L 245, L 252). Trias und Jura gemeinsame Gattungen oder Familien gibt es nicht, so dass sich die Rhät/Lias-Grenze als die schärfste Zäsur in der Gesamtentwicklung der Ammonoideen präsentiert.

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

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

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

2. Morphogenetische Grundlegung

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

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

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

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

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

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

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

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

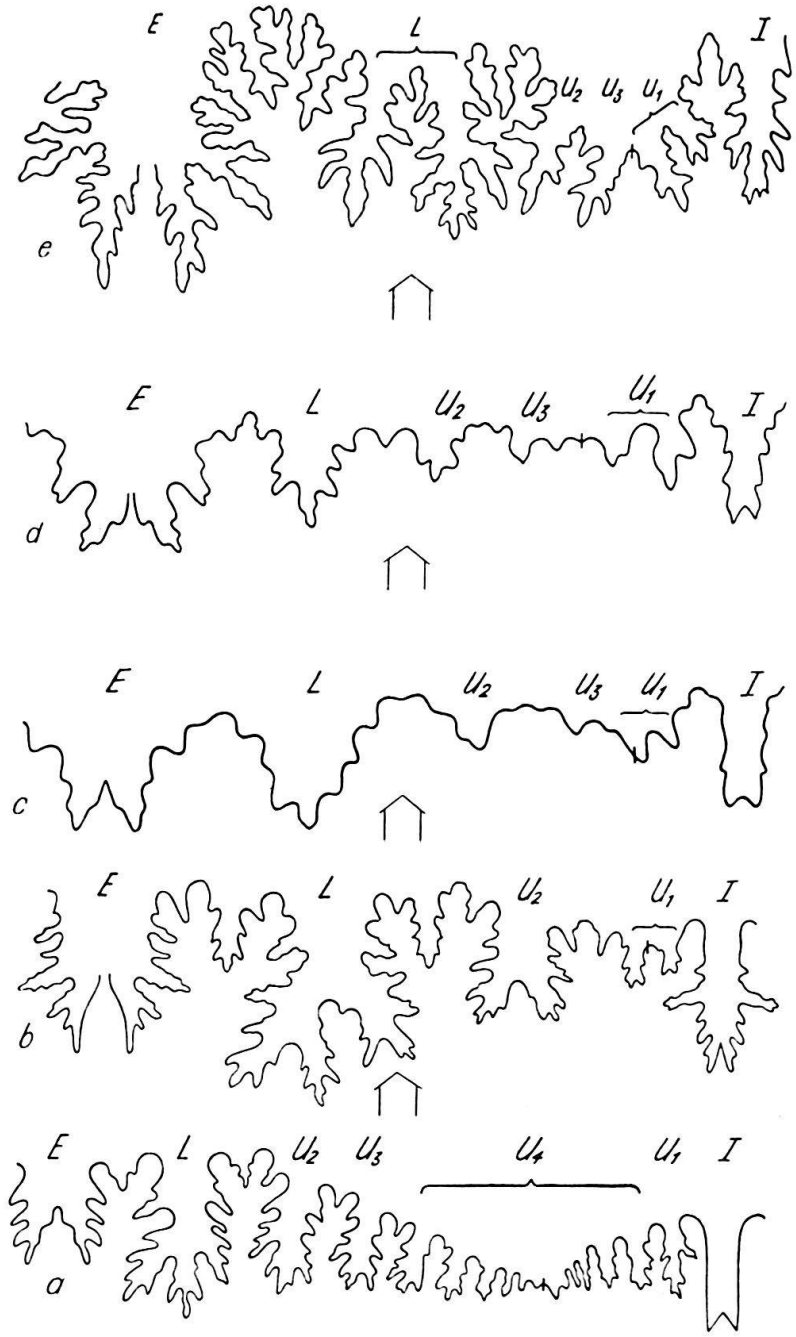


Fig. 2. Entstehung der Neoammonoideen nach SCHINDEWOLF (1961, 1962) [vereinfacht]. a: *Phylloceras* b: *Lytoceras* c: *Psiloceras* d: *Amaltheus* e: *Prodactylioceras* [n. SCHINDEWOLF 1961, 1962].

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

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

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

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

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

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

III. Diskussion

1. Die Evolution der Trias-Phylloceraten

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

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

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

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

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

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

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

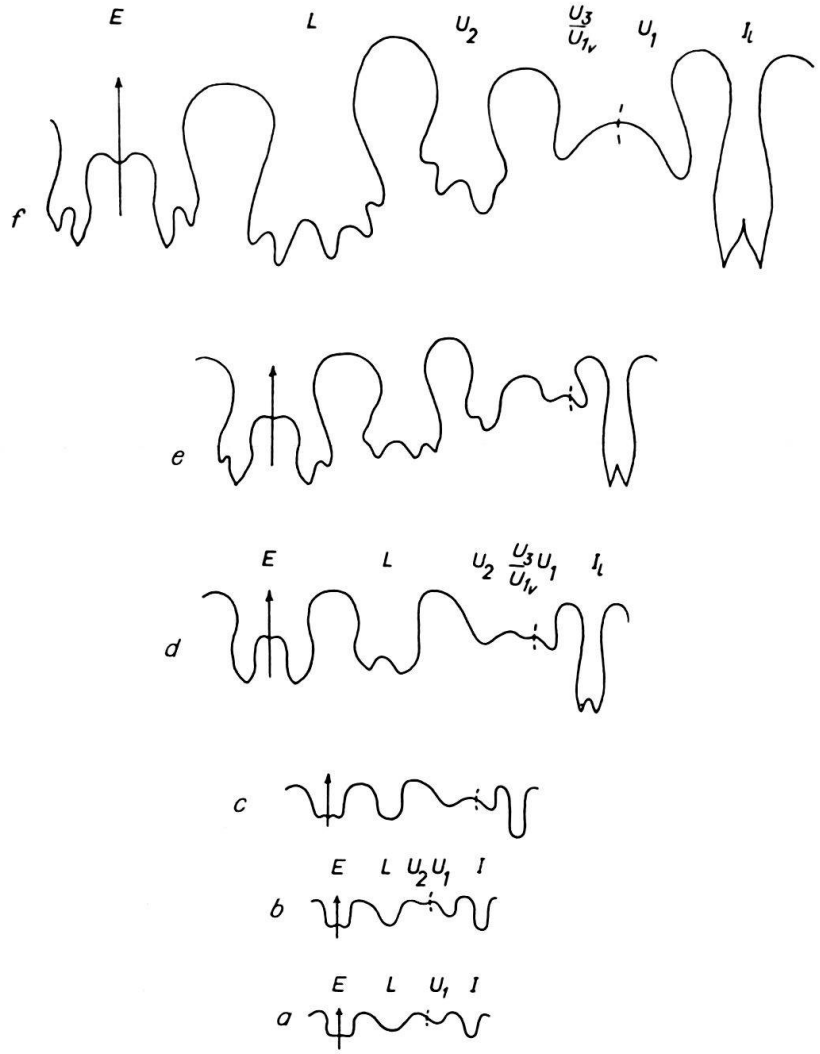


Fig. 3. Lobenentwicklung von *Leiophyllites suessi* (Mojsisovics). Explr. GBAW[3]) 1698 a, Anis, Schreyer-Alpe (Österr.). a: frühe Sutur, b: bei Wh 0,5 mm, c: bei Wh 0,8 mm, d: bei Wh 1 mm, e: bei Wh 2 mm, f: bei Wh 4 mm [teilw. rekonstr.].

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

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

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

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

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

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

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

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

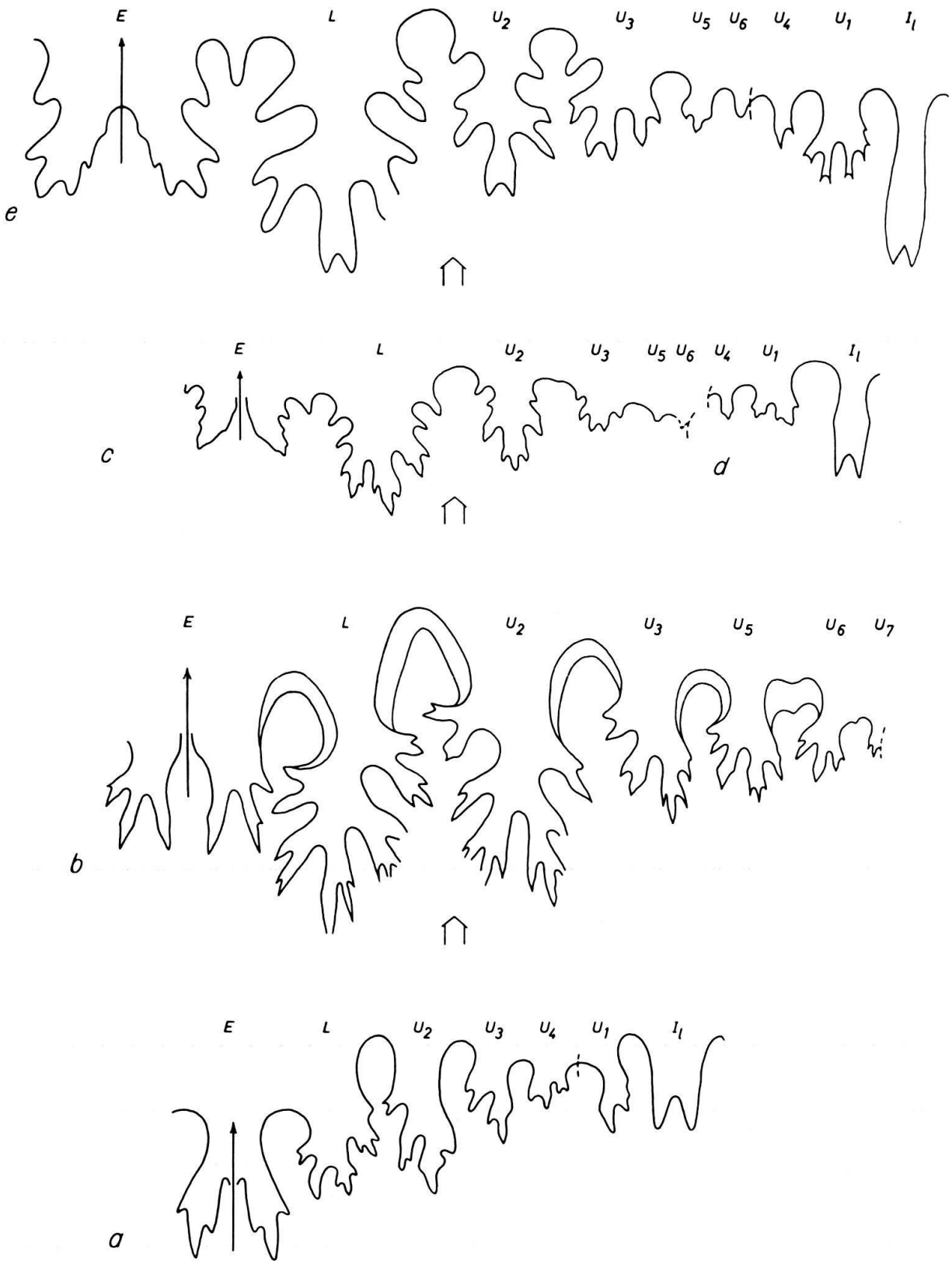


Fig. 4. Die Stammlinie triadischer Phylloceraten. a: Gesamtsutur von *Monophyllites sphaerophyllus* (HAUER) [n. SALFELD 1920, Textfig. 3], Anis. b: Externsutur von *Simonyceras simonyi* (HAUER), GBAW 1697, Unteres Karn, Feuerkogel (Aussee, Österr.). Bei Wh 34 mm. c, d: Kombin. Gesamtsutur von *Eopsiloceras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

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

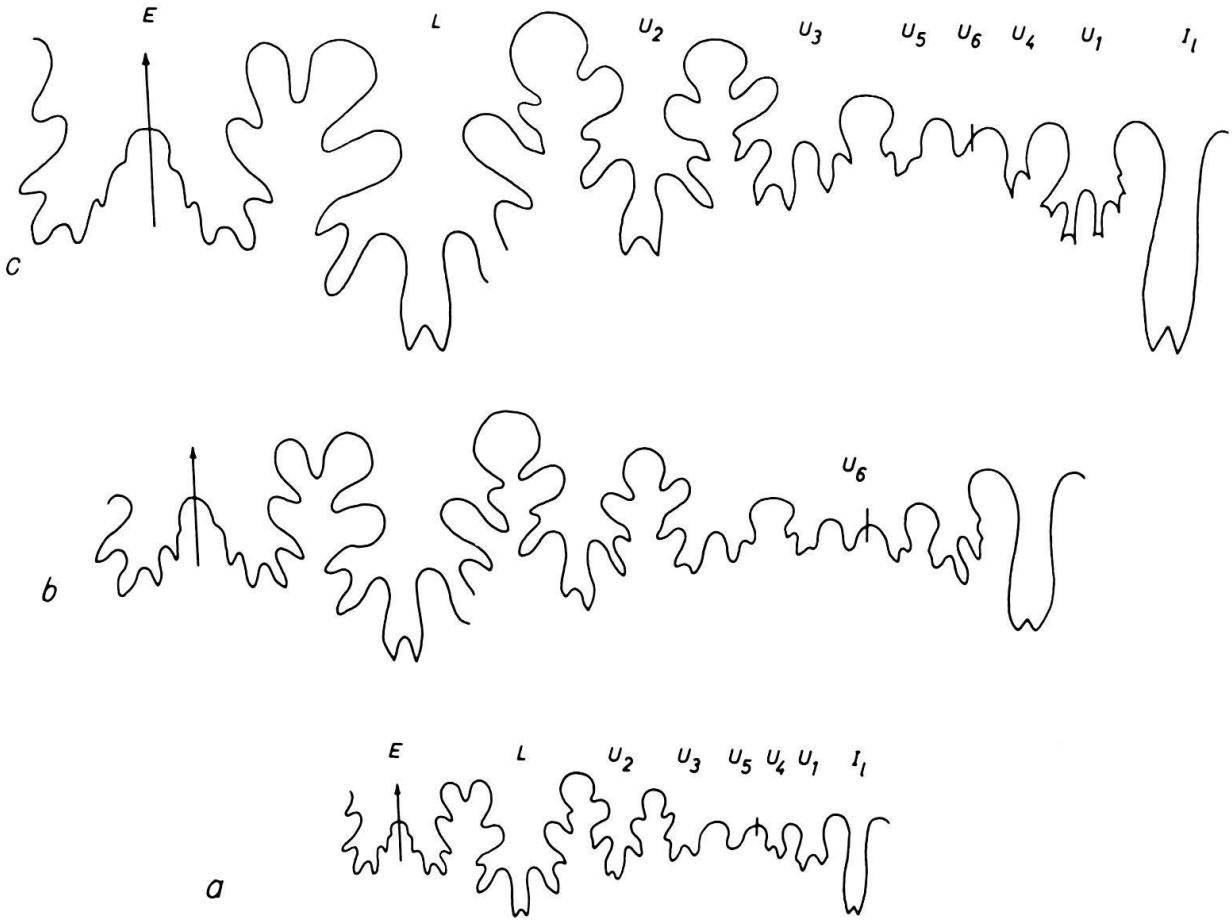


Fig. 5. Unvollständige Lobenentwicklung von *Wopfingites krystyni* n. gen. n. sp., Paratypoid PIW 2032b, Oberes Nor, Mühltal bei Wopfing (Niederösterr.). a: bei Wh 6,5 mm, b: bei Wh 12 mm, c: bei Wh 14 mm.

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

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

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

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

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

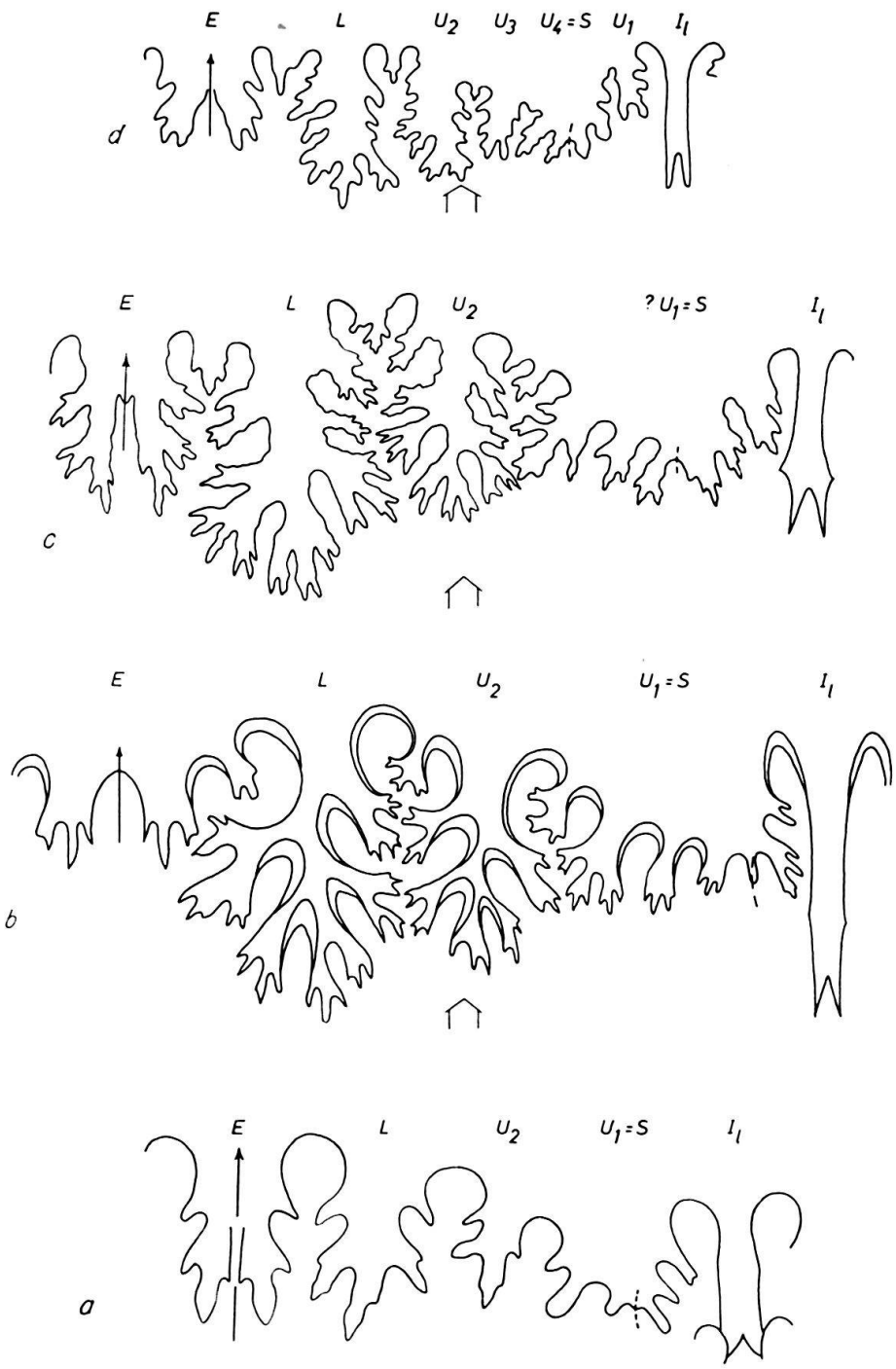


Fig. 6. Die Nebenlinie der Discophylliten. a: Gesamtsutur von *Mojsvarites* sp., GPIT Ce 1373/1, Rhät, Grünbachgraben (Österr.). Bei Wh 1,5 mm. b: Kombin. Gesamtsutur von *Discophyllites ebneri* (MOJSISOVICS) [n. SPATH 1934, Textfig. 108], Karn, Timor. c: Gesamtsutur von *Rhacophyllites neojurensis*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

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

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

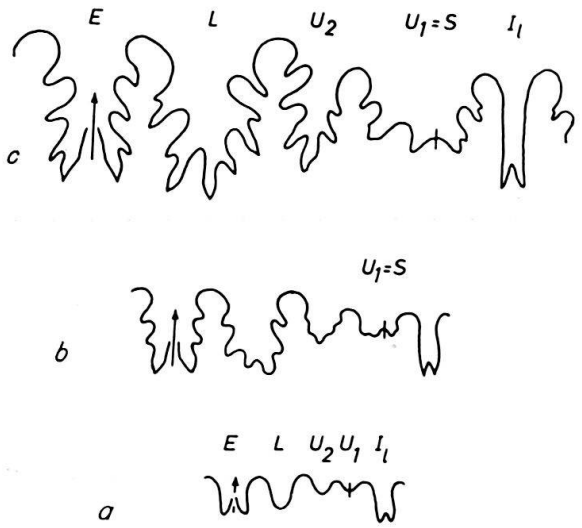


Fig. 7. Lobenentwicklung von *Mojsvarites agenor* (MÜNSTER). BSM 1964 XVII 44a, Karn, Feuerkogel (Aussee, Österr.). a: bei Wh 0,5 mm, b: bei Wh 1 mm, c: bei Wh 2,8 mm.

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

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

2. Die Frühevolution der Lytoceraten

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

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

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

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

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

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

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

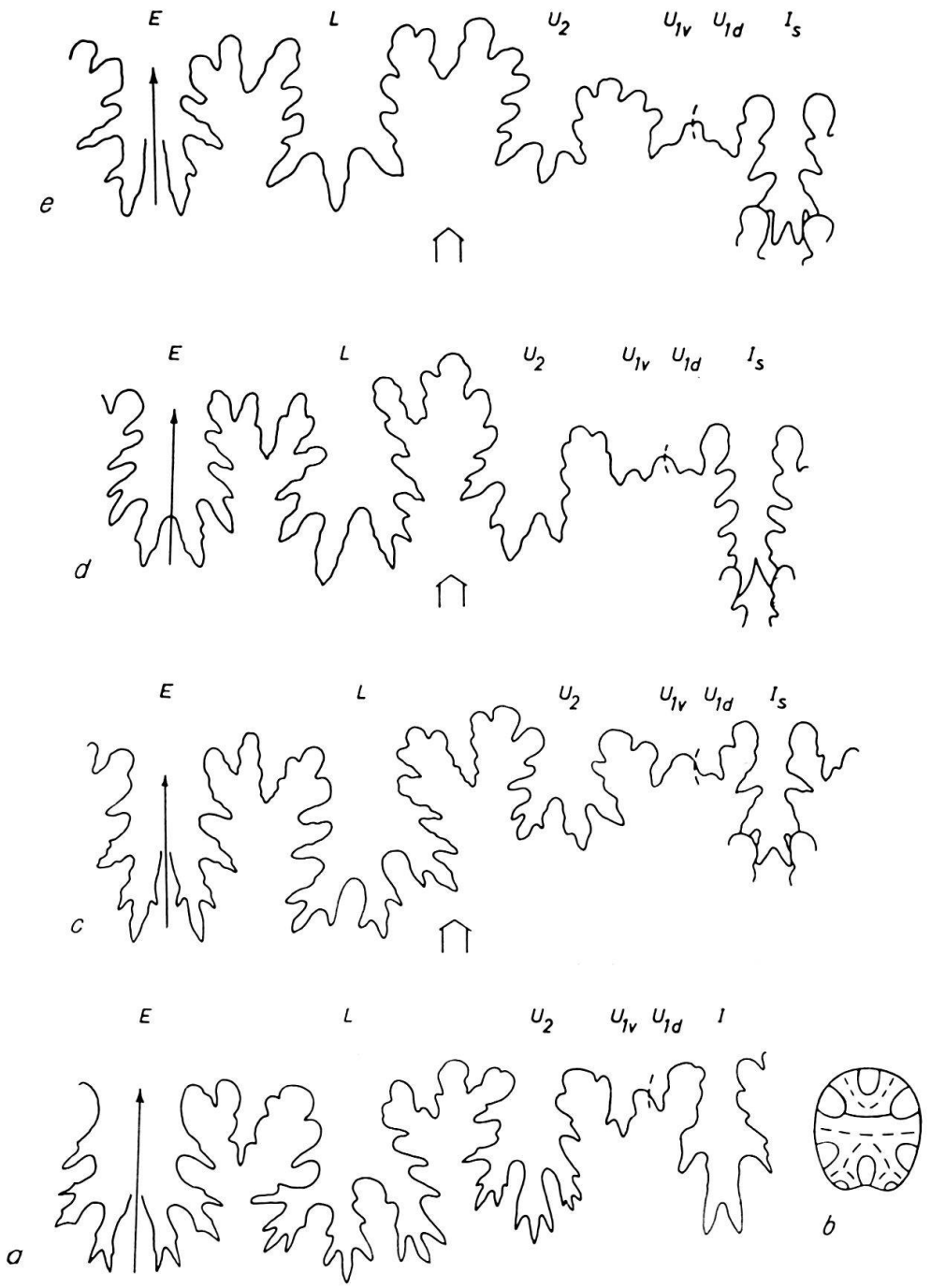


Fig. 8. Die Stammlinie der Lytoceraten. Gesamtsuturen. a: *Trachyphyllites costatus* ARTHABER, Holotyp MGMD KA 13559, Nor, Bihati (Timor). Bei Wh 10 mm. b: Septum dess. c: *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY), GPIT Ce 1373/7, Pliensbachien, Württemberg. Bei Wh 4,5 mm. d: *Holcolytoceras nodostrictum*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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

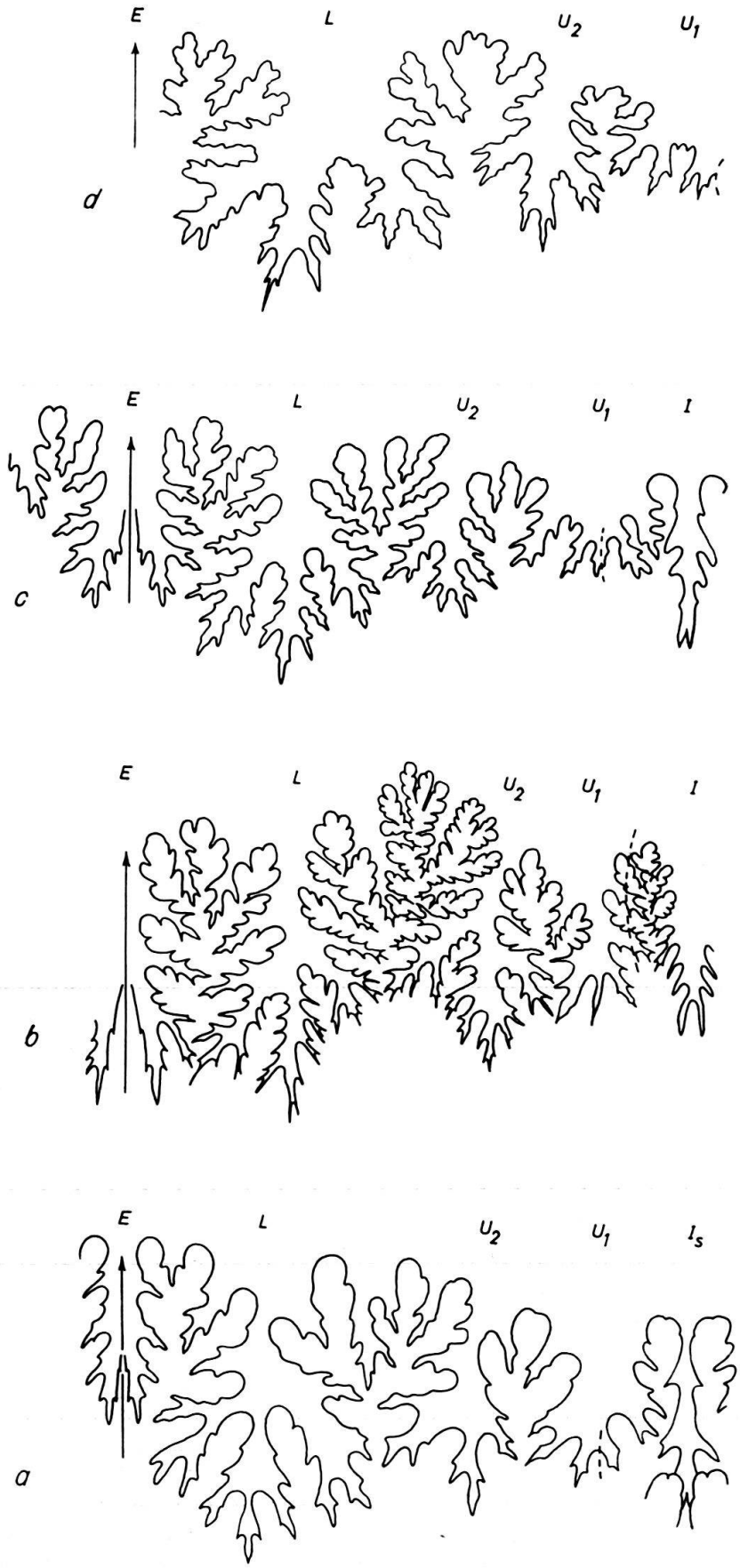


Fig. 9. Die Lytoceraten-Nebenlinien. a: Gesamtsutur von *Pleuroacanthites biformis* (J. SOWERBY) [n. CANAVARI 1888, Textfig. 2], Hettangien, Spezia (Italien). b: Gesamtsutur von *Ectocentrites petersi* (HAUER), Holotyp [n. WÄHNER 1898, Taf. 62, Fig. 5], Hettangien, Kammerkaralpe (Österr.). c: Gesamtsutur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

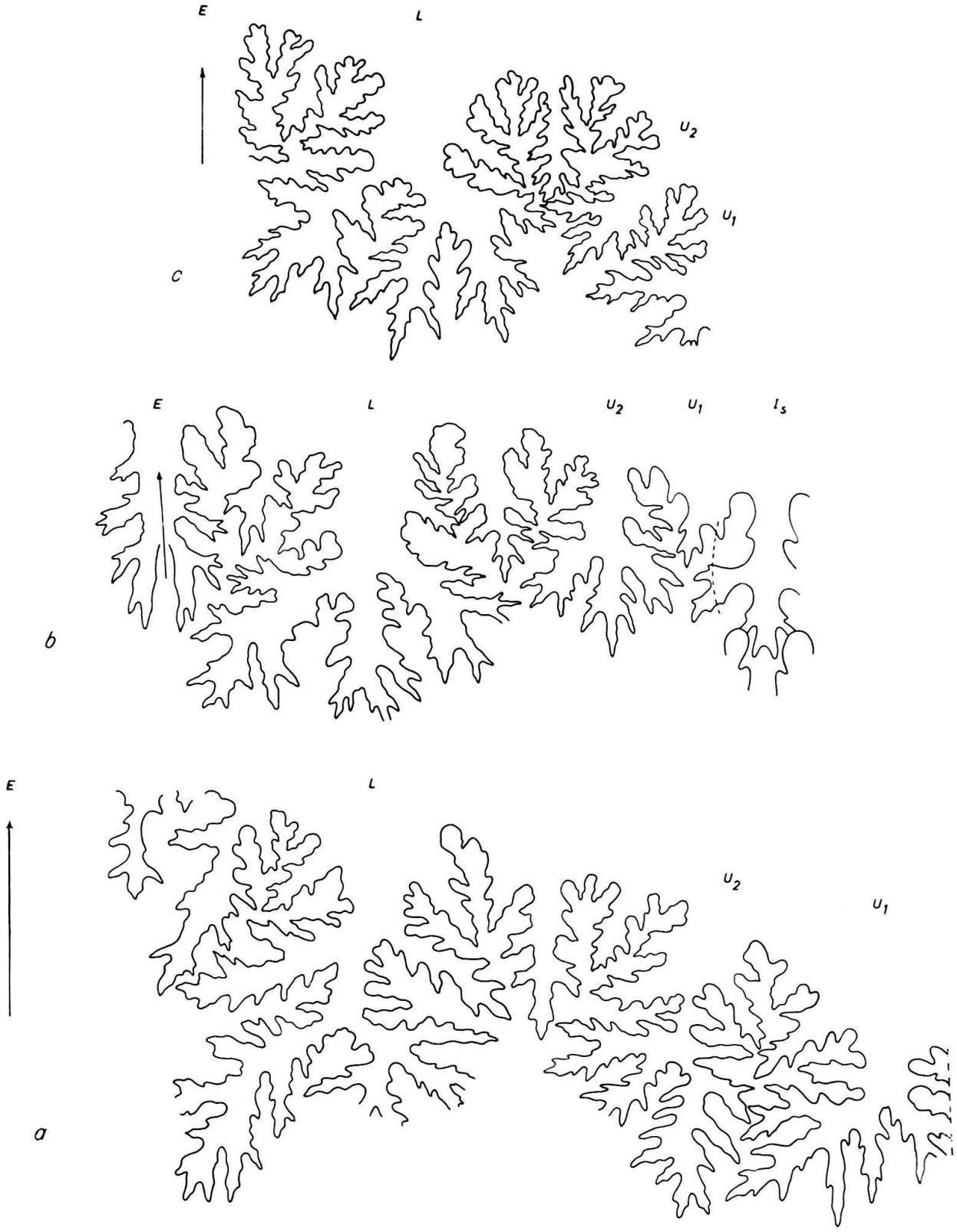


Fig. 10. Die Lytoceraten-Nebenlinien. a: Externsutur von *Lytotropites fucinii* (BONARELLI), Hypotypoid IGT (leg. BONARELLI), Sinemurien, Ponte Alto (Foci di Cagli, Zentralapennin). Bei Wh 17 mm. b: Gesamtsutur von *Adnethiceras haueri* n. sp., Holotyp GPIT Ce 3/19/10, Oberes Sinemurien, Adneth (Österr.).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

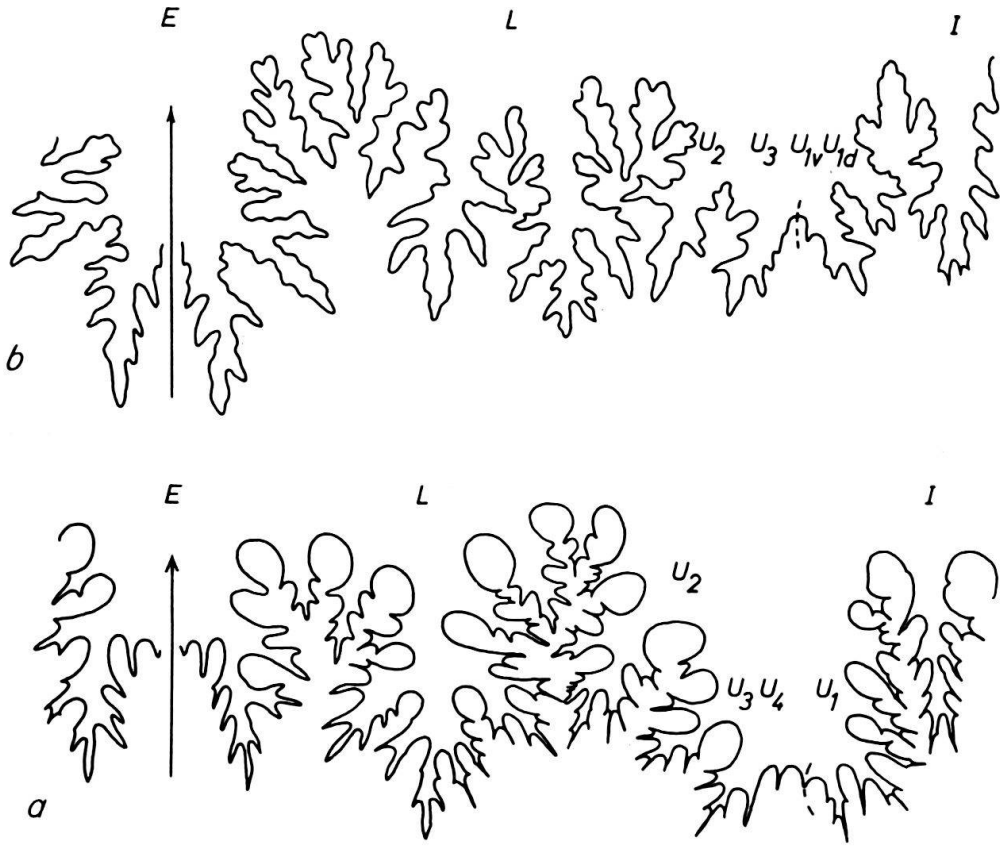


Fig. 11. Konvergenzen zu Phylloceraten- und Lytoceraten-Suturen bei den Psiloceratacea. a: Psiloceratidae: *Parapsiloceras polycyclum* (WÄHNER), [n. WÄHNER 1894, Taf. 56, Fig. 2c], Hettangien, Fonsjoch (Österr.). b: Dactylioceratidae: *Prodactylioceras davoei* (J. SOWERBY) [n. SCHINDEWOLF 1962, Textfig.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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

3. Das Problem der Psiloceraten-Herkunft

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

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

A. Zur Lobenlinie der Psiloceraten

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

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

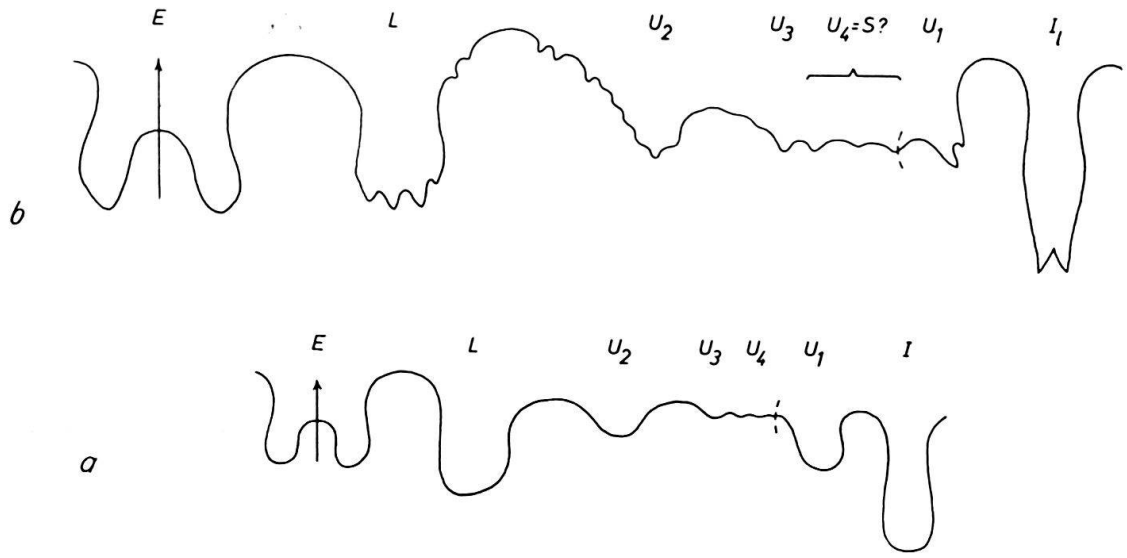


Fig. 12. Unvollständige Lobenentwicklung von *Psilophyllites hagenowii* (DUNKER). Hypotypoid BSM 1959 XXIX 1, Unteres Hettangien, Exten (N-Deutschl.). a: bei Wh 6 mm, b: bei Wh 7 mm.

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

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

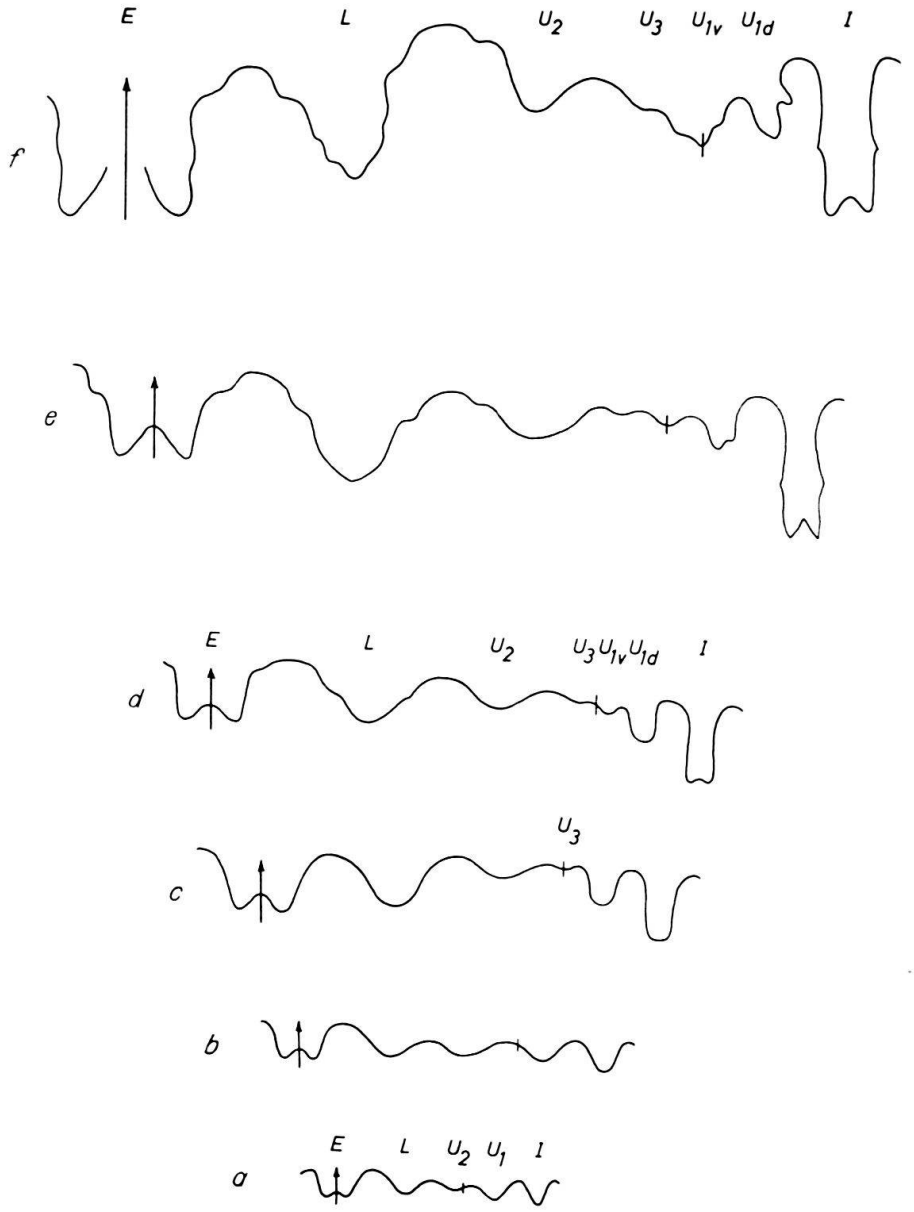


Fig. 13. Lobenentwicklung von *Psiloceras psilonotum* (QUENSTEDT). Explr. GPIT Ce 1194/35 [vgl. SCHINDEWOLF 1962, Textfig. 59], Unt. Hettangien, Württemberg. a: Primärsutur c: bei Wh 1 mm, d: bei Wh 1,5 mm, f: bei Wh 3 mm.

