# Über parallele Reihenentwicklung bei Clymenien mit abnormer Gehäuseeinrollung.

Von

**Otto H. Schindewolf**
(Berlin).

Mit 10 Abbildungen.

(Eingelangt am 22. Jänner 1935.)

Inhalt

I. Vorwort 308
II. Das Beobachtungsmaterial 311
1. Die Reihe der *Soliclymenia paradoxa* (Mstr.) 311
2. Die Reihe der *Epiwocklumeria applanata* (Wdkd.) 313
3. Die Reihe der *Parawocklumeria paradoxa* (Wdkd.) 317
III. Die Deutung der Beobachtungen 322
IV. Ähnliche Fälle abnormer Gehäuseeinrollung bei Ammoneen 325
V. Weitere allgemeine Ergebnisse 327
VI. Literatur 332

## I. Vorwort.

Unser verehrter Meister und Jubilar, Othenio Abel, dem diese Festschrift zu seinem 60. Geburtstage gewidmet ist, hat sich wiederholt mit dem Problem der parallelen Entwicklungs- und Anpassungsreihen auseinandergesetzt. Zuletzt und am abgeklärtesten hat er diesen Fragenkomplex in seinem schönen zusammenfassenden Werke „Paläobiologie und Stammesgeschichte“ (1929, S. 188—248) behandelt und gezeigt, welch hohe Bedeutung der Parallelentwicklung für die Aufhellung des stammesgeschichtlichen Geschehens und der Anpassungsvorgänge zukommt. Ich erlaube mir daher hier, ihm zugleich mit meinen aufrichtigsten Wünschen einige einschlägige Beobachtungen zu widmen, die ich in letzter Zeit an Clymenien anstellen konnte.

Ich freue mich besonders, mit diesem bescheidenen Beitrage wieder einmal eine Gruppe der Wirbellosen in den Dienst einer allgemein-biologischen Frage stellen zu können. Unsere paläontologische Theorien- und Hypothesenbildung fußt ja in erster Linie auf Material, das dem Stamme der Vertebraten entnommen ist. Zweifellos sind diese in mancher Hinsicht, vor allem wegen der weitaus größeren Zahl der verfügbaren Merkmale, den Evertebraten überlegen. Diese Vielzahl auswertbarer Charaktere erleichtert es natürlich ganz wesentlich, äußerliche Homöomorphien zu entschleiern und die wahren stammesgeschichtlichen Beziehungen der Formen aufzudecken. Außerdem stehen die innerlichen Skelettbildungen der Wirbeltiere in weit engeren Beziehungen zur Organisation des Tieres und zu seiner Lebensweise, als es bei den äußeren Panzer- und Schalenbildungen der Wirbellosen der Fall ist.

Anderseits aber sind die letzteren im Vorteil durch den gewöhnlich größeren Materialreichtum, vollständigere Erhaltung und, bei vielen Gruppen der Wirbellosen, durch die lückenlose Überlieferung des ontogenetischen Werdeganges ihrer Schalen- und Gehäusebildungen. Eine eingehende Analyse unter Ausnutzung dieser Vorzüge läßt daher auch aus den Wirbellosen tragfähige allgemeine Schlußfolgerungen gewinnen.

Die hier vorgelegten Untersuchungen beschäftigen sich mit einigen Clymeniengruppen aus dem höheren Oberdevon, die durch abnorme, dreieckige Aufwindung und einen dementsprechend dreiseitigen Gehäuseumriß ausgezeichnet sind. Einzelne extreme Vertreter unter ihnen gehören wohl mit zu den abenteuerlichsten Gestalten, die im Rahmen der Cephalopoden überhaupt entwickelt wurden. Manche dieser Formen sind bereits seit langem bekannt und mit Namensattributen, wie *distorta*, *paradoxa* usw., belegt worden, die auf das Seltsame und Ungewöhnliche dieser Typen hinweisen. Sie konnten aber bisher nicht befriedigend eingeordnet werden. Infolge ihrer aberranten Gehäusegestalt standen sie so völlig isoliert da, daß sich stammesgeschichtlich und systematisch keine Anknüpfungspunkte für sie ergeben wollten.

