Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae

Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft

Band: 63 (1970)

Heft: 2

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

Autor: Wiedmann, Jost

Kapitel: IV: Phylogenetisch-systematische Schlussbetrachtungen

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: 25.01.2026

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

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

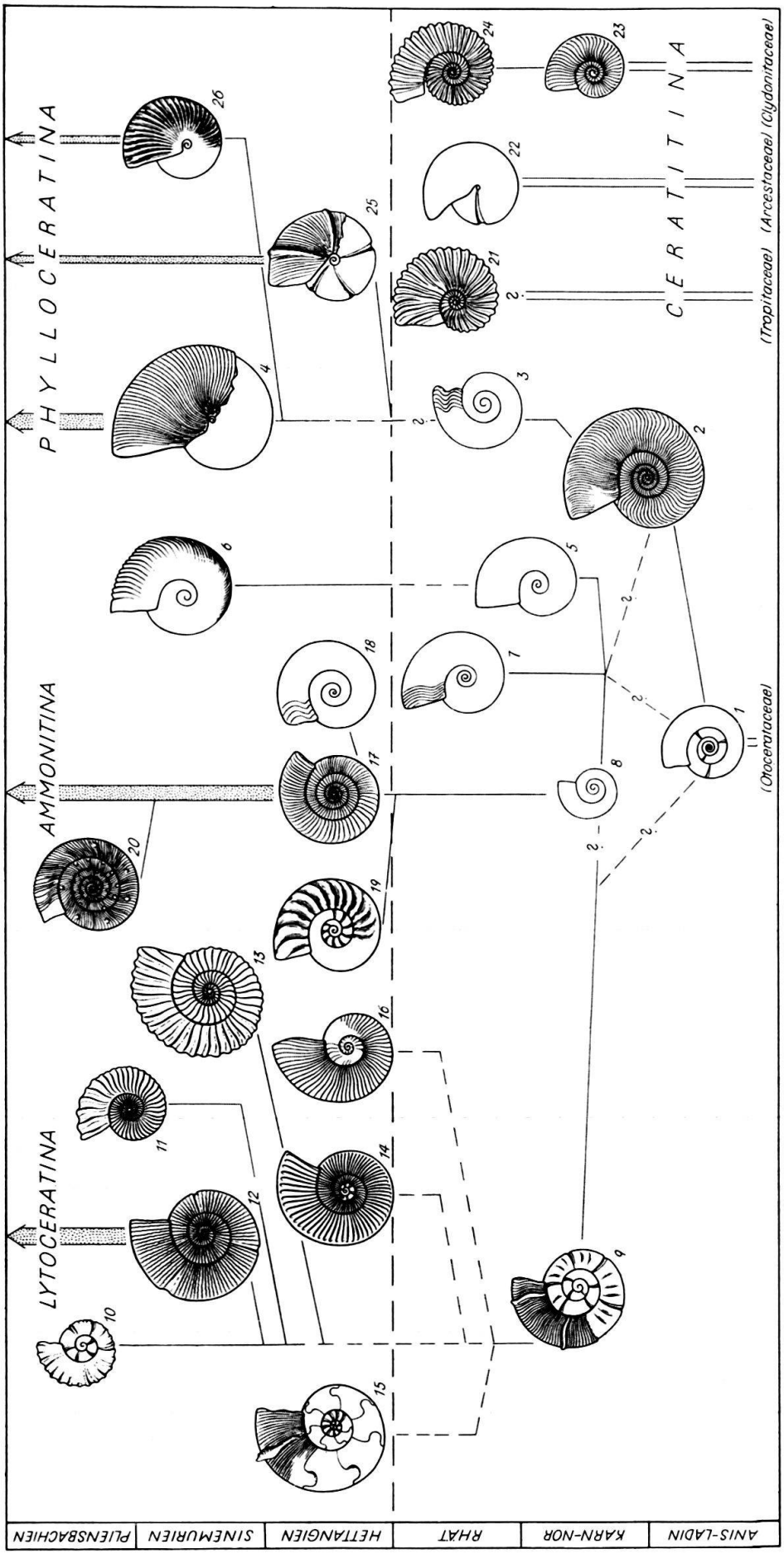

Fig. 18. Entwicklung der Neoammonoideen im Grenzbereich Trias/Jura. 1 *Leiophyllites*, 2 *Monophyllites*, 3 *Wopfingites* n. gen., 4 *Phylloceras*, 5 *Discophyllites*, 6 *Juraphyllites*, 7 *Mojsvarites*, 8 *Phyllytoceras* n. gen., 9 *Trachyphyllites*, 10 *Holcolytoceras*, 11 *Peltolytoceras*, 12 *Lytoceras*, 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-