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

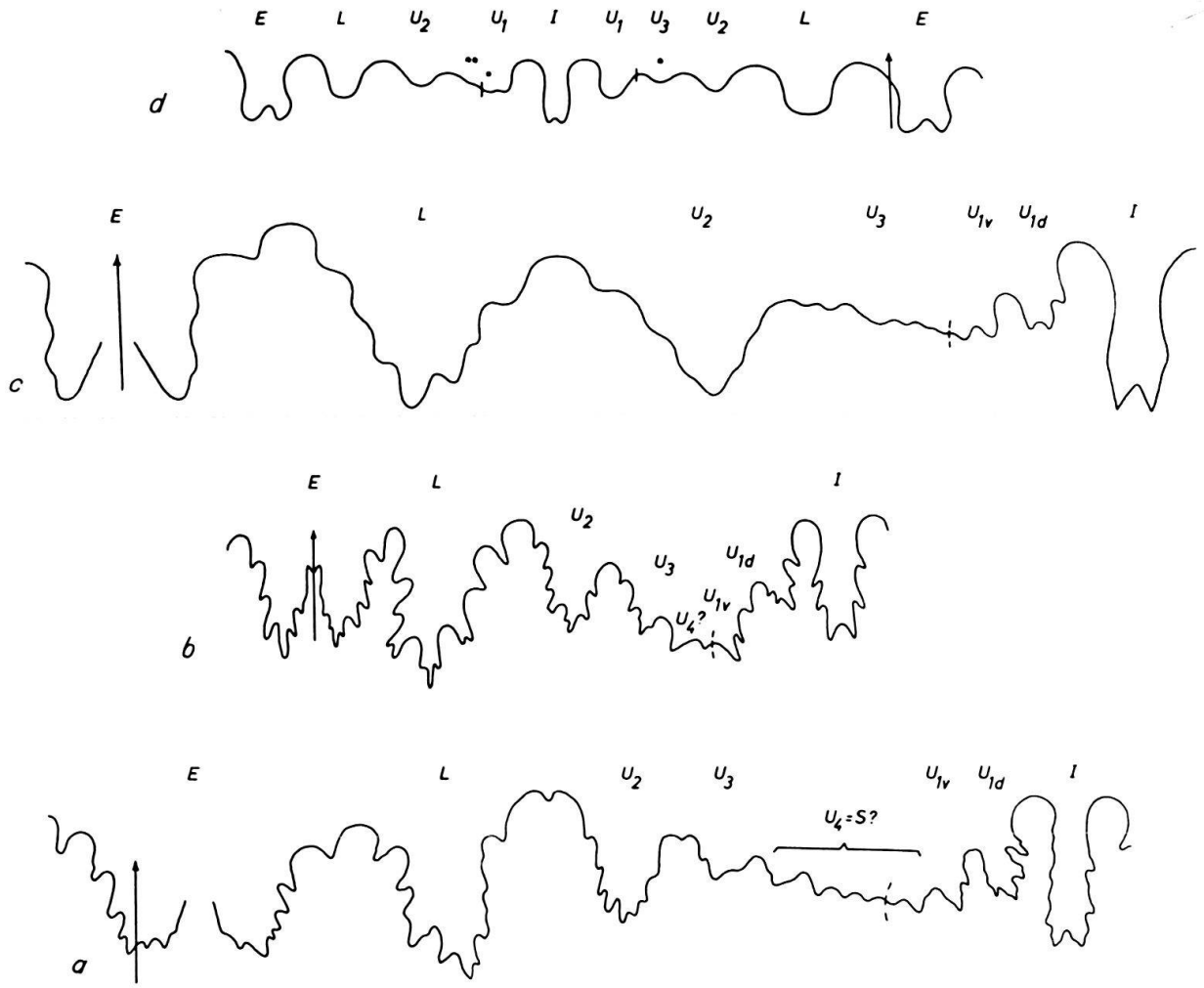


Fig. 14. Gesamtsuturen früher Psiloceraten. a: *Neophyllites biptychus* LANGE, Hypotypoid BSM AS I 717, Unt. Hettangien, Fonsjoch (Achensee, Österr.). Bei Wh 8 mm. b: *Psiloceras planorbis* (J. SOWERBY) [n. FIEGE 1929, Taf. 8, Fig. 1], *planorbis*-Zone, Nellingen (Württemberg). Bei Wh 9 mm. c: *Psiloceras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

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

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

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

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

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

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

B. Der Psiloceraten-Ursprung

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

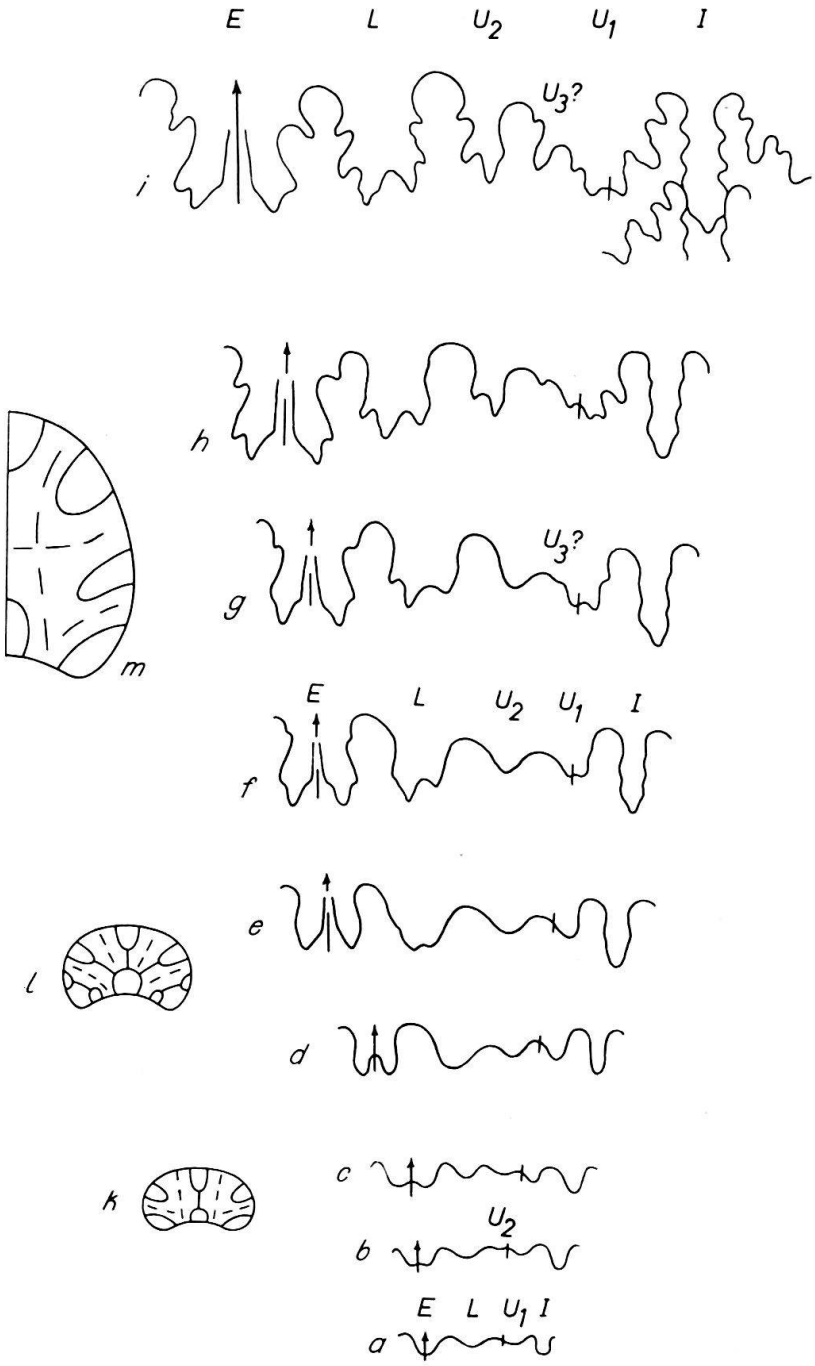


Fig. 16. *Phyllytoceras intermedium* n. gen. n. sp. Holotyp GPIT 648/1, Karn, Galanderud (Iran). Lobenentwicklung und Septalflächen. a: Primärsutur. b, k: 2. Sutur u. Septum. c, l: 4. Sutur u. Septum. e: bei Wh 0,4 mm. g: bei Wh 0,7 mm. h, m: bei Wh 0,9 mm. i: bei Wh 1,2 mm.

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

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

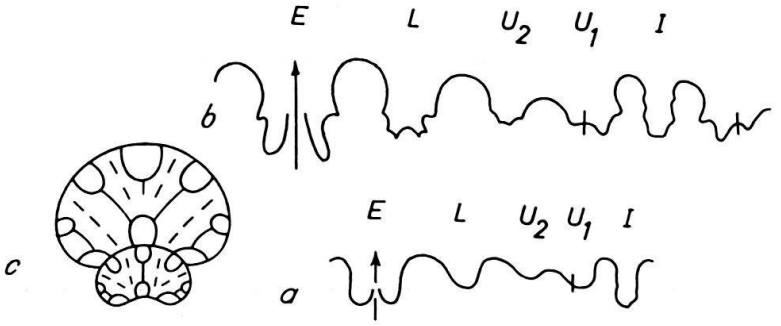


Fig. 17. *Phyllytoceras intermedium* n. gen. n. sp. Paratypoid(?) GPIT Ce 1373/9, Zlambach-Schichten (Rhät), Grünbachgraben (Österr.). Lobenentwicklung und Septalflächen. b, c: bei Wh 1 mm.

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

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

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

IV. Phylogenetisch-systematische Schlussbetrachtungen

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

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

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

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

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

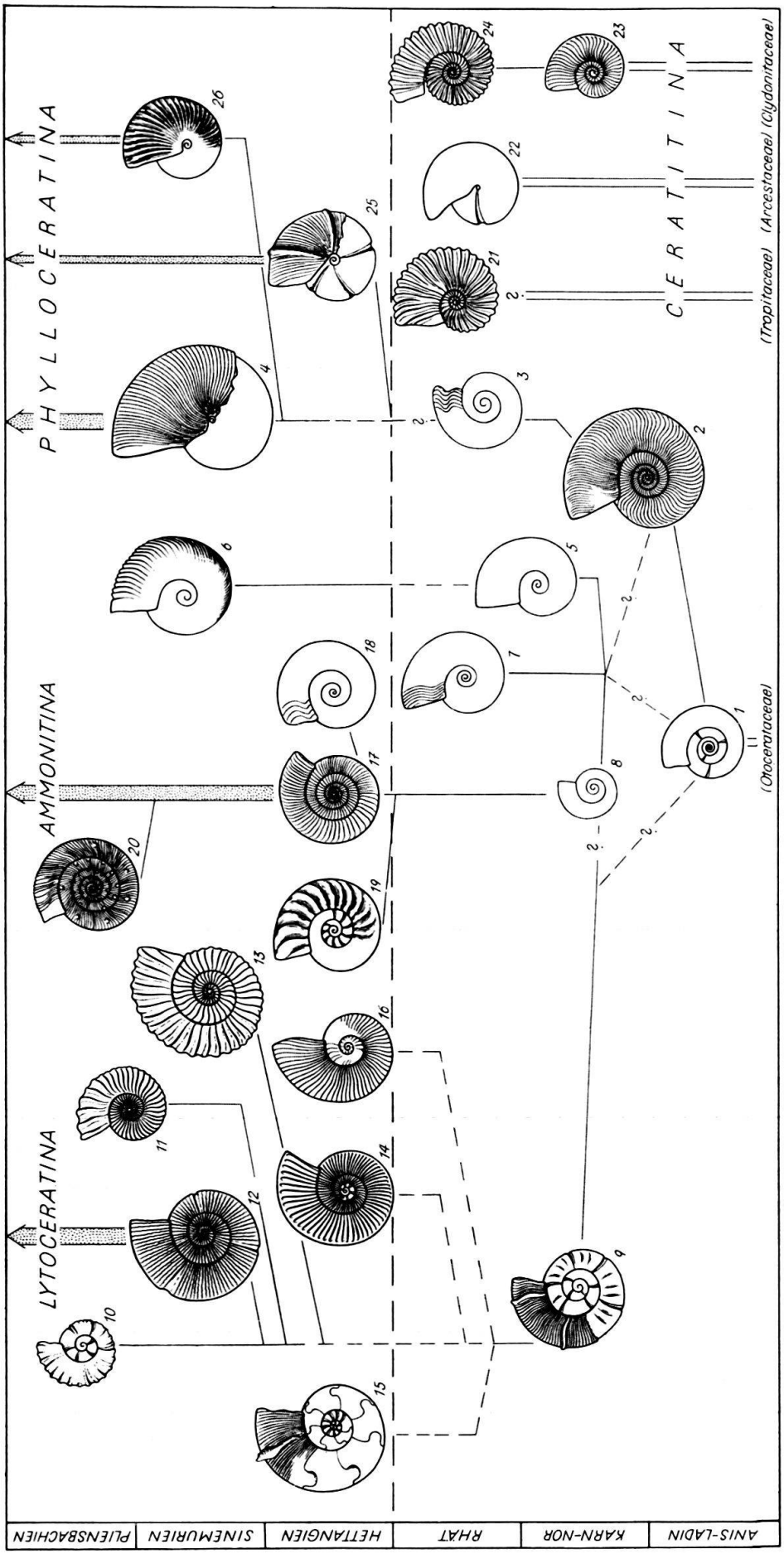


Fig. 18. Entwicklung der Neoammonoideen im Grenzbereich Trias/Jura. 1 *Leiophyllites*, 2 *Monophyllites*, 3 *Wopfingites* n. gen., 4 *Phylloceras*, 5 *Discophyllites*, 6 *Juraphyllites*, 7 *Mojsvarites*, 8 *Phyllytoceras* n. gen., 9 *Trachyphyllites*, 10 *Holcolytoceras*, 11 *Peltolytoceras*, 12 *Lytoceras*, 13 *Adnethiceras* n. gen., 14 *Ectocentrites*, 15 *Analytoceras*, 16 *Eolytoceras*, 17 *Psiloceras*, 18 *Psilophyllites*, 19 *Euphyllites*, 20 *Prodactylioceras*, 21 *Hesperites*, 22 *Arcestes*, 23 *Thisbites*, 24 *Choristoceras*, 25 *Calliphylloceras*, 26 *Partschiceras*.

keine lobenontogenetischen Untersuchungen vorliegen. Auf jeden Fall erfolgte diese Entwicklung nach den Formeln $(ELU_2\ U_3/U_{1_v} : U_1\ I_l) \rightarrow ELU_2\ U_1 = SI_l \rightarrow ELU_2\ U_3\ U_4 = SU_1\ I_l \rightarrow ELU_2\ U_3\ U_4 = SU_1 I$ und damit der Übergang über die Rhät/Lias-Grenze so kontinuierlich, dass die «Juraphyllitidae» in die neu zu definierenden Discophyllitidae einbezogen werden müssen (WIEDMANN 1964). Ungeklärt bleibt die Frage, ob *Mojsvarites* in primitiven Vertretern der Monophylliten – wie bisher angenommen – oder direkt in *Leiophyllites* wurzelt.

5. Von *Mojsvarites* nimmt eine dritte Entwicklungsreihe ihren Ausgang (Textfig. 18: 8, 17–20), bei der es zur Kombination der beiden vorigen Lobenbildungsmodi kommt. Der in der Anlage vorhandene Suturallobus im U_1 wird hier in seinem dorsalen Teil reduziert, in dem es statt dessen zur bescheidenen Neubildung weiterer Elemente kommt. Über die im Grenzbereich Phylloceraten/Lytoceraten/Psiloceraten gesuchte und hier ermittelte Übergangsform, *Phyllytoceras* n. gen., führt dieser Entwicklungstrend gleichfalls kontiniuierlich über die Rhät/Lias-Grenze hinweg zu den Psiloceraten. Ausgehend von *Mojsvarites* $(E\,L\,U_2\ U_1 = SI_l)$ kennzeichnet diese Reihe die Lobenphylogenie $E\,L\,U_2\ U_3?\ U_1\ (= S?)\ I \rightarrow E\,L\,U_2\ U_3\ (U_4 = S?)\ U_{1_v}\ U_{1_d}\ I$. Die Frage nach der systematischen Stellung von *Phyllytoceras* n. gen. soll erst nach Behandlung der vierten Entwicklungsreihe erörtert werden, die gleichfalls auf *Leiophyllites* zurückgeführt werden kann.

6. Die Entwicklungsreihe *Trachyphyllites–Lytoceras* (Textfig. 18: 9–13), die die Rhät/Lias-Grenze gleichfalls kontinuierlich gequert hat, schliesst sich in ihrer Lobenentwicklung und -formel paradoxerweise nicht nur am engsten an die phylloceratide Grundsutur von *Leiophyllites* an, sondern ist sogar mit dieser identisch: $(E\,L\,U_2\ U_3/U_{1_v} : U_1\ I_l) \rightarrow E\,L\,U_2\ U_{1_v} : U_{1_d}\ I \rightarrow E\,L\,U_2\ U_{1_v} : U_{1_d}\ I_s$. Der noch unausgefüllte zeitliche Hiatus zwischen Karn und Sinemurien und das Fehlen jeder Andeutung eines Septallobus dürfte die Separierung der triadischen Trachyphyllitidae von den jurasso-kretazischen Lytoceratidae erlauben.

7. Berücksichtigen wir, dass sich aus dieser Stammlinie der Lytoceraten unmittelbar an oder bereits vor der Rhät/Lias-Grenze zwei Nebenlinien mit den Lobenformeln $E\,L\,U_2\ U_1 : I$ (Pleuroacanthitidae incl. «Ectocentritidae») und $E\,L\,U_2\ U_1\ (= S)\ I$ (Analytoceratidae) entwickeln konnten (Textfig. 18: 14–16), so wird nicht nur deutlich, dass hier wiederum ein Rückschlag auf Lobenstadien phylloceratider Vorfahren erfolgte, sondern dass die Modi umbilikaler Lobenvermehrung und -zerschlitzung nicht in dem Masse genetisch fixiert sind, wie SCHINDEWOLF (1961–1968) dies noch vermutete. Offenbar können die gleichen Modi nebeneinander in parallelen Entwicklungsreihen auftreten (Discophylliten, Analytoceraten), während sich auf der anderen Seite in derselben Entwicklungsreihe sehr verschiedene Modi in rascher Folge ablösen können (Monophylliten). Es ergibt sich überhaupt das paradoxe Bild, dass die als konservativ geltenden Phylloceraten – wenigstens in der Trias – die stärkste Evolubilität der Suturmerkmale erkennen lassen, während die Lytoceraten praktisch den Standard-Lobentyp primitiver Untertrias-Phylloceraten bis zu ihrem Erlöschen in der höchsten Kreide konservieren.

8. Es konnte – wie bereits früher (1964) für die jüngeren Phylloceraten – deutlich gemacht werden, dass eine Klassifizierung der Phylloceraten nach der Phylloidzahl

auch in der Trias undurchführbar ist. In allen drei zuvor definierten Entwicklungsreihen im Bereich der Phylloceraten beginnt die Entwicklung einheitlich bei monophyllen Sätteln, die dann unabhängig voneinander, konvergent, eine zunehmende Zerschlitzung erfahren. Wir haben demnach bisher Stadien, nicht jedoch phylogenetische Einheiten klassifiziert. Analoges gilt für die Primärsuturen. Zwar scheint sich der Übergang von der quadrilobaten zur quinquelobaten Primärsutur tatsächlich mehr oder weniger im Bereich der Rhät/Lias-Grenze vollzogen zu haben; auch dieses Merkmal darf jedoch nicht überbewertet werden. Es wäre ebensowenig sinnvoll, die triadischen Phylloceraten-, Lytoceraten- und Psiloceraten-Vorläufer nur deswegen anderen Unterordnungen zuzurechnen, weil ihre Primärsutur noch quadrilobat ist, wie es unzweckmässig wäre, die Arcestaceae auf Grund ihrer quinquelobaten Primärsutur zu den Neoammonoideen zu überführen. Zudem konnte gezeigt werden, dass – bei *Phyllytoceras* n. gen. – der U_2 früher als sonst, nämlich schon in der 2. Sutur einsetzt, was als Übergang zwischen quadri- und quinquelobatem Stadium der Primärsuturen gewertet werden kann.

9. Auch die vorliegenden Untersuchungen haben die überragende klassifikatorische Bedeutung der Internsutur für die Grossgliederung der mesozoischen Ammonoideen bestätigt (SALFELD 1924, WIEDMANN 1966b, 1968, 1970a). Wenn wir an dem bisherigen Prinzip der Dreigliederung der jurassischen Neoammonoideen in Phylloceratina, Lytoceratina und Ammonitina festhalten wollen, und wenn wir vor allem die sehr kontinuierlich auseinander hervorgehenden Ausgangsformen der Trias sinnvoll einer dieser Gruppen zuordnen wollen, so spielt die Konfiguration des *I* hierfür eine entscheidende Rolle.

Leiophyllites, nach Habitus und Lobenentwicklung bereits ein Lytocerat, besitzt einen bis ins Alter lituiden *I* und ist damit ein unzweifelhafter Phyllocerat.

Phyllytoceras n. gen. ist nach dem Zerschlitzungsgrad des *I* (WIEDMANN 1966b, S. 48) ein echter Vertreter der Ammonitina, auch wenn es noch altertümliche Merkmale in der phylloiden Sattelform und der quadrilobaten Primärsutur konserviert hat. Sie berechtigen zur Errichtung einer eigenen Familie Phyllytoceratidae nov. fam. im Rahmen der Psiloceratacea, die damit in das Karn zurückreichen, wo sie sich kontinuierlich aus den Discophyllitidae entwickelt haben.

Trachyphyllites besitzt zwar bereits den typisch kreuzförmigen *I* der Lytoceraten, lässt aber noch keinerlei Septallobenbildung erkennen, zu der es anscheinend erst im unteren Lias kommt. Schwer zu beurteilen ist noch die Frage, ob *Trachyphyllites* direkt oder auf dem Umweg über *Phyllytoceras* aus *Leiophyllites* hervorgegangen ist. Hinsichtlich der identischen Spaltung des U_1 ist *Trachyphyllites* besser von *Leiophyllites* abzuleiten, hinsichtlich der Zerschlitzung des *I* dagegen eher von *Phyllytoceras*, das zudem auch einen Ansatz von Septallobenbildung erkennen lässt und auch in stratigraphischer Hinsicht vermittelt. Schwierigkeiten bereitet dabei die Vorstellung, warum sich der zweiteilige U_1 der Lytoceraten erst auf dem Umweg über eine Suturallobenbildung im U_1 (*Mojsvarites*) und deren erneuter Reduktion (*Phyllytoceras* n. gen.) aus dem gleichfalls zweiteiligen U_1 von *Leiophyllites* entwickelt haben sollte. Es ist daher nicht auszuschliessen, dass die Entwicklung von *Leiophyllites* zu *Trachyphyllites* – wie in Textfig. 18 angedeutet – über eine bislang unbekannte Form des Ladin/Karn unmittelbar an *Phyllytoceras* vorbeiführte.

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

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

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

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

V. Das Typogenese-Problem

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

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

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

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

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

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

Als Ergebnis dieser Untersuchungen lässt sich zusammenfassen:

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

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

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

VI. Stratigraphisch-sedimentologische Schlussbetrachtungen

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

Gleichzeitig implizieren die bisherigen Untersuchungen eine Reihe stratigraphi-

scher Probleme, die hier jedoch nur angedeutet werden können. Das bisherige Zusammenfallen von qualitativer Faunenwende und quantitativem Faunenschnitt mit der Rhät/Lias-Grenze erleichterte natürlich die Grenzziehung zwischen Trias und Jura: «Cette véritable coupure, au niveau du Rhétien – dans les sous-ordres des fossiles indices fondamentaux du Mésozoique, a une valeur universelle et est à elle seule une argument important pour ranger le Rhétien dans le Trias» (PUGIN 1964a, S. 98). Es wäre natürlich abwegig, auf Grund der neuen Resultate den Vorschlag SLAVINS (1963) aufzugreifen und das Rhät – ganz oder teilweise – in den Lias zu überführen, dies schon deswegen, da die neuen Faunenelemente bereits im Karn nachgewiesen werden können. Entgegen dem biostratigraphischen Prinzip und im Sinne der Kontinuität wird es sich empfehlen, in diesem Fall nicht das Einsetzen der neuen Fauna, sondern den quantitativen Faunenschnitt an der Liasbasis als Kriterium der Grenzziehung zwischen Trias und Jura beizuhalten.

Problematischer ist demgegenüber die Frage der Eigenständigkeit des Rhät als Obertriasstufe. Dabei ist weniger die Frage entscheidend, ob das Rhät tatsächlich nur eine Fazies des Nor darstellt (FABRICIUS Ms.), als vielmehr die Tatsache, dass eine eigenständige Ammonitenfauna des Rhät nicht existiert. In noch stärkerem Masse als bereits FROMAGET (1940), DAGIS (1959), KRISHNAN (1960) und SLAVIN (1961) vermutet hatten, hat sich die absolute Identität von Obernor- und Rhätfaunen bestätigt: Die Separierung von *Eopsiloceras planorboides* und «*clio*» entsprach stratigraphischem Wunschdenken, ebenso wie der Vorschlag einer Zweigliederung des Rhät in ein liegendes «Rhaetitan» und ein hangendes «Eopsiloceratan» durch SPATH (1934, S. 39). Auch die Indexgattung des Rhät, *Choristoceras*, ist keineswegs auf diese Stufe beschränkt. Die phylogenetisch bedeutsame Gattung *Phyllytoceras* n. gen. zeigt im Zeitraum Karn–Rhät nur geringfügige Veränderungen und auch die Lytoceraten sind mit *Trachyphyllites* bereits im Nor anwesend, während auf der anderen Seite *Mojsvarites* hier auch aus rhätischen Schichten nachgewiesen werden kann. «From the standpoint of ammonoid faunas the Rhaetian is not well endowed for world-wide recognition» (TOZER 1967, S. 41) hat sich nicht nur bestätigt, sondern muss dahingehend präzisiert werden, dass es eine eigene Ammonitenfauna des Rhät nicht gibt. Sinnvoller und konsequenter als der von POPOV (1961) gemachte Vorschlag, das Obere Nor zur besseren Charakteristik des Rhät in dieses zu überführen, scheint mir bei dieser Sachlage der entgegengesetzte Weg, nämlich das Rhät in das Nor mit einzubeziehen.

Ich hoffe, mit der vorliegenden Untersuchung ebenso wie mit der zurückliegenden zur Frage der Kreide/Tertiär-Grenze (1969) verdeutlicht zu haben, dass das Problem der Faunenschnitte mit seiner hohen stratigraphischen Relevanz wesentlich komplexer beschaffen ist, als es in übermässiger Vereinfachung darstellt wurde. Es kann keine Frage sein, dass dieses Problem nur in engster Zusammenarbeit zwischen Paläontologie, Stratigraphie und Sedimentologie gelöst werden kann.

VII. Systematischer Teil

Ordnung Phylloceratida ARKELL 1950

SCHINDEWOLF hat bei Errichtung dieser Ordnung (1968, S. 863) folgende Unterordnungen eingeschlossen: Phylloceratina, Ceratitina, Pinacoceratina, Arcestina und Lobitina. Ich habe demgegenüber (1970a, S. 11) die Auffassung vertreten, dass vor

einer endgültigen Neugliederung dieser Phylloceratida zunächst die Ergebnisse weiterer lobenontogenetischer Untersuchungen an Trias-Ammoneen abgewartet werden sollten. Nach den bisherigen, sehr lückenhaften Kenntnissen könnten die Arcesten, Lobiten und eventuell auch die Pinacoceraten eine Eigenstellung verdienen, während sich die eigentlichen Ceratiten mühelos auf die frühen Phylloceraten beziehen lassen. Auch die Ptychiten lassen sich nicht ohne weiteres auf die bekannten Suturtypen zurückführen (WIEDMANN op. cit., Textfig. 14e) und dürften damit eine gewisse Sonderstellung im Rahmen dieser Phylloceratida einnehmen. Im vorliegenden Zusammenhang interessieren nur die Phylloceratina selbst, da alle übrigen «Ceratitina»-Gruppen an der Rhät/Lias-Grenze nachkommenlos erloschen.

Unterordnung Phylloceratina ARKELL 1950
Superfam. Phylloceratacea ZITTEL 1884

Gegen die von SCHINDEWOLF (1968) empfohlene Einbeziehung der Otocerataceae in die Phylloceratina bestehen keine Bedenken. Die Ussuritidae als primitivste Vertreter der Phylloceratacea greifen die Lobenentwicklung der Otocerataceae nochmals auf (WIEDMANN 1970a, Textfig. 13a–d). Erst innerhalb der Discophyllitidae und Phylloceratidae kommt es dann zu der für die jüngeren Phylloceraten bezeichnenden Suturallobenbildung im U_1, U_3 oder U_4.

Zwischen den Suturen von *Palaeophyllites* und *Ussurites* bestehen keine grundsätzlichen Unterschiede, so dass – wie bereits S. 933 erwähnt – die von POPOV (1958) empfohlene Separierung der «Palaeophyllitidae» von den Phylloceraten ebensowenig befürwortet werden kann, wie ihre Überführung zu den Meekocerataceae (POPOV 1958, SHEVYREV 1968) oder «Noritaceae» (KIPARISOVA 1961, ZAKHAROV 1967). Richtig ist, dass Clydonitaceae, Tropitaceae, «Noritaceae», Meekocerataceae, Ceratitaceae und Dinaritaceae sich in ihren Lobenformeln (WIEDMANN 1970a, S. 23) von denen der «Palaeophyllitidae» bzw. Ussuritinae (S. 931) nicht unterscheiden. Dies sollte aber umgekehrt zu einer Einbeziehung aller dieser Gruppen in die weiter zu fassenden Phylloceratida führen. Auf der anderen Seite bestehen von der Lobenentwicklung her enge Beziehungen zwischen jüngeren Phylloceraten und den Procarnitidae und Megaphyllitidae innerhalb der Arcestaceae (WIEDMANN 1970a, Textfig. 13k, 14c, 15a), die ebenfalls Suturallobenbildung im U_3 und einen lituiden I besitzen. Die sich ergebende Problematik kann hier nur angedeutet werden.

Prinzipiell kann an der bereits 1964 (S. 163) vorgeschlagenen Dreigliederung der Phylloceratacea festgehalten werden in

1. Ussuritidae HYATT 1900
2. Discophyllitidae SPATH 1927
3. Phylloceratidae ZITTEL 1884.

Fam. Ussuritidae HYATT 1900

Die Ussuritidae in ihrer Gesamtheit kennzeichnet – zur Unterscheidung von Discophyllitidae und Phylloceratidae – eine normale Lobenvermehrung ohne Suturallobenbildung (Textfig. 4). Von letzteren dürften sie sich ferner durch den Besitz einer quadrilobaten Primärsutur unterscheiden. Nach Lobenentwicklung und Lobenformeln zerfallen sie in eine Zweiheit (S. 933), zu deren Benennung die bereits bestehenden Taxa Ussuritinae und Monophyllitinae ausreichen.

Subfam. Ussuritinae HYATT 1900
(= Palaeophyllitidae POPOV 1958)

Die Subfamilie umfasst die Gattungen *Leiophyllites*, *Palaeophyllites*, *Eophyllites* und *Ussurites*, die die Lobenformel $E\,L\,U_2\,U_3/U_{1\,v} : U_1\,I_l$, der Besitz monophyller Sättel, Zerschlitzung im Bereich der Lobenböden und eine relativ evolute Gehäuseform verbindet und von den Monophyllitinae unterscheidet. Stratigraphische Reichweite: Scyth-Anis.

Leiophyllites DIENER 1915

Typusart: *Monophyllites suessi* MOJSISOVICS 1882

Eine zentrale Stellung innerhalb der Ussuritinae ebenso wie in der Frühevolution der Neoammonoideen nimmt die Gattung *Leiophyllites* ein, von der hier Typusart und Lobenentwicklung (Textfig. 3) wiedergegeben werden.

Stratigraphische Reichweite: Oberes Scyth-Anis.

Leiophyllites suessi (MOJSISOVICS)

Taf. 1, Fig. 1, 2; Textfig. 3

1882 *Monophyllites Suessi* MOJSISOVICS, S. 205, Taf. 79, Fig. 4
1887 *Monophyllites Suessi* MOJS. — HAUER, S. 33
1916 *M.(Mojsvarites) Suessi* MOJS. — KRAUS, S. 289
1926 *Monophyllites Suessi* MOJS. — PATTE, S. 185, Taf. 12, Fig. 6, 7
1931 *M.(Leiophyllites) Suessi* MOJS. — C. RENZ, S. 57
1933 *M.(Leiophyllites) suessi* MOJS. — KUTASSY, S. 595
1934 *Leiophyllites suessi* (MOJS.). — SPATH, S. 303, Textfig. 104b

Holotyp: Explr. GBAW 1698a[6]) aus der *trinodosus*-Zone der Schreyer-Alpe (Gosau, Österreich); hier Taf. 1, Fig. 1 u. Textfig. 3.
Paratypoid: Explr. GBAW 1698b vom gleichen Fundpunkt; Taf. 1, Fig. 2.

Der Liebenswürdigkeit von Kollegen SIEBER (Wien) verdanke ich die Möglichkeit, das reiche Typenmaterial der Wiener Bundesanstalt berücksichtigen zu können. Die beiden Originale, die MOJSISOVICS (1882, S. 205) zur Errichtung der vorliegenden Art heranzog, sind auf Taf. 1, Fig. 1, 2 wiedergegeben. Die Diskrepanz zur Originalabb. MOJSISOVICS' (op. cit., Taf. 79, Fig. 4) ist deutlich, die offenbar eine Kombination beider Stücke darstellt. Sie besitzt die Abmessungen des fragmentarischen grösseren Exemplars, das in Schalenerhaltung vorliegt und deshalb als Paratypoid betrachtet wird. Lobenlinie und Verlauf der Einschnürungen sind dagegen vom kleineren Exemplar entlehnt, dass «bei einem Durchmesser von 28 Mm.... nicht weniger als sieben Umgänge» zeigt und das hier als Holotyp aufgefasst wird.

Kennzeichen der typischen Art der Gattung *Leiophyllites* sind die nur langsam anwachsenden advoluten und hochovalen Umgänge, deren maximale Windungsbreite in die Mitte der flachen Flanken fällt (Taf. 1, Fig. 2b). Der Venter ist breit gerundet,

---

[6]) Im folgenden benutzte Abkürzungen: GBAW = Geologische Bundesanstalt Wien, GPIG = Geol.-paläont. Institut Göttingen, GPIT = Geol.-paläont. Institut Tübingen, PIW = Paläont. Institut Wien, BSM = Bayerische Staatssammlung München, IGT = Istituto di Geologia Torino, MAFIB = Magyar Állami Földtani Intézet Budapest, MGMD = Miner.-geol. Museum Delft, GSC = Geological Survey of Canada.

Marginal- und Nabelkante fehlen. Auf den Umgang entfallen 3–4 radiale bis schwach konvexe Einschnürungen, die sich auf den innersten Umgängen auch auf die Schale durchpausen, während sie später nur noch auf dem Steinkern eingetieft und von einer oralen Wulstrippe begleitet sind. Sie queren den Venter in konkavem Sinus. Die Schale ist völlig glatt.

Auf die elementarme Sutur ist bereits S. 931 ausführlich eingegangen worden. Sie zeigt die Lobenformel $E\,L\,U_2\,U_3/U_{1\,v} : U_1\,I_l$ (Textfig. 3) und ist gekennzeichnet durch monophylle Sättel, auf die Lobenböden der Elemente E, L und U_2 beschränkte Zerschlitzung und lituiden I. Die Problematik des $U_3/U_{1\,v}$ ist a.a.O. (WIEDMANN 1970b) detailliert behandelt worden.

Abmessungen:	Dm	Wh	Wb	Nw
GBAW 1698a:	29,5 mm;	8,7 mm (0,29);	7 mm (0,24);	15 mm (0,51)
GBAW 1698b:	37 ;	10 (0,27);	8,3 (0,23);	18 (0.49).

Verbreitung: Beide Typen stammen aus der «Zone» des *Paraceratites trinodosus* des Oberen Anis der Schreyer-Alpe (Gosau, Österreich). Die Art hat eine weite Verbreitung im Oberen Anis der Tethys zwischen dem Locus typicus und Timor.

Subfam. Monophyllitinae SMITH 1913

Die Monophyllitinae sollen die Gattungen *Monophyllites*, *Simonyceras* n. gen., *Eopsiloceras* und *Wopfingites* n. gen. umfassen, die eine echte Lobenvermehrung (S. 933, Textfig. 4) kennzeichnet. Die Lobenevolution vollzieht sich nach den Formeln $E\,L\,U_2\,U_3\,U_4 : U_1\,I_l \rightarrow E\,L\,U_2\,U_3\,U_5\,U_6 : U_4\,U_1\,I_l$ bei gleichzeitiger kontinuierlicher Zunahme der Zerschlitzung von Loben und Sätteln. Im gleichen Sinne nimmt die Gehäuseinvolution stetig zu.

Stratigraphische Reichweite: Anis–Rhät.

Simonyceras n. gen.

Typusart: *Amm. simonyi* HAUER 1847

Diagnose: Mässig evoluter grosswüchsiger Monophyllit mit deutlicher umbilikaler Lobenvermehrung ($E\,L\,U_2\,U_3\,U_5\,U_6\,U_7\,U_4\,U_1\,I_l$), symmetrischer Lobenzerschlitzung, subtriangulären Sätteln, beginnender Diphyllie der Sättel U_5/U_6 und U_6/U_7. Kräftige bikonkave Schalenstreifung und Wulstrippen auf den Innenwindungen.

Bemerkungen: *Simonyceras* n. gen. vereinigt in seiner typischen Art, *S. simonyi* (HAUER), die Merkmale der echten Monophylliten (Skulptur) und Eopsiloceraten (Sutur). Dies macht die Errichtung einer eigenen Gattung erforderlich.

Stratigraphische Reichweite: Karn.

Simonyceras simonyi (HAUER)

Taf. 2, Fig. 1, 2; Taf. 3; Textfig. 4b, 30B

1847 *Amm. Simonyi* HAUER, S. 270, Taf. 9, Fig. 4–6
1847 *Amm. monophyllus* QUENSTEDT, S. 256, Taf. 19, Fig. 11
1866 *Amm. Simonyi* HAUER. — DITTMAR, S. 360, Taf. 13, Fig. 22–24
1873 *Lytoceras Simonyi* HAUER. — MOJSISOVICS, S. 32, Taf. 17, Fig. 1–6, Taf. 18, Fig. 1
1902 *Monophyllites Simonyi* HAUER. — MOJSISOVICS, S. 316
1906 *Monophyllites Simonyi* HAUER. — ARTHABER, Taf. 44, Fig. 5
1908 *Monophyllites* sp. ind. aff. *Simonyi* HAUER. — DIENER, S. 72, Taf. 12, Fig. 7 (1908a)

1909 *Monophyllites* cf. *Simonyi* HAUER. — DIENER, S. 14, Taf. 4, Fig. 3
1910 *Monophyllites Simonyi* HAUER. — C. RENZ, S. 530, Taf. 19, Fig. 6
1911 *Monophyllites Simonyi* HAUER. — C. RENZ, S. 67, Taf. 6, Fig. 2, Textfig. 10
1915 *M.(Monophyllites) Simonyi* HAUER. — DIENER, S. 203
1915 *Monophyllites Simonyi* HAUER. — WELTER, S. 96, Taf. 86, Fig. 2, 3
1927 *Monophyllites Simonyi* HAUER. — ARTHABER, S. 140
1933 *Monophyllites simonyi* HAUER. — KUTASSY, S. 593
1934 *Monophyllites simonyi* (HAUER). — SPATH, S. 291, Textfig. 101
1968 *Monophyllites simonyi* (HAUER). — ALLASINAZ, S. 357, Taf. 26, Fig. 6

Herrn Kollegen SIEBER verdanke ich die Mitteilung, dass das Originalmaterial HAUERS zur Zeit nicht auffindbar ist, und die Möglichkeit, hier (Taf. 3 u. Textfig. 4b) das Lobenexemplar MOJSISOVICS' (1873, Taf. 17, Fig. 5) wiedergeben zu können. In Verbindung mit zwei Innenwindungen (Taf. 2, Fig. 1, 2) ist es zur Charakterisierung der Art vorzüglich geeignet.

Die Abmessungen der drei hier wiedergegebenen Exemplare betragen:

GBAW 1697:	98 mm;	38 mm (0,39);	> 27 mm (0,27);	36 mm (0,37)
GBAW 8634:	38 ;	14,5 (0,38);	11 (0,29);	13 (0,34)
GBAW 8635:	34 ;	14 (0,41);	11,5 (0,34);	12,3 (0,36).

Exemplar 1697 besitzt den Ansatz der Wohnkammer und einen Phragmokon-Dm von 86 mm.

Explr. GBAW 8634 (Taf. 2, Fig. 2) lässt die Internskulptur dieser Art deutlich erkennen. Diese beginnt nach zwei völlig glatten Umgängen mit einer zunächst geringen, dann grösseren Zahl breiter Radialfalten auf dem 3. und 4. Umgang. Erst danach setzt auf dem 5. Umgang die dichte kräftige Schalenstreifung dieser Art ein, die auf den Flanken den für die Monophylliten charakteristischen sigmoidal-bikonkaven Verlauf aufweist, um marginal deutlich protrakt auf den Venter zuzulaufen (Taf. 2, Fig. 1a; Taf. 3, Fig. 1a) und auf diesem einen konvexen Sinus zu bilden (Taf. 2, Fig. 1b, c). Vorübergehend schaltet sich auf dem 5. Umgang ein Übergangsstadium zwischen Juvenil- und Altersskulptur ein, in dem periodisch jede 3.–6. Fadenrippe verstärkt ist (Taf. 2, Fig. 1a, 2). Der Querschnitt der mässig evoluten Windungen ist subtrigonal (Taf. 2, Fig. 1b; Taf. 3, Fig. 1c; Textfig. 30B).

Die hier (Textfig. 4b) nochmals wiedergegebene Externsutur des Explrs. GBAW 1697 zeigt deutlich alle Merkmale der Art und Gattung: die grosse Zahl umbilikaler Loben, die subtriangulären, aber monophyllen Sättel EL, LU_2, U_2U_3, die bereits diphyllen Sättel U_5U_6 und U_6U_7, die an beiden Lobenhälsen symmetrisch aufsteigende Zerschlitzung und die bei der vorliegenden Art häufige «doppelte» Lobenlinie, auf die bereits MOJSISOVICS (1873, S. 33) aufmerksam machte.