Durch jahrelange planmäßige Schürfungen und Aufsammlungen im Oberdevon des Rheinischen Gebirges, Oberfrankens und Niederschlesiens, die daneben natürlich auch noch andere paläontologische und stratigraphische Ziele verfolgten, habe ich versucht, etwas Licht in diesen eigenartigen Formenkreis zu bringen. Erfreuliche Ergeb-

nisse zeitigte vor allem meine horizontmäßige Sammelarbeit im Hönnetalbahneinschnitt bei Oberrödinghausen auf Blatt Balve (Sauerland). Dieser Aufschluß an beiden Seiten der Bahnböschung muß heute als der beste und reichste Fundpunkt des in Frage kommenden Horizonts, der hochoberdevonischen *Wocklumeria*-Stufe, gelten. Es wurden dort allein nahezu 1700 Vertreter der hier behandelten Entwicklungsreihen geborgen. Darunter findet sich eine Anzahl von Formen, die infolge ihrer großen Seltenheit sich seither der Kenntnis entzogen hatten und die nun den Anschluß der aberranten Extremtypen an normal gestaltete Clymenien herzustellen gestatten.

Diese Formen gehören großenteils neuen Arten und auch neuen Gattungen an. Sie waren zunächst systematisch zu bearbeiten im Zusammenhange mit den seither zwar benannten, aber vielfach auch nur unvollkommen bekannten und in mancher Hinsicht falsch dargestellten älteren Arten. Leider war es aus Raummangel nicht möglich, diesen systematischen Teil der Untersuchungen, der notgedrungen einen erheblichen Umfang gewann, mit in diese Festschrift aufzunehmen. Er mußte, obwohl er eigentlich erst die Grundlagen für die hier gegebene Darstellung liefert, abgetrennt werden und soll nunmehr gesondert in den Veröffentlichungen der Preuß. Geol. Landesanstalt erscheinen[1]). Auch alle Einzelheiten über das stratigraphische Vorkommen der behandelten Formen und über das in diesem Zusammenhange besonders wichtige Hönnetalprofil sind dort einzusehen. Durch äußere Notwendigkeiten gezwungen, beschränken wir

[1]) Zusatz (September 1937): Als der vorliegende Aufsatz im Dezember 1934 abgefaßt wurde, hatte er den Charakter einer Erstmitteilung. Da seine Drucklegung sich leider immer mehr verzögerte und überhaupt in Frage gestellt schien, konnte schließlich die Veröffentlichung der oben angekündigten ausführlichen Abhandlung nicht länger hinausgeschoben werden. Sie liegt jetzt unter dem Titel „Zur Stratigraphie und Paläontologie der Wocklumer Schichten (Oberdevon)“ (Abh. preuß. geol. Landesanst., n. F. *178*, 132 S., 27 Abb., 4 Taf., Berlin 1937) ausgedruckt vor. Auch in verschiedenen anderen Zusammenhängen bin ich inzwischen auf die hier beschriebenen Beobachtungen eingegangen. — Ursprünglich sollte diesem Beitrage eine Tafel mit einer Darstellung der wichtigsten Typen beigegeben werden. Sie erübrigt sich jetzt, nachdem inzwischen das gesamte Belegmaterial abgebildet worden ist. Nur einige wenige Textabbildungen, die zum Verständnis notwendig sind, werden hier aus der umfassenden Arbeit wiedergegeben. Für die Überlassung der Druckstöcke habe ich der Preuß. Geol. Landesanstalt zu danken.

uns also hier auf eine kurze und mehr allgemeine Darstellung der Entwicklungsreihen und verweisen hinsichtlich der eingehenden Begründung der neuen Art- und Gattungsnamen auf die ausführliche systematische Arbeit, in der auch ein größeres Belegmaterial zur Abbildung gelangt.