Einen besonderen Hinweis verdient ausserdem die vor dem Wohnkammerpfeil auf Taf. 3, Fig. 1b schwach erkennbare Kontur einer weiteren Sutur. Da Hinweise für eine mechanische oder diagenetische Zerstörung dieses Septums fehlen, ist die Vermutung naheliegend, dass hier – analog zu den Beobachtungen an *Nautilus* (DENTON & GILPIN-BROWN 1966, S. 740) – ein Septum in *statu nascendi* vorliegt. Diesem bei Ammonoideen nicht einmal seltenen Phänomen (LANGE 1941, Textfig. 1; WIEDMANN & DIENI 1968, S. 137) sollte vielleicht mehr Aufmerksamkeit geschenkt werden, zumindest als objektivem Kriterium zur Ermittlung von Juvenilformen. Dass das auf Taf. 3 wiedergegebene Explr. tatsächlich nur eine juvenile Form darstellt, wird dadurch bestätigt, dass MOJSISOVICS (1873, S. 33) bei einem Dm von 240 mm noch gekammerte Exemplare erwähnt.

In seiner Skulptur-Entwicklung ist *S. simonyi Monophyllites wengensis* sehr ähnlich, der jedoch nach seiner elementärmeren Sutur noch ein echter Monophyllit ist. Die Sutur stellt *S. simonyi* dagegen in die Nachbarschaft der Eopsiloceraten, von denen es sich jedoch durch Skulptur und Grösse deutlich abhebt.

S. simonyi findet sich in weiter Verbreitung im Unteren Karn der Nordalpen, der Lombardei, Griechenlands, des Himalayas und Timors. Die vorliegenden Explre. stammen aus der *ellipticus*-Linse des Feuerkogels (Aussee, Österreich).

Eopsiloceras SPATH 1930

Typusart: *Amm. planorboides* GÜMBEL 1861

Die Revision der typischen Art gestattet eine Ergänzung und Präzisierung der Diagnose:

Mittelgrosse mässig evolute bis mässig involute Formen mit elementreicher Sutur der Formel $E\,L\,U_2\,U_3\,U_5\,U_6 : U_4\,U_1\,I_l$, mit starker symmetrischer Zerschlitzung der Lobenhälse und beginnender Zerschlitzung der Sättel, insbesondere des Sattels *EL*. Sigmoidale Anwachsstreifung.

Auf Grund dieser Lobenformel und seines lituiden *I* (Textfig. 4c, d) schliesst sich *Eopsiloceras* unmittelbar an *Simonyceras* an und setzt den Trend der Monophylliten fort; Beziehungen zu *Mojsvarites* oder *Psiloceras* bestehen dagegen nicht (S. 935). Gegenüber *Simonyceras* sind Loben und Sättel stärker zerschlitzt; auch in Skulptur und absoluter Grösse bestehen deutliche Unterschiede. Innerhalb der Psiloceraten kommt insbesondere *Psilophyllites* – in Gehäuseform und Skulptur – *Eopsiloceras* nahe, der allerdings als abgeleitete und sekundär vereinfachte Form interpretiert werden muss (S. 949); in den Suturen bestehen jedenfalls deutliche Unterschiede. Stratigraphische Verbreitung: Nor–Rhät.

Eopsiloceras planorboides (GÜMBEL)

Taf. 2, Fig. 5; Taf. 4, Fig. 3, 4; Taf. 6, Fig. 9; Textfig. 4c, d, 19

1861 *Amm. planorboides* GÜMBEL, S. 410
1861 *Amm. planorboides* GÜMBEL. — WINKLER, S. 489, Taf. 9, Fig. 3
1890 *Psiloceras planorboides* GÜMBEL. — STEINMANN, S. 425.
1893 *Monophyllites Clio* MOJSISOVICS, S. 789, Taf. 128, Fig. 26, 27.
1895 *Monophyllites (Mojsvarites) planorboides* GÜMBEL. — POMPECKJ, S. 16, Textfig. 2, 3c, Taf. 1, Fig. 1, 2
1902 *M. (Mojsvarites) Clio* MOJS. — MOJSISOVICS, S. 317
1915 *M. (Mojsvarites) planorboides* GÜMBEL. — DIENER, S. 206
M. (Mojsvarites) Clio MOJS. — DIENER, S. 206
1930 *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL). — SPATH, S. 9
1934 *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL). — SPATH, S. 314, Textfig. 106a, b, e
Eopsiloceras clio (MOJS.). — SPATH, S. 315

Dass unsere paläontologische Klassifikation vielfach nicht auf morphologischen, sondern auf stratigraphischen und diagenetischen Kriterien aufbaut, belegen am deutlichsten die beiden – nach dem Studium des Originalmaterials – hier vereinigten «Arten»: *E. planorboides* als stets verdrückte und deformierte Form der Schieferfazies des Rhät und E. «*clio*» als stets körperlich erhaltene Form der Kalkfazies des Nor. Obwohl die Art nur durch die «*clio*»-Typoide definitiv charakterisiert werden kann, muss der Name der älteren Art konserviert werden, zumal diese bedauerlicherweise auch zur Typusart von *Eopsiloceras* gewählt wurde (SPATH 1930, S. 9).

Neotyp: Nach Verlust des Originalexplrs. WINKLERS (MOJSISOVICS 1893, S. 791) wird das hier (Taf. 4, Fig. 4; Textfig. 19a) reproduzierte Lobenexplr. POMPECKJS (1895, Taf. 1, Fig. 1) aus den Kössener Schichten des Lahnewiesgrabens (Garmisch, Bayern) als Neotyp vorgeschlagen (Explr. BSM AS I 702).

Diagnose: Zusätzlich zu den Merkmalen der Gattung ein subtrigonaler Windungsquerschnitt mit gerundetem Venter. Lobenlinie variabel.

Für die Trennung beider bisherigen «Arten» wurden neben dem Alter folgende Kriterien angeführt: 1. Evolutionsgrad, 2. Skulptur, 3. Sutur.

1. Nach SPATH (1934, S. 315) soll *E.«clio»* evolutere und gerundetere Umgänge besitzen. Die Abmessungen der hier wiedergegebenen Formen zeigen statt dessen, dass sich die Fehlbeträge in Wh und Nw der *planorboides*-Formen exakt in der für Verdrückung üblichen Fehlergrenze bewegen:

E. planorboides s. str.:							
Neotyp BSM AS I 702:	50 mm;	21 mm	(0,42);	?	16 mm	(0,32)	
BSM 1962 I 288:	50 ;	20	(0,40);	?	16,5	(0,33)	
E.«clio»:							
MAFIB T 1365a:	39 ;	15	(0,38);	11,2	(0,29);	15	(0,38)
MAFIB T 1365b:	29 ;	11	(0,38);	7,5	(0,26);	10,2	(0,35)
und	20 ;	8	(0,40);	5,8	(0,29);	6,8	(0,34).

Die beiden erstgenannten Explre. scheinen mit $^1/_2$ Wohnkammer-Umgang und einem Phragmokon-Dm von 30 mm Adultformen darzustellen.

Wie aus den Abmessungen deutlich wird, vermittelt das Taf. 6, Fig. 9 dargestellte Explr. im Verdrückungsgrad zwischen dem Neotyp und den unverdrückten Explrn. Dass auch die verdrückten Formen stärker gewölbte Umgänge besessen haben, geht eindeutig daraus hervor, dass bei der Kompaktion einheitlich ein Schaleneinbruch im Wölbungsscheitel unterhalb der Flankenmitte erfolgte (Taf. 4, Fig. 4; Taf. 6, Fig. 9). Ausserdem sind Rundung und Kontur der Nabelkante – trotz Verdrückung – bei allen abgebildeten Explrn. gleich. Aus den Abmessungen wird gleichzeitig eine ontogenetische Abnahme von Involution und Windungshöhe deutlich.

2. Der von MOJSISOVICS (1893, S. 789), POMPECKJ (1895, S. 19, Textfig. 3) und SPATH (1934, Textfig. 106) geltend gemachte Skulpturunterschied ist gleichfalls eine Folge der Gehäusedeformation. Die deutlich sigmoidale Schalenstreifung der neu definierten Art (Taf. 4, Fig. 3) ist etwas stärker bikonkav als die Skulptur der Vorläuferform *Simonyceras*. Sie zeigt einen ähnlichen Verlauf im Mündungsbereich des Neotyps; dass sie im mittleren und hinteren Teil der Wohnkammer – wo sie deutlicher hervortritt – einen stärker radialen Verlauf annimmt (Taf. 4, Fig. 4; bzw. POMPECKJ 1895, Textfig. 3c), hat seine Ursache ausschliesslich darin, dass sie hier senkrecht zur B-Achse der Deformation angeordnet ist. Auch hier nimmt wieder das Hypotypoid auf Taf. 6, Fig. 9 eine vermittelnde Stellung ein, insofern es vor allem am vorderen Phragmokon-Ende Relikte der kräftig sigmoidalen Anwachsstreifung erkennen lässt.

3. Dass die Lobenabb. WINKLERS (1861, Taf. 9, Fig. 3b) verzeichnet ist, hat bereits POMPECKJ (1895, S. 16) hervorgehoben und gleichzeitig auf die Übereinstimmung mit der «*clio*»-Sutur – wie auch schon MOJSISOVICS (1893, S. 791) – hingewiesen. Diese Übereinstimmung geht noch weiter als bisher erkennbar, u. zw. ist sie stärker zwischen den beiden bisherigen «Arten» als innerhalb derselben! Während die Sutur des Neotyps (Textfig. 19a) einen weniger zerschlitzten *E*, einen stärker zerschlitzten und asymmetrisch trifiden *L* und einen gleichfalls asymmetrischen U_2 zeigt, weist das Hypo-

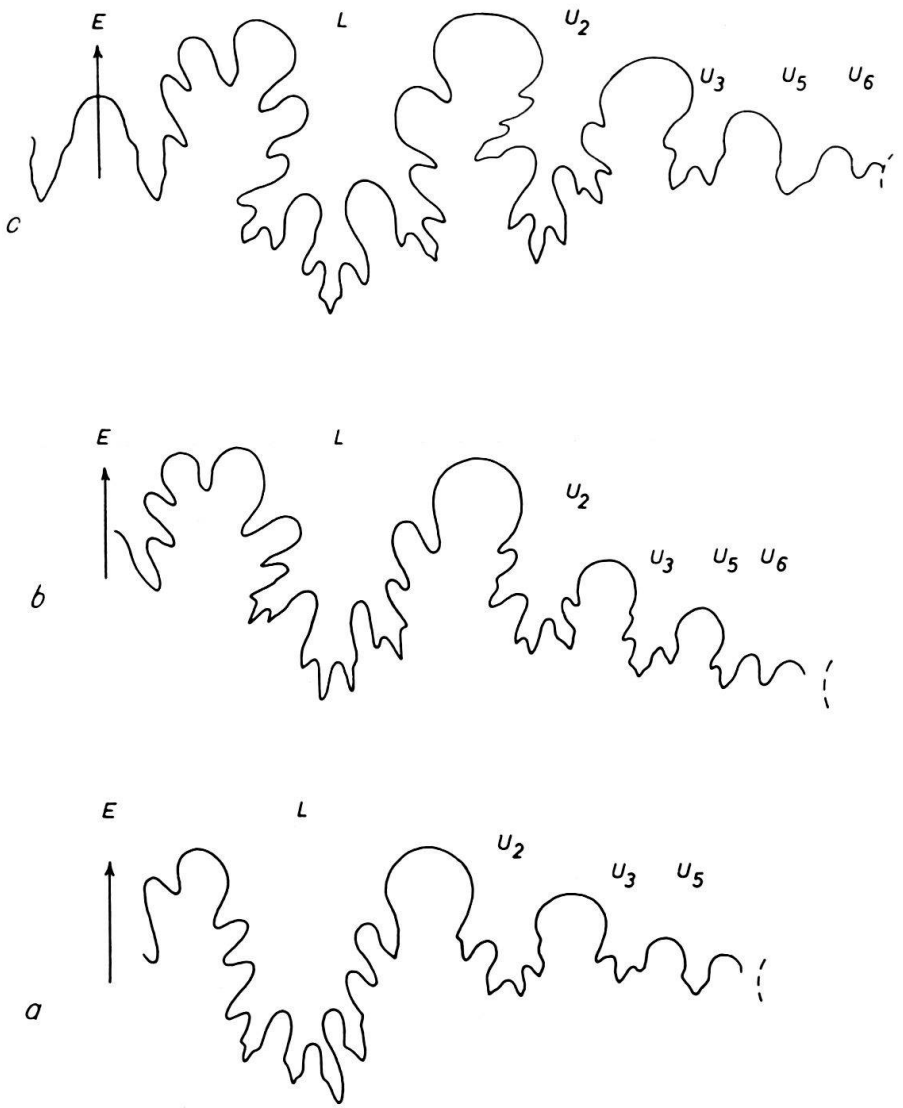


Fig. 19. *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL), Externsuturen. a: Neotyp BSM AS I 702, Kössener Schichten (Rhät), Lahnewiesgraben (Garmisch-Partenkirchen, Bayern). Bei Wh 12,5 mm. b: Hypotypoid BSM 1962 I 288, Kössener Sch. (Rhät), Kramer-Plateau (Garmisch-Partenkirchen, Bayern). Bei Wh 15 mm. c: E.«*clio*», Explr. MAFIB T 1365a, Nor, Somhegy, Drnava (ČSSR). Bei Wh 15 mm.

typoid aus den Kössener Schichten (Textfig. 19b) statt dessen einen etwas stärker zerschlitzten *E*, einen weniger zerschlitzten, dafür aber deutlich trifiden *L* und einen ebenso trifiden U_2 auf. Genau die gleichen Unterschiede bestehen zwischen den beiden hier (Textfig. 4c, d u. 19c) wiedergegebenen «*clio*»-Suturen. Bei voller Identität aller übrigen Gehäusemerkmale muss dies als Ausdruck einer erhöhten suturalen Variabilität aufgefasst werden. Auf die bis ins Detail gehende Übereinstimmung der beiden Suturen Textfig. 19b und c sei jedoch nochmals hingewiesen.

Auf die Bedeutung der bisher unbekannten Internsutur (Textfig. 4d) wurde bereits (S. 935) ausführlich eingegangen. Die lituide Form des *I* lässt eine Verbindung mit den Psiloceraten nicht zu. Auch für die seit POMPECKJ (1895) immer wieder postulierte Beziehung zu *Mojsvarites agenor* ergeben sich keinerlei Anhaltspunkte (S. 935). Dagegen deuten Sutur und Skulpturverlauf auf enge Beziehungen zu *Simonyceras simonyi* hin,

wie dies auch MOJSISOVICS (1893, S. 789) bereits vermutet hatte. Nach den gleichen Kriterien schliesst sich die im folgenden neu beschriebene Form den Eopsiloceraten unmittelbar an.

E. planorboides ist bisher nur aus einem begrenzten Areal bekannt, u. zw. aus Crinoidenkalken des Oberen Nor von Somhegy, Drnava (ČSSR, vormals Dernö, Ungarn) [= *E.* «*clio*»], der Umgebung von Budapest und den Kössener Schichten (Rhät) der Umgebung von Garmisch (Bayern).

Wopfingites n. gen.

Typusart: *W. krystyni* n. gen. n. sp.

Diagnose: Entsprechend *Eopsiloceras*, aber Innenwindungen mit Siphonalkiel.

Bemerkungen: In Lobenformel ($E\,L\,U_2\,U_3\,U_5\,U_6 : U_4\,U_1\,I_l$) und deutlich bikonkaver Anwachsstreifung schliesst sich *Wopfingites* n. gen. unmittelbar an die vorhergehende Gattung an, unterscheidet sich aber hinlänglich durch das Auftreten eines oder mehrerer siphonaler Kiele der Innenwindungen.

Stratigraphische Reichweite: Nor.

Wopfingites krystyni n. gen. n. sp.

Taf. 4, Fig. 1, 2; Textfig. 4e, 5, 20

Holotyp: Explr. PIW 2032a aus dem Oberen Nor des Mühltals N Wopfing (Österreich), hier Textfig. 20, Taf. 4, Fig. 1

Paratypoid: Explr. PIW 2032b vom gleichen Fundpunkt (Textfig. 4e, 5, Taf. 4, Fig. 2)

Diagnose: Mittelgrosser Eopsilocerat mit subtrigonalem Windungsquerschnitt, deutlicher Nabelkante und obtusem Siphonalkiel der Jugendwindungen, der auf mittleren Wachstumsstadien von zwei feinen Marginalkielen begleitet wird und dann ausklingt.

Beschreibung und Beziehungen: Kennzeichen der neuen Art sind ein mässig ($> 1/2$) involutes Gehäuse, ein zunächst subtrigonaler (Taf. 4, Fig. 2c, e), dann subpentagonaler Querschnitt (Taf. 4, Fig. 2b), das Auftreten eines deutlichen Siphonalkiels, der bis Wh 5 mm von zwei Furchen (Taf. 4, Fig. 2e), dann bis Wh 10 mm zusätzlich von zwei marginalen Kielen begleitet wird (Taf. 4, Fig. 2c). Ab Wh 12 mm wird der Venter wieder glatt (Taf. 4, Fig. 2b, d) und ist dann gleichmässig gerundet (Taf. 4, Fig. 1c). Die flachen Flanken bilden in ihrem äusseren Drittel eine marginale Schulter und fallen über eine mehr (Taf. 4, Fig. 2a) oder weniger deutliche Nabelkante (Taf. 4, Fig. 1a, b) steil zum Nabel ein. Die Schale lässt eine kräftig sigmoidale, bikonkave Anwachsstreifung erkennen, die sowohl auf der marginalen Schulter als auch auf den Kielen eine schwache Krenelierung hervorruft (Taf. 4, Fig. 1b, 2a, b).

Die Sutur (Textfig. 4e), deren Entwicklung ausschnittsweise auf Textfig. 5 dargestellt ist, zeigt eine echte umbilikale Lobenvermehrung und stimmt damit mit *Simonyceras* n. gen. und *Eopsiloceras* überein. Besonders mit der letztgenannten Gattung herrscht recht weitgehende Übereinstimmung, auch was die im Sattel *EL* einsetzende Diphyllie der sonst monophyllen Sättel angeht. *I* ist lituid, die Zugehörigkeit der Gattung zu den monophyllen Phylloceraten also gesichert. Auffallend ist auch hier eine starke intraspezifische Variabilität der Sutur, die in einem Vergleich der Textfig. 4e

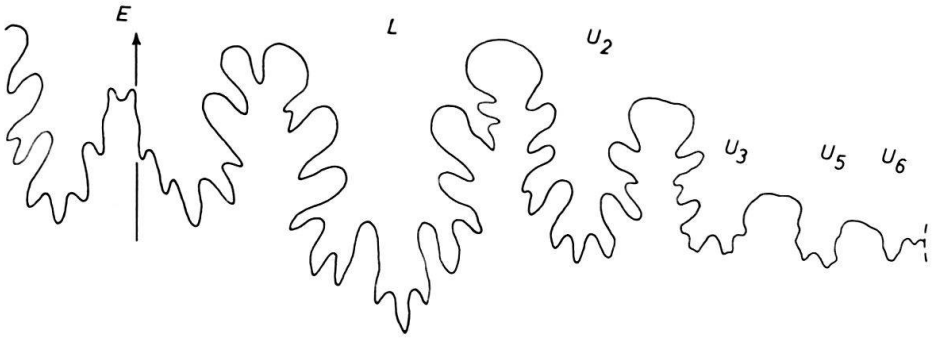


Fig. 20. *Wopfingites krystyni* n. gen. n. sp., Externsutur. Holotyp PIW 2032a, Ob. Nor, Mühltal b. Wopfing (Niederösterr.). Bei Wh 14 mm.

und 20 deutlich wird. Sie ist teilweise geknüpft an eine asymmetrische Sipholage (Textfig. 20), die offenbar mit einer unterschiedlichen Wh auf den beiden Flanken korrelativ verbunden ist (Taf. 4, Fig. 2b, c, e). Auf ähnliche Erscheinungen wird bei den Psiloceraten aufmerksam zu machen sein. An eine direkte Beziehung zu den Psiloceraten kann jedoch auf Grund der unterschiedlichen Loben-Konfiguration nicht gedacht werden (S. 935).

Die Abmessungen der abgebildeten Exemplare betragen:

Holotyp PIW	2032a:	46 mm;	15,7 mm	(0,34);	13 mm	(0,28);	17,7 mm	(0,38)
	und	30 ;	12,7	(0,42);	9	(0,30);	12	(0,40)
Paratyp. PIW	2032b:	32 ;	12	(0,37);	9,5	(0,30);	12	(0,37)
	und	14,5 ;	6	(0,41);	5	(0,34);	5,5	(0,38)

Der Holotyp besitzt den Ansatz der Wohnkammer und einen Phragmokon-Dm von 41 mm.

Wie aus den Abmessungen ersichtlich, nehmen im Verlauf der Ontogenese Wh, Wb und Involution ab.

Verbreitung: Die hier beschriebenen Formen wurden von Kollegen Krystyn im Hallstätter Kalk (Obernor) des Mühltals N Wopfing (Piestingtal, Niederösterreich) gesammelt.

Fam. Discophyllitidae Spath 1927

(= Rhacophyllitinae Spath 1927, Juraphyllitidae Arkell 1950)

An der 1964 vorgeschlagenen Vereinigung von Discophyllitidae und Juraphyllitidae wird weiterhin festgehalten, zumal der bisher bestehende Hiatus im Rhät ausgefüllt werden kann (S. 938). In keinem Fall sind stratigraphische Grenzen – und selbst Systemgrenzen – Kriterien für eine Begrenzung systematischer Einheiten.

Nach Aufnahme der Gattung *Mojsvarites* (S. 936) erhält die Familie folgende Diagnose:

Mässig evolute bis mässig involute Phylloceraten mit zunächst monophyllen, dann di- bis triphyllen Sätteln, recht verschiedenartiger Gehäuseskulptur und folgender phylogenetischer Lobenentwicklung: $E\,L\,U_2\,U_1 = S\,I \rightarrow E\,L\,U_2\,U_3\,U_4 = S\,U_1\,I_l \rightarrow E\,L\,U_2\,U_3\,U_4 = S\,U_1\,I$ (Textfig. 6).

Stratigraphische Reichweite: Karn–Pliensbach.

Mojsvarites POMPECKJ 1895

Typusart: *Amm.* (*Ceratites*) *agenor* MÜNSTER 1834 (SD SPATH 1934!)

Entgegen den wiederkehrenden Angaben von SPATH (1934, S. 311) und ARKELL (1957, S. L 186) wurde die Typusart von *Mojsvarites* nicht von DIENER (1915, S. 206), sondern von SPATH (1934, S. 309) festgelegt. Dies geschah, wie SPATH (op. cit., S. 310) selbst zugibt und bedauert, gegen die Intention POMPECKJS (1895, S. 19), der seine zu *Monophyllites* gerechnete Untergattung unzweideutig auf *Amm. planorboides* begründete, für den SPATH allerdings kurz zuvor (1930) die neue Gattung *Eopsiloceras* vorgeschlagen hatte!

Die von SPATH getroffene Entscheidung ist jedoch auch aus einem anderen Grunde bedauerlich: *Amm. agenor* MÜNSTER (1834, Taf. 2, Fig. 9), den ich hier (Taf. 2, Fig. 4) reproduziere, muss als «gen. et sp. indet.» bezeichnet werden. Eine Typisierung dieser «Art» wurde kurioserweise erst durch *Amm. morloti* HAUER (1850) möglich, der bedauerlicherweise von MOJSISOVICS (1882, S. 205) zugunsten von *Amm. agenor* aufgegeben wurde. Um allzu grosse Verwirrung zu vermeiden, wird es zweckmässig sein, die von SPATH vorgeschlagene Typusart zu erhalten und durch die Auswahl eines Neotyps wieder typisierbar zu machen.

Über die systematische Stellung von *Mojsvarites* gibt erst die Gesamtsutur (Textfig. 6a) Aufschluss (S. 936). In der Ausbildung eines Suturallobus im U_1 besteht so deutliche Übereinstimmung mit *Discophyllites* (Textfig. 6b) und ein so klarer Unterschied gegenüber den Monophylliten (Textfig. 4), dass dies zur Einbeziehung in die Discophylliten zwingt. Dass *M. agenor* und *M. eugyrus* tatsächlich engere Beziehungen zu den Discophylliten als zu den Eopsiloceraten aufweisen, hat bereits MOJSISOVICS mehrfach (1873, S. 34; 1893, S. 789) hervorgehoben. Er stützte sich dabei wesentlich auf die Anlage diphyller Sättel bei jüngeren Vertretern von *M. eugyrus*. Auch das Ausklingen der deutlichen *Monophyllites*-Skulptur bei *Mojsvarites* leitet gut zu den skulpturlosen Obertrias-Discophylliten über. Aber auch die Möglichkeit einer direkten Herkunft von *Leiophyllites* kann nach der Sutur nicht ganz ausgeschlossen werden (S. 936).

Stratigraphische Reichweite: Karn–Rhät.

Mojsvarites agenor (MÜNSTER)

Taf. 2, Fig. 3, (4?); Textfig. 7, 30A

?1834 *Amm.* (*Ceratites*) *Agenor* MÜNSTER, S. 15, Taf. 2, Fig. 9
?1841 *Ceratites Agenor* MÜNST. — MÜNSTER, S. 135, Taf. 15, Fig. 24
1850 *Amm. Morloti* HAUER, S. 15, Taf. 2, Fig. 12–14
1873 *Lytoceras Morloti* HAUER. — MOJSISOVICS, S. 34, Taf. 16, Fig. 1, 2; Taf. 19, Fig. 11, 14, 15
1882 *Monophyllites Agenor* (MÜNST.). — MOJSISOVICS, S. 205, Taf. 78, Fig. 6–9
1902 *Mojsvarites Agenor* (MÜNST.). — MOJSISOVICS, S. 316
?1909 *Monophyllites* (*Mojsvarites*) *Agenor* MÜNST. — DIENER, S. 15, Taf. 4, Fig. 2
1915 *M.* (*Mojsvarites*) *Agenor* MÜNST. — DIENER, S. 206
1928 *M.* (*Mojsvarites*) *Agenor* MÜNST. — KUTASSY, S. 323
1933 *M.* (*Mojsvarites*) *agenor* MÜNST. — KUTASSY, S. 596
1934 *Mojsvarites agenor* (MÜNST.). — SPATH, S. 311, Textfig. 105c, d

Neotyp: Das hier, Taf. 2, Fig. 3, Textfig. 30A, abgebildete Wohnkammer-Explr. GBAW 1696 aus der *aonoides*-Zone (Unterkarn) des Raschbergs (Goisern, Österreich) [= *Lytoceras morloti* in MOJSISOVICS 1873, Taf. 16, Fig. 1]

Dass die vorliegende Art durch ihren Holotyp (Taf. 2, Fig. 4) nicht typisiert werden kann, wurde bereits im vorangehenden erörtert. Trotzdem wird hier am Artnamen festgehalten, da er von SPATH (1934) unglücklicherweise zur Typisierung von *Mojsvarites* verwandt wurde. Da die Sammlung MÜNSTER nach freundlicher Auskunft der Kollegen BARTHEL (seinerzeit München) und HEISSEL (Innsbruck) keine weiteren *agenor*-Kotypen enthält, wird hier zweckmässigerweise auf die nächstjüngeren Typoide der Art zurückgegriffen, auch wenn sie ursprünglich unter dem Namen *Amm. morloti* firmierten. Da der Holotyp dieser Art (HAUER 1850) nicht mehr auffindbar ist, wird hier das Wohnkammer-Explr. MOJSISOVICS' (1873, Taf. 16, Fig. 1) als Neotyp vorgeschlagen. Die vom Feuerkogel stammenden weiteren Kotypen dieser Art in der Wiener Sammlung (GBAW 8635–8638) gehören ihr überwiegend nicht an und verdeutlichen statt dessen die engen Beziehungen zu den Monophylliten auf der einen (Taf. 2, Fig. 1) und den Discophylliten auf der anderen Seite (Taf. 1, Fig. 5).

M. agenor ist danach eine mässig evolute Form mit rasch anwachsenden Umgängen. Flache Flanken mit maximaler Windungsbreite an der gerundeten, undeutlichen Nabelkante, ein schräger Abfall der Nabelwand und ein breit gerundeter Venter ergeben einen subhexagonalen Windungsquerschnitt (Textfig. 30 A). Aus der feinen sigmoidalen Schalenstreifung der Innenwindungen (MOJSISOVICS 1873, Taf. 16, Fig. 2) entwickelt sich die aus breiten Radialfalten bestehende Altersskulptur (Taf. 2, Fig. 3 a), wobei etwa 40 solcher Falten auf den Umgang entfallen. Entgegen den Angaben und Zeichnungen MOJSISOVICS' werden diese glatten Radialfalten nicht durch Fadenrippen, sondern durch Eintiefungen in der Schale gegeneinander begrenzt. Diese verlaufen schwach sigmoidal-bikonkav auf den Flanken und queren den Venter fast geradlinig (Taf. 2, Fig. 3 b). Der Neotyp enthält einen halben Wohnkammerumgang. Am Wohnkammerpfeil (Taf. 2, Fig. 3 a) ist die ausserordentliche Dicke der Schale (> 1 mm) erkennbar, die hier in einem Fenster die letzte Sutur freigibt.

Die hier mitgeteilte Lobenentwicklung (Textfig. 7) der typischen Art lässt eine nur 5-lobige Alterssutur erkennen. Das suspensive Lobenelement auf der Naht (Textfig. 7 c) geht eindeutig durch Lobenspaltung aus dem U_1 (Textfig. 7 a, b) hervor und kann daher als $U_1 = S$ betrachtet werden, wie er in gleicher Weise auch für *Discophyllites* bezeichnend ist. Die noch monophyllen Sättel lassen in LU_2 eine erste Tendenz zur Diphyllie erkennen, die die hier vollzogene Umgruppierung gleichfalls rechtfertigt.

Abmessungen:

Neotyp GBAW 1696	: 108 mm	; 41 mm	(0,38);	37 mm	(0,34);	43 mm	(0,40)
GBAW 8636	: ca. 62	; 24,5	(0,39);	21	(0,34);	23	(0,37)
? GBAW 8637	: 62	; 21	(0,34);	19	(0,31);	24	(0,39)
BSM 1964 XVII 44a	: 11,8	; 4,5	(0,38);	4,2	(0,36);	4	(0,34).

Der Neotyp besitzt einen Phragmokon-Dm von 70 mm und einen halben Wohnkammer-Umgang.

Aus diesen Abmessungen wird eine ontogenetische Abnahme der Involution deutlich.

M. agenor ist aus dem Karn der Alpen, Ungarns und des Himalayas(?) bekannt. Der Neotyp stammt aus dem Unteren Karn (*aonoides*-Zone) des Raschbergs (Goisern, Österreich), das Loben-Explr. vermutlich aus Schichten gleichen Alters vom Feuerkogel (Aussee, Österreich).

Mojsvarites eugyrus (MOJSISOVICS)

Taf. 1, Fig. 3, 4; Textfig. 21

1873 *Lytoceras eugyrum* MOJSISOVICS, S. 34, Taf. 19, Fig. 12, 13
1896 *Mojsvarites eugyrus* MOJS. — MOJSISOVICS, S. 666, Taf. 19, Fig. 7
1899 *Mojsvarites eugyrus* MOJS. — MOJSISOVICS, S. 114, Taf. 19, Fig. 7.

1902 *Mojsvarites eugyrus* MOJS. — MOJSISOVICS, S. 317.
1915 *Monophyllites* (*Mojsvarites*) *eugyrus* MOJS. — DIENER, S. 206
1934 *Mojsvarites eugyrus* (MOJS.). — SPATH, S. 312, Textfig. 105a, b

Lectotyp: *Lytoceras eugyrum* MOJSISOVICS 1873, Taf. 19, Fig. 13, hier Taf. 1, Fig. 3, aus dem Unterkarn (*ellipticus*-Linse) des Feuerkogels (GBAW 1695).

M. eugyrus steht der vorhergehenden Art näher, als es die Textfig. MOJSISOVICS' erkennen lassen. Entgegen der Zeichnung des hier vorgeschlagenen Lectotyps in MOJSISOVICS (1873, Taf. 19, Fig. 13a) besteht die Skulptur der vorliegenden Art aus einer monotonen, extrem feinen und dichten sigmoidalen Schalenstreifung (Taf. 1, Fig. 3a), die sich stärker an die der Monophyllen anlehnt als die Radialfalten von *M. agenor*. Taf. 1, Fig. 3b gibt die Querschnittsentwicklung wieder und zeigt, dass diese gleichfalls der der vorhergehenden Art ähnelt. Die Flanken sind gleichfalls flach, konvergieren allerdings weniger stark zum gerundeten Venter, und der Nabelfall ist etwas steiler. Daraus ergibt sich eine mehr hochovale Querschnittsform mit maximaler Breite nahe der gerundeten Nabelkante, die mit dem Querschnittsbild in MOJSISOVICS (1873, Taf. 19, Fig. 13b) nur geringe Übereinstimmung erkennen lässt. Auch in den Abmessungen kommt die enge Beziehung zu *M. agenor* zum Ausdruck:

Lectotyp GBAW 1695:	89 mm;	30 mm	(0,34);	24,3 mm	(0,27);	37 mm	(0,41)
GBAW 8639 :	39 ;	14,5	(0,37);	11	(0,28);	16,8	(0,43).

Der Lectotyp ist nach Angaben MOJSISOVICS' ein Wohnkammer-Explr.; die vollständig erhaltene Schale verschafft jedoch keinen Einblick in die Phragmokon-Grösse. Explr. GBAW 8639 (Taf. 1, Fig. 4) ist ein – offenbar juveniles – Steinkern-Explr., das einen Phragmokon-Dm von 28 mm und $^1/_2$ Wohnkammer-Umgang erkennen lässt. Die Massangaben des Lectotyps in MOJSISOVICS (op. cit., S. 34) sind entsprechend zu korrigieren.

Nach diesen Massangaben liegen die Werte der Wb und der Involution geringfügig unter denen der vorhergehenden Art. Der Nabel ist demzufolge nicht so stark eingetieft wie bei jener, und die Umgänge zeigen ein weniger rasches Anwachsen.

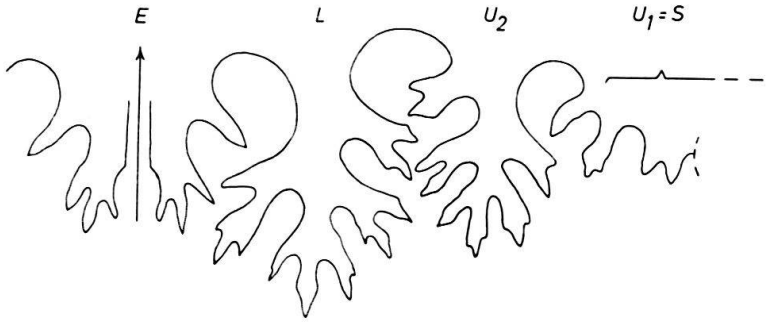


Fig. 21. *Mojsvarites eugyrus* (MOJSISOVICS), Externsutur. GBAW 8639, *austriacum*-Linse, Karn, Feuerkogel (Aussee, Österr.). Bei Wh 10 mm.

Die Lobenlinie, die wenigstens in ihrem externen Teil (Textfig. 21) beobachtet werden konnte, lehnt sich gleichfalls unmittelbar an die der zuvor behandelten Art an (HAUER 1850, Taf. 2, Fig. 14).

Während nach der Vorstellung von MOJSISOVICS (1873, S. 34) *M. eugyrus* zu *Discophyllites patens* überleiten sollte, könnte er nach seinem evoluteren Habitus eher eine Verbindung zu *Leiophyllites* (vgl. S. 936) herstellen. Dem steht allerdings das – verglichen mit *M. agenor* – etwas jüngere Alter der Art entgegen. Das

kleinwüchsige Hypotypoid aus dem Himalaya (MOJSISOVICS 1896, Taf. 19, Fig. 7; 1899, Taf. 19, Fig. 7) scheint mir dagegen zu *Phyllytoceras* n. gen. überzuleiten, das sich in seinen Abmessungen und auch in der Externsutur (Textfig. 16, 17) unmittelbar an die vorliegende Art anzuschliessen scheint. Auch altersmässig ergeben sich keine Schwierigkeiten, da der früheste Vertreter dieser zu den Psiloceraten überleitenden Gattung aus dem Karn mit *Halobia rugosa* (frdl. Auskunft von Dr. H. MÜLLER) des nördlichen Persiens stammt, das möglicherweise mit den *Daonella*-Schichten MOJSISOVICS' altersgleich sein könnte.

M. eugyrus ist bekannt aus dem Karn der Nordalpen und des Himalayas (*Daonella*-Schichten). Der Lectotyp stammt aus der *ellipticus*-, das hier abgebildete Hypotypoid aus der *austriacum*-Linse des Feuerkogels (Aussee, Österreich).

Mojsvarites sp.

Textfig. 6a

Die mir von Kollegen BOLZ dankenswerterweise überlassenen Schlämmrückstände der Zlambach-Schichten enthalten ein etwas grösseres Windungsfragment (Wh 1,5 mm), dessen Sutur als Textfig. 6a wiedergegeben wurde. Dies geschah in der Absicht, die sehr weitgehende Übereinstimmung mit der Gesamtsutur von *M. agenor* (Textfig. 7c) des Karns zu verdeutlichen, die Persistenz der Gattung – trotz Kenntnislücke im Nor – bis ins Rhät zu belegen und schliesslich den auch im Rhät noch scharfen Gegensatz zur Psiloceratensutur (Textfig. 14) erkennbar werden zu lassen. Der I bleibt demnach bei *Mojsvarites* bis ins Rhät hinein ebenso lituid, wie der U_1 als suspensiver Suturallobus auf der Naht verbleibt. Übergänge zu den Psiloceraten sind also bei *Mojsvarites* s. str. bis ins Rhät hinein nicht erkennbar. Auch dieser Befund stützt die hier vertretene Auffassung, dass sich diese Abspaltung bereits früher, u. zw. schon im Karn, vollzogen hat.

Bis zum Auffinden weiteren, vollständigeren Materials wird die vorliegende Form (GPIT Ce 1373/1) zweckmässigerweise als *Mojsvarites* sp. bezeichnet. Sie stammt aus dem höheren Teil der Zlambach-Schichten des Grünbachgrabens (Salzburg, Österreich) und hat damit sicheres Rhät-Alter.

Discophyllites HYATT 1900

Typusart: *Lytoceras patens* MOJSISOVICS 1873

Die in Textfig. 6b wiedergegebene Gesamtsutur eines Discophylliten lässt Gemeinsamkeiten und Unterschiede zur *Mojsvarites*-Sutur erkennen. Der suspensive Suturallobus im U_1 ist ebenso wie der lituide I erhalten geblieben, während die Sättel deutlich diphyll gespalten sind. Die Lobenformel $E\,L\,U_2\,U_1 = S\,I_l$ stimmt mit der der vorhergehenden Gattung überein. Die Involution ist gleichzeitig etwas grösser geworden, die monophyllitide Skulptur ist noch weiter abgeschwächt. Sattel EL «asymmetrisch monophyll».

Stratigraphische Reichweite: Karn–Nor.

Discophyllites patens (MOJSISOVICS)

Taf. 6, Fig. 8; Textfig. 22, 30C

1873 *Lytoceras patens* MOJSISOVICS, S. 34, Taf. 16, Fig. 3; Taf. 19, Fig. 17
1902 *Rhacophyllites (Discophyllites) patens* MOJS. — MOJSISOVICS, S. 321
1915 *Phylloceras (Discophyllites) patens* MOJS. — DIENER, S. 219
1919 *Ph. (Discophyllites) patens* MOJS. — DIENER, S. 381, Textfig. 15, 16
1925 *Rhacophyllites (Discophyllites) patens* MOJS. — DIENER, S. 74, Taf. 20, Fig. 5
1927 *Rh. (Discophyllites) patens* MOJS. — J. P. SMITH, S. 100, Taf. 62, Fig. 1–13; Taf. 103, Fig. 4–6
1933 *Rh. (Discophyllites) patens* MOJS. — KUTASSY, S. 650
1934 *Discophyllites patens* (MOJS.). — SPATH, S. 317, Textfig. 107a, b

Holotyp: Explr. GBAW 1720 aus dem Nor des Sommeraukogels in MOJSISOVICS 1873, Taf. 16, Fig. 3 u. Taf. 19, Fig. 17; hier Textfig. 22, 30C u. Taf. 6, Fig. 8.

Der hier (Taf. 6, Fig. 8) reproduzierte Holotyp ist nicht ganz so perfekt erhalten, wie die Rekonstruktion MOJSISOVICS' (1873) dies vortäuscht, lässt aber doch die wesentlichen Kennzeichen der Art und Gattung erkennen. Das Gehäuse ist mässig involut und auf dem vorliegenden bis zum Ende gekammerten Steinkern glatt. Von der von MOJSISOVICS angegebenen Schalenstreifung ist am Holotyp selbst nichts wahrzunehmen. Der Windungsquerschnitt (Textfig. 30C) stimmt mit der Originalzeichnung MOJSISOVICS' nicht überein, ist vielmehr subtrigonal mit flachen, stark zum schmal gerundeten Venter konvergierenden Flanken und mit einem sanften Nabelabfall. Die maximale Windungsbreite liegt an der gerundeten, undeutlichen Nabelkante.

Fig. 22. *Discophyllites patens* (MOJSISOVICS), Externsutur. Holotyp GBAW 1720, Nor, Sommeraukogel (Hallstatt, Österr.). Bei Wh 22 mm.

Die Sutur (Textfig. 22) zeigt eine relativ geringe Zerschlitzung der grazilen Loben bei diphyllen Sätteln, wobei die Diphyllie des Sattels *EL* noch am wenigsten fortgeschritten ist.

Abmessungen:

Holotyp GBAW 1720: 57 mm; 24 mm (0,42); 16,2 mm (0,28); 22 mm (0,38).

Offenbar ist der Holotyp nur unvollständig erhalten, da MOJSISOVICS (1873, S. 34) einen Dm von 75 mm angibt.

D. patens schliesst sich damit unmittelbar an die synchronen Vertreter von *Mojsvarites* an, mit denen gemeinsam er von MOJSISOVICS (1873) zu *Lytoceras* gerechnet wurde. Wenngleich diese Zuordnung nur auf oberflächlicher Gehäusekonvergenz beruht und von MOJSISOVICS selbst später (1902) korrigiert wurde, kann sie insofern

nachträglich gerechtfertigt werden, als sich *Discophyllites* nicht allzuweit entfernt vom Divergenzpunkt der Lytoceraten befindet (Textfig. 18).

D. patens ist aus dem Nor der Alpen und Alaskas bekannt; der Holotyp stammt vom Sommeraukogel (Hallstatt, Österreich).

Rhacophyllites ZITTEL 1884

1911 *Diphyllites* JULLIEN, S. 129 (obj. Syn.)
Triphyllites JULLIEN, S. 129 (subj. Syn.)

Typusart: *Amm. neojurensis* (QU.) HAUER 1846

Die Unterscheidung von der vorhergehenden Gattung basiert ausschliesslich auf der Zerschlitzung des Sattels *EL*, der bei *Discophyllites* als «unsymmetrically monophyllic» (SPATH 1934, S. 316; ARKELL 1957, S. L186) angegeben wird, während er bei *Rhacophyllites* «diphyllic» ist. Diese Diphyllie trifft auch für die übrigen Sättel der Rhacophylliten zu, sofern nicht bereits ein triphyller Sattelbau vorliegt (Textfig. 6c). Dieser Übergang vollzieht sich so kontinuierlich, dass selbst SPATH (1934, S. 315) die auf JULLIEN (1911) zurückgehende Unterscheidung von Formen mit di- oder triphyllem Sattel LU_2 («*Diphyllites*», «*Triphyllites*») ablehnte.

Dass auch die Abtrennung von *Discophyllites* der Revision bedarf, kann hier nur angedeutet und durch die Reproduktion der Sutur von *D. ebneri* (Textfig. 6b) mit diphyllem Sattel *EL* unterstrichen werden. Wenn hier an *Discophyllites* trotz starken Bedenken festgehalten wird, so um die Kontinuität der Discophylliten-Entwicklung (Textfig. 6) zu verdeutlichen und um der dringend erforderlichen Revision dieser Gruppe nicht vorzugreifen.

In seiner Lobenformel $EL\,U_2\,U_1 = SI_l$ (Textfig. 6c) stimmt *Rhacophyllites* mit der vorhergehenden Gattung überein. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen (und kann erst durch lobenontogenetische Untersuchungen eindeutig ermittelt werden), dass sich innerhalb der Rhacophylliten bereits ein Übergang zur Lobenformel $E\,L\,U_2\,U_3\,U_4 = S\,U_1\,I_l$ der tiefliassischen Discophylliten («Juraphyllitidae») vollzogen hat. Nach der Gesamtsutur (Textfig. 6c), weniger nach der Septalfläche (Textfig. 23b – die immer wieder reproduzierte Septalfläche QUENSTEDTS (1848, Taf. 19, Fig. 8b) ist demnach frei erfunden – könnte hier teilweise bereits ein selbständiger U_1 in der Internsutur vorliegen. Dass auch im äusseren Habitus keinerlei Unterschiede zwischen *Discophyllites* und *Rhacophyllites* vorliegen, verdeutlicht ein Vergleich von Textfig. 23 mit Taf. 6, Fig. 8.

Auch *Tragorhacoceras* SPATH 1927 schliesst sich der vorliegenden Gattung unmittelbar an.

Stratigraphische Verbreitung: Karn–Rhät(?).

Rhacophyllites neojurensis [QU.] (HAUER)

? Textfig. 6c, ? 23c, d

? 1845 *Amm. Neojurensis* QUENSTEDT, S. 682
1846 *Amm. Neojurensis* QU. — HAUER, S. 8, Taf. 3, Fig. 2–4
pars 1847 *Amm. neojurensis* QU. — QUENSTEDT, S. 255.
pars 1848 *Amm. neojurensis* QU. — QUENSTEDT, Taf. 19, ? Fig. 8c, d, non 8a, b (sed *Rh. debilis*?)
1873 *Phylloceras neojurense* QU. — MOJSISOVICS, S. 37

1902 *Rhacophyllites neojurensis* Qu. — Mojsisovics, S. 319, Taf. 17, Fig. 1; Taf. 23, Fig. 2,3
pars 1914 *Discophyllites neojurensis* Qu. — Welter, S. 199, Textfig. 70, 71, 73, Taf. 30, Fig. 5, 7, non Fig. 6, non Textfig. 72
1915 *Ph.(Rhacophyllites) neojurense* Qu. — Diener, S. 220
1919 *Ph.(Rhacophyllites) neojurense* Qu. — Diener, S. 378, Textfig. 14
1927 *Rhacophyllites neojurensis* Qu. — Arthaber, S. 142, Textfig. 16
1932 *Ph.(Rhacophyllites) neojurense* Qu. — Kutassy, S. 226, Taf. 2, Fig. 36, 37
1933 *Rhacophyllites neojurensis* Qu. — Kutassy, S. 649
pars 1934 *Diphyllites neojurensis* (Qu.). — Spath, S. 319, Textfig. 109a, ? Taf. 4, Fig. 3, non Textfig. 110 (sed *Rh. debilis*?).
1967 *Rhacophyllites neojurensis* (Qu.). — Zapfe, S. 456, Taf. 6, Fig. 2

Holotyp: *Amm. neojurensis* Qu. in Hauer 1846, Taf. 3, Fig. 2–4, aus dem Nor von Hallstatt (Österreich).

Die Notwendigkeit einer Neubearbeitung der Rhacophylliten ergibt sich erneut bei der Frage nach der Typisierung der vorliegenden typischen Art. Dass die briefliche Mitteilung Quenstedts (1845, S. 682) an Bronn, in der der Name der 1847 und 1848 beschriebenen Art zum ersten Male erscheint, nicht als Diagnose aufgefasst werden kann, bestätigt die 1846 von Hauer gegebene Interpretation und ein Studium der in Tübingen konservierten Quenstedt-Originale. Danach müssen die bisherigen Auffassungen folgendermassen korrigiert werden: 1. Habitus- und Lobenbild Quenstedts (1848, Taf. 19, Fig. 8) stammen *nicht* von demselben Exemplar. 2. Das Loben-Explr. (GPIT Ce 3/19/8c, d) stimmt in der hier revidierten Gesamtsutur (Textfig. 6c) mit der des Hauerschen Explrs. überein, in seinen Dimensionen (Textfig. 23c, d) weicht es deutlich von diesem ab. In seinen Massen zeigt es dagegen Übereinstimmung mit dem Phragmokon von *Tragorhacoceras occultum*, von dem es sich allerdings in der Sutur unterscheidet. 3. Das Habitus-Explr. Quenstedts (GPIT Ce 3/19/8a, b) ist ein reines Schalen-Explr. (Textfig. 23a, b), dessen Septalfläche von Quenstedt (1848, Taf. 19, Fig. 8b) stark rekonstruiert wurde und das entgegen allen späteren Wiedergaben (Zittel 1884, Textfig. 613; Spath 1934, Textfig. 110; Arkell 1957, Textfig. 216) völlig glatt ist und keinerlei Schalenstreifung erkennen lässt. Nach Dimensionen und Windungsquerschnitt gleicht es *Rh. debilis*, der von Hauer (1846, S. 10) auf Grund suturaler Unterschiede abgetrennt wurde.

Es wird damit deutlich, dass eine Typisierung der Art durch das Originalmaterial Quenstedts in jedem Fall Verwirrung stiften würde. Da sowohl *Rh. neojurensis* als auch *Rh. debilis* in der Literatur fast ausschliesslich im Sinne der Beschreibung durch Hauer Verwendung fanden, empfiehlt es sich – bis zu einer definitiven Klärung der Variabilität von Gehäuse- und Suturmerkmalen der Rhacophylliten –, an dieser Definition festzuhalten. Dies wird dadurch erleichtert, dass die briefliche Mitteilung Quenstedts (1845) nicht als Diagnose betrachtet werden kann, womit *Rh. neojurensis* sinngemäss der Autorschaft Hauers zufällt.

Die Schwierigkeit der Artabgrenzung innerhalb der Rhacophylliten wird auch aus den Abmessungen der hier beschriebenen und einiger weiterer Formen deutlich:

Rh. neojurensis, Holotyp in Hauer (1846, Taf. 3, Fig. 2–4):

492 mm;	240 mm (0,49);	192 mm (0,39);	148 mm (0,30);	Wb/Wh = 0,80

— Hypotypoide in Mojsisovics (1873, S. 38):

74;	35 (0,47);	29 (0,39);	17 (0,23);	Wb/Wh = 0,83
29;	12,5 (0,34);	11,5 (0,40);	8,5 (0,29);	Wb/Wh = 0,92

? – Loben-Explr. QUENSTEDTS (GPIT Ce 3/19/8c, d):

47?;	20 (0,43);	19,5 (0,41);	11? (0,23);	Wb/Wh = 0,98

Tr. occultum (MOJSISOVICS), nach MOJSISOVICS (1873, S. 38):

60;	26 (0,43);	22 (0,37);	15 (0,25);	Wb/Wh = 0,85

Rh. debilis, Holotyp in HAUER (1846, Taf. 4, Fig. 1–3):

98;	41 (0,42);	27,5 (0,28);	21 (0,21);	Wb/Wh = 0,67

? – (= «*Amm. neojurensis*» QUENSTEDT 1848, Taf. 19, Fig. 8a, b), GPIT Ce 3/19/8a, b:

60;	26 (0,43);	20 (0,33);	20 (0,33);	Wb/Wh = 0,77

Rh. zitteli (MOJSISOVICS), Explr. GBAW 8638 (Taf. 1, Fig. 5):

34;	15 (0,44);	12 (0,35);	10,2 (0,30);	Wb/Wh = 0,80

– Lectotyp, nach MOJSISOVICS (1892, S. 318):

45;	20 (0,44);	15,5 (0,34);	12,3 (0,27);	Wb/Wh = 0,78

Die Abmessungen lassen erkennen, dass das Loben-Explr. QUENSTEDTS in seiner Involution und in der Wb/Wh-Ratio von 0,98 wesentlich vom Holotyp abweicht, wobei allerdings die Hypotypoide MOJSISOVICS' eine vermittelnde Stellung einnehmen. Explr. GPIT Ce 3/19/8a, b nimmt dagegen eine intermediäre Position zwischen *Rh. neojurensis* und *Rh. debilis* ein, dem es der Querschnittsform nach zugeordnet wird. Bei der auffallenden Inkonstanz der Abmessungen kann Klarheit über die spezifische Zugehörigkeit nur mit Hilfe der Sutur verschafft werden; da diese jedoch am ursprünglichen QUENSTEDT-Typus nicht sichtbar ist, scheidet dieses Explr. schon deswegen zur Typisierung der Art aus.

Rh. neojurensis scheint eine Art des Nor zu sein, die möglicherweise bis ins Rhät hinein persistierte (ZAPFE 1967). Neben diesem Vorkommen in den Zlambach-Mergeln der Fischerwiese ist die Art insbesondere in den Hallstätter Kalken der Nordalpen verbreitet.

Weitere Vorkommen: Ungarn und Timor.

Rhacophyllites debilis (HAUER)

?Textfig. 23a, b

1846 *Amm. debilis* HAUER, S. 10, Taf. 4, Fig. 1–3
pars? 1848 *Amm. neojurensis* QU. – QUENSTEDT, nur ?Taf. 19, Fig. 8a, b
1873 *Phylloceras debile* HAUER. – MOJSISOVICS, S. 37, Taf. 22, Fig. 13
1902 *Rhacophyllites debilis* (HAUER). – MOJSISOVICS, S. 319, Taf. 17, Fig. 2; Taf. 23, Fig. 4
1914 *Discophyllites debilis timorensis* WELTER, S. 204, Textfig. 77, Taf. 30, Fig. 12, 13
1915 *Ph. (Rhacophyllites) debile* HAUER. – DIENER, S. 219
Ph. (Rh.) debile Timorense WELTER. – DIENER, S. 219
1934 *Diphyllites debilis* (HAUER). – SPATH, S. 323, Textfig. 109b
pars? *Diphyllites neojurensis* (QU.). – SPATH, nur Textfig. 110
pars? 1957 *Rhacophyllites neojurensis* (QU.). – ARKELL, nur Textfig. 216–1a, b

Holotyp: *Amm. debilis* HAUER 1846, Taf. 4, Fig. 1–3.

Auf die Problematik der Artabgrenzung zwischen *Rh. debilis* und *Rh. neojurensis* wurde bereits bei der letztgenannten Art eingegangen. Das ursprüngliche Typus-Explr. von *Rh. neojurensis* QU. gehört wahrscheinlich der vorliegenden Art an, zu der es in seinen Abmessungen überleitet. Neben dem subtrigonalen Querschnitt der schlanken Umgänge (Textfig. 23b) unterscheidet *Rh. debilis* von der vorhergehenden Art nur die Sutur. Im Gegensatz zu *Rh. neojurensis* ist hier der Sattel LU_2 triphyll und der E intern stärker zerschlitzt. Abmessungen s. o.

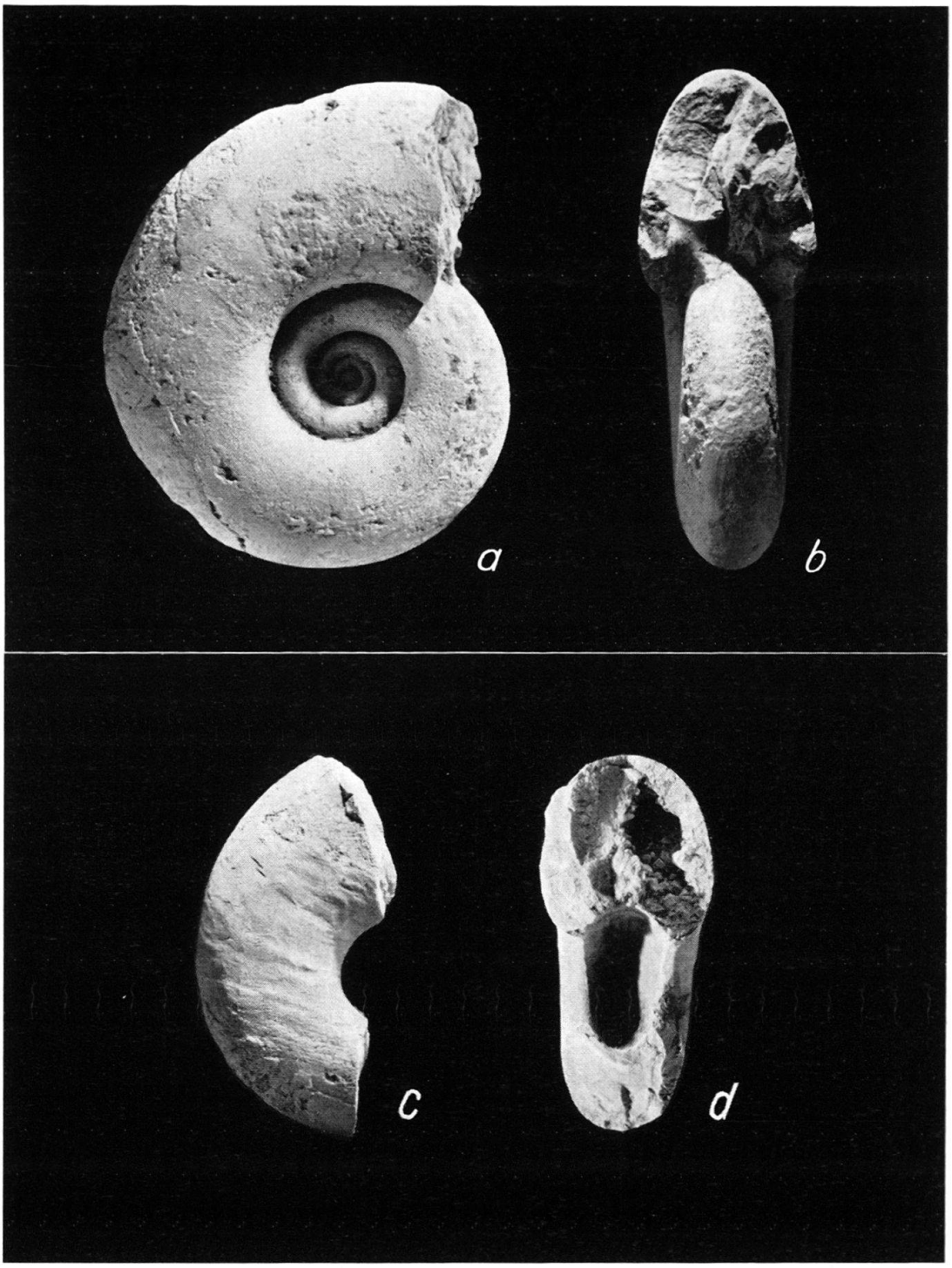


Fig. 23. *Rhacophyllites «neojurensis»* QUENSTEDTS. a, b: *Rh. debilis* (HAUER)?, Explr. GPIT Ce 3/19/8a, b [in QUENSTEDT 1848, Taf. 19, Fig. 8a, b]. c, d: *Rh. neojurensis* (QU.) (HAUER)?, Explr. GPIT Ce 3/19/8c, d [in QUENSTEDT 1848, Taf. 19, Fig. 8c, d]. Beide aus d. Nor v. Hallstatt (Österr.). 1/1.

Rh. debilis findet sich in gleicher Verbreitung wie die vorhergehende Art im Nor (und Rhät?) der Nordalpen und Timors. Das Nebeneinander beider Arten lässt die Vermutung JULLIENS (1911), dass es sich hier um ein Dimorphenpaar handelt, nicht ganz abwegig erscheinen.

Rhacophyllites zitteli MOJSISOVICS

Taf. 1, Fig. 5

1902 *Rhacophyllites Zitteli* MOJSISOVICS, S. 318, Taf. 17, Fig. 3, 4
? 1908 *Ph.(Rhacophyllites) Floweri* DIENER, S. 23, Taf. 8, Fig. 2; Taf. 9, Fig. 2 (1908b)
1915 *Ph.(Rhacophyllites) Zitteli* MOJS. – DIENER, S. 220
? *Ph.(Rhacophyllites) Floweri* DIEN. – DIENER, S. 220
1934 *Diphyllites zitteli* (MOJS.). – SPATH. S. 322

Lectotyp: MOJSISOVICS' Fig. 3 aus der *ellipticus*-Linse des Feuerkogels (Karn).

Unter den Kotypen von *Mojsvarites agenor* fand sich die auf Taf. 1, Fig. 5 abgebildete Form (GBAW 8638), die in ihren Abmessungen (S. 984), ihrer feinen Schalenstreifung und im subtrigonalen Windungsquerschnitt (Taf. 1, Fig. 5b) vollkommen mit dem Lectotyp von *Rh. zitteli* übereinstimmt. Der rasche Höhenzuwachs der Umgänge, die ausschliesslich diphyllen Sättel – die allerdings am vorliegenden Explr. nicht zu beobachten sind – und das etwas frühere Alter unterscheidet *Rh. zitteli* von den vorhergehenden Arten. Auch die Herkunft des vorliegenden Explrs. vom Feuerkogel sprechen für die Identität mit *Rh. zitteli*, der bisher mit Sicherheit nur aus der *ellipticus*-Linse des Karn des Feuerkogels (Aussee, Österreich) bekannt ist. *Rh.«floweri»* DIENER aus dem Karn des Himalayas unterscheidet sich von der vorliegenden Art lediglich durch seine absolute Grösse (76 mm bzw. 52 mm, während der Lectotyp von *Rh. zitteli* bei einem Dm von 45 mm bereits 1/2 Wohnkammer-Umgang enthält). Eine Identität beider Arten wurde bereits von SPATH (1934, S. 322) vermutet.

Ordnung Lytoceratida HYATT 1889

Lytoceratina, Ammonitina und Ancyloceratina in einer gemeinsamen Ordnung zusammenzufassen, ist nach dem Zerschlitzungsgrad des Internlobus – mit den S. 963 gemachten Einschränkungen – möglich, auch wenn sich Lytoceraten und Psiloceraten mehr oder weniger parallel aus den Phylloceraten entwickelt haben. Die Zusammenfassung ist sogar sinnvoll, solange über die Herkunft der Ancyloceratina (WIEDMANN 1969, S. 584) noch Ungewissheit besteht. Die drei genannten Gruppen sind sich zudem taxonomisch in etwa gleichwertig. Dies trifft nicht zu für die Tetragonitina (SCHINDEWOLF 1967b), die sich trotz sexlobater Primärsutur kontinuierlich aus den Lytocerataceae entwickelt haben, mit denen sie den Septallobus teilen. Sie überzubewerten, würde in gleicher Weise dazu zwingen, auch innerhalb der sich kontinuierlich entwickelnden Phylloceratacea nach dem weithin noch unbekannten Vorhandensein tri-, quadri- oder quinquelobater Primärsuturen in der Trias und im Jura noch weitere Zäsuren anzubringen. Ich bin daher in diesem Punkte dem Vorschlag SCHINDEWOLFS (1968) zu einer Neugliederung der Neoammonoideen nicht gefolgt und ziehe es vor, die Tetragoniten als selbständige Superfamilie innerhalb der Lytoceratina zu belassen (WIEDMANN 1962a, 1970a).

Unterordnung Lytoceratina HYATT 1889

Superfam. Lytocerataceae NEUMAYR 1875

Nach den auf S. 939 ff. erörterten Suturmerkmalen wird folgende Gruppierung der Trias/Jura-Lytoceraten vorgeschlagen:

1. Trachyphyllitidae WIEDMANN 1966
2. Lytoceratidae NEUMAYR 1875
3. Pleuroacanthitidae HYATT 1900
4. Analytoceratidae SPATH 1927.

Fam. Trachyphyllitidae WIEDMANN 1966

(nom. corr. ex Trachyphylloceratidae WIEDMANN 1966 = Trachyphyllitidae SHEVYREV 1968)

Die bislang monotypische Familie besitzt bereits (S. 940) die typische Lobenformel der Lytoceratidae $E\,L\,U_2\,U_{1_v} : U_{1_d}\,I$ (Textfig. 8a). Auch im Gehäusehabitus (Taf. 5, Fig. 6) besteht weitgehende Übereinstimmung. Das Fehlen eines Septallobus und der unausgefüllte stratigraphische Hiatus (Rhät–Sinemurien) zwischen beiden Familien gestattet die 1966 vorgeschlagene Trennung. Der 1968, S. 46 emendierte Familienname erhält nach § 33 der Nomenklaturregeln die Jahresangabe des irrtümlichen Namens «Juraphylloceratidae» (WIEDMANN 1966a, S. 66).

Stratigraphische Reichweite: Nor.

Trachyphyllites ARTHABER 1927

Typusart: *T. costatus* ARTHABER 1927

Diagnose: Advolutes Gehäuse mittlerer Grösse mit periodischen Einschnürungen bzw. Wulstrippen, feiner Streifung der Schale und einer Lobenformel $E\,L\,U_2\,U_{1_v} : U_{1_d}\,I$.

Entgegen den Angaben SCHINDEWOLFS (1961, S. 89), *Trachyphyllites* stelle mit seiner vierlobigen Sutur – nach der Zeichnung ARTHABERS (1927, Taf. 17, Fig. 3c) – bereits eine stammesgeschichtlich abgeleitete Form dar, kann hier der Nachweis eines deutlichen, wenn auch etwas reduzierten U_1 erbracht werden (Textfig. 8a). Diese im Verlauf der Ontogenese erfolgende Reduktion des U_1 und seine Teilung in einen U_{1_v} und einen U_{1_d} durch die Naht entspricht absolut den Verhältnissen der Lytoceratidae. Auch die kreuzförmigen lateralen Inzisionen des I fügen sich gut in dieses Bild ein und separieren *Trachyphyllites* gleichzeitig bereits deutlich von dem synchronen Psiloceraten-Vorläufer *Phyllytoceras* n. gen.

Die Frage der Herkunft von *Trachyphyllites* wurde eingehend auf S. 942 behandelt.

Trachyphyllites costatus ARTHABER

Taf. 5, Fig. 6; Textfig. 8a, b

1927 *Monophyllites* (*Trachyphyllites*) *costatus* ARTHABER, S. 141, Taf. 17, Fig. 3
1934 *Trachyphyllites costatus* ARTH. – SPATH, S. 326, Textfig. 112
1961 *Trachyphyllites costatus* ARTH. – SCHINDEWOLF, S. 85, Textfig. 42
1970 *Trachyphyllites costatus* ARTH. – WIEDMANN, Textfig. 14f, (1970a)

Holotyp: Explr. MGMD KA 13559 aus ARTHABER (1927, Taf. 17, Fig. 3), hier Taf. 5, Fig. 6, Textfig. 8a, b, aus dem Nor von Timor.

Eine ausführliche Diagnose und Beschreibung der Art erfolgte bereits S. 940 und bedarf damit nicht nochmaliger Wiederholung. Der Ergänzung bedürfen noch die Abmessungen des Holotyps

MGMD KA 13559: 44 mm; 14 mm (0,32); 12 mm (0,27); 21 mm (0,48)
und 22 ; 7 (0,32); 6,3 (0,29); 9,6 (0,44)
Phragmokon-Dm etwa bei Wh 37 mm; 1/4 Umgang Wohnkammer.

Die Querschnittsentwicklung ist aus Taf. 5, Fig. 6b, die Septalfläche aus Textfig. 8b zu ersehen.

Die stammesgeschichtliche Bedeutung der vorliegenden Art ist ebenfalls (S. 939ff.) so ausführlich erörtert worden, dass darauf nicht nochmals eingegangen werden muss.

T. costatus ist bisher nur aus dem Nor von Bihati (Timor) bekannt.

Fam. Lytoceratidae NEUMAYR 1875

(= Thysanoidae HYATT 1867, Derolytoceratidae SPATH 1927, Hemilytoceratinae SPATH 1927, Protetragonitidae SPATH 1927)

Eine Charakteristik der Lytoceratidae sollte sich nicht auf die Skulptur (SPATH 1927), sondern ausschliesslich auf die Sutur stützen. Diese unterscheidet sich lediglich durch die Ausbildung eines Septallobus von der der Trachyphyllitidae: $E\,L\,U_2\,U_{1_v}$: $U_{1_d}\,I_s$. Weitere Kennzeichen der Lytoceratensutur sind die ontogenetische Grössenreduktion des U_1, der Trend zur bifiden Ausgestaltung der Loben L und U_2 und die kreuzförmige Gestalt des I_s mit ausladenden lateralen Ästen (Textfig. 8c). Danach erweisen sich die «Derolytoceratidae» – ebenso wie die bereits früher eingezogenen Familien (ARKELL 1957, WIEDMANN 1962a) – als Synonym der Lytoceratidae. Die «capricorne» Skulptur der Derolytoceraten konnte zwar dazu verleiten, aus ihnen die Eoderoceraten hervorgehen zu lassen (FREBOLD 1922), konkrete Anhaltspunkte für diese Auffassung gibt es jedoch nicht (SCHINDEWOLF 1962, S. 245). Entsprechendes gilt für die Gattung *Holcolytoceras*, die von SPATH (1927) den Ectocentritidae zugerechnet wurde, nach ihrer Sutur (Textfig. 8d) jedoch in die Lytoceratidae eingeschlossen werden muss.

Auch die verbleibenden Familien und Subfamilien der Jura-Lytoceraten (Nannolytoceratidae SPATH 1927, Megalytoceratinae SPATH 1927, Alocolytoceratinae SPATH 1927 und Villaniinae ARKELL 1957) bedürfen der Überprüfung (vgl. S. 942). Abgesehen davon, dass sie fast ausnahmslos polyphyletische Sammelgruppen sind, tragen sie wenig zu einer sinnvollen natürlichen Gliederung der Lytoceratidae bei, die noch aussteht. Es wird daher hier auf die Ausscheidung von Subfamilien verzichtet.

Die Lytoceratidae reichen nunmehr vom Sinemurien bis in die tiefere Oberkreide.

Holcolytoceras SPATH 1924

Typusart: *Amm. nodostrictus* QUENSTEDT 1885

Diagnose: Kleinwüchsige advolute Gehäuse mit Wachstumsasymmetrien. Glattes Gehäuse mit periodischen Einschnürungen, Marginalknoten und rudimentären Rippen. L und U_2 trifid.

Bemerkungen: Die bereits bekannten Charakteristika der Gattung sind einmal die geringe Grösse, die advoluten glatten Umgänge, die in konstanten Abständen von 5–6 konvexen Einschnürungen gequert werden und die gleichfalls konvexe rudimentäre Skulptur. Sie besteht meist nur noch aus marginalen Rippenenden und je einem

zierlichen Marginalknötchen an den Rändern des meist flachen Venters. Besonderes Interesse verdient die mehr oder weniger deutliche anisoceratide Gehäusetorsion (Taf. 5, Fig. 1c, 1d, 2b, 2c, 3b, 3c, 4b, 4c), die möglicherweise als Ausdruck einer epibenthonischen Lebensweise zu betrachten ist.

Die Unterschiede in Gehäuseform und Sutur gegenüber *Trachyphyllites* sind gering. Die stratigraphische Lücke könnte durch Formen wie *Lytoceras phillipsii* (J. DE C. SOW.) [in CANAVARI 1882, Taf. 3, Fig. 1, 2] ausgefüllt werden. Auch *Audaxlytoceras audax* (MENEGH.), von SPATH (1927, S. 64) den Analytoceratidae, von ARKELL (1957, S. L199) den Nannolytoceratidae zugerechnet, wäre auf seine Zugehörigkeit zur vorliegenden Formengruppe zu überprüfen, die dann den Gattungsnamen FUCINIS (1923) erhalten müsste. Dass die Zuordnung von *Holcolytoceras* zu den Ectocentritidae (POMPECKJ 1896, S. 176; SPATH 1927, S. 63; ARKELL 1957, S. L194) auf reiner Skulpturkonvergenz beruht, wurde bereits S. 942 erläutert.

Eine Verbindung zu *Lytoceras* s. str. könnte eventuell durch das hier bekannt gemachte *H. raui* n. sp. hergestellt werden, das zwischen den Einschnürungen nur noch Rudimente einer schwachen Berippung erkennen lässt (Taf. 5, Fig. 5). Auch *Aegolytoceras* SPATH (1924) des Oberen Pliensbachien könnte sich unmittelbar an *H. raui* n. sp. anschliessen und wäre ebenfalls auf seine Selbständigkeit zu überprüfen. Dass *Aegolytoceras* von SPATH (1927) und ARKELL (1957) den «Derolytoceratidae» zugerechnet wurde, macht die bisherige Lytoceratengliederung keineswegs plausibler.

Stratigraphische Reichweite: *Holcolytoceras* ist zwar bisher auf das Untere Pliensbachien SW-Deutschlands und der N-Alpen beschränkt, wäre aber noch auf tiefliassische Vorläuferformen (Gruppe des *L. phillipsii*) hin zu untersuchen.

Holcolytoceras nodostrictum (QUENSTEDT)

Taf. 5, Fig. 1–4; Textfig. 8d, 24a

1885 *Amm. nodostrictus* QUENSTEDT, S. 264, Taf. 33, Fig. 20
pars 1887 *Amm. tortisulcatus planorbis* QUENSTEDT, S. 865, Taf. 93, nur Fig. 61
1893 *Lytoceras nodostrictum* QU. — GEYER, S. 61, Taf. 8, Fig. 11
1896 *Ectocentrites nodostrictus* QU. — POMPECKJ, S. 176, Textfig. 37, Taf. 10, Fig. 6, 7
1909 *Ectocentrites* cf. *nodostrictus* QU. — ROSENBERG, S. 254
1924 *Holcolytoceras nodostrictum* (QU.). — SPATH, S. 189
1968 *Holcolytoceras nodostrictum* (QU.). — SCHINDEWOLF, Textfig. 442

Holotyp: Explr. GPIT Ce 5/33/20 aus dem Unteren Pliensbachien von Hinterweiler (Württemberg), hier Taf. 5, Fig. 1 u. Textfig. 24a.

Entgegen der Angabe POMPECKJS (1896, S. 177) ist das Originalmaterial QUENSTEDTS in der Tübinger Sammlung erhalten und die Abb. des Holotyps sogar mit 2 Explrn. belegt (Taf. 5, Fig. 1, 3). Ich habe hier das erstere zum Holotyp vorgeschlagen, da es in den Details der letzten Suturen mit der Tafelfig. QUENSTEDTS besser übereinstimmt.

Die Diagnose der Art kann nach reicherem Material aus der Sammlung RAU folgendermassen ergänzt werden:

Windungsquerschnitt hochoval-subrectangulär; 5–6 konvexe Einschnürungen je Umgang; ab Dm 7–8 mm zwischen diesen 4–10 spitzkonische marginale Knötchen, die über den flachen Venter hinweg durch gerade Querrippen verbunden sind und die auf die glatten Flanken konvexe Rippenstümpfe entsenden.

Abmessungen:

Holotyp GPIT Ce 5/33/20	: 12 mm;	3,8 mm	(0,32);	2,8 mm	(0,23);	6 mm	(0,50)
GPIT Ce 1373/2	: 11,5 ;	3,6	(0,31);	2,8	(0,24);	5,5	(0,48)
GPIT Ce 1373/3 (leg. RAU)	: 12 ;	4	(0,33);	3,2	(0,27);	5,8	(0,48)
BSM AS I 705 (POMPECKJ 1896, Taf. 10, Fig. 6)	: 14 ;	4,5	(0,34);	3,8	(0,27);	7	(0,50)
GPIT Ce 5/93/61 («*Amm. tortisulcatus planorbis*» QUENSTEDT 1887, Taf. 93, Fig. 61)	: 8 ;	2,2	(0,28);	1,7	(0,21);	4	(0,50)

Alle vorliegenden Explre. sind bis zum Ende gekammert.

Obwohl die Art bisher nur in kleinwüchsigen Formen vorliegt, ist über ihre absolute Grösse bisher nichts auszusagen, da es sich ausschliesslich um Phragmokon-Nuklei handelt. Auffallendstes Kennzeichen der typischen Art ist die erwähnte anisoceratide Gehäuseaufrollung, die an den Taf. 5 abgebildeten Explrn. mehr oder weniger deutlich hervortritt. Sie führt zu zahlreichen Asymmetrien im Querschnittsbild, der Nabeltiefe und sogar auch in der Skulptierung (Taf. 5, Fig. 1 a, b), betrifft jedoch auffallenderweise nie die Suturen; die Sipholage bleibt stets an das Zentrum des Venters gebunden (Abb. 8 d, 24). Die Asymmetrie wird abgeschwächt bei dem zu *H. raui* n. sp. überleitenden Explr. GPIT Ce 1373/3 (Taf. 5, Fig. 4) und scheint sich bei *H. raui* fast ganz zu verlieren. Die Deutung als pathogene Erscheinung (MERKT 1966) scheidet im vorliegenden Falle aus. Vielmehr muss an eine spezifische Adaption der Holcolytoceraten gedacht werden, die möglicherweise mit einem Übergang von der nektonischen zu einer epibenthonischen Lebensweise verbunden war.

Konstant sind demgegenüber Zahl, Abstand und Verlauf der Einschnürungen, denen stets eine stärkere Wulstrippe vorangeht, die einen marginalen Knoten trägt. Die Zahl dieser Knoten zwischen zwei Einschnürungen ist wiederum recht variabel und schwankt zwischen 4–5 (Taf. 5, Fig. 3 a) und 10 (Taf. 5, Fig. 4 a) mit allen Zwischenwerten (Taf. 5, Fig. 1 a, b, 2 a). Auch die Abplattung des Venter ist mehr (Taf. 5, Fig. 1 c, 3 b) oder weniger deutlich (Taf. 5, Fig. 2 b, 4 b).

Die Sutur von *Holcolytoceras* wurde S. 942 bereits abgehandelt. Hier (Textfig. 24 a) wird noch die Sutur des Holotyps angefügt, um auch einen Eindruck von der suturalen Variabilität zu vermitteln. Der Trend zur Zweispitzigkeit der Loben L und U_2, der in Textfig. 8 d erkennbar ist, ist beim Holotyp weniger deutlich, was ebenso auch für *H. raui* n. sp. (Textfig. 24 b) zutrifft. Dass die Anlage eines Septallobus bei *Holcolytoceras* klar vorhanden ist, sei nochmals angemerkt. *Holcolytoceras* ist in seinen Suturmerkmalen ein echter Lytocerat. Auf die Übereinstimmung mit *Trachyphyllites* (Taf. 5, Fig. 6) nicht nur in der Sutur, sondern im Verlauf und der Beschaffenheit der Einschnürungen und der sie begleitenden Wulstrippen, in der Evolution des Gehäuses, im Querschnitt und der Septalfläche (Taf. 5, Fig. 2 c, 6 b), teilweise sogar in der Skulptur (Taf. 5, Fig. 5 a, 6 a), wird hier nochmals hingewiesen.

Die von SCHINDEWOLF (1968, Textfig. 442) vorgenommene Deutung des $U_{1\,\iota}$ als U_3 wird hier nicht geteilt (WIEDMANN 1970 b).

Verbreitung: *H. nodostrictum* scheint bislang auf die *ibex*-Zone des Unteren Pliensbachien beschränkt zu sein; es findet sich in der Schwäbischen Alb (Hinterweiler, Ofterdingen) und in den Nordalpen (Kratzalpe, Schafberg).

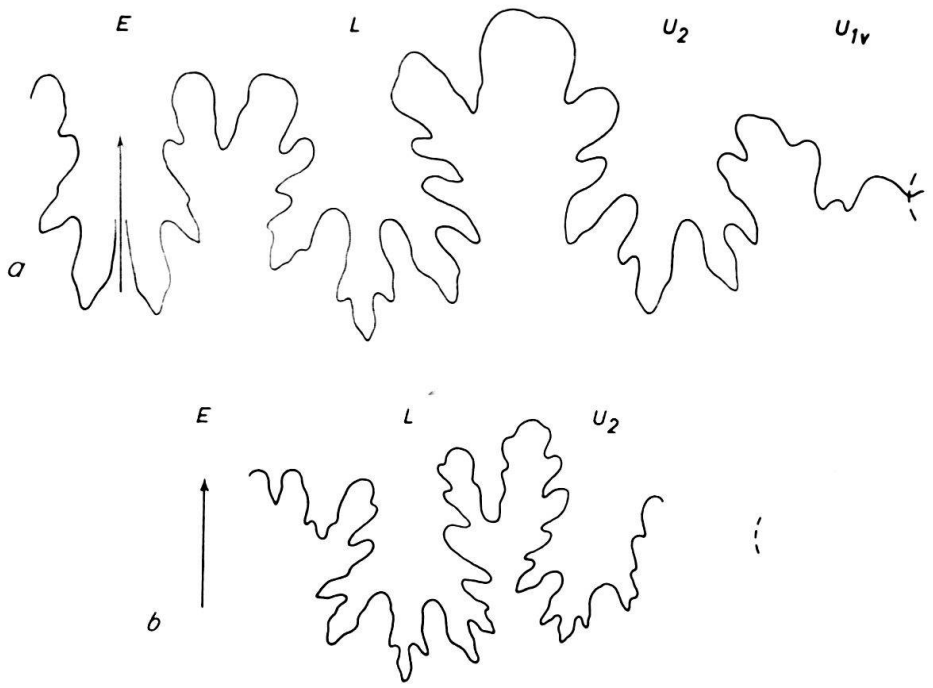


Fig. 24. Externsuturen von *Holcolytoceras*. a: *H. nodostrictum* (QUENSTEDT), Holotyp GPIT Ce 5/33/20, Unt. Pliensbachien, Hinterweiler (Tübingen). Bei Wh 3,5 mm. b: *H. raui* n. sp., Paratypoid GPIT Ce 1373/5, Unt. Pliensbachien, Ofterdingen (Tübingen). Bei Wh 4 mm.

Holcolytoceras raui n. sp.

Taf. 5, Fig. 5; Textfig. 24b, 30M

Holotyp: GPIT Ce 1373/4 aus der *ibex*-Zone des Unt. Pliensbachien von Ofterdingen (Württemberg), hier Taf. 5, Fig. 5 u. Textfig. 30M.

Paratypoide: GPIT Ce 1373/5 (Textfig. 24b) vom gleichen Fundpunkt;
GPIT Ce 1373/6 aus dem gleichen Niveau von Hinterweiler.

Die Namensgebung erfolgt zur Erinnerung an den jüngst verstorbenen QUENSTEDT-Hörer und Sammler K. RAU, aus dessen reicher Sammlung das Typmaterial dieser Art stammt.

Diagnose: Windungsquerschnitt hochrechteckig; Schale zwischen den Einschnürungen glatt bzw. nur mit schwachen marginalen Rippenrudimenten. L und U_2 deutlicher trifid.

Beschreibung und Beziehungen: Während *H. raui* n. sp. in seinen Abmessungen und in Verlauf, Zahl und Beschaffenheit der Einschnürungen vollkommen mit der typischen Art übereinstimmt, bestehen deutliche Unterschiede im stärker hochrechteckigen Windungsquerschnitt, in der auf einige Rippenrudimente reduzierten Skulptur (Taf. 5, Fig. 5; Textfig. 30M) und im ausgeprägter trifiden Charakter der Loben L und U_2 (Textfig. 24b).

Damit belegt die vorliegende Art durch ihre «fimbriate» Schalenskulptur die enge Verbindung der Holcolytoceraten mit den Lytoceraten an Stelle der Ectocentriten. Gleichzeitig stellt sie die Verbindung her zu *Audaxlytoceras* des höheren Pliensbach, wie ebenso auch zu der bereits mehrfach erwähnten Formengruppe des «*Lytoceras*»

phillipsii, die das Intervall Hettangien–Pliensbachien ausfüllen dürfte und dringend einer Revision bedarf. Während «*L.*» *phillipsii*, als wohl ältester Vertreter dieser Gruppe, noch trifide Loben – wie *Holcolytoceras* – besitzt, lässt «*L.*» *apertum* GEYER (1893, S. 57, Taf. 8, Fig. 3–6) bei sehr starker morphologischer Übereinstimmung mit dem gleich alten *H. raui* n. sp. bereits bifide Loben erkennen und bietet sich damit als konkrete Übergangsform zu *Lytoceras* an.

Abmessungen:

Holotyp GPIT Ce 1373/4	:	?18 mm	; 5,8 mm	(0,32);	4,5 mm	(0,25);	?9 mm	(0,50)
GPIT Ce 1373/5	:	–	; 4,5	;	3,7	;	–	
GPIT Ce 1373/6	:	12,5	; 4	(0,32);	3,3	(0,26);	6,2	(0,50).

Verbreitung: *H. raui* n. sp. ist bekannt aus der *ibex*-Zone des Unteren Pliensbachien von Ofterdingen und Hinterweiler (Tübingen, Württemberg).

Lytoceras SUESS 1865

1865 *Ophiceras* SUESS, S. 112 (obj.) (non GRIESBACH 1865)
1867 *Thysanoceras* HYATT, S. 86 (subj.)
1905 *Thysanolytoceras* BUCKMAN, S. 149 (subj.)
1918 *Fimbrilytoceras* BUCKMAN, S. 13 (obj.)
1921 *Kallilytoceras* BUCKMAN, Taf. 204 (subj.)
1926 *Crenilytoceras* BUCKMAN, Taf. 665 (subj.)
1958 *Valentolytoceras* BEZNOSOV, S. 79 (subj.)
Dinolytoceras BEZNOSOV, S. 85 (subj.)

Typusart: *Amm. fimbriatus* J. SOWERBY 1817

Die Gattung wird hier etwa im Sinn von ARKELL (1957, S. L194) und PUGIN (1964b, S. 12) verstanden. Der sehr weitgehenden Aufsplitterung der Gattung durch BEZNOSOV (1958) wird nicht gefolgt.

Die hier (Taf. 6) wiedergegebenen Innenwindungen der typischen Art sollen die engen Beziehungen zu *Derolytoceras* («Derolytoceratidae» SPATH) auf der einen und zu den «Alocolytoceratinae» auf der anderen Seite verdeutlichen und zu einer Revision der Lytoceraten-Systematik anregen.