## II. Das Beobachtungsmaterial.

### 1. Die Reihe der *Soliclymenia paradoxa* (Mstr.).

Die erste Reihe unserer Clymenien mit Herausbildung einer dreieckigen Gehäusegestalt umfaßt nur wenige Glieder, und außerdem liegen die Verhältnisse hier sehr klar und einfach.

Im ersten Hefte seiner „Beiträge zur Petrefacten-Kunde" beschrieb Graf Münster (1839, S. 14, Taf. 16, Fig. 6 a — d) aus dem höheren Oberdevon des Schübelhammers im Frankenwalde eine kleine berippte Clymenie, die einen ausgesprochen dreiseitigen Gehäuseumriß besitzt und als *Clymenia paradoxa* bezeichnet wurde (Abb. 10 c). Diese auffallende Form ist in der Folgezeit nicht weiter berücksichtigt worden. C. W. Gümbel beispielsweise geht in seiner Monographie der Clymenien des „Fichtelgebirges" (1863) mit keinem Worte auf sie ein. Erst 1870 beschrieb E. Tietze (S. 136, Taf. 16, Fig. 14) ein zweites Exemplar der Art aus der *Wocklumeria*-Stufe von Ebersdorf in Schlesien und erbrachte damit den Nachweis, daß es sich nicht etwa um eine einmalige Zufalls- oder Mißbildung, sondern um eine mehrfach verkörperte und über ein weiteres Gebiet verbreitete Form handelt. Das Original Münster's scheint verlorengegangen zu sein; das von Tietze dagegen ist erhalten. Außerdem sind noch vier weitere Exemplare in London und Göttingen vorhanden. Nach Überwindung einiger Schwierigkeiten gelang es, die bisher unbekannte Lobenlinie herauszupräparieren. Sie ist sehr einfach gebaut und zeigt in ihrem äußeren Abschnitte einen flachgerundeten Lateral- und einen erheblich tieferen, ebenfalls gerundeten Externlobus (Abb. 1).

Eine normal spiralig aufgerollte Form, die morphologisch als Ausgangspunkt der aberranten Gehäusebildung von *paradoxa* gelten kann, war bereits 1840 (S. 157) von L. von Buch als *Goniatites solarioides* (Abb. 10 a) beschrieben worden. Sie stimmt in der losen Aufrollungsart der zahlreichen, nur langsam an Höhe zunehmenden Windungen, der bedeutenden Nabelweite, dem Charakter der Be-

rippung und, wie die Präparation ergab, auch in der Lobenlinie (Abb. 2) völlig mit *paradoxa* überein.

Wesentlich für die Lobenlinie dieser beiden Formen ist der Besitz eines ausgesprochenen Extern l o b u s, während bei der Mehrzahl der Clymenien der auf den frühesten Jugendwindungen noch angelegte primäre Externlobus ontogenetisch durch einen Extern s a t t e l ersetzt wird. Auf Grund dieses verschiedenen entwicklungs-

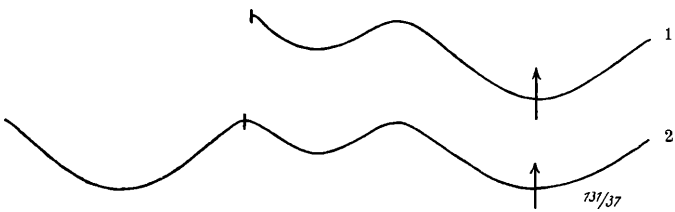


Abb. 1—2. Lobenlinien von Vertretern aus der Reihe der *Soliclymenia paradoxa* (Mstr.). — 1. *Soliclymenia paradoxa* (Mstr.). — 2. *S. solarioides* (v. B.). — Beide aus der *Wocklumeria*-Stufe von Ebersdorf, Originale im Geol. Inst. Göttingen bzw Breslau.