Lytoceras fimbriatum (J. SOWERBY)

Taf. 6, Fig. 1, 2, 6, 7; Textfig. 8c

	1817	*Amm. fimbriatus* J. SOWERBY, S. 145, Taf. 164
?	1830	*Amm. fimbriatus* SOW. — ZIETEN, S. 16, Taf. 12, Fig. 1
	1844/45	*Amm. fimbriatus* SOW. — D'ORBIGNY, S. 313, Taf. 98, Fig. 1–4
	1848	*Amm. fimbriatus* (SOW.) — BAYLE, S. 411, Taf. 6, Fig. 1
?	1856	*Amm. fimbriatus* SOW. — HAUER, S. 62, Taf. 22, Fig. 1–4
pars	1856	*Amm. lineatus* SCHL. — QUENSTEDT, S. 133, Taf. 16, Fig. 13; S. 171, Taf. 21, Fig. 7
	1883	*Lytoceras fimbriatum* SOW. — WRIGHT, S. 407, Taf. 71; Taf. 72, Fig. 1–4
	1885	*Ammonites lineatus nudus* QUENSTEDT, S. 304, Taf. 39, Fig. 1, 2, 3, 5
		Amm. lineatus interruptus QUENSTEDT, S. 308, Taf. 39, Fig. 7, 8, 9
?		*Amm. lineatus gigas* QUENSTEDT, S. 309, Taf. 39, Fig. 17
pars		*Amm. lineatus* SCHL. — QUENSTEDT, nur. Taf. 39, Fig. 14
	1896	*Lytoceras fimbriatum* SOW. — POMPECKJ, S. 112, Textfig. 24, Taf. 9, Fig. 3

Der von POMPECKJ (1896) gegebenen Interpretation von *Amm.* «*lineatus*» in QUENSTEDT (1856, 1885) kann weitgehend zugestimmt werden. QUENSTEDTS *Amm.* «*lineatus interruptus*» zeigt sehr schön die frühe ontogenetische Entwicklung der typischen Art; er ist daher hier mit einigen Typoiden nochmals reproduziert (Taf. 6, Fig. 1, 2, 6, 7). Die kräftigen Einschnürungen auf Steinkern und Schale der Innenwindungen setzen bei einem Dm von 12 mm ein (Taf. 6, Fig. 1a) und lösen damit die «derolytoceratide» Berippung der ersten Umgänge ab. Ab Dm 25 mm schwächen sich die Einschnürungen wieder ab (Taf. 6, Fig. 7a) und werden dann von der typisch fimbriaten Altersskulptur abgelöst (QUENSTEDT 1885, Taf. 39, Fig. 1, 7; WRIGHT 1883, Taf. 71, 72). Die Gesamtsutur der Art mit subbifiden Loben L und U_2, einem zierlichen durch die Naht gespaltenen U_1 und Septallobenbildung im I ist auf Textfig. 8c wiedergegeben.

Abmessungen der hier abgebildeten Typoide:

GPIT Ce 5/39/8 :	27,5 mm;	10 mm	(0,36);	9 mm	(0,33);	11 mm	(0,40)
GPIT Ce 5/39/9 :	21 ;	8,5	(0,41);	7	(0,33);	8,3	(0,40)
GPIT Ce 1373/7 :	13 ;	5	(0,38);	4,7	(0,36);	5,2	(0,40)
GPIT Ce 5/39/14:	12,5 ;	5,3	(0,42);	4,8	(0,38);	4,9	(0,39).

Das hier beschriebene Material der typischen Art stammt aus dem Pliensbachien von Heiningen, Hechingen und Balingen(?) (Württemberg).

Lytoceras salebrosum POMPECKJ

Taf. 6, Fig. 4; Taf. 9, Fig. 5

pars 1885 *Amm. lineatus* SCHL. — QUENSTEDT, S. 306, Taf. 39, Fig. 4, 10, ?16
1896 *Lytoceras salebrosum* POMPECKJ, S. 132, ?Taf. 8, Fig. 4; Taf. 10, Fig. 2

Lectotyp: *Amm. lineatus* in QUENSTEDT 1885, Taf. 39, Fig. 10, aus dem Pliensbachien von Erzingen (Württemberg), vgl. POMPECKJ 1896, Taf. 10, Fig. 2 und hier Taf. 9, Fig. 5.

Das kleinwüchsige Wohnkammer-Explr. QUENSTEDTS (GPIT Ce 5/39/10) wird hier als Lectotyp der Art vorgeschlagen, die POMPECKJ (1896, S. 132) zur «Formenreihe des *Lytoceras villae*» rechnete. Eine Entscheidung darüber, ob es sich hierbei um eine Adult- oder Juvenilform handelt, kann zurzeit nicht erbracht werden; den kleinwüchsigen Kotypen POMPECKJS steht die grosswüchsige Form (QUENSTEDT 1885, Taf. 39, Fig. 16; POMPECKJ 1896, Taf. 8, Fig. 4) unvermittelt gegenüber, deren definitive Zuordnung zu *L. salebrosum* daher hier nicht entschieden werden kann.

Kennzeichen der vorliegenden Art ist auch hier wieder eine kräftige, zunächst aus Einzelrippen bestehende «derolytoceratide» Skulptur der Innenwindungen bis zu einem Dm von 10 mm (Taf. 6, Fig. 4; Taf. 9, Fig. 5a). Danach bilden sich Rippenpaare von gleichem, schwach sigmoidalem Verlauf, die teilweise am Nabel konvergieren und die den Venter nahezu geradlinig queren (Taf. 9, Fig. 5b); sie sind etwas schwächer ausgeprägt als die ursprünglichen Rippen und verlaufen in gleicher Stärke über Flanken und Venter. Auf der Wohnkammer (Taf. 9, Fig. 5a) tritt dann eine rasche Abschwächung dieser Skulptur ein, wobei die Rippen aber nach wie vor als meist bifurkierende Rippenpaare erkennbar sind. Die vom fraglichen Paratypoid GPIT Ce 5/39/16 beschriebene weitere Rippengabelung an der Flankenmitte ist bei den vorliegenden kleinen Formen nicht (noch nicht?) erkennbar. Auch im Windungsquerschnitt weichen

beide Formen voneinander ab, die grosswüchsige Form zeigt einen hochovalen Querschnitt mit maximaler Breite am Nabel, der Lectotyp einen subzirkulären Querschnitt (Taf. 9, Fig. 5b) mit maximaler Querschnittsbreite an der Flankenmitte. In den Abmessungen herrscht dagegen weitgehende Übereinstimmung:

Lectotyp GPIT Ce 5/39/10 :	22,5 mm;	8 mm (0,35);	8,2 mm (0,36);	9,2 mm (0,41)
+ am Phragmokon-Ende	17,3 ;	6,5 (0,37);	6,5 (0,37);	6,7 (0,38)
Hypotypoid GPIT Ce 1373/8 :	10 ;	4 (0,40);	4,2 (0,42);	3,9 (0,39)
?Paratypoid GPIT Ce 5/39/16:	125 ;	47,5 (0,38);	42 (0,34);	47 (0,38)

Auch das ?Paratypoid scheint die Wohnkammer (1 Umgang?) zu enthalten.

Hier ging es darum, den engen morphologischen Zusammenhang zwischen *L. fimbriatum* und *Derolytoceras tortum* zu verdeutlichen, der insbesondere durch die vorliegende Art sichtbar gemacht werden kann (vgl. Taf. 6, Fig. 3, 4, 7) und der zu einer Ablehnung einer eigenen Familie «Derolytoceratidae» führen muss. Demgegenüber scheint das ?Paratypoid mehr in Richtung auf die Gattung *Pachylytoceras* – innerhalb der «Alocolytoceratinae» – hinzuweisen. Was diese und auch die übrigen in dieser Unterfamilie vereinigten Gattungen mit *Alocolytoceras* gemeinsam haben sollen, ist wahrscheinlich nur dem Autor dieser systematischen «Einheit» (SPATH 1927) vertraut.

Der hier ausgewählte Lectotyp stammt aus dem Pliensbachien von Erzingen, das fragliche Paratypoid aus dem Unteren Pliensbachien von Hechingen (Württemberg).

Derolytoceras ROSENBERG 1909

Typusart: *Amm. lineatus tortus* QUENSTEDT 1885 (SD SPATH 1924)

Dass die angeblich divergierenden Skulpturtypen von *Lytoceras* und *Derolytoceras* durch alle Übergänge miteinander verbunden sind, wurde bereits mehrfach (S. 942, 992) erwähnt und durch die auf Taf. 6 dargestellten Lytoceraten belegt. Hinzuweisen wäre ausserdem auf den übereinstimmenden Plan der Sutur, die sich in ihrer Formel $E L U_2 U_{1_v} : U_{1_d} I_s$ (Textfig. 8e) unmittelbar an die echten Lytoceraten anschliesst. Erwähnenswert ist, dass die Loben L und U_2 – ähnlich *Holcolytoceras* – deutlicher trifid gebaut sind, während I auch hier bereits einen Septallobus bildet. Erwähnenswert wäre schliesslich auch die auffallende Skulpturvariabilität innerhalb dieser Gruppe. Diese offensichtliche Variabilität der frühontogenetischen Skulpturentwicklung veranlasste QUENSTEDT (1885), die typische Art noch als Varietät seines *L.* «*lineatum*» (= *L. fimbriatum*) aufzufassen. Auch POMPECKJ (1896) zählte *D. tortum* zur «Formenreihe des *L. fimbriatum*».

Doch nicht nur diese kontinuierlichen Übergänge sprechen für eine Indizierung der «Derolytoceratidae»; auch die Heterogeneität der hier vereinigten Gattungen (*Derolytoceras*, *Tragolytoceras*, *Aegolytoceras*) erzwingt in gleichem Masse ihre Auflösung.

Für die von FREBOLD (1922, S. 16), SALFELD (1924, S. 10) und ARKELL (1957, S. L 252) gesehene Verbindung zwischen *Derolytoceras* und den Eoderoceraten gibt es keine Anhaltspunkte (SCHINDEWOLF 1962, S. 245; hier S. 940).

Derolytoceras scheint auf das Pliensbachien des süddeutsch-österreichisch-italienischen Raumes beschränkt.

Derolytoceras tortum (QUENSTEDT)

Taf. 6, Fig. 3, 5; Taf. 9, Fig. 4; Textfig. 8e

pars 1856 *Amm. lineatus* SCHL. — QUENSTEDT, S. 134, Taf. 16, Fig. 11
1885 *Amm. lineatus tortus* QUENSTEDT, S. 309, Taf. 39, Fig. 12, 13
Amm. lineatus annulosus QUENSTEDT, S. 309, Taf. 39, Fig. 11
1896 *Lytoceras tortum* QU. — POMPECKJ, S. 117, Taf. 10, Fig. 3, 4
1909 *L. (Derolytoceras) tortum* QU. — ROSENBERG, S. 250, Taf. 11, Fig. 29, 30
1922 *Paralytoceras lineatum* QU. — FREBOLD, S. 17
1962 *Derolytoceras tortum* (QU.). — SCHINDEWOLF, S. 245, Textfig. 144
1968 *Derolytoceras tortum* (QU.). — SCHINDEWOLF, S. 746, Textfig. 441

Lectotyp: Das Loben-Explr. GPIT Ce 5/39/12 (Textfig. 8e u. Taf. 6, Fig. 3) aus dem Oberen Pliensbachien von Heiningen (Württemberg).

Der ausführlichen Diagnose der typischen Art bei QUENSTEDT (1885, S. 309) und POMPECKJ (1896, S. 117 ff.) ist kaum noch etwas hinzuzufügen. Beide Autoren haben bereits auf die Variabilität der typischen, kräftigen Berippung der Art hingewiesen. Nach dieser Skulptur könnten die drei hier abgebildeten Explre. (Taf. 6, Fig. 3, 5; Taf. 9, Fig. 4) mühelos als drei verschiedene Arten interpretiert werden, was natürlich wenig zu ihrem Verständnis beitrüge. Daher ist die Vereinigung von *Amm.* «*lineatus annulosus*» (Taf. 6, Fig. 5) mit der vorliegenden Art durch POMPECKJ zu begrüssen. Allerdings persistiert bei dieser Form die zunächst fimbriate Skulptur der Innenwindungen etwas länger – bis zum Dm 11 mm – als bei den beiden *tortum*-Kotypen – nur bis Dm 8 mm. Auch in der ausgeprägten radialen Berippung und dem gänzlichen Fehlen der ventralen «Chevrons» (Taf. 6, Fig. 5c bzw. 3c) unterscheidet sich *Amm.* «*annulosus*» von den typischen Explrn., ebenso wie in dem betonter bifiden Charakter der Loben L und U_2 (in SCHINDEWOLF 1962, Textfig. 144). Ähnliche Unterschiede bestehen aber in gleicher Weise zwischen den beiden Kotypen QUENSTEDTS, wobei die hier zum Lectotyp vorgeschlagene Form (Taf. 6, Fig. 3) marginal verschmelzende Rippenpaare erkennen lässt – und damit an *L. salebrosum* erinnert –, während das Paratypoid (Taf. 9, Fig. 4) zwar mit bi- und sogar trifurkierenden Rippen beginnt, auf dem letzten Umgang jedoch nur noch Einfachrippen vom typischen, sigmoidalen Verlauf ausbildet. Es stimmt darin überein mit dem grösseren Hypotypoid POMPECKJS (1896, Taf. 10, Fig. 4), bei dem dafür – ähnlich *Amm.* «*annulosus*» – die fimbriate Innenskulptur bis zu einem Dm von 14 mm andauert. Es wird damit deutlich, dass die Inkonstanz aller dieser Merkmale entweder zu einer Vielzahl monotypischer Arten führt oder aber zur Vereinigung aller dieser Formen in einer stark variablen Art zwingt. Dem wird hier der Vorzug gegeben.

Auf die Suturmerkmale wurde bereits hinreichend eingegangen. Dass *Derolytoceras* nach seiner Suturentwicklung ein echter Lytocerat ist, hat SCHINDEWOLF (1968, Textfig. 441) belegen können, wobei ich allerdings die Interpretation des U_{1_v} als U_3 nicht teile (s. S. 990).

Abmessungen:

Lectotyp GPIT Ce 5/39/12	:	12,5 mm	; 4,8 mm	(0,39);	4,8 mm	(0,39);	5 mm	(0,40)
Paratypoid GPIT Ce 5/39/13	:	12,5	; 4,7	(0,38);	4,9	(0,39);	5,2	(0,42)
Amm. «*lineatus annulosus*»								
(GPIT Ce 5/39/11):		15,6	; 5	(0,32);	5,7	(0,36);	6,5	(0,42)
und		11	; 4,5	(0,41);	4,8	(0,43);	4,1	(0,37)

Der Phragmokon-Dm der letztgenannten Form liegt bei 15 mm, der des Paratypoids bei 11 mm.

Die beiden *tortum*-Kotypen stammen aus dem Oberen Pliensbachien von Heiningen (Württemberg), der Fundpunkt von *Amm.* «*annulosus*» ist unbekannt. Die Art findet sich ausserdem an zahlreichen Fundpunkten Württembergs (POMPECKJ 1896, S. 119) und im Hagengebirge (Österreich).

Tragolytoceras SPATH 1924

Typusart: *Amm. altecinctus* HAUER 1866

Die Frage der systematischen Zugehörigkeit von *Tragolytoceras* kann hier leider nicht geklärt werden. Das Originalmaterial HAUERS ist nach Mitteilung von Kollegen SIEBER (Wien) verschollen. Als einziges der jüngeren Hypotypoide war mir das von BONARELLI (1900, Taf. 8, Fig. 12; hier Taf. 9, Fig. 3) beschriebene Wohnkammer-Explr. zugänglich, das allerdings so ungenügend erhalten ist, dass weder die Sutur noch die Skulptur-Entwicklung klar erkennbar ist.

In seiner Wohnkammerskulptur (HERBICH 1878, Taf. 20 K, Fig. 2) weist *Tragolytoceras* tatsächlich Ähnlichkeit mit *Derolytoceras* auf, zu dem es ARKELL (1957, S. L194) auch gestellt hat; in zahlreichen anderen Merkmalen weicht zumindest die vorliegende Form von *Derolytoceras* ab. Es sind dies weniger die absolute Grösse als das langsamere Anwachsen der Umgänge, die kräftigen radialen Gabel- oder Schaltrippen der inneren Windungen und das eventuelle Vorhandensein marginaler Knoten auf diesen Innenwindungen. Mangels besseren Materials sind augenblicklich klarere Aussagen nicht möglich.

Tragolytoceras ist eine Gattung des südeuropäischen Sinemuriens.

Tragolytoceras altecinctum (HAUER)

Taf. 9, Fig. 3; Textfig. 30 H

1866 *Amm. altecinctus* HAUER, S. 192
1878 *Lytoceras altecinctum* HAUER. — HERBICH, S. 116, Taf. 20 K, Fig. 2
1899 *Microceras ovilis* (MGH. in sch.) FUCINI, S. 245, Taf. 20, Fig. 2
1900 *Lytoceras altecinctum* HAUER. — BONARELLI, S. 70, Taf. 8, Fig. 12; Taf. 9, Fig. 1
1957 *Tragolytoceras altecinctum* (HAUER). — ARKELL, S. L194, Textfig. 224–3

Leider verfügen wir bisher nur über eine recht unvollständige Kenntnis der typischen Art der Gattung *Tragolytoceras*. Diese ist damit ein Beispiel mehr, wie bei der Auswahl von Typusarten *nicht* verfahren werden sollte.

Das leider nie abgebildete Originalmaterial HAUERS (1866) kann in Wien nicht mehr aufgefunden werden. Auch über den Verbleib des von HERBICH (1878) abgebildeten Fragments im Landesmuseum von Klausenburg/Siebenbürgen herrscht Ungewissheit. Dieses Explr. stellt zudem ein Wohnkammerfragment dar und ist damit zur Typisierung der Art sehr schlecht geeignet. Auch über den Verbleib von FUCINIS (1899) «*Microceras ovilis*» konnte bisher nichts in Erfahrung gebracht werden. Von den beiden etwas später von BONARELLI (1900) abgebildeten Explrn. ist nur das hier (Taf. 9, Fig. 3) wiedergegebene Wohnkammer-Explr. in Turin verblieben, während das von ARKELL (1957) reproduzierte andere Explr. (Sammlung MORENA) sich im Besitz des Britischen Museums befindet.

Das beidseitig stark korrodierte vorliegende Explr. gestattet kaum eine weitergehende Präzisierung der Art- oder Gattungsdiagnose. Es besass wahrscheinlich einen hochrechteckigen Windungsquerschnitt mit flachen Flanken und steilem Nabelabfall

(Textfig. 30 H). Es ist bis zum Dm von 47 mm gekammert, besitzt also einen halben Wohnkammer-Umgang. Den Phragmokon kennzeichnet eine kräftige radiale Berippung, die dichter ist als die der Wohnkammer. Dabei sind die etwa 40 Rippen eines Umgangs unregelmässig in Paaren angeordnet, die entweder am Nabel bifurkieren oder aus einer kräftigeren Haupt- und einer schwächeren und kürzeren Schaltrippe bestehen. Auf der Innenwindung scheinen die Hauptrippen einen zierlichen Nabelknoten zu tragen. Die Andeutung marginaler Knoten auf den Innenwindungen könnte eine Folge der Korrosion sein. Auch auf der Wohnkammer ist die Anordnung in Rippenpaaren zunächst noch erkennbar. Insgesamt zeigen die Rippen hier einen stärker sigmoidalen protrakten Verlauf, wobei sie vom Nabel an kontinuierlich an Stärke zunehmen und schliesslich die Ventralseite ununterbrochen queren.
Die Sutur ist infolge zu starker Korrosion nicht erkennbar.

Abmessungen:

Explr. IGT: 61 mm; 19 mm (0,31); > 15 mm (0,25); 27 mm (0,44)

Das vorliegende Explr. entstammt dem Oberen Sinemurien von Cava di Ponte Alto (Foci di Cagli, Zentralappennin). Das Verbreitungsgebiet der Art reicht von Italien nach Rumänien.

Adnethiceras n. gen.

Typusart: *Amm. adnethicus* HAUER 1854 (1854a)

Diagnose: Grosswüchsige Lytoceraten mit kräftigen, mässig protrakten Rippen, die über den Venter fortsetzen. Teilweise Marginal- und Lateralknoten. Windungen extrem advolut, mit minimaler konkaver Windungszone; Querschnitt subzirkulär. Sutur der Formel $E L U_2 U_1 : I_s$ erscheint vierlobig infolge extremer Reduktion des U_1 ausserhalb der Naht. L und U_2 trifid. I_s reicht mit lateralen Ästen über die Naht auf die Flanke.

Bemerkungen: Aus dieser Charakteristik wird deutlich, dass bei *Adnethiceras* n. gen. eine Vermischung von ectocentritiden und lytoceratiden Merkmalen vorliegt. In der Skulptur, die zur Zuordnung der vorliegenden Formen zu den «Aegoceraten» bzw. den Ectocentritiden Anlass gab (HAUER 1854a, 1854b; HERBICH 1878; SCHINDEWOLF 1961), besteht nur grobe Analogie zu diesen Gruppen; die Rippen sind bei *Adnethiceras* n. gen. weder ventral unterbrochen, noch tritt ein ventraler Kiel auf; die vielfach erst auf der inneren Flanke einsetzenden Rippen erreichen bereits auf dieser das Maximum ihrer Entwicklung, und es kommt im Zusammenhang damit oft – neben der Bildung von Marginalknoten – auch zur Bildung lateraler Knoten (Textfig. 30 N, 30 O). Statt dessen besteht grössere Ähnlichkeit mit der Derolytoceratenskulptur.

Entscheidend für die Sonderstellung von *Adnethiceras* n. gen. ist die Sutur (Textfig. 10 b, 26, 27). Zwar liegt auch bei *Ectocentrites* (Textfig. 9 b) der U_1 ausserhalb der Naht, behält dort aber seine normale Grösse bei. Demgegenüber wird der U_1 der vorliegenden Form sogar von den Inzisionen der Sättel EL und LU_2 an Grösse deutlich übertroffen. Ebenso bleibt hier E in seiner Entwicklung stark hinter L zurück, und schliesslich besitzt I bereits den typisch lytoceratiden, kreuzförmigen Bau bei gleichzeitiger Anlage eines Septallobus (Textfig. 26). Ich zögere daher nicht, *Adnethiceras* n. gen. als frühen Seitenzweig der echten Lytoceraten aufzufassen. *Derolytoceras* unterscheidet sich

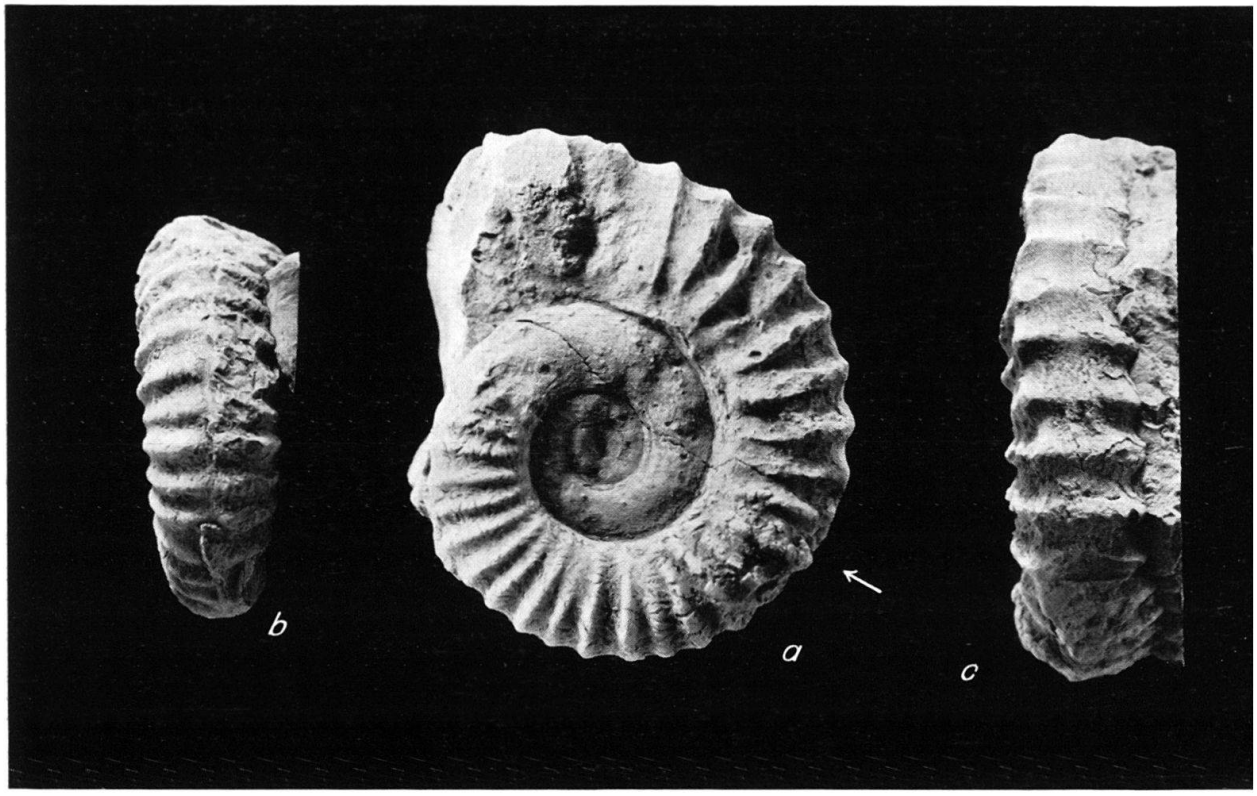


Fig. 25. *Adnethiceras adnethicum* (HAUER). Hypotypoid GBAW 575, Ob. Sinemurien, Adneth (Österr.). a: Lateral-, b: Ventralansicht d. Phragmokons, c: Ventralansicht d. Wohnkammer. 3/4.

neben seiner Grösse durch seinen zweigeteilten U_1; entsprechendes gilt für *Peltolytoceras* (Textfig. 9d), das zudem noch in seiner Involution und der Skulptur der Innenwindungen von der vorliegenden Form abweicht.[7])

Zu *Adnethiceras* n. gen. können gerechnet werden: *A. adnethicum* (HAUER), *A. herbichi* (BONARELLI), *A. ferstli* (HAUER), *A. haueri* n. sp., ? *A. simplex* (VAD.).

Stratigraphische Reichweite: Sinemurien.

Adnethiceras adnethicum (HAUER)

Taf. 8, Fig. 1; Textfig. 25, 27b, 30K, 30L

1854 *Amm. Adnethicus* HAUER, S. 748 (1854a)
1854 *Amm. Adnethicus* HAUER. — HAUER, S. 101; Taf. 1, Fig. 1–3 (1854b)
non 1878 *Aegoceras Adnethicum* HAUER. — HERBICH, S. 108, Taf. 20C, Fig. 1 (sed. *A. herbichi* [BON.])
1879 *Amm. Adnethicus* HAUER. — REYNÈS, Taf. 30, Fig. 9–11
non 1886 *Aegoceras Adnethicum* (HAUER). — GEYER, S. 261, Taf. 4, Fig. 2, 3 (sed *A. herbichi* [BON.])
1900 *Lytoceras adnethicum* (HAUER). — BONARELLI, S. 69, Taf. 9, Fig. 2
1923 *Ectocentrites adnethicus* (HAUER). — SPATH, 83 (1923b)
non 1924 *Amm. adnethicus* HAUER. — SALFELD, S. 11, Taf. 13 (sed *A. haueri* n. sp.)
1961 *Ectocentrites adnethicus* (HAUER). — SCHINDEWOLF, S. 39

Holotyp: Explr. GBAW 576 aus dem Oberen Sinemurien von Adneth (in HAUER 1854b, Taf. 1, Fig. 2, 3, non 1; hier Textfig. 30K und Taf. 8, Fig. 1).

---

[7]) Zu untersuchen wäre die Frage, ob sich nicht vielleicht *Phricodoceras*, das mit seiner Lobenformel $ELU_2\ U_1\ I$ innerhalb der Eoderoceraten eine Sonderstellung einnimmt (SCHINDEWOLF 1962, S. 205 ff.), an *Adnethiceras* anschließen läßt.

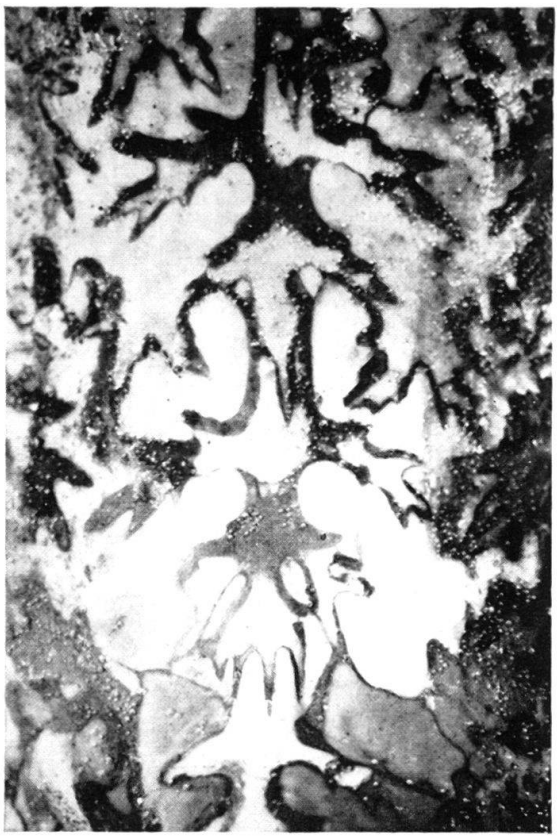


Fig. 26. *Adnethiceras haueri* n. sp., Internsutur. Paratypoid GPIG Be 24, Ob. Sinemurien, Adneth (Österr.). 5/1.

Diagnose: 30–33 Rippen je Umgang; Windungsquerschnitt kreisrund; nur marginale Knoten.

A. adnethicum nimmt hinsichtlich der Rippenzahl eine intermediäre Stellung zwischen *A. ferstli* und *A. herbichi* ein. Von *A. haueri* n. sp. unterscheiden der kreisrunde Querschnitt der Windungen (Textfig. 30K, 30L) und das Fehlen lateraler Knoten. Explr. GBAW 575 (Textfig. 25, 27b, 30L) vermittelt zwischen diesen beiden Arten, insofern hier bereits eine schwache Verdickung der Rippen an der Flankenmitte erkennbar ist. Es zeigt gleichzeitig, dass die Marginalknoten im Verlauf der Ontogenese an Stärke zunehmen, so dass der zunächst kreisrunde Querschnitt (Textfig. 25b) schliesslich (Textfig. 25c) eine stärker rechteckige Form annehmen kann.

Abmessungen:

Holotyp GBAW 576	: 100 mm;	ca. 27 mm (0,27);	ca. 29 mm (0,29);	52 mm (0,52)
und	77 ;	22,5 (0,29);	23 (0,30);	39 (0,51)
Phragmokon-Dm bei 77 mm; 33 Rippen/Umgang.				
Hypotypoid GBAW 575:	76 mm;	25 mm (0,33);	?	; 33 mm (0.44)
und	57 ;	20 (0,35);	ca. 21 mm (0,37);	24 (0,42)
Phragmokon-Dm bei 57 mm; 30 Rippen/Umgang.				

Mit den in der Synonymie angedeuteten Einschränkungen ist *A. adnethicum* eine Art des Oberen Sinemurien von Adneth (Hallein, Österreich) und Ponte Alto (Foci di Cagli, Zentralappennin).

Adnethiceras herbichi (BONARELLI)

Taf. 9, Fig. 1; Textfig. 30P

1878 *Aegoceras Adnethicum* HAUER. — HERBICH, S. 108, Taf. 20C, Fig. 1
1886 *Aegoceras Adnethicum* (HAUER). — GEYER, S. 261, Taf. 4, Fig. 2, 3
1900 *Lytoceras Herbichi* BONARELLI, S. 69
1908 *Aegoceras Adnethicum* var. *involuta* VADASZ, S. 332, Taf. 9, Fig. 4

Holotyp: *Aegoceras adnethicum* in HERBICH 1878, Taf. 20C, Fig. 1, aus den Sinemurien des Széklerlandes (Rumänien); Sammlg. Geol. Institut Cluj (Rumänien).

Diagnose: 40–45 Rippen je Umgang; Windungsquerschnitt subzirkulär, etwas höher als breit; nur marginale Knoten.

A. herbichi lässt sich von der typischen Art durch die stets grössere Rippenzahl (Taf. 9, Fig. 1) und einen stets etwas höher als breiten Windungsquerschnitt (Abb. 30P) unterscheiden.

HAUER (1854b, S. 102) erwähnte diese Formen bereits, von denen hier (Taf. 9, Fig. 1) ein Explr. aus der Sammlung HAUERS abgebildet sei, betrachtete sie aber als extreme Varietäten der typischen Art. In der Sutur bestehen keine grundsätzlichen Unterschiede zu *A. adnethicum*.

A. herbichi besitzt folgende Abmessungen:

Holotyp in HERBICH : 70 mm; 26 mm (0,37); 24 mm (0,34); 28 mm (0,40)
Hypotypoid GBAW 328b: 70 mm; 25,5 (0,36); 24,5 (0,35); 27 (0,39);
Phragmokon-Dm bei 51 mm; 42 Rippen/Umgang.

Hypotypoid GBAW 328a: 90 mm; 27,5 (0,31); 27 (0,30); 44 (0,49)
und 70 ; 22 (0,31); 21 (0,30); 32 (0,46);
Phragmokon-Dm bei 70 mm; 45 Rippen/Umgang.

Die hier abgebildete Form stammt aus dem Oberen Sinemurien von Adneth; die Art ist ausserdem von Hierlatz, dem Széklerland und aus dem Zentralappennin bekannt.

Adnethiceras haueri n. sp.

Taf. 8, Fig. 2; Textfig. 10b, 26, 27a, 30N, 30O

1848 *Amm. cf. lineatus* SCHL. — QUENSTEDT, Taf. 19, Fig. 10
1924 *Amm. adnethicus* HAUER. — SALFELD, S. 11, Taf. 13

Holotyp: Explr. GPIT Ce 3/19/10 aus dem Oberen Sinemurien von Adneth (= *Amm.* cf. *lineatus* in QUENSTEDT 1848, Taf. 19, Fig. 10); hier Taf. 8, Fig. 2; Textfig. 10b, 30O.

Diagnose: 35–36 Rippen je Umgang; Windungsquerschnitt hochoval bis hochrechteckig; mediolaterale Knoten neben den Marginalknoten.

Beschreibung und Beziehungen: In der Rippenzahl stimmt die vorliegende Art in etwa mit *A. adnethicum* überein. Der Windungsquerschnitt ist dagegen stärker hochoval (Textfig. 30O) bis hochrechteckig (Textfig. 30N). Die Rippen sind an der Flankenmitte und an der Marginalkante zu stumpfen Knoten verstärkt.

Die Gesamtsutur ist hier (Textfig. 27a) nochmals wiedergegeben, bedarf aber keiner erneuten Diskussion (vgl. S. 947, 997). Hinzuweisen wäre nochmals auf die Internsutur, deren Septallobus in Textfig. 26 sichtbar ist; der Septallobus des oberen *I* ist hier im unteren *I* – durch Entfernung der Sättel U_1I – freipräpariert worden.

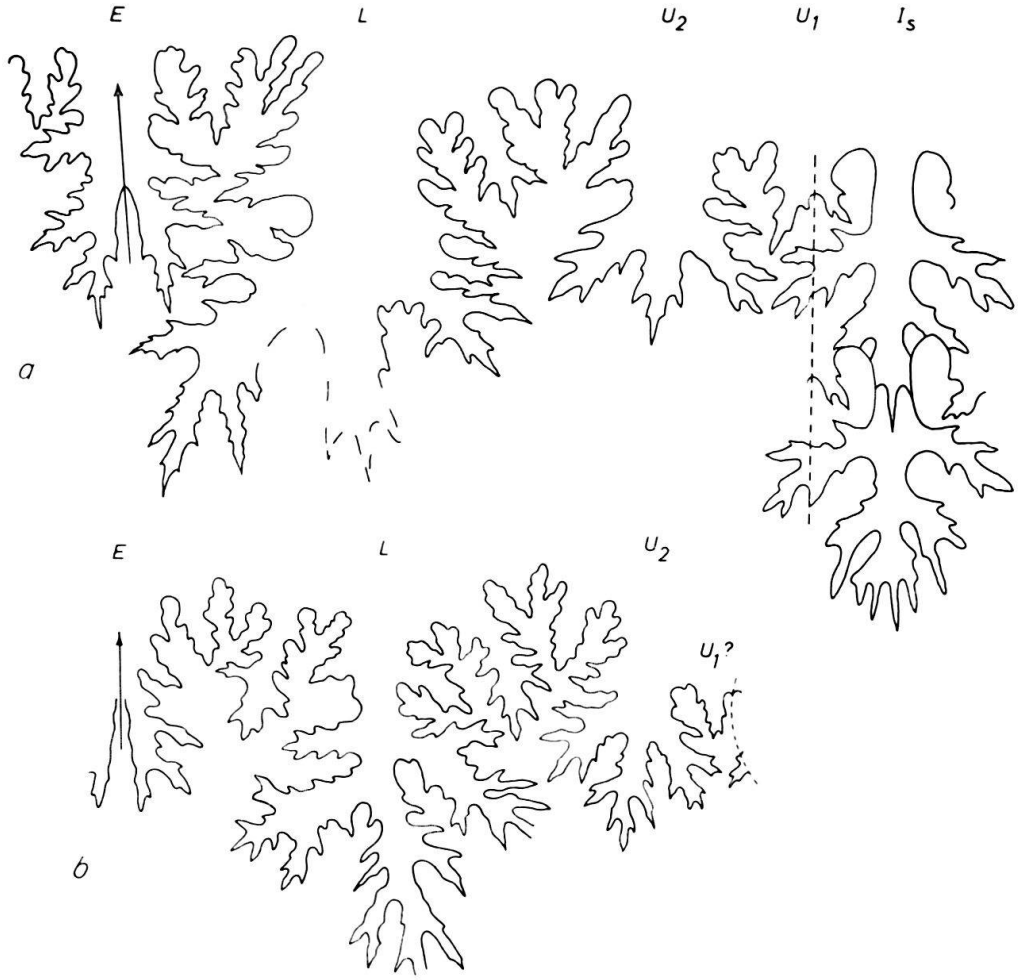


Fig. 27. Adnethiceraten-Suturen. a: *A. haueri* n. sp., Paratypoid GPIG Be 24 [vgl. Textfig. 26], Gesamtsutur bei Wh 22 mm. b: *A. adnethicum* (HAUER), Hypotypoid GBAW 575 [vgl. Textfig. 25], Externsutur bei Wh 17 mm.

Abmessungen:

Holotyp GPIT Ce 3/19/10:	115 mm;	32 mm	(0,26);	> 27 mm	(0,23);	60 mm	(0,52)
und	88 ;	26,5	(0,30);	> 22	(0,25);	45	(0,51);
Phragmokon-Dm bei 88 mm; 36 Rippen/Umgang.							
Paratypoid GPIG Be 24 :	81 ;	25	(0,31);	> 23	(0,28);	40	(0,49)
und	52 ;	17	(0,33);	14	(0,27);	22	(0,42);
bis Ende gekammert; 35 Rippen/Umgang.							

Beide zu *A. haueri* n. sp. gerechneten Formen stammen aus dem Oberen Sinemurien von Adneth (Hallein, Österreich).

Adnethiceras ferstli (HAUER)

1854 *Amm. Ferstli* HAUER, S. 748 (1854a)
1854 *Amm. Ferstli* HAUER. — HAUER, S. 104, Taf. 2, Fig. 1–3 (1854 b)

A. ferstli unterscheidet sich von den zuvor behandelten Arten durch eine nur aus 11/12 Rippen je Umgang bestehende Skulptur, durch einen subtrapezoidalen Quer-

schnitt mit maximaler Windungsbreite nahe der Marginalkante und grösserer Breite als Höhe und durch noch stärkere Reduktion des U_1. Leider ist das Original HAUERS verschollen, so dass diese aus dem Sinemurien von Dotis (Ungarn) stammende Art derzeit nicht charakterisiert werden kann. Sie könnte als Übergang zu *Phricodoceras* dienen (vgl. S. 998).

Fam. Pleuroacanthitidae HYATT 1900

(nom. corr. ARKELL 1950 ex Pleuracanthitidae HYATT 1900)

Nach Massgabe der Suturen ist es zweckmässig, die bisherigen Ectocentritidae als Unterfamilie in die Pleuroacanthitidae einzubeziehen und statt dessen die Analytoceratidae wieder als selbständige Familie zu bewerten (S. 946). Die Pleuroacanthitidae können danach durch die Lobenformel $ELU_2\,U_1\,I$ (Textfig. 9 a, b) charakterisiert werden, wobei der U_1 hier kräftig entwickelt und ungeteilt ist und auf oder ausserhalb der Naht zu liegen kommt. Die Loben sind trifid bis subbifid und ein I_s kann entwickelt sein.

Subfam. Ectocentritinae SPATH 1927

(ex Ectocentritidae SPATH 1927)

Nach dem einheitlichen Lobenbild werden hier folgende Gattungen vereinigt: *Ectocentrites*, *Lytotropites*, ?*Fucinites* und *Lytoconites* n. gen. (vgl. S. 946). Eine sichere Zuordnung von *Fucinites* kann erst nach Kenntnis der Gesamtsutur erfolgen.

Ectocentrites CANAVARI 1888

1924 *Cosmolytoceras* SPATH, S. 189

Typusart: *Amm. petersi* HAUER 1856 (SD BONARELLI 1900)

Im Gegensatz zur Auffassung von ARKELL (1957, S. L193) kann *Ectocentrites* nur durch seine Sutur definiert werden; ectocentritide Skulptur besitzen in analoger Form auch *Peltolytoceras*, *Eolytoceras* und *Adnethiceras* n. gen., die teils zu den Analytoceratidae, teils zu den Lytoceratidae gerechnet werden müssen. Die *Ectocentrites*-Sutur (Textfig. 9 b, 28) besitzt dagegen eine Reihe spezifischer Züge: einen dem L an Tiefe kaum nachstehenden E, einen kräftigen, ungeteilten und ausserhalb der Naht gelegenen U_1, dessen dorsale Äste über die Naht in die Internsutur reichen, einen kräftig zerschlitzten zweispitzigen I, asymmetrisch trifide oder subbifide Loben L und U_2 und

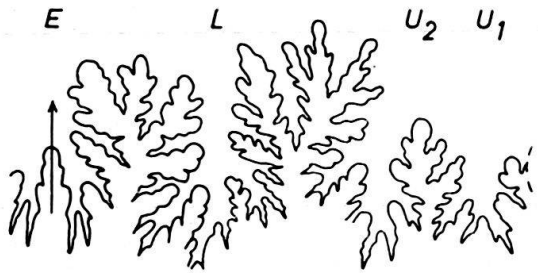


Fig. 28. *Ectocentrites petersi* (HAUER), Externsutur. Hypotypoid BSM AS XXIII [vgl. SALFELD 1924, Taf. 11], Hettangien, Kammerkaralpe (Österr.). Bei Wh 53 mm.

schliesslich einen recht hohen Sattel LU_2. Auch im Zerschlitzungsgrad der Sutur weicht *Ectocentrites* deutlich von den übrigen Lytoceraten gleichen Alters ab.

Stratigraphische Reichweite: Hettangien.

Lytotropites SPATH 1924

Typusart: *Ectocentrites fucinii* BONARELLI 1900

Lytotropites schliesst sich in seiner Sutur (Textfig. 10a) mit kräftig entwickeltem und ausserhalb der Naht gelegenem U_1 unmittelbar an *Ectocentrites* an. Die Loben L, U_2 und U_1 scheinen zudem etwas stärker bifid aufgespalten, der Sattel LU_2 ist nicht mehr überhöht und subsymmetrisch bipartit. Die Elemente E und I sind leider an den beiden mir zur Verfügung stehenden Explrn. (IGT) nicht erkennbar. Auch die Querschnittsentwicklung und Skulptur der Gattung (Taf. 7, Fig. 1) weichen so stark von der der echten Ectocentriten ab, dass dies entgegen dem Vorschlag ARKELLS (1957, S. L193) die generische Selbständigkeit rechtfertigen dürfte.

Von einem Kiel (BONARELLI 1900, ARKELL 1957) ist an den vorliegenden Explrn. selbst andeutungsweise nichts zu erkennen (Textfig. 30G).

Stratigraphische Reichweite: Sinemurien.

Lytotropites fucinii (BONARELLI)

Taf. 7, Fig. 1; Textfig. 10a, 29, 30G

1900 *Ectocentrites Fucinii* BONARELLI, S. 72, Textfig. 2, Taf. 10, Fig. 2, 3
1924 *Lytotropites fucinii* (BON.). — SPATH, S. 200

Der Lectotyp aus der Sammlung MORENA (in BONARELLI 1900, Taf. 10, Fig. 2, derzeit im Britischen Museum) war bis zum Abschluß der Arbeit leider nicht zugänglich. Dies war lediglich die sehr unzulänglich erhaltene Kotype BONARELLIS (1900, Taf. 10, Fig. 3) aus dem Sinemurien von Ponte Alto (hier Textfig. 29, 30G).

Zur besseren Charakteristik der Art kann ein weiteres Explr. der Sammlung BONARELLI (IGT) herangezogen werden, das die evolute Aufrollung, die feine, auf dem breit gerundeten Venter unterbrochene Skulptur und den breit-ovalen Windungsquerschnitt (Taf. 7, Fig. 1) erkennen lässt. Ausserdem gestattet es die Wiedergabe eines wesentlichen Teils der Externsutur (Textfig. 10a), auf deren Charakteristik bereits eingegangen wurde.

Die besonders auf BONARELLIS Wohnkammer-Explr. deutlichen Einschnürungen sind auf den vorliegenden bis zum Ende gekammerten Innenwindungen schwach angedeutet. Die zahlreichen, dichten und feinen Rippen verlaufen auf den Flanken schwach protrakt und lassen auf dem Venter ein glattes Siphonalband frei (Taf. 7, Fig. 1c). Auffallendes Kennzeichen der Art ist der sehr rasche Breitenzuwachs der Umgänge (Textfig. 30G).

Abmessungen:

Paratypoid IGT	: 55 mm;	18 mm (0,33);	26,5 mm (0,48);	25,5 mm (0,46) (maximaler Dm 73 mm);
Hypotypoid IGT:	68 ;	20 (0,29);	> 28 (0,41);	< 33 (0,49)

Die typische und bislang einzige Art dieser Gattung stammt aus dem Sinemurien von Ponte Alto (Foci di Cagli, Zentralappennin).

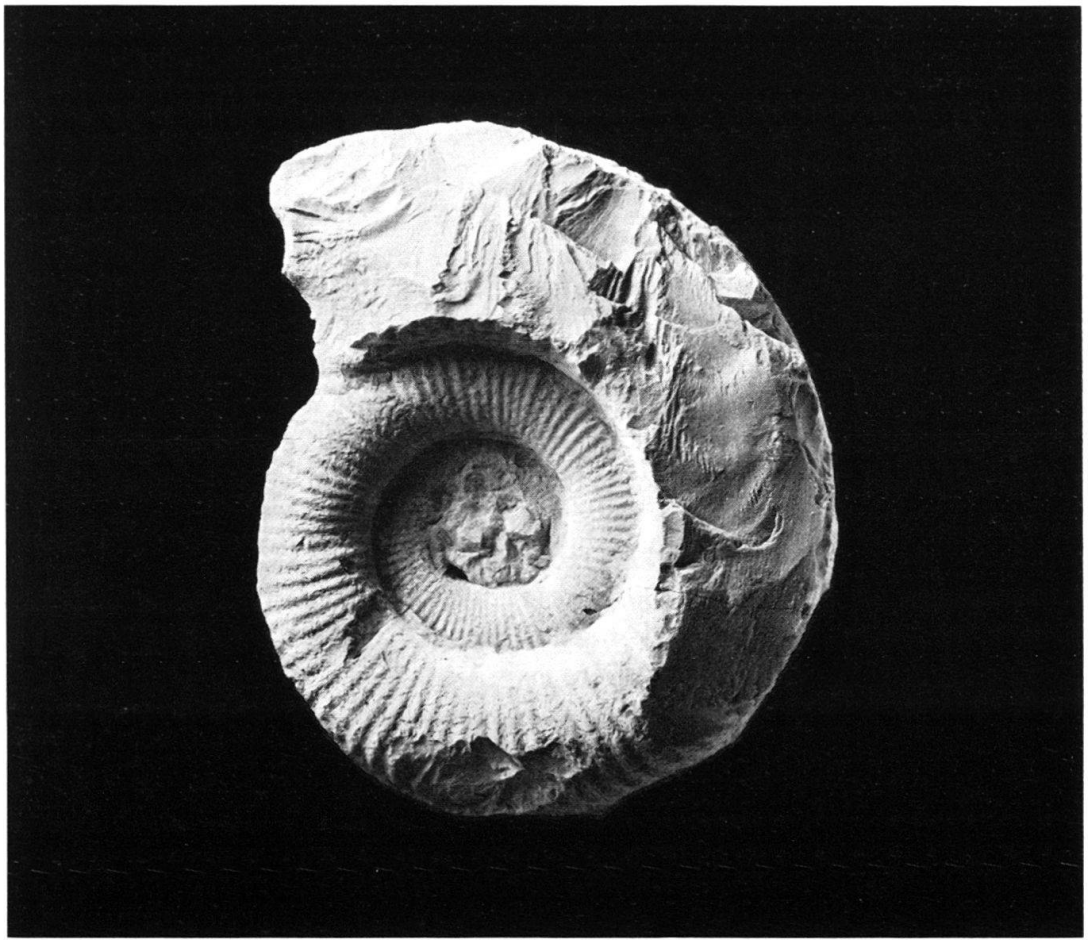


Fig. 29. *Lytotropites fucinii* (BONARELLI). Paratypoid IGT [vgl. BONARELLI 1900, Taf. 10, Fig. 3], Sinemurien, Ponte Alto (Foci di Cagli, Zentralappennin). Lateralansicht. 1/1.

Lytoconites n. gen.

Typusart: *Lytoceras hierlatzicum* GEYER 1886

Diagnose: Extrem advolute Umgänge mit subzirkulärem Querschnitt, sehr langsam anwachsend; feine schwach protrakte Berippung, die von periodischen kräftigen Einschnürungen oder Paaren von Einschnürungen unterbrochen wird. Sutur mit stark entwickeltem bifidem L, einem zierlichen schrägstehenden U_2 und – anscheinend – einem auf der Naht liegenden gut entwickelten U_1.

Bemerkungen: *Lytoconites* n. gen. schliesst sich in seinem Habitus (Taf. 7, Fig. 3) – feine dichte Skulptur, periodische Einschnürungen – an die zuvor behandelte Gattung an. Auf der anderen Seite unterscheidet er sich sehr deutlich durch das extrem langsame Anwachsen der advoluten Umgänge und durch die Sutur (Textfig. 10c). Diese ist leider nur fragmentarisch zu erkennen und lässt noch einige Fragen offen. Deutlich ist immerhin der klare Gegensatz zu allen übrigen bekannten Lytoceraten-Suturen, der sich im steilen Abfall der Sutur zur Naht hin äussert, in der schrägen Stellung des reduzierten U_2 und in einem weiteren Element auf der Naht, das hier provisorisch als U_1 gedeutet wird. Da die sehr schmale konkave Windungszone (Textfig. 30F) jedoch nur noch sehr wenig Platz lässt, ist nicht ganz auszuschliessen, dass es sich hier bereits um

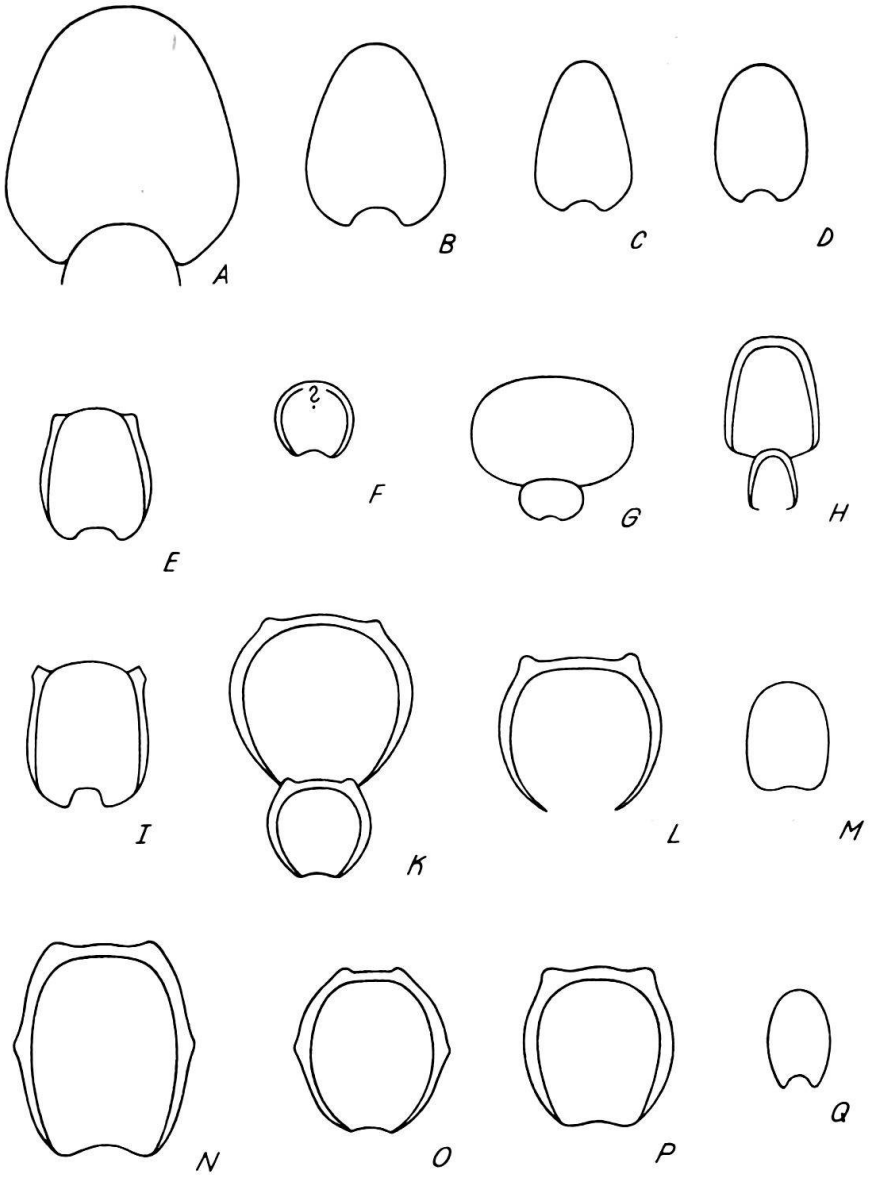


Fig. 30. Windungsquerschnitte.

A *Mojsvarites agenor* (MÜNSTER), Neotyp GBAW 1696, 2/3.
B *Simonyceras simonyi* (HAUER), Hypotypoid GBAW 8634, 4/3.
C *Discophyllites patens* (MOJSISOVICS), Holotyp GBAW 1720, 2/3.
D *Eolytoceras tasekoi* FREBOLD, Holotyp GSC 20059, 2/3.
E *Peltolytoceras giordanii* (BONARELLI), Hypotypoid IGT, 2/3.
F *Lytoconites hierlatzicus* (GEYER), Hypotypoid IGT, 2/3.
G *Lytotropites fucinii* (BONARELLI), Paratypoid IGT, 2/3.
H *Tragolytoceras altecinctum* (HAUER), Hypotypoid IGT, 2/3.
I *Peltolytoceras giordanii* (BONARELLI) (= *P.* «*morenai*»), Hypotypoid, 2/3.
K *Adnethiceras adnethicum* (HAUER), Holotyp GBAW 576, 2/3.
L desgl., Hypotypoid GBAW 575, 2/3.
M *Holcolytoceras raui* n. sp., Holotyp GPIT Ce 1373/4, 1/1.
N *Adnethiceras haueri* n. sp., Paratypoid GPIG Be 24, 4/3.
O desgl., Holotyp GPIT Ce 3/19/10, 2/3.
P *Adnethiceras herbichi* (BONARELLI), Hypotypoid GBAW 328b, 2/3.
Q *Neophyllites biptychus* LANGE, Hypotypoid BSM AS I 717, 4/3.

die Seitenzacken eines mächtig entwickelten *I* handelt. Es wird sich daher empfehlen, die Lobenformel von *Lytoconites* n.gen. besser mit $E\,L\,U_2\,U_1?I$ wiederzugeben.

Nach Habitus und Sutur fügt sich *Lytoconites* n.gen. am besten in die Ectocentritinae ein.

Stratigraphische Reichweite: Sinemurien.

Lytoconites hierlatzicus (GEYER)

Taf. 7, Fig. 3; Textfig. 10c, 30F

1886 *Lytoceras Hierlatzicum* GEYER, S. 230, Taf. 2, Fig. 10, 11
1900 *Lytoceras hierlatzicum* (GEYER). — BONARELLI, S. 68, Taf. 8, Fig. 11

Lectotyp: Das grössere der beiden von GEYER (1886, Taf. 2, Fig. 10) abgebildeten Explre. aus dem Sinemurien von Hierlatz.

GEYER (1886) lagen zur Diagnose dieser interessanten Art leider nur kleinwüchsige Exemplare von maximal 25 mm Dm vor, die ohne Suturen abgebildet wurden. Dies versäumte auch BONARELLI (1900), der über zwei weitere, aber grosswüchsige Explre. verfügte. Während die von ihm abgebildete Form aus der Sammlung MORENA nicht vorlag, kann hier die zweite von BONARELLI (1900, S. 68) erwähnte Form abgebildet werden (Taf. 7, Fig. 3), die bis zum Ende gekammert ist. Sie hat die Abmessungen:

Hypotypoid IGT: 52 mm; 13 mm (0,25); 13 mm (0,25); 29 mm (0,56).
Zum Vergleich Lectotyp (in GEYER 1886, S. 230):
25 ; – (0,25); – (0,36); – (0,56).
Der Lectotyp enthält bereits die Wohnkammer (2/3 Umgang).

Damit besteht nahezu vollkommene Übereinstimmung zwischen den österreichischen und den italienischen Formen mit Ausnahme der absoluten Grösse und der Windungsbreite. Die Querschnittsform des Lectotyps ist breitoval, die der hier abgebildeten Form dagegen kreisrund (Textfig. 30F). Da jedoch nicht ausgeschlossen werden kann, dass die Windungsbreite im Verlauf der Ontogenese zugenommen hat, können beide Formen durchaus miteinander vereinigt werden. Da das vorliegende Stück einseitig korrodiert ist, ist nicht klar zu erkennen, ob die Skulptur über den Venter fortsetzt oder ein glattes Siphonalband – wie bei *Lytotropites* – ausspart. Die im Alter offenbar paarigen Einschnürungen bzw. die sie begleitenden Wulstrippen queren dagegen den Venter geradlinig.

Nochmals auf die Sutur (Textfig. 10c) einzugehen, dürfte sich erübrigen.

L. hierlatzicus ist damit eine Form der Nordalpen (Hierlatz, Österreich) und des Zentralappennins. Sie dürfte in beiden Fällen aus Oberem Sinemurien stammen.

Fam. Analytoceratidae SPATH 1927

Nach den auf S. 946 entwickelten Vorstellungen sollten in diese Familie die Gattungen *Analytoceras*, *Eolytoceras* und *Peltolytoceras* eingeschlossen werden. Sie haben gemeinsam den Besitz subsymmetrisch trifider Loben *L* und U_2 und eines als Suturallobus auf der Naht erweiterten U_1 (Textfig. 9c, d). Die Lobenformel könnte damit mit $E\,L\,U_2\,U_1\,(=S)\,I$ angegeben werden.

Eolytoceras FREBOLD 1967

Typusart: *E. tasekoi* FREBOLD 1967

Diagnose: Mittelgrosser Lytocerat mit hochovalem Windungsquerschnitt, feiner protrakter Altersskulptur und kräftiger radialer Berippung der Innenwindungen. Sutur mit zierlichen trifiden Loben L und U_2, einem stark gegliederten $U_1 = S$ auf der Naht, einem mässig zerschlitzten zweispitzigen I und asymmetrisch tripartiten Sätteln.

Bemerkungen: Die von FREBOLD (1967, S.13) offengelassene systematische Stellung von *Eolytoceras* kann hier durch die am Originalmaterial ermittelte Gesamtsutur präzisiert werden. Diese weist nicht in Richtung auf *Ectocentrites* (SCHINDEWOLF 1968, S.747), sondern auf *Analytoceras* (vgl. S.943). Auch die kräftige radiale Berippung der Innenwindungen (Taf.7, Fig.4b) verstärkt diesen Eindruck (vgl. *Analytoceras articulatum* in WÄHNER 1894, Taf.59, Fig.1a, 3a, 5a), auch wenn Einschnürungen und Parabelrippen bisher von *Eolytoceras* nicht bekannt sind.

Stratigraphische Reichweite: Unteres Hettangien.

Eolytoceras tasekoi FREBOLD

Taf.7, Fig.4; Textfig.9c, 30D, 31

1967 *Eolytoceras tasekoi* FREBOLD, S.14, Textfig.2, Taf.8, Fig.1, 2

Holotyp: Explr. GSC 20059 aus dem Unteren Hettangien der Taseko-Seen (Kanada), in FREBOLD 1967, Taf.8, Fig.2; hier Textfig.30D, 31 u. Taf.7, Fig.4.

Die ausführliche Diagnose FREBOLDs kann noch dahingehend erweitert werden, dass die kräftige Berippung der Innenwindungen (Taf.7, Fig.4b) bis zu einem Dm von 6 mm zu beobachten ist. Sie besteht aus etwa 13 radialen Rippen je Umgang, die marginal Knötchen tragen. Danach wird die Berippung uniform, fein und zunehmend protrakt; stärkere Hauptrippen alternieren mit schwächeren Nebenrippen; alle Rippen lassen ein glattes Siphonalband auf dem Venter frei (Taf.7, Fig.4c), wobei die

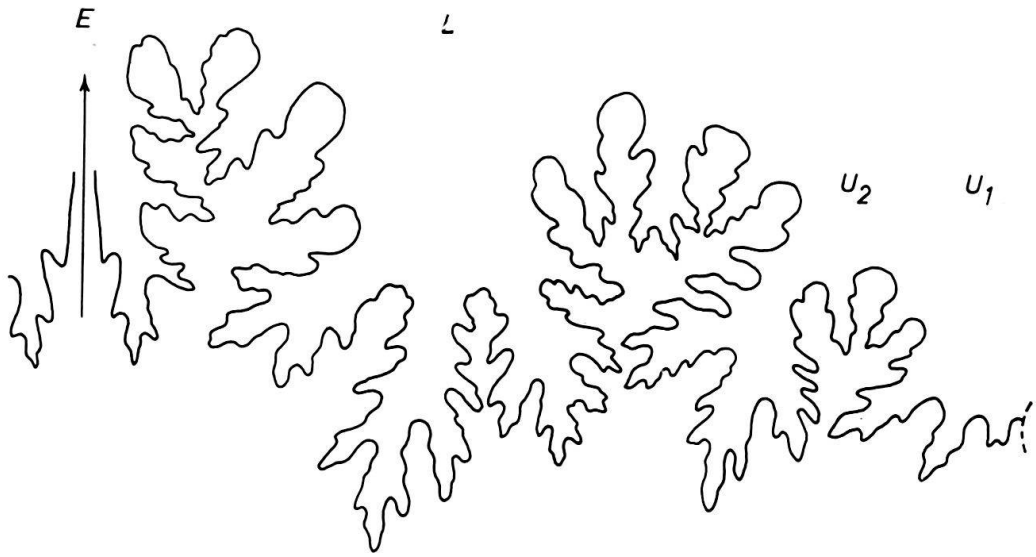


Fig. 31. *Eolytoceras tasekoi* FREBOLD, Externsutur. Holotyp GSC 20059, Unt. Hettangien, Taseko-Seengebiet (Kanada). Bei Wh 12mm.

Rippen mit einer Reminiszenz eines Marginalknötchens enden. Die Windungen nehmen sehr rasch an Grösse und Höhe zu; die Wohnkammer ist bereits der 5. Gehäuse-Umgang. Der Querschnitt der Windungen (Textfig. 30 D) ist hochoval mit maximaler Breite unterhalb der Flankenmitte und allmählichem Nabelabfall. Die Abmessungen der beiden Originale sind geringfügig zu korrigieren:

Holotyp GSC 20059 : 53 mm; 22 mm (0,41); 15,5 mm (0,29); 18,5 mm (0,35)
Paratypoid GSC 20060: 51 ; 18,5 (0,36); 15 (0,30); 21 (0,41).
Der Holotyp enthält bei einem Phragmokon-Dm von 31 mm 1/2 Wohnkammer-Umgang; beim Paratypoid beträgt der Phragmokon-Dm 50 mm (?).

Die Suturen von Holotyp und Paratypoid (Textfig. 9c, 31) zeigen eine sehr weitgehende Übereinstimmung.

Die typische und bisher einzige Art dieser Gattung stammt aus dem Unteren Hettangien (Zone des *Psiloceras canadense*) des Taseko-Seengebiets (Brit. Kolumbien, Kanada).

Peltolytoceras SPATH 1924

Typusart: *Ectocentrites giordanii* BONARELLI 1900

Diagnose: Analytocerat mit der Lobenformel $E\,L\,U_2\,U_1\,(=S)\,I$ und ectocentritider Berippung.

Bemerkungen: Die Zuordnung der vorliegenden Gattung zu den Ectocentritiden (SPATH 1927, ARKELL 1957) ist nach der Skulptur (Taf. 7, Fig. 2; Taf. 9, Fig. 2) durchaus naheliegend, stösst aber auf Schwierigkeiten, wenn auch die Sutur (Textfig. 9d) mit in die Betrachtung einbezogen wird. Die Skulptur besteht aus kräftigen protrakten und in marginalen Knoten endenden Rippen, die den Venter nicht queren (Taf. 9, Fig. 2b). Die Sutur zeigt demgegenüber sehr weitgehende Übereinstimmung mit den Suturen von *Analytoceras* und *Eolytoceras*. L und U_2 sind weiterhin trifid, L allerdings stärker verbreitert als bei der letztgenannten Gattung; auf der Naht liegt auch hier ein nach Art eines Suturallobus erweiterter U_1, und die Sättel sind auch hier asymmetrisch tripartit gespalten.

Stratigraphische Reichweite: Sinemurien.

Peltolytoceras giordanii (BONARELLI)

Taf. 7, Fig. 2; Taf. 9, Fig. 2; Textfig. 9d, 30E, 30I

1900 *Ectocentrites Giordanii* BONARELLI, S. 75, Taf. 10, Fig. 4, 5
? *Ectocentrites Morenai* BONARELLI, S. 74, Textfig. 3, 4, Taf. 10, Fig. 1
1924 *Peltolytoceras giordanii* (BON.). — SPATH, S. 194.

Die von BONARELLI (1900) abgebildeten beiden Kotypen dieser Art entstammten der Privatsammlung MORENA, die nach intensiver Bemühung als im Besitz des Britischen Museum befindlich ermittelt, aber hier nicht mehr berücksichtigt werden konnte. Erhalten blieben in der Sammlung des IGT je eine weitere Kotype BONARELLI's von *P. giordanii* und von «*Ectocentrites morenai*», die hier durch das Entgegenkommen von Dr. PAVIA wiedergegeben werden können. Beide Exemplare (Taf. 7, Fig. 2;

Taf. 9, Fig. 2) stimmen in der Skulptur, im Windungsquerschnitt (Textfig. 30 E, 30 I), in den Abmessungen und in der Sutur so deutlich überein, dass mir eine Trennung beider Arten nicht möglich scheint. Nicht ganz in Einklang mit den Regeln der Nomenklatur wird hier auf den nach Seitenpriorität älteren Namen verzichtet zugunsten der typischen Art der Gattung *Peltolytoceras*. Damit dürfte der Kontinuität in der Nomenklatur in diesem Falle mehr gedient sein.

Der bisher unbekannte Windungsquerschnitt der Art ist hochoval (Textfig. 30 E) bis hochrechteckig (Textfig. 30 I), wobei die maximale Windungsbreite im unteren Drittel der Flanken liegt. Die Innenwindungen der typischen Art scheinen nur schwache Skulptur zu besitzen, die protrakten Rippen der mittleren Umgänge setzen allmählich am Nabel ein und erlöschen an den spitzkonischen marginalen Knoten. Der Venter bleibt glatt.

Abmessungen:

Hypotypoid IGT : 54 mm; 21 mm (0,39); 18 mm (0,33); 20 mm (0,37)
20 Rippen je $^1/_2$ Umgang.
Hypotypoid IGT: 65 ; 24 (0,35); 18,5 (0,27); 23 (0,33).
19 Rippen je $^1/_2$ Umgang.

Beide hier abgebildeten Formen stammen von Ponte Alto (Foci di Cagli, Zentralappennin).

Unterordnung Ammonitina HYATT 1889

Superfam. Psiloceratacea HYATT 1867

Es wird zweckmässig sein, die hier zu beschreibenden triadischen Vorläuferformen der Psiloceraten auf Grund ihrer triadischen quadrilobaten Primärsutur als selbständige Familie aufzufassen. In der Suturformel selbst besteht keine grundsätzliche Unterscheidungsmöglichkeit.

Fam. Phyllytoceratidae nov.

Die neue Familie kann augenblicklich nur durch *Phyllytoceras* n. gen. charakterisiert werden. Danach entfernt sie sich von allen übrigen Psiloceratacea durch den Besitz einer quadrilobaten Primärsutur. Sie enthält bisher nur kleinwüchsige, evolute, skulpturlose Formen mit der Lobenformel $E\,L\,U_2\,U_3\,?U_1\,(=S?)\,I$. I ist bereits deutlich zerschlitzt.

Stratigraphische Reichweite: Karn–Rhät.

Phyllytoceras n. gen.

Typusart: *Ph. intermedium* n. gen. n. sp.

Diagnose: Kleinwüchsige skulpturlose Psiloceraten mit quadrilobater Primärsutur.

Bemerkungen: Die phylogenetischen Beziehungen der neuen Gattung *Phyllytoceras* sind im vorangehenden so ausführlich erörtert worden, dass sich Wiederholungen

erübrigen. *Phyllytoceras* n. gen. nimmt eine zwischen *Mojsvarites* und den Psiloceraten auf der einen und den Trachyphylliten auf der anderen Seite vermittelnde Stellung ein. In seiner Lobenformel (S. 956) ist es bereits ein echter Psilocerat, ebenso wie im Zerschlitzungsgrad des *I*, so dass hier die Zuordnung zu den Psiloceraten empfohlen wird.
Stratigraphische Reichweite: wie die Familie.

Phyllytoceras intermedium n. gen. n. sp.

Taf. 10, Fig. 5, 6; Textfig. 16, 17

Holotyp: Explr. GPIG 648/1 aus dem Karn von Galanderud (Iran), hier Textfig. 16 und Taf. 10, Fig. 5.

Diagnose: Phyllytocerat mit zunächst breit-, dann hochovalem Windungsquerschnitt und phylloiden Sätteln.

Beschreibung und Beziehungen: Für den Holotyp der typischen Art ist die auf Textfig. 16 k–m wiedergegebene und auch aus Taf. 10, Fig. 5 b ablesbare Querschnittsentwicklung der evoluten Windungen kennzeichnend. Aus dem breitovalen Querschnitt der beiden inneren Umgänge entwickelt sich sehr rasch die typische, hochovale Querschnittsform dieser Art. Die damit Hand in Hand gehende Lobenvermehrung (Textfig. 16 a–i) ist begleitet von einem mehrfachen Umschlagen der Hauptachsen der Septalfläche (Textfig. 16 k–m).

Auf die Lobenentwicklung des Holotyps (Textfig. 16) wird hier nicht nochmals eingegangen. Erwähnt sei lediglich nochmals, dass auch das Paratypoid (GPIT Ce 1373/9) aus dem nordalpinen Rhät in Lobenbau und -entwicklung (Textfig. 17) vollkommen mit der persischen Form übereinstimmt. In der Querschnittsentwicklung (Taf. 10, Fig. 6 b) weicht sie insofern geringfügig ab, als bei ihr die breitovale Querschnittsform der Innenwindungen des Holotyps länger persistiert. Zu einer spezifischen Trennung reicht dieses Merkmal – insbesondere auch aus Mangel an weiterem Material – jedoch nicht aus. Der Holotyp ist ausserdem nur bis zum Dm von 4,2 mm gekammert und enthält – nach einer kurzen Phase der Lobendrängung – den Ansatz der Wohnkammer.

Abmessungen:

Holotyp GPIG 648/1	: 4,5 mm;	1,5 mm (0.33);	1,2 mm (0,27);	1,8 mm (0,40)
? Paratypoid GPIT Ce 1373/9:	4,8 ;	1,8 (0,38);	2,6 (0,54);	1,9 (0,39).

Die Sutur (Textfig. 16, 17) ist in der Konfiguration des Elements $U_1 U_3$ die eines Psiloceraten; in der Zerschlitzung des *I* und der schwachen Anlage eines Septallobus vermittelt sie zu den Lytoceraten, und in den phylloiden Sätteln hat sie sich eine Phylloceraten-Reminiszenz bewahrt.

Der Holotyp wurde von H. MÜLLER im Karn von Galanderud (Iran) gesammelt, das ?Paratypoid stammt aus dem Rhät-Anteil der Zlambach-Schichten des Grünbachgrabens (Untersberg, Österreich).

Fam. Psiloceratidae HYATT 1867

(= Caloceratidae BUCKMAN 1906)

Die Lobenformel der Psiloceratidae kann mit $E L U_1 U_3 (U_4 = S?) U_{1_v} U_{1_d} I$ bezeichnet werden. Auf die Transformierbarkeit der *Phyllytoceras*-Umbilikalsutur in

die der Psiloceraten wurde bereits S. 956f. eingegangen. Hinzu kommt bei den Psiloceraten die fortschreitende Zerschlitzung der Sättel, obwohl untergeordnet auch hier noch phylloide und sogar monophylle Sättel auftreten können (Textfig. 14, 15). Die Skulptur kann demgegenüber auch hier nicht als unterscheidendes Kriterium gewertet werden.

Stratigraphische Reichweite: Hettangien–Sinemurien.

Neophyllites LANGE 1941

Typusart: *N. antecedens* LANGE 1931

Neophyllites wurde von ARKELL (1957, S. L 234) als Synonym des stratigraphisch jüngeren *Psilophyllites* aufgefasst. Bereits SCHINDEWOLF (1962, S. 122) hat Bedenken an dieser Vereinigung geltend gemacht, die nun auch durch die vorliegenden Untersuchungen nicht bestätigt werden kann. Beide Gattungen unterscheiden sich weniger durch ihre Skulptur, die in beiden Fällen aus falkaten Rippen besteht (Taf. 10, Fig. 1–3), sondern vor allem durch die absolut inkongruenten Suturen (Textfig. 14a, 14d). Schliesslich besteht zwischen beiden Formengruppen nach wie vor eine – wenn auch sehr geringe – stratigraphische Lücke im Lias α 1b (LANGE 1941). *Neophyllites* ist nach bisheriger Kenntnis auf den basalen Lias beschränkt.

Neophyllites biptychus LANGE

Taf. 10, Fig. 3; Textfig. 14a, 30Q

1879 *Aegoceras* cf. *Hagenowi* DUNKER. — NEUMAYR, S. 28, Taf. 2, Fig. 6
1941 *Neophyllites* cf. *antecedens* LANGE. — LANGE, S. 55, 57
Neophyllites biptychus LANGE, S. 60, Abb. 24, 25, Taf. 2, Fig. 1, 2
1952 *Neophyllites antecedens neumayri* LANGE, Textfig. 5, 6, Taf. 11, Fig. 1

Das mir vorliegende Original NEUMAYRS (BSM AS I 717), das von LANGE zunächst (1941) zu *N. antecedens* gerechnet, später (1952) als Holotyp einer eigenen Unterart *N. antecedens neumayri* betrachtet wurde, hat mit dieser Art nicht viel gemeinsam. Es unterscheidet sich von *N. antecedens* deutlich durch einen hochovalen Windungsquerschnitt mit maximaler Breite an der Flankenmitte und durch das sehr späte Einsetzen der Skulptur (Taf. 10, Fig. 3). Diese setzt auf dem bis zum Ende gekammerten Explr. erst beim Dm von 30 mm ein und besteht aus etwa 22 radialen bis schwach protrakten Rippenbasen je Umgang, die auf die inneren Flanken beschränkt sind. Etwa an der Mitte der sehr schwach gewölbten Flanken gabeln sie auf und setzen sich in einer kaum wahrnehmbaren sichelförmigen Anwachsstreifung fort ohne den glatten Venter zu überqueren. Alles dies aber sind Merkmale von *N. biptychus*, mit dem die vorliegende Form daher zu vereinigen ist. Auch in der Sutur (Textfig. 14a) und in den Abmessungen herrscht vollkommene Übereinstimmung:

Holotyp in LANGE 1941:	38 mm;	12,3 mm (0,32);	8,6 mm (0,23);	16,3 mm (0,43)
Hypotypoid BSM AS I 717:	32 ;	10,5 (0,33);	6,2 (0,19);	15 (0,47)

Bei *N. antecedens* überschreitet die hier beschriebene Skulptur einen Dm von 13 mm nicht.

Schliesslich wäre auf die bei den Psiloceraten verbreitete Asymmetrie des *E* (und der Sipholage?) hinzuweisen (Textfig. 14a).

Das hier abgebildete Hypotypoid stammt aus dem basalen Lias (Lias α 1a?) des Fonsjoch (Achensee, Österreich); die Art ist ausserdem aus Schichten gleichen Alters von Düren (N-Deutschland) bekannt.

Psilophyllites SPATH 1914

1922 *Hagenowiceras* LANGE, S. 470 (obj. Syn.).

Typusart: *Amm. hagenowii* DUNKER 1847

Psilophyllites ist neben seiner schwachen falkaten Skulptur gekennzeichnet durch eine regressive Entwicklung der Sutur (Textfig. 12, 14d). Sie betrifft sowohl die Lobenzahl, die in der Lobenformel $E\,L\,U_2\,(U_3) : U_1\,I$ zum Ausdruck kommt, als auch den Zerschlitzungsgrad der Sättel ebenso wie auch der Loben.

Psilophyllites ist nach LANGE (1941) eine Form des Lias α 1c (Zone des *Psilophyllites hagenowii*).

Psilophyllites hagenowii (DUNKER)

Taf. 10, Fig. 1, 2; Textfig. 12

1847 *Amm. Hagenowii* DUNKER, S. 115, Taf. 13, Fig. 22; Taf. 17, Fig. 2
1858 *Amm. Hagenowi* DUNKER. — ROLLE, S. 19, Taf. 1, Fig. 1
1865 *Amm. Hagenowi* DUNKER. — TERQUEM & PIETTE, S. 29, Taf. 1, Fig. 3–5
1865 *Amm. Hagenowi* DUNKER. — SCHLÖNBACH, S. 154, Taf. 26, Fig. 2
1882 *Amm. Hagenowii* DUNKER. — QUENSTEDT, S. 20, Taf. 1, Fig. 18
pars 1924 *Psilophyllites hagenowi* (DUNKER). — SPATH, Textfig. 12d–g, Taf. 18, Fig. 1c, 1d
pars 1925 *Ps. Hagenowi* DUNKER. — M. SCHMIDT, S. 275, Textfig. 1a, 1b
1927 *Ps. Hagenowi* DUNKER. — JÜNSGT, S. 211, Taf. 9, Fig. 1–16
1940 *Ps. hagenowi* DUNKER. — DIEBEL, Taf. 22, Fig. 2, 4
1941 *Ps. hagenowi* (DUNKER). — LANGE, S. 64, Textfig. 1, 28–56, Taf. 2, Fig. 3, 5–16

Auf die grosse Variabilität der typischen Art in Skulptur und Sutur hat vor allem LANGE (1941, S. 64ff.) hingewiesen und sie zum Vorwand für die Errichtung von 8 neuen Unterarten benutzt. Die beiden hier (Taf. 10, Fig. 1, 2) wiedergegebenen Typoide verdeutlichen die skulpturelle Variationsbreite dieser Art, der sie beide angehören. Fig. 1 ist das Original QUENSTEDTS (1883), das LANGE (1941, S. 68) als Übergang zwischen *Ps. hagenowi «incisus»* und der typischen Unterart betrachtete. Fig. 2 (BSM 1959 XXIX 1) stammt aus dem Unteren Hettangien von Exten (Norddeutschland) und lieferte die Lobenentwicklung dieser Art (Textfig. 12).

Die Abmessungen beider Explre. betragen:

GPIT Ce 5/1/18 : 30 mm; 9,5 mm (0,32); 6 mm (0,20); 14 mm (0,47)
Phragmokon-Dm bei 25 mm.
BSM 1959 XXIX 1: 21 ; 7,5 (0,36); 4,9 (0,23); 8,8 (0,42).

Auf die Ähnlichkeit der mehr oder weniger kräftigen falkaten Skulptur mit der Anwachsstreifung von *Eopsiloceras* und *Wopfingites* n. gen. wurde bereits (S. 949) hingewiesen. Sie wird als reine Konvergenz bewertet. Ebenso zwingt das stratigraphische Alter von *Psilophyllites* dazu, die vielfachen suturalen Vereinfachungen (monophylle Sättel, ganzrandige Loben, lituider *I*) nicht als primär, sondern als sekundäre Vereinfachungen anzusehen. Auf die auch hier auffallenden suturalen Asymmetrien (S. 950; Textfig. 14d) sei nochmals hingewiesen.

Psilophyllites ist nach LANGE (1941) eine Form des mitteleuropäischen Lias α 1c.

Psiloceras HYATT 1867

1882 *Psilonoticeras* QUENSTEDT, S. 10 (obj. Syn.).

Psiloceras calliphylloides POMPECKJ

Taf. 10, Fig. 4; Textfig. 15

1893 *Psiloceras calliphylloides* POMPECKJ, S. 64, Textfig. 14, Taf. 5, Fig. 3

Ps. calliphylloides, dessen Holotyp hier (Taf. 10, Fig. 4) nochmals abgebildet wird, vermittelt zwischen *Psiloceras* s. str. – dessen Skulptur es noch besitzt – und der Gattung *Parapsiloceras* mit ihrer phylloceratoiden Sutur (Textfig. 11 a). Die vorliegende Art verdeutlicht damit einmal, dass phylloide Sättel auch in unmittelbarer Nachbarschaft von *Ps. planorbis* auftreten können, zum anderen, dass *Parapsiloceras* trotz mancher phylloceratoider Aspekte unmittelbar auf *Psiloceras* bezogen werden kann.

Die Reproduktion (Taf. 10, Fig. 4) kann in einigen Punkten die Zeichnung POMPECKJS korrigieren, u. zw. im Querschnittsbild und im Verlauf der Skulptur. Diese besteht aus kräftigen, schwach rückwärts geneigten Hauptrippen (etwa 26 auf dem letzten Umgang), die knapp oberhalb der Flankenmitte bi- oder trifurkieren und in nur undeutlich wahrnehmbare falkate Sekundärrippen übergehen, von denen nur einzelne über die Ventralseite hinwegsetzen. Erwähnenswert ist das Auftreten seichter Einschnürungen auf dem letzten Umgang, ein weiteres Merkmal, das zu *Parapsiloceras* überleitet.

Die Abmessungen des Holotyps betragen;

GPIT Ce P/5/3: 44 mm; 13 mm (0,29); 9,8 mm (0,22); 21 mm (0,48).
Phragmokon-Dm bei 33 mm.

Die in Textfig. 15 wiedergegebene Sutur des Holotyps ist ebenfalls wieder durch eine deutliche Asymmetrie des Externlobus gekennzeichnet. Die Art ist bisher nur aus dem Lias α_1 von Bebenhausen (Tübingen) bekannt.

LITERATUR

ALLASINAZ, A. (1968): *Il Trias in Lombardia. XXIII. Cefalopodi e Gasteropodi dello Julico in Lombardia.* Riv. ital. Paleont. *74*, 327–374.

ARKELL, W. J. (1950): *A Classification of the Jurassic Ammonites.* J. Paleont. *24*, 354–364.

– (1957): s. ARKELL, KUMMEL & WRIGHT.

ARKELL, W. J., KUMMEL, B. & WRIGHT, C. W. (1957): *Mesozoic Ammonoidea.* Treatise Invert. Paleont., *L* (Cephalopoda, Ammonoidea), L80–L490.

ARKELL, W. J. & KUMMEL, B. (1957): s. ARKELL, KUMMEL & WRIGHT.

ARTHABER, G. VON (1906): *Die alpine Trias des Mediterran-Gebietes.* Lethaea geognostica, II. Das Mesozoikum *1* (Trias), 3, 223–472.

– (1927): *Ammonoidea Leiostraca aus der oberen Trias von Timor.* Jb. Mijnw. Nederl.-Indie *55* (1926), Verh. II, 174 S.

BACHMAYER, F. (1963): *Beiträge zur Paläontologie oberjurassischer Riffe. I. Die Aptychen (Ammonoidea) des Oberjura von Stramberg (ČSR). II. Die Aptychen der Klentnitzer Serie in Österreich.* Ann. nat.-hist. Mus. Wien *66*, 125–138.

BASSE, É. (1952): *Classe des Céphalopodes. Sous-classe des Ammonoidea.* Traité de Paléontologie *2*, 522–688.

BAYLE, E. (1848): *Fossiles trouvés par M. Sismonda au col des Encombres... déterminés par M. Bayle.* Bull. Soc. géol. France (2) *5*, 411.

BEZNOSOV, N.V. (1958): (*Jura-Ammoniten des nördlichen Kaukasus und der Krim. Phylloceratina und Lytoceratina.*) 118 S., Leningrad (Gostoptekhizdat) [Russ.].

– (1960): (*Zur Systematik der jurassischen Ammonitida.*) Paleont. Zh. *1960*, Nr. 1, 29–44 [Russ.].