geschichtlichen Verhaltens und unter Heranziehung weiterer morphologischer Besonderheiten habe ich seinerzeit (1923, S. 27) die Formenschar der Clymenien in zwei Hauptgruppen zerlegt. Die erste von ihnen, die Superfamilie *Gonioclymenida*, umfaßt die Formen mit Beibehaltung und progressiver Entwicklung des Externlobus. Ihr steht die Superfamilie *Platyclymenida* mit einer Reduktion des ursprünglichen Externlobus und Umwandlung in einen Externsattel gegenüber. Die beiden Arten *solarioides* und *paradoxa*, für die eine neue Gattung *Soliclymenia*[2]) aufgestellt wird, gehören mit ihrem zeitlebens beibehaltenen Externlobus der Superfamilie *Gonioclymenida* an. In deren Rahmen vertritt *Soliclymenia* zusammen mit *Hexaclymenia* Schdwf. und der neuen Gattung *Progonioclymenia*[3]) eine niedrig spezialisierte Gruppe (Fam. *Hexaclymenidae*), welche die Wurzel sowohl der übrigen Gonioclymenien, wie überhaupt der gesamten Clymenien bildet. Wir wollen hier nur soviel festhalten, daß es sich bei allen diesen Formen um kleinwüchsige, dünnscheibenförmige, weitgenabelte Gehäusetypen mit zahlreichen, langsam an Größe zunehmenden, niedrigmündigen Windungen und einer Loben-

[2]) Genotyp: *Goniatites solarioides* v. Buch, 1840, S. 157, Taf. 1, Fig. 5.

[3]) Genotyp: *Clymenia acuticostata* Braun in Münster, 1842, S. 126, Taf. 12, Fig. 6 a — c.

linie handelt, die lediglich aus den drei Grundelementen des Intern-, Lateral- und Externlobus mit den zugehörigen Sätteln besteht.

*Soliclymenia solarioides* und *paradoxa* treten zwar zusammen in einem und demselben Horizonte der *Wocklumeria*-Stufe auf. Aus den weiter unten erörterten Gründen schließt das indessen keineswegs eine Ableitung der *paradoxa* von *solarioides* aus. Diese Herleitung wird im Gegenteil noch gefestigt durch eine dritte gleichfalls damit zusammen vorkommende Form, die ein typisches Übergangsglied bildet. Diese als *Soliclymenia semiparadoxa* bezeichnete neue Art (Abb. 10 b) zeigt in frühester Jugend noch eine normale spiralige Aufrollung der Windungen und gleicht darin der *solarioides*. Auf einem späteren Stadium setzt eine winklige Knickung der Umgänge ein, die indessen auch zwischen den abgerundeten Knickstellen noch leicht bogenförmig herausgewölbt sind, so daß das Gesamtgehäuse einen abgerundet dreieckigen Umriß besitzt. Im Gegensatz dazu sind bei *paradoxa* die Windungen bereits von einem noch früheren Jugendstadium ab dreieckig geknickt, und die Seiten des Dreiecks sind fast starr gerade geworden.

Offenbar ist in dieser Reihe die Ausbildung der Dreiecksgestalt sehr rasch, nahezu explosiv erfolgt, da sich Ausgangs- und Endform noch miteinander vergesellschaftet finden. Außerdem spielt dieser gesamte Entwicklungsprozeß sich im Rahmen einer einzigen Gattung ab. Das soll soviel besagen, daß weitere Umformungen in der Gehäusegestalt, Skulptur oder Lobenlinie nicht vorliegen, die uns veranlassen könnten, generische Schnitte in diese Entwicklungsreihe hineinzutragen.