BIRKELUND, T. (1965): *Ammonites from the Upper Cretaceous of West Greenland.* Medd. Grønland *179/7*, 192 S.

BLIND, W. (1963): *Die Ammoniten des Lias Alpha aus Schwaben, vom Fonsjoch und Breitenberg (Alpen) und ihre Entwicklung.* Palaeontogr. (A) *121*, 38–131.

BONARELLI, G. (1900): *Cefalopodi sinemuriani dell'Appennino centrale.* Palaeontogr. italica *5* (1899), 55–83.

BRANCO, W. (1879–1880): *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden.* Palaeontogr. *26*, 15–50 (1879); *27*, 12–81 (1880).

BUCKMAN, S.S. (1905): *On Certain Genera and Species of Lytoceratidae.* Quart. J. geol. Soc. *61*, 142–154.

– (1909–1930): *Type Ammonites. 1–7.* Text und 790 Taf., London (Wesley).

CANAVARI, M. (1882): *Beiträge zur Fauna des unteren Lias von Spezia.* Palaeontogr. *29*, 123–192.

CASEY, R. (1961): *The Ammonoidea of the Lower Greensand. III.* Palaeontogr. Soc. *115*/495, 119–216.

DAGIS, A.S. (1959): (*Neue triadische Gattungen der Terebratulida.*) Trudy geol. geogr. Kom. Akad. Nauk Lith. SSR, *9*, 23–41 [Russ.].

DENTON, E.J. & GILPIN-BROWN, J.B. (1966): *On the Buoyancy of the Pearly Nautilus.* J. mar. biol. Ass. UK *46*, 723–759.

DIEBEL, K. (1940): *Ein Ölschiefer im Lias Alpha bei Bielefeld.* Jb. Reichsst. Bodenf. *60* (1939), 157–196.

DIENER, C. (1908a): *Ladinic, Carnic, and Noric Faunae of Spiti.* Palaeontogr. indica (15) *5/3*, 157 S.

– (1908b): *Upper-Triassic and Liassic Faunae of the Exotic Blocks of Malla Johar in the Bhot Mahals of Kumaon.* Ibid. (15) *1/1*, 100 S.

– (1909): *The Fauna of the Traumatocrinus Limestone of Painkhanda.* Ibid. (15) *6/2*, 39 S.

– (1915): *Cephalopoda triadica.* Fossilium Catalogus, I: Animalia *8*, 1–369.

– (1919): *Neue Ammonoidea leiostraca aus den Hallstätter Kalken des Salzkammergutes.* Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl. *97*, 341–389.

– (1925): *Leitfossilien der Trias.* GÜRICHS Leitfossilien *4*, 118 S.

DIETZ, A. (1923): *Untersuchungen über die Lobenlinien der Ammoniten des Lias α–γ.* Neues Jb. Mineral. usw. BB. *47*, 381–494.

DITTMAR, A. VON (1866): *Zur Fauna der Hallstätter Kalke.* BENECKES geogn.-paläont. Beitr. *1/2*, 319–398.

DONOVAN, D.T. (1969): *Hesperites Pompeckj, 1895 (Cephalopoda, Ammonoidea): Proposed Suppression under the Plenary Powers. Z.N. (S.) 1873.* Bull. zool. Nomencl. *26*, 62–64.

DOUVILLÉ, H. (1916): *Une famille d'Ammonites, les Desmocératidés; essai d'une classification rationelle, valeur et subordination des caractères.* C.R. séanc. Acad. Sci. *162*, 369–373.

DRUSHTCHIC, V.V. (1956): (*Unterkreide-Ammoniten der Krim und des nördlichen Kaukasus.*) 147 S., Moskau (Izd. Mosk. Univ.) [Russ.].

DUNKER, W. (1846–1851): *Über die in dem Lias von Halberstadt vorkommenden Versteinerungen.* Palaeontogr. *1*, 34–41 (1846); 107–125 (1847); 176–181 (1848); 319–320 (1851).

ERBEN, H.K. (1970): *Ultrastrukturen und Mineralisation rezenter und fossiler Eischalen bei Vögeln und Reptilien.* Biomineralisation *1*, 1–66.

FABRICIUS, F.H. (MS.): *Nor und Rhät in den nördlichen Kalkalpen. Stratigraphische Probleme und Versuch ihrer Deutung.*

FREBOLD, H. (1922): *Phylogenie und Biostratigraphie der Amaltheen im mittleren Lias von Nordwestdeutschland.* Jber. niedersächs. geol. Ver. *15*, 1–26.

– (1923): *Abspaltungen von Lytoceras im unteren und mittleren Lias.* Mitt. Mus. Essen Natur- u. Völkerkde. *2*, 2 S.

– (1967): *Hettangian Ammonite Faunas of the Taseko Lake Area, British Columbia.* Bull. geol. Surv. Canada *158*, 35 S.

FRICK, H. & STARCK, D. (1963): *Vom Reptil- zum Säugerschädel.* Z. Säugetierkde. *28*, 321–341.

FROMAGET, G. (1940): (*Das Problem des Rhät.*) Trudy 17. mezhd. geol. Kongr., SSSR 1937, *5*, 417–423 [Russ.].

FUCINI, A. (1899): *Di alcune nuove ammoniti dei calcari rossi inferiori della Toscana.* Palaeontogr. italica *4* (1898), 239–251.
– (1920–1935): *Fossili domeriani dei dintorni di Taormina.* Ibid. *26*, 75–116 (1920); *27*, 1–21 (1921); *29/30*, 41–77 (1923); *31*, 93–149 (1931); *35*, 85–100 (1935).
GEYER, G. (1886): *Über die liasischen Cephalopoden des Hierlatz bei Hallstatt.* Abh. k. k. geol. Reichsanst. *12*, 213–286.
– (1893): *Die mittelliasische Cephalopoden-Fauna des Hinter-Schafberges in Oberösterreich.* Ibid. *15*, 76 S.
GROSS, W. (1964): *Polyphyletische Stämme im System der Wirbeltiere.* Zool. Anzeiger *173*, 1–22.
GÜMBEL, C.W. (1861): *Geognostische Beschreibung des bayerischen Alpengebirges und seines Vorlandes.* 950 S., Gotha (Perthes).
HAUER, F. VON (1846): *Die Cephalopoden des Salzkammergutes aus der Sammlung Seiner Durchlaucht des Fürsten von Metternich.* iv + 47 S., Wien (Braumüller & Seidel).
– (1847): *Neue Cephalopoden aus dem rothen Marmor von Aussee.* HAIDINGERS naturwiss. Abh. *1*, 257–277.
– (1850): *Über neue Cephalopoden aus den Marmorschichten von Hallstatt und Aussee.* Ibid. *3*,1–26.
– (1854a): *Über die Gliederung der Trias-, Lias- und Juragebilde in den nordöstlichen Alpen.* Jb. k. k. geol. Reichsanst. *4* (1853), 715–784.
– (1854b): *Beiträge zur Kenntnis der Capricornier der österreichischen Alpen.* Sitz.-ber. k. k. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Cl. *13*, 94–125.
– (1856): *Über die Cephalopoden aus dem Lias der nordöstlichen Alpen.* Denkschr. k. k. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Cl. *11*/1, 1–86.
– (1866): *Die Cephalopoden der unteren Trias der Alpen.* Sitz.-ber. k. k. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Cl. *52*/1 (1865), 605–640.
– (1887): *Die Cephalopoden des bosnischen Muschelkalkes von Han Bulog bei Sarajevo.* Denkschr. k. k. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Cl. *54*, 1–50.
HAUG, E. (1894): *Les ammonites du Permien et du Trias. Remarques sur leur classification.* Bull. Soc. géol. France (3) *22*, 385–412.
HERBICH, F. (1878): *Das Székler land mit Berücksichtigung der angrenzenden Landesteile.* Mitt. Jb. k. ungar. geol. Anst. *5*, 19–363.
HOUŠA, V. (1965): *Sexual Dimorphism and the System of Jurassic and Cretaceous Ammonoidea* (preliminary note). Čas. nár. muzea přir. *134*, 33–35.
HUDSON, J.D. & PALFRAMAN, D.F.B. (1969): *The Ecology and Preservation of the Oxford Clay Fauna at Woodham, Buckinghamshire.* Quart. J. geol. Soc. *124* (1968), 387–418.
HYATT, A. (1867): *The Fossil Cephalopods of the Museum of Comparative Zoology.* Bull. Mus. compar. Zool. *1*/3, 71–102.
– (1872): *The Fossil Cephalopods of the Museum of Comparative Zoology. Embryology.* Ibid. *3*/5, 59–111.
– (1889): *Genesis of the Arietitidae.* Smithson. Contr. Knowl. *673*, 238 S.
– (1900): *Cephalopoda.* In ZITTEL-EASTMAN, Text-Book Paleont., 502–592.
JÜNGST, H. (1927): *Die Meeresverbindung Nord-Süd-Deutschland in der Psiloceraten-Zeit.* Neues Jb. Mineral. usw. BB. *58*, B, 171–214.
JULLIEN (1911): *Étude sur les Phylloceras jurassique et crétacés.* C.R. somm. séanc. Soc. géol. France 1911, 129–131.
KERMACK, K.A. (1965): *The Origin of Mammals.* Sci. J. London. *1965*, 66–72.
KIPARISOVA, L.D. (1961): (*Paläontologische Grundlagen der Stratigraphie der Trias-Schichten des Pazifik-Randes. 1: Cephalopoden.*) Trudy VSEGEI, N. S. *48*, 198 S. [Russ.].
KOLLMANN, K. (1963): *Ostracoden aus der alpinen Trias. II. Weitere Bairdiidae.* Jb. geol. Bundesanst. *106*, 121–203.
KOVÁCS, L. (1942): *Monographie der Liassischen Ammoniten des nördlichen Bakony.* Geol. Hung., Ser. Paläont. 17, 220 S.
KRAUS, R. (1916): *Die Cephalopodenfauna des Muschelkalkes der Volujak-Alpe bei Gacko in der Herzegowina.* Wiss. Mitt. Bosnien u. Herzegowina *13*/2, 238–339.
KRISHNAN, M.S. (1960): *Geology of India and Burma.* 4. Aufl. 604. S., Madras (Higginbothams).
KUHN-SCHNYDER, E. (1967): *Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung.* In: HEBERER, Die Evolution der Organismen *1*, 238–419, Stuttgart (G. Fischer).

KULLMANN, J. & WIEDMANN, J. (1970): *Significance of Sutures in Phylogeny of Ammonoidea*. Univ. Kansas palaeont. Contr., Paper *47*, 32 S.

KUMMEL, B. (1957): s. ARKELL, KUMMEL & WRIGHT.

KURTÉN, B. (1958): *A Differentiation Index, and a New Measure of Evolutionary Rates*. Evolution *12*, 146–157.

KUTASSY, A. [E.] (1928): *Die Ausbildung der Trias im Moma Gebirge (Ungarn-Siebenbürgen)*. Cbl. Mineral. usw. *1928* (B), 320–325.

– (1932): *Újabb adatok a budapest-környéki dachsteini mészkö faunájának ismeretéhez*. Magyar Tud. Akad. Mat. Term.-tud. Értesitö *49*, 222–250.

– (1933): *Cephalopoda triadica II*. Fossilium Catalogus, I: Animalia *56*, 371–832.

LANGE, W. (1922): *Über den untersten Lias der Herforder Mulde (Psilonoten- und Angulatenschichten)*. Jb. preuss. geol. Landesanst. *42*, 461–471.

– (1941): *Die Ammonitenfauna der Psiloceras-Stufe Norddeutschlands*. Palaeontogr. (A) *93*, 1–192.

– (1952): *Der Untere Lias am Fonsjoch (östliches Karwendelgebirge) und seine Ammonitenfauna*. Ibid. (A) *102*, 49–162.

LEPORI, B. (1942): *Revisione delle ammoniti del Lias della Lombardia occidentale*. Palaeontogr. italica *40*, 77–95.

LUPPOV, N.P. & DRUSHTCHIC, V.V. (1958): (*Ammonoidea (Ceratitida, Ammonitida), Endocochlia. Beilage: Coniconchia.*) Osnovy Paleontologii, Molluski-Golovonogye *2*, 190 S. [Russ.].

MATSUMOTO, T. (1943): *A Note on the Japanese Ammonites Belonging to the Gaudryceratidae*. Proc. imp. Acad. Tokyo, *18*, 666–670.

– (1953): *The Ontogeny of Metaplacenticeras subtilistriatum (Jimbo)*. Japan. J. Geol. Geogr. *23*, 139–150.

– (1954): *Family Puzosiidae from Hokkaido and Saghalien*. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. (D, Geol.) *5*/2, 69–118.

MENEGHINI, J. (1867–1881): *Monographie des fossiles du Calcaire Rouge ammonitique (Lias supérieur) de Lombardie et de l'Apennin central. Fossiles du Medolo*. 242 + 56 S., 31 + 7 Taf., Milan (Rebeschini).

MERKT, J. (1966): *Über Austern und Serpeln als Epöken auf Ammonitengehäusen*. Neues Jb. Geol. Paläont. Abh. *125* (Festb. SCHINDEWOLF), 467–479.

MIKHAILOVA, I.A. (1957): (*Zur Systematik der Familien Parahoplitidae Spath und Deshayesitidae Stoyanow.*) Vestnik mosk. Univ., Ser. Biol. Potshv. Geol. Geogr. *1957*/3, 173–182 [Russ.].

– (1958): (*Einige Daten über die Gattungen Acanthohoplites Sinzow und Hypacanthoplites Spath.*) Ibid. *1958*/1, 101–108 [Russ.].

– (1960): (*Ontogenese und systematische Stellung der Gattung Colombiceras Spath.*) Bjull. mosk. Obč. Ispyt. Prirody, otd. geol. *35*, 116–120 [Russ.].

– (1963): (*Über systematische Stellung und Umfang der Gattung Diadochoceras.*) Palaeont. Zh. *1963*, Nr. 3, 65–77 [Russ.].

MIRZOJEV, G.G. (1967a): (*Neue Formen von Douvilleiceras aus dem Unteren Alp der sw Ausläufer des Gissar-Gebirges.*) Ibid. *1967*, Nr. 1, 57–67 [Russ.].

– (1967b): (*Über die Beziehungen von Hoplitidae und Placenticeratidae.*) Ibid. *1967*, Nr. 4, 56–70 [Russ.].

MOJSISOVICS VON MOJSVAR, E. (1873–1902): *Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke 1*. Abh. k. k. geol. Reichsanst. *6*/1, 1–82 (1873); 83–174 (1875); 175–356 (1902).

– (1882): *Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz*. Ibid. *10*, x + 322 S.

– (1893): *Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke 2*. Ibid. *6*/2, 1–835.

– (1896): *Beiträge zur Kenntnis der obertriadischen Cephalopoden-Faunen des Himalaya*. Denkschr. k. k. Akad. Wiss. Wien *63*, 575–701.

– (1899): *Upper Triassic Cephalopoda Faunae of the Himalaya*. Palaeont. indica (15) *3*/1, 157 S.

MÜLLER, A.H. (1955): *Der Grossablauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung*. 50 S., Jena (G. Fischer).

– (1967): *Erscheinungen und Probleme der weltweiten Fauneninzisionen an der Kreide/Tertiär-Grenze*. Leopoldina (3) *12* (1966), 152–179.

MÜNSTER, G. GRAF ZU (1834): *Über das Kalkmergel-Lager von St. Cassian in Tyrol und die darin vorkommenden Ceratiten*. Neues Jb. Mineral. usw. *2*, 1–15.

MÜNSTER, G. GRAF ZU (1841): *Beiträge zur Geognosie und Petrefacten-Kunde des südöstlichen Tirol's.* MÜNSTER's Beitr. Petref.-Kde. *4*, 152 S.

NAGAO, T. (1931): *Anaptychus and Aptychus Lately Acquired from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan.* J. Fac. Sci. Hokkaido imp. Univ. (4) *1*, 215–222.

– (1932): *Discovery of a Desmoceras-Operculum.* Proc. imp. Acad. Tokyo *8*/5, 175–178.

NEUMAYR, M. (1871): *Die Phylloceraten des Dogger und Malm.* Jb. k. k. geol. Reichsanst. *21*, 297–354.

– (1879): *Zur Kenntnis der Fauna des untersten Lias in den Nordalpen.* Abh. k. k. geol. Reichsanst. *7*/5, 46 S.

NEWELL, N.D. (1962): *Paleontological Gaps and Geochronology.* J. Paleont. *36*, 592–610.

NICOL, D. (1961): *Biotic Association and Extinction.* Systematic Zool. *10*, 35–41.

NOETLING, F. (1905): *Über die Ontogenie von Indoceras baluchistanense Noetling.* Neues Jb. Mineral. usw. *1905*, 1–14.

– (1906): *Die Entwicklung von Indoceras baluchistanense Noetling. Ein Beitrag zur Ontogenie der Ammoniten.* Geol.-paläont. Abh., N. F. *8*/1, 96 S.

D'ORBIGNY, A. (1842–1851): *Terrains jurassiques. I. Céphalopodes.* Paléontologie française, 642 S. (193–312: 1844; 313–368: 1845), Paris (Masson).

PALFRAMAN, D.F.B. (1966): *Variation and Ontogeny of some Oxfordian Ammonites: Taramelliceras richei (De Loriol) and Creniceras renggeri (Oppel), from Woodham, Buckinghamshire.* Palaeontology *9*, 290–311.

PATTE, E. (1926): *Études paléontologiques relatives à la géologie de l'Est du Tonkin (Paléozoique et Trias).* Bull. Serv. géol. Indochine *15*/1, 1–204.

PLÖCHINGER, B. & OBERHAUSER, R. (1956): *Ein bemerkenswertes Profil mit rhätisch-liassischen Mergeln am Untersberg-Ostfuss (Salzburg).* Verh. geol. Bundesanst. *1956*, 275–283.

POMPECKJ, J.F. (1893): *Beiträge zu einer Revision der Ammoniten des Schwäbischen Jura. Lfrg. 1. I. Phylloceras. II. Psiloceras. III. Schlotheimia.* 1–94, Stuttgart (Schweizerbart).

– (1895): *Ammoniten des Rhät.* Neues Jb. Mineral. usw. *1895* (II), 1–46.

– (1896): *Beiträge zu einer Revision der Ammoniten des Schwäbischen Jura. Lfrg. 2. IV. Lytoceras. V. Ectocentrites.* 95–178, Stuttgart (Schweizerbart).

POPOV, JU. I. (1961): *(Das Problem der Rhät-Stufe im NE Asien.)* Sovj. Geol. *1961*, No.3, 79–87 [Russ.].

– (1962): *The Rhaetian of Northeast Asia.* Intern. geol. Rev. *4*, 1017–1022.

PUGIN, L. (1964a): *Le Rhétien, étage du Trias ou du Jurassique?* C. R. et Mém. Colloque Jurassique, Luxembourg 1962, 91–99.

– (1964b): *Ammonites préalpines. – Étude critique des Lytoceratina du Dogger.* Schweiz. paläont. Abh. *80*, 67 S.

QUENSTEDT, F.A. (1845): *Mitteilungen an Professor Bronn gerichtet.* Neues Jb. Mineral. Geogn. Geol. Petref.-kde. *1845*, 680–684.

– (1845–1849): *Petrefactenkunde Deutschlands. 1. Cephalopoden.* 580 S. (1–104: 1845; 105–184: 1846; 185–264: 1847; 265–472: 1848; 473–580: 1849), Tübingen (Fues).

– (1856–1857): *Der Jura.* vi + 842 S. (1–368: 1856; 369–842: 1847), Tübingen (Laupp).

– (1882–1888): *Die Ammoniten des schwäbischen Jura.* 1140 S. (1. Der Schwarze Jura, 1–48: 1882; 49–96: 1883; 97–240: 1884; 241–440: 1885; 2. Der Braune Jura, 441–672: 1886; 673–816: 1887; 3. Der Weisse Jura, 817–944: 1887; 945–1140: 1888), Stuttgart (Schweizerbart).

REMANE, A. (1964): *Das Problem Monophylie-Polyphylie mit besonderer Berücksichtigung der Phylogenie der Tetrapoden.* Zool. Anzeiger *173*, 22–49.

RENSCH, B. (1947): *Neuere Probleme der Abstammungslehre.* 407 S., Stuttgart (Enke).

RENZ, C. (1910): *Stratigraphische Untersuchungen im griechischen Mesozoikum und Paläozoikum.* Jb. k. k. geol. Reichsanst. *60*, 421–636.

– (1911): *Die mesozoischen Faunen Griechenlands. I. Die triadischen Faunen der Argolis.* Palaeontogr. *58*, 1–104.

– (1931): *Die Bulogkalke der Insel Hydra (Ostpeloponnes).* Eclogae geol. Helv. *24*, 53–60.

REYNÈS, P. (1879): *Monographie des Ammonites: Lias.* Atlas m. 58 Taf., Paris (Baillière).

ROLLE, F. (1858): *Über einige an der Grenze von Keuper und Lias in Schwaben auftretende Versteinerungen.* Sitz.-ber. k. k. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Cl. *26*, 13–32.

ROSENBERG, P. (1909): *Die liasische Cephalopodenfauna der Kratzalpe im Hagengebirge.* Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ung. Orients *22*, 193–345.

RUZHENCEV, V.E. (1960): *Ammonoid Classification Problems.* J. Paleont. *34*, 609–619.
– [Herausg.] (1962): (*Mollusken-Kopffüssler. I. Nautiloidea, Endoceratoidea, Aktinoceratoidea, Baktritoidea, Ammonoidea* (*Agoniatitida, Goniatitida, Clymeniida*).) Osnovy Paleontologii, 425 S. [Russ.].
SALFELD, H. (1920): *Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei Jura- und Kreide-Ammonoideen.* Nachr. k. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-phys. Kl. *1919*/3, 449–467.
– (1924): *Die Bedeutung der Konservativstämme für die Stammesentwicklung der Ammoniten.* 16 S., Leipzig (M. Weg).
SCHINDEWOLF, O.H. (1923): *Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Neoammonoidea WDKD.* Cbl. Mineral. usw. *1923*, 337–350, 359–370.
– (1929): *Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie.* Abh. preuss. geol. Landesanst., N. F. *115*, 102 S.
– (1945): *Darwinismus oder Typostrophismus?* Magyar biol. Kut. Munk. *16*, 104–177.
– (1950): *Grundfragen der Paläontologie.* 495 S., Stuttgart (Schweizerbart).
– (1951): *Zur Morphogenie und Terminologie der Ammoneen-Lobenlinie.* Paläont. Z. *25*, 11–34.
– (1952): *Evolution vom Standpunkt eines Paläontologen.* Eclogae geol. Helv. *45*, 374–386.
– (1960): *Darwins Abstammungslehre in der Sicht eines Paläontologen.* Universitas *15*, 649–661.
– (1961–1968): *Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. I–VII.* Abh. Akad. Wiss. u. Literatur Mainz, Math.-nat. Kl. I: *1960*/10, 1–109: 1961; II: *1962*/8, 111–257: 1962; III: *1963*/6: 259–406: 1964; IV: *1965*/2: 407–508: 1965; V: *1966*/3, 509–640: 1966; VI: *1966*/8: 641–730: 1967a; VII: *1968*/3: 731–901: 1968.
– (1967b): *Die Paläontologie im Rahmen der Naturwissenschaften.* Festgabe DR. WALTER WILL, 183–199, Köln (Heymanns Verlag).
– (1969): *Homologie und Taxonomie. Morphologische Grundlegung und phylogenetische Auslegung.* Acta biotheoretica *18* (1968), 235–283.
SCHLÖNBACH, U. (1865): *Beiträge zur Paläontologie der Jura- und Kreide-Formation im nordwestlichen Deutschland. 1. Über neue und weniger bekannte jurassische Ammoniten.* Palaeontogr. *13*, 147–192.
SCHMIDT, M. (1925): *Ammonitenstudien.* Fortschr. Geol. Paläont. *10*, 275–363.
SHEVYREV, A.A. (1960): (*Ontogenetische Entwicklung gewisser oberjurassischer Ammoniten.*) Bjull. mosk. Obč. Isp. Prirody, otd. geol. *35*, 69–78 [Russ.].
– (1961): (*Ontogenetische Entwicklung einiger anisischer Ceratiten vom Kaukasus.*) Paleont. Zh. *1961*, Nr. 4, 71–85 [Russ.].
– (1968): (*Triadische Ammonoideen der südlichen UdSSR*). Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR *119*, 272 S. [Russ.].
SIMPSON, G.G. (1947): *Tempo and Mode in Evolution.* xv + 237 S., New York (Columbia Univ. Press).
– (1959): *Mesozoic Mammals and the Polyphyletic Origin of Mammals.* Evolution *13*, 405–414.
– (1960): *Diagnosis of the Classes Reptilia and Mammalia.* Ibid *14*, 388–392.
– (1961): *Evolution of Mesozoic Mammals.* Intern. Colloquium Evol. Mammals, Bruxelles 1961, 57–95.
SIMPSON, G.G., PITTENDRIGH, C.S. & TIFFANY, L.H. (1957): *Life: An Introduction to Biology.* 845 S., New York (Harcourt, Brace Cy.).
SLAVIN, V.I. (1961): (*Die stratigraphische Stellung der Rhät-Stufe.*) Sovj. Geol. *1961*, Nr. 3, 69–78 [Russ.].
– (1963): *Au sujet du Rhétien.* Mém. Bur. Rech. géol. min. *15* (Colloque Trias France), 29–33.
SMITH, J.P. (1898): *The Development of Lytoceras and Phylloceras.* Proc. Calif. Acad. Sci. (3, Geol.) *1*/4, 129–150.
– (1899): *Larval Stages of Schloenbachia.* J. Morphology *16*, 237–259.
– (1900): *The Development and Phylogeny of Placenticeras.* Proc. Calif. Acad. Sci. (3, Geol.) *1*/7, 181–231.
– (1901): *The Larval Coil of Baculites.* The Amer. Naturalist. *35*, 39– 46.
– (1913): *Ammonoidea.* In ZITTEL-EASTMAN, Text-Book Paleont. 2. Aufl. *1*, 617–677.
– (1927): *Upper Triassic Marine Invertebrate Faunas of North America.* Geol. Surv. Prof. Paper *141*, iv + 262 S.
SOWERBY, J. (1812–1823): *The Mineral Conchology of Great Britain.* I–IV (pars), Taf. 1–383, London (Meredith).

SPATH, L.F. (1914): *On the Development of Tragophylloceras lescombi (J. Sowerby)*. Quart. J. geol. Soc. *70*, 336–362.
– (1923–1943): *A Monograph of the Ammonoidea of the Gault. I–XVI.* Palaeontogr. Soc. *75–97*, iv, x + 787 S. (1–72: 1923a).
– (1923b): *The Ammonites of the Shales-with-Beef.* Quart. J. geol. Soc. *79*, 66–88.
– (1924): *The Ammonites of the Blue Lias.* Proc. Geol. Assoc. *35*, 186–211.
– (1925–1926): *Notes on Yorkshire Ammonites.* Naturalist *1925*, 107–112, 137–141, 167–172, 201–206, 263–269, 299–306, 327–331, 359–364; *1926*, 45–49, 137–140, 169–171, 265–268, 321–326.
– (1927–1933): *Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kachh (Cutch).* Palaeontogr. indica *9*/2, 1–71: 1927; 73–278: 1928; 279–658: 1931; 659–945: 1933.
– (1930): *The Eotriassic Invertebrate Faunas of East Greenland.* Medd. Grønland *83*, 1–90.
– (1934): *Catalogue of the Fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). IV. The Ammonoidea of the Trias.* xvi + 521 S., London (Brit. Museum).
– (1938): *A Catalogue of the Ammonites of the Liassic Family Liparoceratidae in the British Museum (Natural History).* ix + 191 S., London (Brit. Museum).
STEINMANN, G. & DÖDERLEIN, L. (1890): *Elemente der Paläontologie.* 848 S., Leipzig (Engelmann).
TEICHERT, C. (1967): *Major Features of Cephalopod Evolution.* Essays in Paleontology and Stratigraphy, R.C. MOORE commemor. vol., Univ. Kansas Dept. Geol. spec. Publ. *2*, 162–210.
TERQUEM, O. & PIETTE, E. (1865): *Le Lias inférieur de l'Est de la France comprenant la Meurthe, la Moselle, le Grand-Duché de Luxembourg, la Belgique et la Meuse.* Mém. Soc. géol. France (2) *8*, 175 S.
THENIUS, E. (1969): *Stammesgeschichte der Säugetiere (einschliesslich der Hominiden). 2/1.* Handbuch Zool. *8*, 47. Lfrg., 1–368.
THENIUS, E. & HOFER, H. (1960): *Stammesgeschichte der Säugetiere.* vi + 322 S., Berlin (Springer).
TOZER, E.T. (1967): *A standard for Triassic Time.* Bull. geol. Surv. Canada *156*, 103 S.
VADASZ, M. (1908): *Die unterliassische Fauna von Alsórakós (Persánygebirge).* Mitt. Jb. k. ungar. geol. Reichsanst. *16*/5, 309–406.
WÄHNER, F. (1882–1898): *Beiträge zur Kenntnis der tieferen Zonen des unteren Lias in den nordöstlichen Alpen. I–VIII.* Beitr. Paläont. Geol. Österr.-Ung. Orients *2–11*, 291 S. (212–265: 1894; 266–291: 1898).
WEDEKIND, R. (1913): *Beiträge zur Kenntnis des Oberdevon am Nordrande des Rheinischen Gebirges. 2. Zur Kenntnis der Prolobitiden.* Neues Jb. Mineral. usw. *1913* (I), 78–95.
– (1916): *Über Lobus, Suturallobus und Inzision.* Cbl. Mineral. usw. *1916*, 185–195.
– (1918): *Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten).* Palaeontogr. *62*, 85–184.
WELTER, O.A. (1914): *Die Obertriadischen Ammoniten und Nautiliden von Timor.* WANNERS Paläontologie v. Timor, *1*, 258 S., Stuttgart (Schweizerbart).
– (1915): *Die Ammoniten und Nautiliden der ladinischen und anisischen Trias von Timor.* WANNERS Paläontologie v. Timor *5*/10, 75–136, Stuttgart (Schweizerbart).
WESTERMANN, G. (1954): *Monographie der Otoitidae (Ammonoidea).* Beih. geol. Jb. *15*, 364 S.
– (1956): *Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger.* Neues Jb. Geol. Paläont. Abh. *103*, 233–279.
– (1964): *The Terminology of the Ammonoid Septal suture.* J. Paleont. *38*, 993–998.
WIEDMANN, J. (1962a): *Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). I. Phylloceratina, Lytoceratina.* Palaeontogr. (A) *118*, 119–237.
– (1962b): *Unterkreide-Ammoniten von Mallorca. 1. Lfrg.: Lytoceratina, Aptychi.* Abh. Akad. Wiss. u. Literatur Mainz, Math.-nat. Kl. *1962*/1, 1–148.
– (1962c): *Die systematische Stellung von Hypophylloceras Salfeld.* Neues Jb. Geol. Paläont. Abh. *115*, 243–262.
– (1963): *Entwicklungsprinzipien der Kreideammoniten.* Paläont. Z. *37*, 103–121.
– (1964): *Unterkreide-Ammoniten von Mallorca. 2. Lfrg.: Phylloceratina.* Abh. Akad. Wiss. u. Literatur Mainz, Math.-nat. Kl. *1963*/4, 151–256.
– (1965): *Origin, Limits, and Systematic Position of Scaphites.* Palaeontology *8*, 379–453.
– (1966): *Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick.* Neues Jb. Geol. Paläont. Abh. *125* (Festb. SCHINDEWOLF), 49–79 (1966a); *127*, 13–81 (1966b).
– (1968): *Evolución y clasificación de los ammonites del Cretácico.* Bol. Geol. Univ. industr. Santander *24*, 23–49.

WIEDMANN, J. (1969): *The Heteromorphs and Ammonoid Extinction.* Biol. Rev. *44*, 563–602.
– (1970a): s. KULLMANN & WIEDMANN.
– (1970b): *Probleme der Lobenterminologie.* Eclogae geol. Helv. *61*/3, 909–922.
WIEDMANN, J. & DIENI, I. (1968): *Die Kreide Sardiniens und ihre Cephalopoden.* Palaeontogr. italica *64*, 1–171.
WINKLER, G.G. (1861): *Der Oberkeuper, nach Studien in den bayrischen Alpen.* Z. dt. geol. Ges. *13*, 459–521.
WRIGHT, C.W. (1955): *Notes on Cretaceous Ammonites. II. The Phylogeny of the Desmocerataceae and the Hoplitaceae.* Ann. Mag. nat. Hist. (12) *8*, 561–575.
– (1957): s. ARKELL, KUMMEL & WRIGHT.
WRIGHT, TH. (1883): *Monograph on the Lias Ammonites of the British Islands. VI.* Palaeontogr. Soc. *37*/179, 401–440.
ZAKHAROV, JU.D. (1967): (*Einige Noritaceae(Ceratiten) aus der Trias des Fernen Osten*). Paleont. Zh. *1967*, Nr.2, 44–51 [Russ.].
ZAPFE, H. (1967): *Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Die Fauna der Zlambach-Mergel der Fischerwiese bei Aussee, Steiermark.* Ann. nat.-hist. Mus. Wien *71*, 431–480.
ZIETEN, C.H. von (1830): *Die Versteinerungen Württembergs.* 102 S., Stuttgart (Unsere Zeit).
ZITTEL, K.A. VON (1881–1885): *Paläozoologie. II.* Handbuch der Paläontologie *1*, 893 S., München & Leipzig (Oldenbourg).

Tafel 1

Fig. 1. *Leiophyllites suessi* (MOJSISOVICS).
Holotyp GBAW 1698a [vgl. MOJSISOVICS 1882, Taf. 79, Fig. 4], *trinodosus*-Zone, Oberes Anis, Schreyer-Alpe (Gosau, Österr.).
a: Lateral-, b: Ventralansicht.

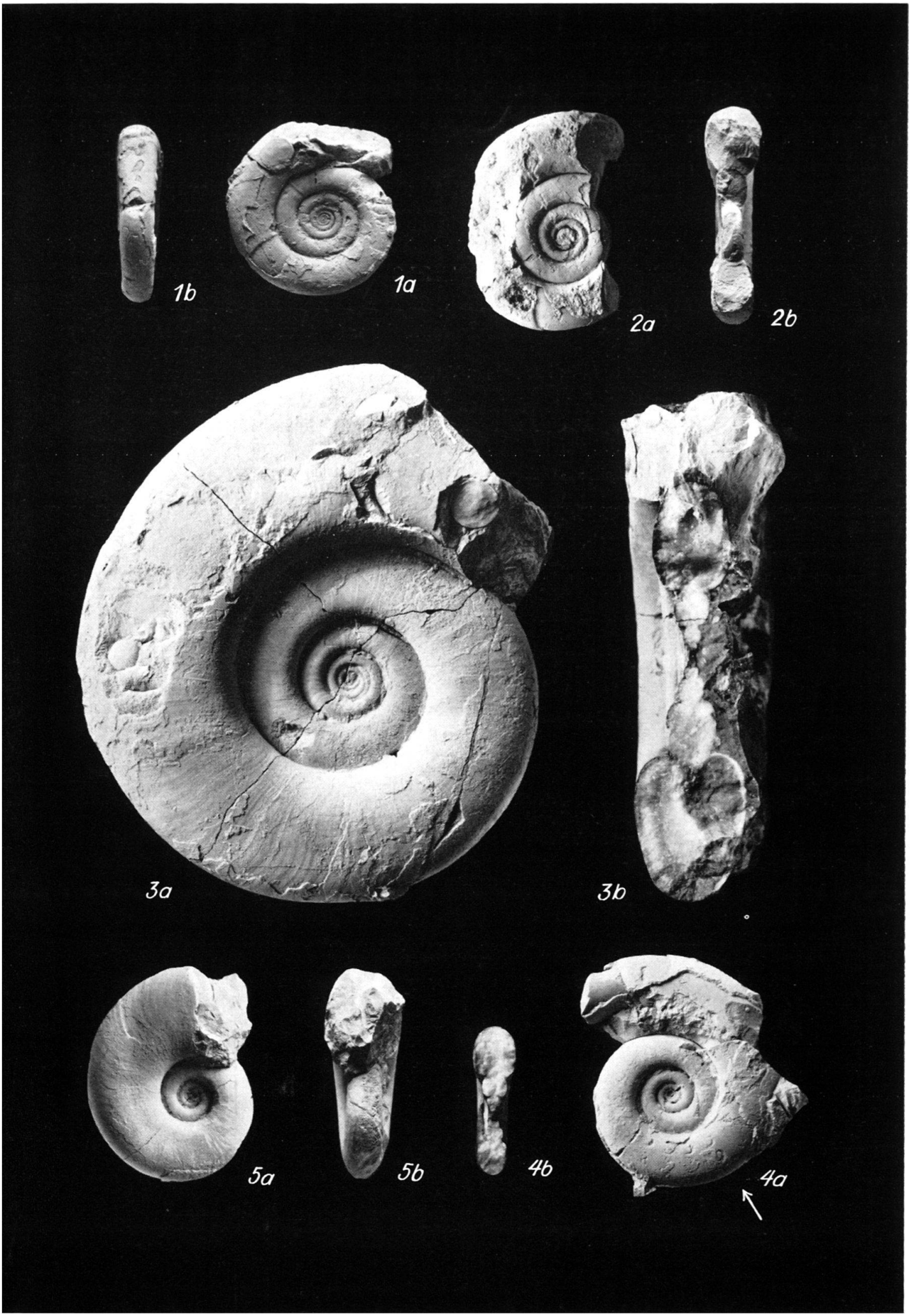
Fig. 2. *Leiophyllites suessi* (MOJSISOVICS).
«Paratypoid» GBAW 1698b, gleicher Fundpunkt.
a: Lateral-, b: Sagittalansicht.

Fig. 3. *Mojsvarites eugyrus* (MOJSISOVICS).
Lectotyp GBAW 1695 [vgl. MOJSISOVICS 1873, Taf. 19, Fig. 13], *ellipticus*-Linse, Unteres Karn, Feuerkogel (Aussee, Österr.).
a: Lateral-, b: Sagittalansicht.

Fig. 4. *Mojsvarites eugyrus* (MOJSISOVICS).
Hypotypoid GBAW 8639, m. Wohnkammer, *austriacum*-Linse, Unt. Karn, Feuerkogel (Aussee, Österr.).
a: Lateralansicht, b: Sagittalansicht der Innenwindungen.

Fig. 5. *Rhacophyllites zitteli* MOJSISOVICS.
Hypotypoid GBAW 8638, Karn, Feuerkogel (Aussee, Österr.).
a: Lateral-, b: Frontalansicht.

Alle Fig. 1/1.


1b
1a
2a
2b
3a
3b
5a
5b
4b
4a

Tafel 2

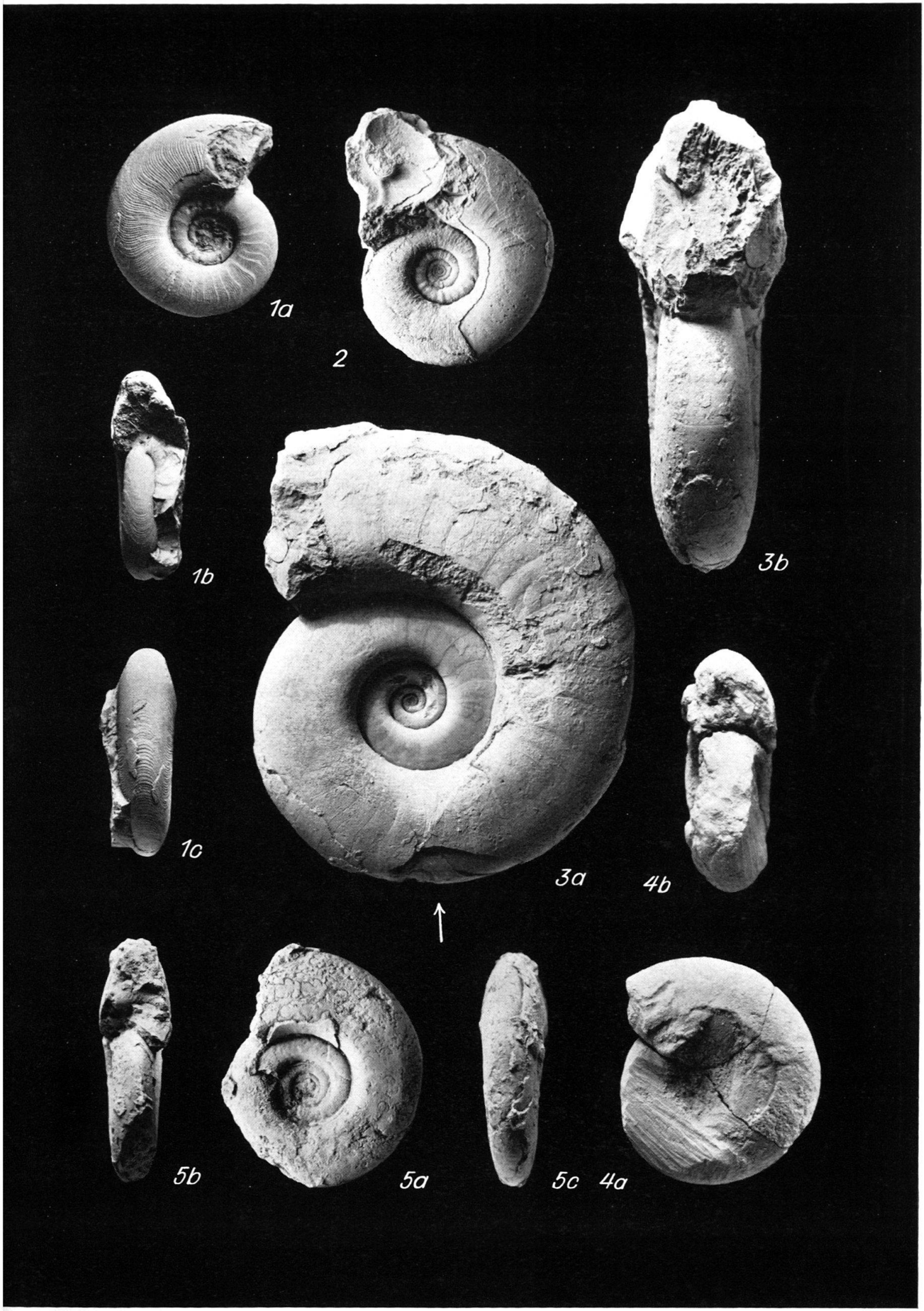
Fig. 1. *Simonyceras simonyi* (HAUER).
Hypotypoid GBAW 8635, *ellipticus*-Linse (?), Unteres Karn, Feuerkogel (Aussee, Österr.).
a: Lateral-, b: Frontal-, c: Ventralansicht. 1/1.

Fig. 2. *Simonyceras simonyi* (HAUER).
Hypotypoid GBAW 8634, *ellipticus*-Linse, Unteres Karn, Feuerkogel (Aussee, Österr.). Lateralansicht. 1/1.

Fig. 3. *Mojsvarites agenor* (MÜNSTER).
Neotyp GBAW 1696 [vgl. MOJSISOVICS 1873, Taf. 16, Fig. 1 sub *Lytoceras morloti*], *aonoides-Zone*, Unteres Karn, Raschberg (Goisern, Österr.).
a: Lateral-, b: Frontalansicht. 2/3.

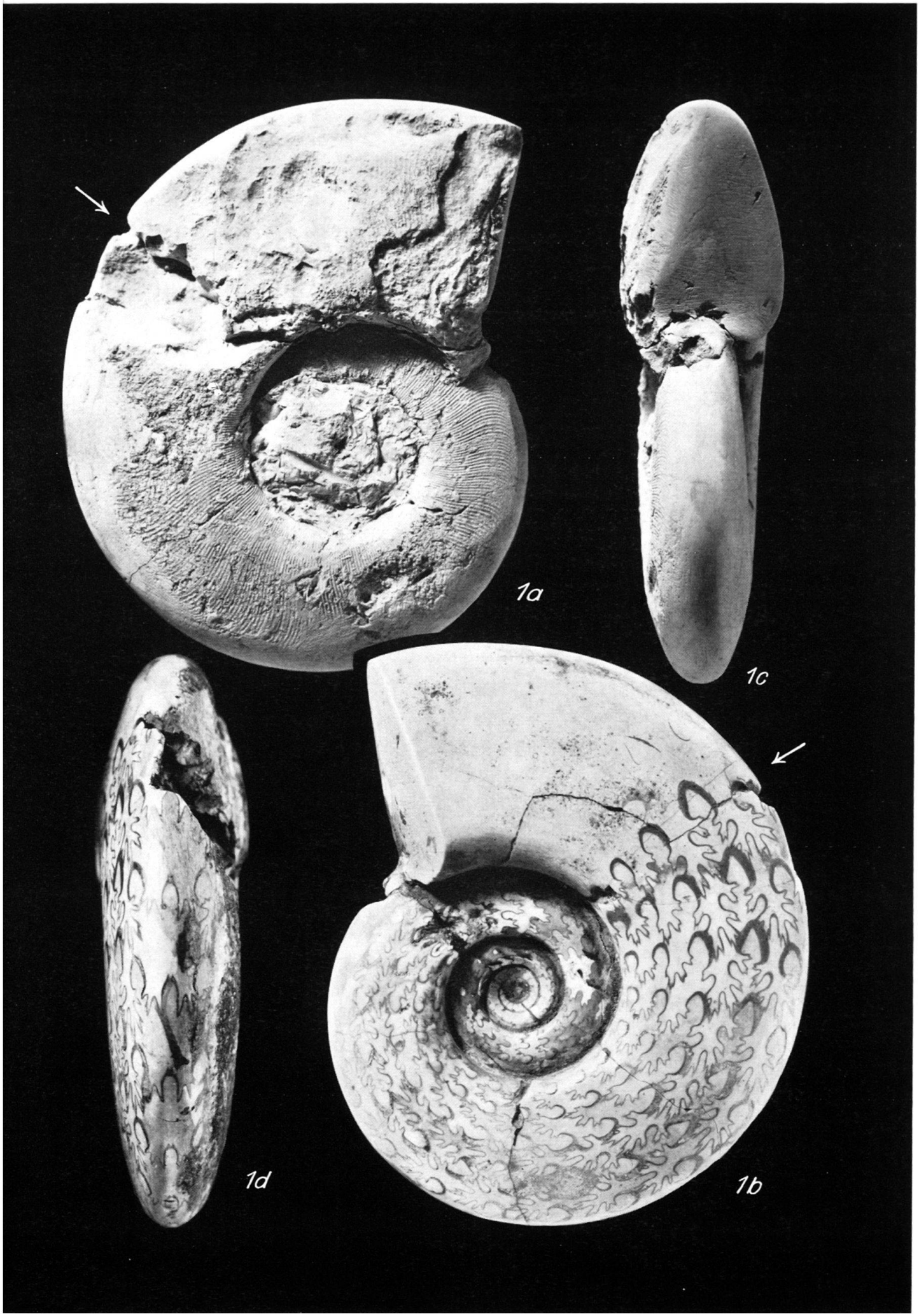
Fig. 4. gen. et sp. indet.
Holotyp von *Mojsvarites agenor* [MÜNSTER 1834, Taf. 2, Fig. 9 u. 1841, Taf. 15, Fig. 24], BSM AS VII 350, Karn. St. Cassian (Südtirol).
a: Lateral-, b: Frontalansicht. 3/1.

Fig. 5. *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL).
Hypotypoid MAFIB T 1365a [vgl. MOJSISOVICS 1893, Taf. 128, Fig. 26 sub *Monophyllites clio*], grauer Crinoidenkalk, Oberes Nor, Somhegy – Drnava (ČSSR, vormals Dernö, Ungarn).
a: Lateral-, b: Frontal-, c: Ventralansicht. 1/1.


1a
2
3b
1b
1c
3a
4b
5b
5a
5c
4a

Tafel 3

Fig. 1. *Simonyceras simonyi* (HAUER).
Hypotypoid GBAW 1697 [vgl. MOJSISOVICS 1873, Taf. 17, Fig. 5], Unteres Karn, Feuerkogel (Aussee, Österr.).
a: Lateralansicht beschalt, b: Lateralansicht Steinkern, c: Frontal-, d: Ventralansicht. 1/1.


1a
1c
1d
1b

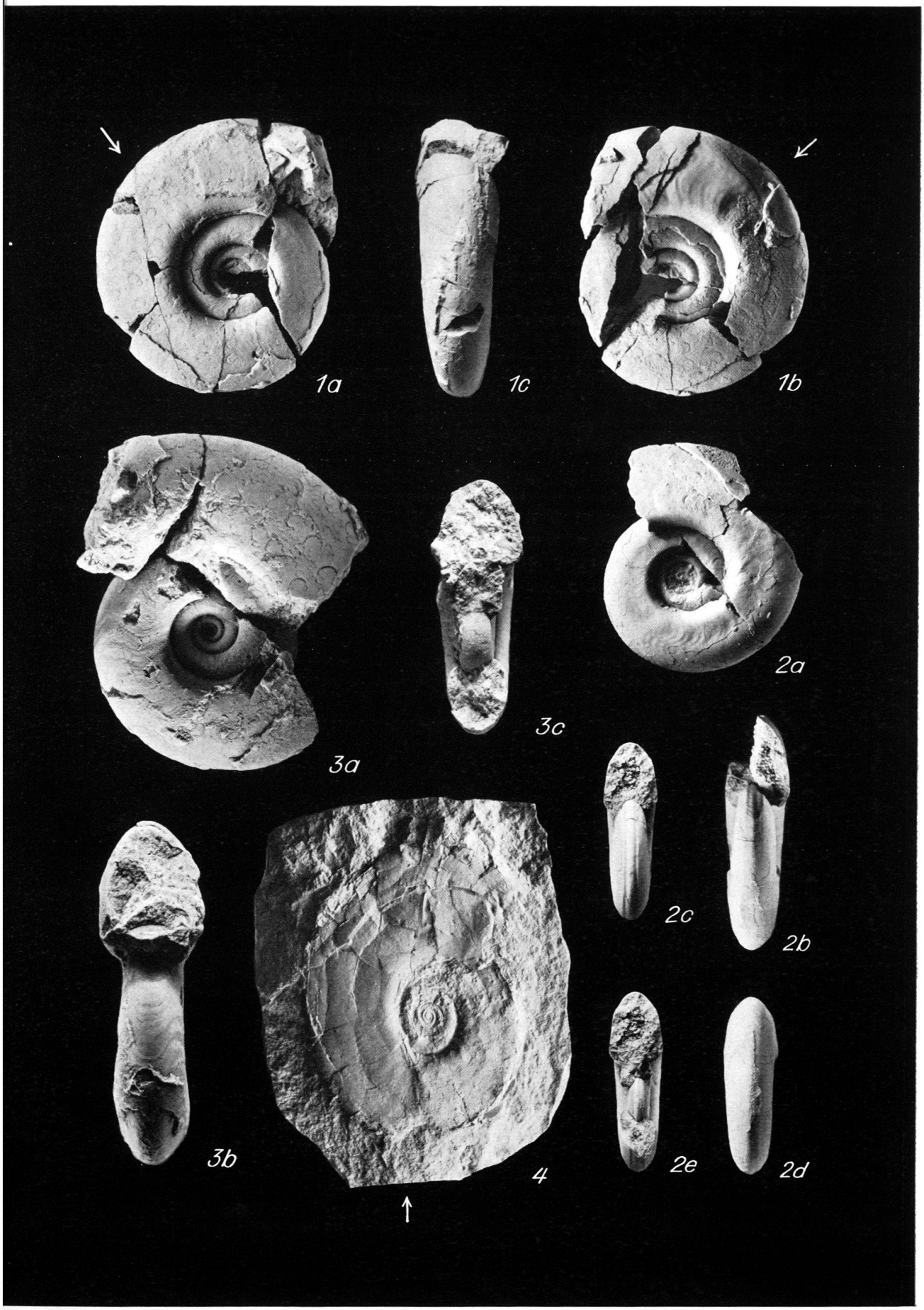
Tafel 4

Fig. 1. *Wopfingites krystyni* n. gen. n. sp.
Holotyp PIW 2032a, Hallstätter Kalk, Oberes Nor, Mühltal N Wopfing im Priestingtal (Niederösterr.).
a: Lateralansicht Steinkern, b: Lateralansicht, teilweise beschalt, c: Ventralansicht. 1/1.

Fig. 2. *Wopfingites krystyni* n. gen. n. sp.
Paratypoid PIW 2032b, Fundpunkt w. o.
a: Lateral-, b: Frontalansicht der Aussenwindungen, c: Frontal-, d: Ventral-, e: Sagittalansicht der Innenwindungen. 1/1.

Fig. 3. *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL).
Hypotypoid MAFIB T 1365b [vgl. MOJSISOVICS 1893, Taf. 128, Fig. 27 sub *Monophyllites clio*], grauer Crinoidenkalk, Oberes Nor, Somhegy - Drnava (ČSSR, vormals Dernö, Ungarn).
a: Lateral-, b: Frontal-, c: Sagittalansicht. 2/1.

Fig. 4. *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL).
Neotyp BSM AS I 702 [vgl. POMPECKJ 1895, Taf. 1, Fig. 1], Kössener Schichten, Rhät, Lahnewiesgraben (Garmisch-Partenkirchen, Bayern). Lateralansicht. 1/1.


1a
1c
1b
3a
3c
2a
2c
2b
3b
4
2e
2d

Tafel 5

Fig. 1. *Holcolytoceras nodostrictum* (QUENSTEDT).
Holotyp GPIT Ce 5/33/20 [vgl. QUENSTEDT 1885, Taf. 33, Fig. 20], *ibex*-Zone, Unteres Pliensbachien, Hinterweiler (Tübingen, Württemberg).
a, b: Lateral-, c: Ventral-, d: Frontalansichten. 3/1.

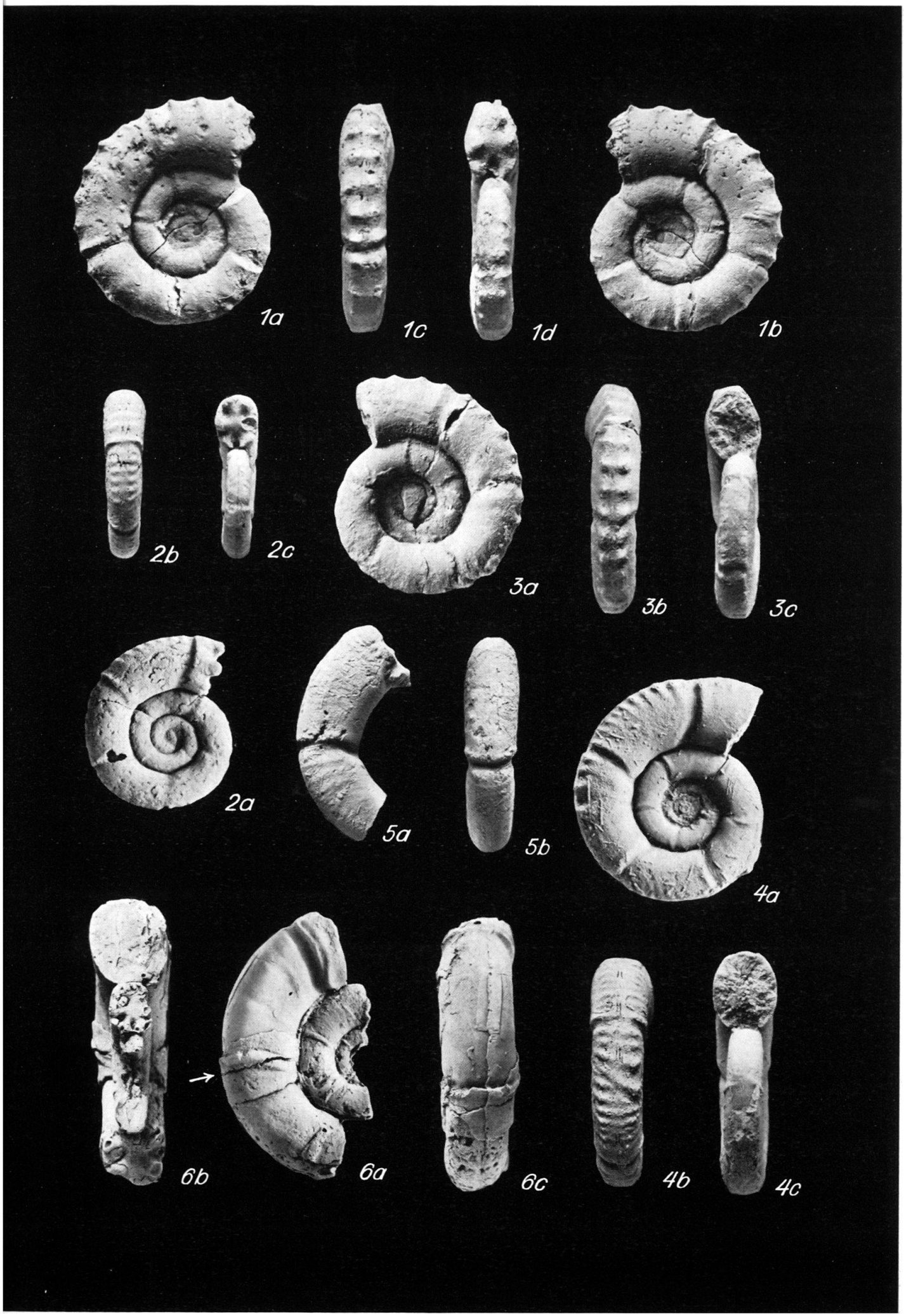
Fig. 2. *Holcolytoceras nodostrictum* (QUENSTEDT).
Hypotypoid BSM AS I 705 [vgl. POMPECKJ 1896, Taf. 10, Fig. 6], Fundpunkt w.o.
a: Lateral-, b: Ventral-, c: Frontalansicht. 2/1.

Fig. 3. *Holcolytoceras nodostrictum* (QUENSTEDT).
Hypotypoid GPIT Ce 1373/2, Fundpunkt w. o.
a: Lateral-, b: Ventral-, c: Frontalansicht. 3/1.

Fig. 4. *Holcolytoceras nodostrictum* (QUENSTEDT).
Hypotypoid GPIT Ce 1373/3, Übergang zu *H. raui* n. sp., *ibex*-Zone, Unteres Pliensbachien von Ofterdingen (Tübingen, Württemberg).
a: Lateral-, b: Ventral-, c: Frontalansicht. 3/1.

Fig. 5. *Holcolytoceras raui* n. sp.
Holotyp GPIT Ce 1373/4 (leg. RAU), Fundpunkt w. o.
a: Lateral-, b: Ventralansicht. 2/1.

Fig. 6. *Trachyphyllites costatus* ARTHABER.
Holotyp MGMD KA 13559 [vgl. ARTHABER 1927, Taf. 17, Fig. 3], Nor, Bihati (Timor). Abguss.
a: Lateral-, b: Sagittal-, c: Ventralansicht. 1/1.


1a
1c
1d
1b
2b
2c
3a
3b
3c
2a
5a
5b
4a
6b
6a
6c
4b
4c

Tafel 6

Fig. 1. *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY).
Hypotypoid GPIT Ce 5/39/14 [vgl. QUENSTEDT 1885, Taf. 39, Fig. 14 sub *Amm. lineatus*], Oberes Pliensbachien, Hechingen (Württemberg).
a: Lateral-, b: Frontal-, c: Ventralansicht. 2/1.

Fig. 2. *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY).
Hypotypoid GPIT Ce 1373/7, Unteres (?) Pliensbachien Württembergs.
a: Lateral-, b: Frontalansicht. 2/1.

Fig. 3. *Derolytoceras tortum* (QUENSTEDT).
Lectotyp GPIT Ce 5/39/12 [vgl. QUENSTEDT 1885, Taf. 39, Fig. 12], Oberes Pliensbachien, Heiningen (Württemberg).
a: Lateral-, b: Frontal- (Innenwindung), c: Ventralansicht. 2/1.

Fig. 4. *Lytoceras salebrosum* POMPECKJ.
Hypotypoid GPIT Ce 1373/8, Pliensbachien Württembergs. Lateralansicht. 3/1.

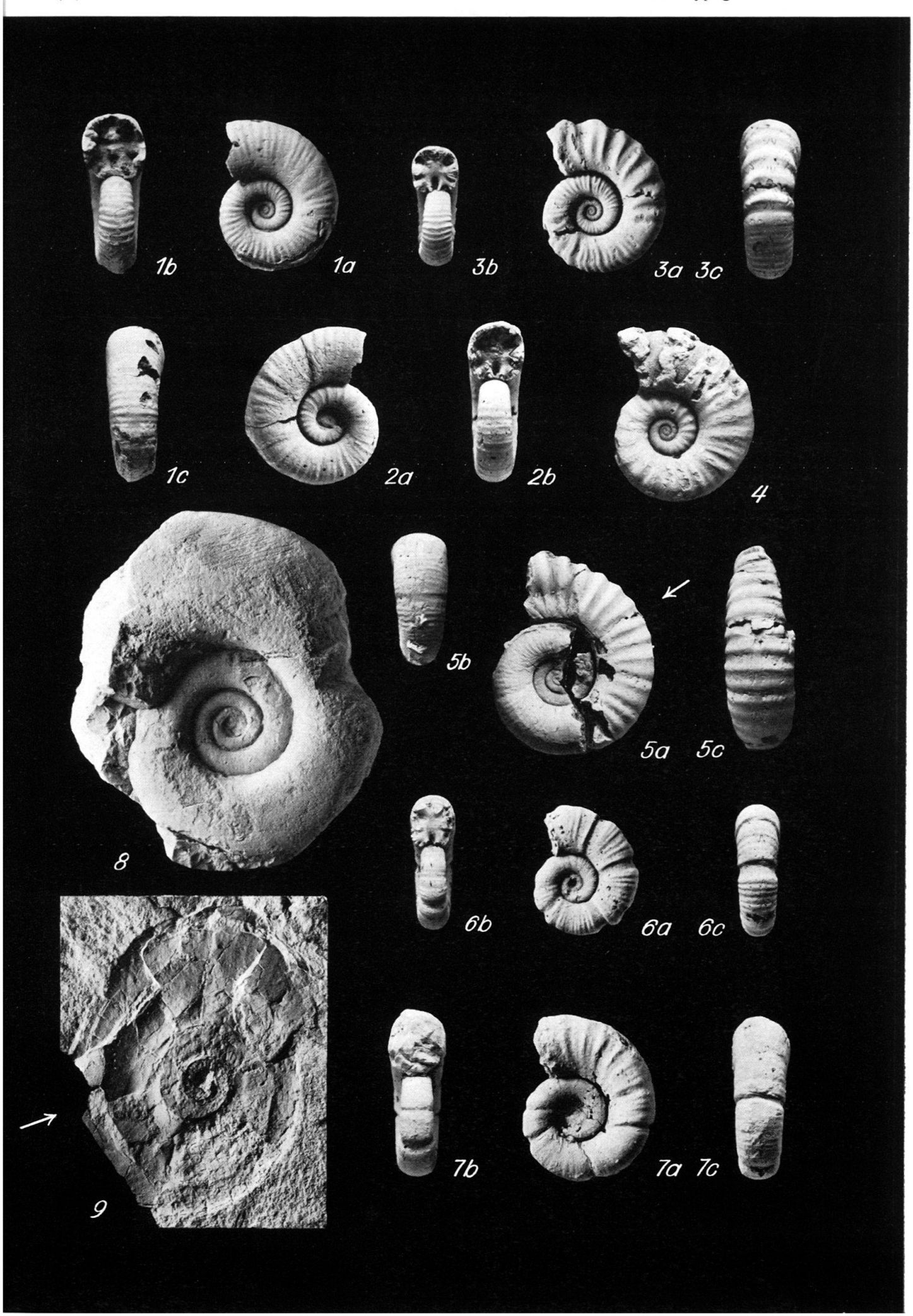
Fig. 5. *Derolytoceras tortum* (QUENSTEDT).
Paratypoid GPIT Ce 5/39/11 [vgl. QUENSTEDT 1885, Taf. 39, Fig. 11 sub *Amm. lineatus annulosus*], Pliensbachien Württembergs.
a: Lateral-, b: Ventral- (Innenwindung), c: Ventralansicht (Aussenwindung). 2/1.

Fig. 6. *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY).
Hypotypoid GPIT Ce 5/39/9 [vgl. QUENSTEDT 1885, Taf. 39, Fig. 9 sub *Amm. lineatus interruptus*], Unteres Pliensbachien, Balingen(?) (Württemberg).
a: Lateral-, b: Frontal-, c: Ventralansicht. 1/1.

Fig. 7. *Lytoceras fimbriatum* (J. SOWERBY).
Hypotypoid GPIT Ce 5/39/8 [vgl. QUENSTEDT 1885, Taf. 39, Fig. 8 sub. *Amm. lineatus interruptus*], Unteres Pliensbachien, Heiningen (Württemberg).
a: Lateral-, b: Frontal-, c: Ventralansicht. 1/1.

Fig. 8. *Discophyllites patens* (MOJSISOVICS).
Holotyp GBAW 1720 [vgl. MOJSISOVICS 1873, Taf. 16, Fig. 13, Taf. 19, Fig. 17], Nor, Sommeraukogel (Hallstatt, Österr). Lateralansicht. 1/1.

Fig. 9. *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL).
Hypotypoid BSM 1962 I 288, Kössener Schichten, Rhät, Kramer-Plateau (Garmisch-Partenkirchen, Bayern). 1/1.


1b
1a
3b
3a
3c
1c
2a
2b
4
8
5b
5a
5c
6b
6a
6c
9
7b
7a
7c

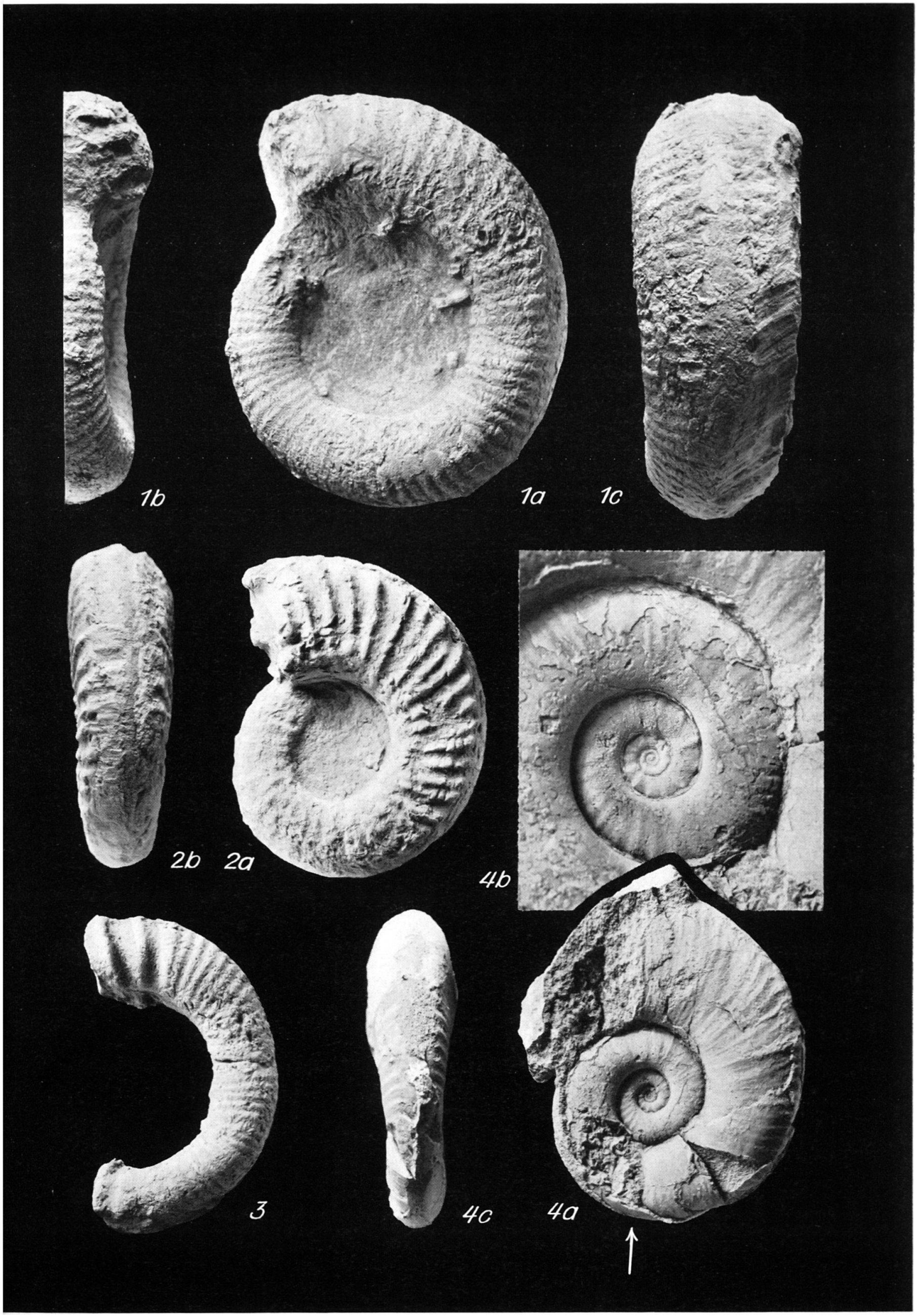
Tafel 7

Fig. 1. *Lytotropites fucinii* (BONARELLI).
Hypotypoid IGT (leg. BONARELLI), Sinemurien, Ponte Alto (Foci di Cagli, Zentralappennin).
a: Lateral-, b: Frontal-, c: Ventralansicht. 1/1.

Fig. 2. *Peltolytoceras giordanii* (BONARELLI).
Hypotypoid IGT (leg. BONARELLI), Fundpunkt w. o.
a: Lateral-, b: Ventralansicht. 1/1.

Fig. 3. *Lytoconites hierlatzicus* (GEYER).
Hypotypoid IGT (leg. BONARELLI), Oberes Sinemurien, Foci del Burano (Zentralappennin). Lateralansicht. 1/1.

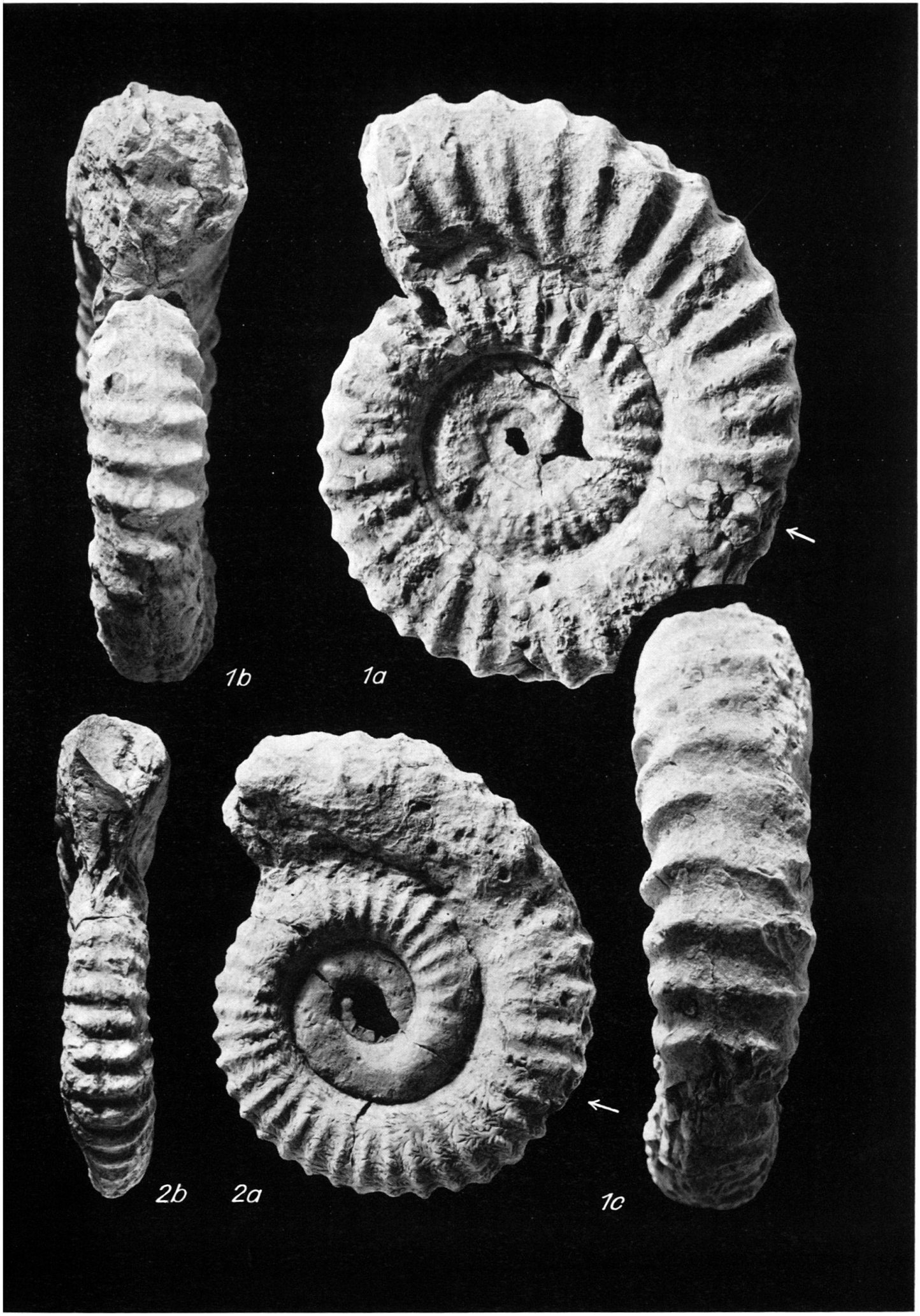
Fig. 4. *Eolytoceras tasekoi* FREBOLD.
Holotyp GSC 20059 [vgl. FREBOLD 1967, Taf. 8, Fig. 2], Unt. Hettangien, Taseko-Seengebiet (Brit. Columbia, Kanada).
a: Lateral-, c: Ventralansicht. 1/1.
b: Innenwindungen. 3/1.


1b
1a
1c
2b
2a
4b
3
4c
4a

Tafel 8

Fig. 1. *Adnethiceras adnethicum* (HAUER).
Holotyp GBAW 576 [vgl. HAUER 1854b, Taf. 1, Fig. 1, 2], Oberes Sinemurien, Adneth (Salzburg, Österr.).
a: Lateral-, b: Frontal-, c: Ventralansicht. 1/1.

Fig. 2. *Adnethiceras haueri* n. sp.
Holotyp GPIT Ce 3/19/10 [vgl. QUENSTEDT 1848, Taf. 19, Fig. 10 sub *Amm.* cf. *lineatus*], Fundpunkt w. o.
a: Lateral-, b: Frontalansicht. 2/3.


1b
1a
2b
2a
1c

Tafel 9

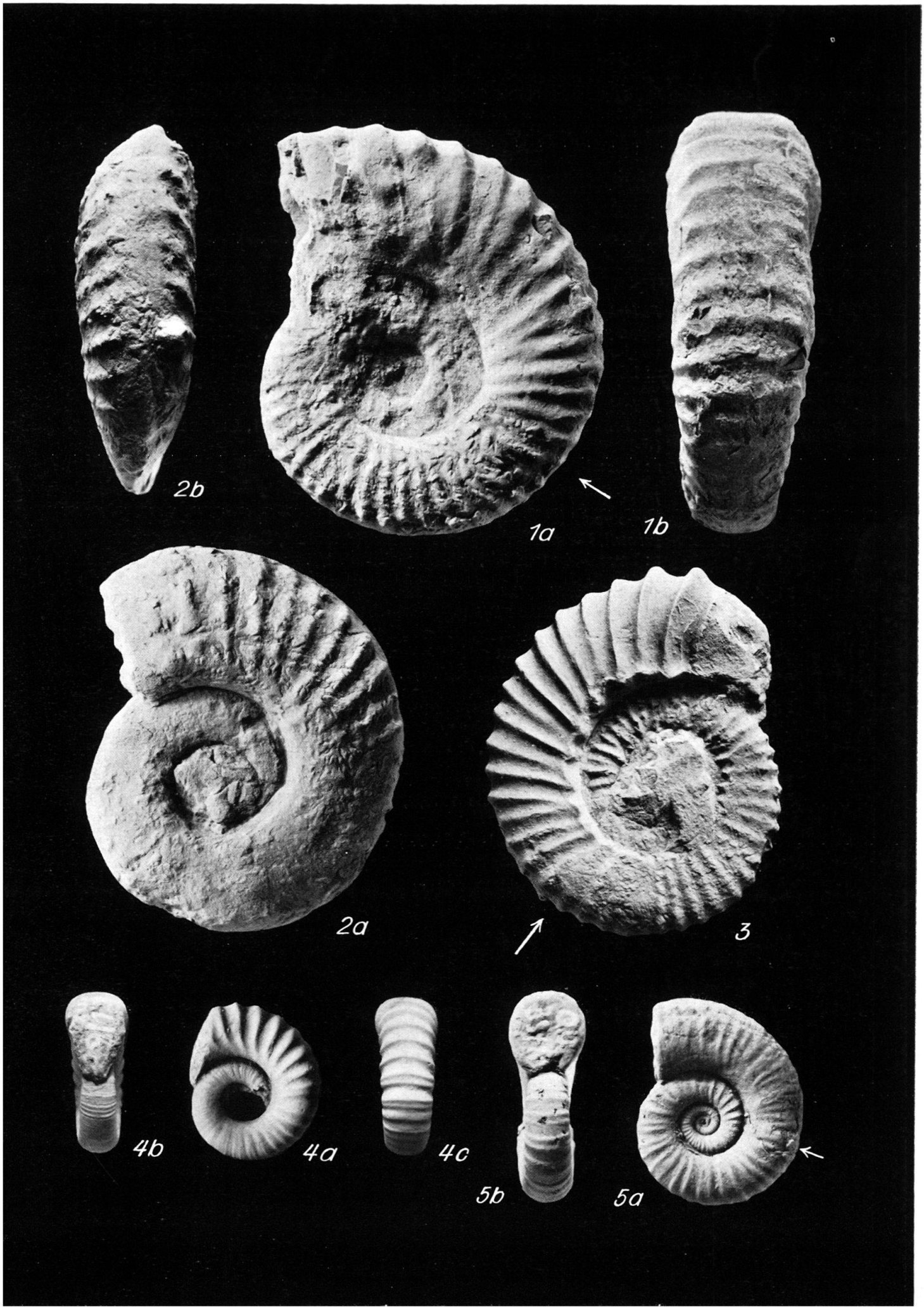
Fig. 1. *Adnethiceras herbichi* (BONARELLI).
Hypotypoid GBAW 328b, Oberes Sinemurien, Adneth (Salzburg, Österr.).
a: Lateral-, b: Ventralansicht. 1/1.

Fig. 2. *Peltolytoceras giordanii* (BONARELLI) [= *P.«morenai»* in sched.].
Hypotypoid IGT (leg. BONARELLI), Sinemurien, Ponte Alto (Foci di Cagli, Zentralappennin).
a: Lateral-, b: Ventralansicht. 1/1.

Fig. 3. *Tragolytoceras altecinctum* (HAUER).
Hypotypoid IGT [vgl. BONARELLI 1900, Taf. 8, Fig. 12], Oberes Sinemurien, Fundpunkt w. o. Lateralansicht. 1/1.

Fig. 4. *Derolytoceras tortum* (QUENSTEDT).
Paratypoid GPIT Ce 5/39/13 [vgl. QUENSTEDT 1885, Taf. 39, Fig. 13], Oberes Pliensbachien, Heiningen (Württemberg).
a: Lateral-, b: Frontal-, c: Ventralansicht. 2/1.

Fig. 5. *Lytoceras salebrosum* POMPECKJ.
Lectotyp GPIT Ce 5/39/10 [vgl. QUENSTEDT 1885, Taf. 39, Fig. 10 sub *Amm. lineatus*], Unteres(?) Pliensbachien, Erzingen (Württemberg).
a: Lateral-, b: Frontalansicht. 1.5/1.


2b
1a
1b
2a
3
4b
4a
4c
5b
5a

Tafel 10

Fig. 1. *Psilophyllites hagenowii* (DUNKER).
Hypotypoid GPIT Ce 5/1/18 [vgl. QUENSTEDT 1882, Taf. 1, Fig. 18], Unteres Hettangien, Kanonenberg (Halberstadt, N-Deutschland).
a: Lateral-, b: Ventralansicht. 1/1.

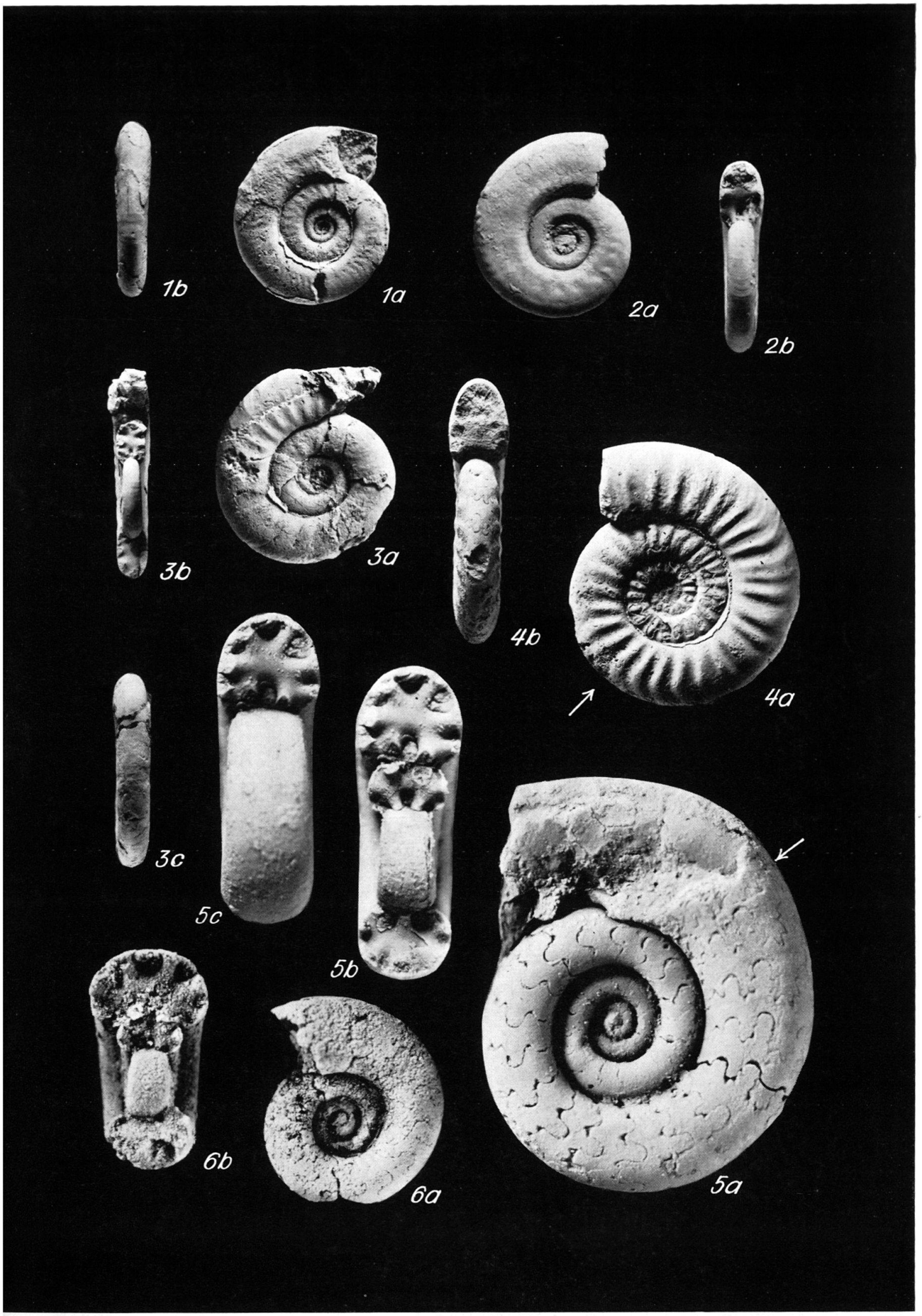
Fig. 2. *Psilophyllites hagenowii* (DUNKER).
Schwach skulptiertes Hypotypoid BSM 1959 XXIX 1, Unteres Hettangien, Exten (N-Deutschland).
a: Lateral-, b: Frontalansicht. 1.5/1.

Fig. 3. *Neophyllites biptychus* LANGE
Hypotypoid BSM AS I 717 [vgl. NEUMAYR 1879, Taf. 2, Fig. 6 sub *Aegoceras* cf. *hagenowi*], Unteres Hettangien, Fonsjoch (Achensee, Österr.).
a: Lateral-, b: Sagittal-, c: Ventralansicht. 1/1.

Fig. 4. *Psiloceras calliphylloides* POMPECKJ.
Holotyp GPIT Ce P/5/3 [vgl. POMPECKJ 1893, Taf. 5, Fig. 3], Unteres Hettangien, Bebenhausen (Tübingen, Württemberg). Der Wohnkammer-Pfeil ist nach den Maßangaben im Text geringfügig zu korrigieren.
a: Lateral-, b: Frontalansicht. 1/1.

Fig. 5. *Phyllytoceras intermedium* n. gen. n. sp.
Holotyp GPIG 648/1, Karn (m. *Halobia rugosa*), Galanderud (Iran).
a: Lateral-, b: Sagittal-, c: Frontalansicht. 15/1.

Fig. 6. *Phyllytoceras intermedium* n. gen. n. sp.
Paratypoid(?) GPIT Ce 1373/9, Zlambach-Schichten, Rhät, Grünbachgraben (Untersberg, Österr.).
a: Lateral-, b: Sagittalansicht. 7.5/1.


1b
1a
2a
2b
3b
3a
4b
4a
3c
5c
5b
5a
6b
6a