2. Die Reihe der *Epiwocklumeria applanata* (Wdkd.).

In seinen „Genera der Palaeoammonoidea" beschrieb R. Wedekind (1918, S. 157) eine neue Gattung *Wocklumeria*, die als Leitform der Wocklumer-Schichten gelten sollte. Als Genotyp diente *W denckmanni* Wdkd., eine Art, die nach späteren Feststellungen H. Schmidt's (1924, S. 121) mit *W sphaeroides* (Rh. Richter) zu vereinigen ist. Sie zeigt in der Jugend (Abb. 10 e, $f_1$) ein dreieckig geknicktes und außerdem durch tiefe Einschnürungen dreigelapptes Gehäuse; der Nabel ist weit offen und von typisch dreieckiger Gestalt. Im Alter (Abb. 10 $f_2$) dagegen ist das Gehäuse normal spiralig aufgerollt, von gerundetem Umriß und nicht durch Einschnürungen gekerbt. Die Lobenlinie (Abb. 4 a) ist gliederreich; außer den drei

Grundelementen des Intern-, Lateral- und Externlobus sind noch drei Umbilikalloben entwickelt.

Als weitere Formen stellte WEDEKIND (1918, S. 157, 172—173) *W. paradoxa* und *W paradoxa* var. *applanata* hierher. *W paradoxa* hat indessen, wie ich schon 1926 (S. 114) andeutete, mit *W sphaeroides* nichts zu tun. Die Lobenlinie (Abb. 6 a) ist grundverschieden; es fehlt ihr nicht nur der Extern-, sondern auch ein Internlobus.

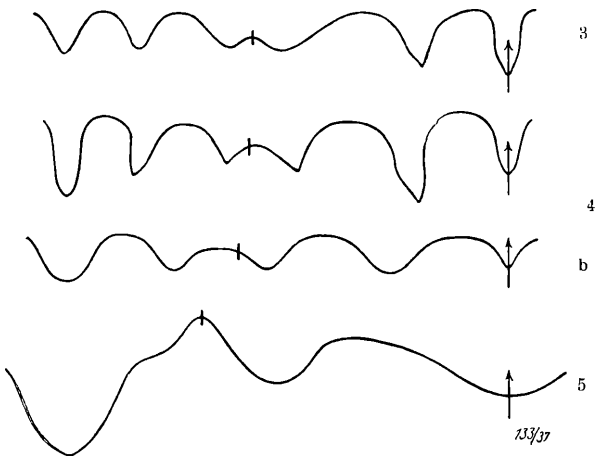


Abb. 3—5. Lobenlinien von Vertretern aus der Reihe der *Epiwocklumeria applanata* (WDKD.). — 3. *Epiwocklumeria applanata* (WDKD.). — 4. *Wocklumeria sphaeroides* (RICHT.), a Altersloben-linie, b frühjugendliche Lobenlinie. Beide Arten aus der *Wocklumeria*-Stufe des Hönnetalbahn-einschnittes. — 5. *Pachyclymenia abeli* n. sp. *Orthoclymenia*-Stufe von Braunau. — Originale im Geol. Landesmus. Berlin.

Damit gehört diese Art, für die ich (a. a. O.) die Gattung *Parawocklumeria* aufstellte, einer völlig anderen Clymeniengruppe an und zeigt lediglich in der Gehäusegestalt eine gewisse äußerliche Ähnlichkeit als Ausdruck einer parallelen Entwicklungsrichtung.

Ferner hat sich jetzt ergeben, daß die var. *applanata* wiederum nichts mit *W paradoxa* zu tun hat. Ihre Lobenlinie (Abb. 3) entspricht vielmehr der von *W sphaeroides*. Infolge der bedeutenden Unterschiede in der Gehäusegestalt fasse ich sie jedoch als Typus einer eigenen Gattung *Epiwocklumeria* n. gen. auf. Alle diese Formen wurden seinerzeit von WEDEKIND als Goniatiten betrachtet, was nach ihrer Gehäusegestalt ja auch naheliegend war. Später (1924, S. 107—108) mußte ich jedoch feststellen, daß der Sipho an der Internseite gelegen ist und sie damit zu den Clymenien gehören.

Solange diese Formen noch als Goniatiten gelten konnten, schien ihre systematische Einordnung befriedigend gelöst; als Clymenien aber standen sie völlig beziehungslos da. Einen Schritt weiter geführt haben mich hier insbesondere meine Aufsammlungen im Hönnetalprofil, die neben einem Riesenmaterial von rund 940 Wocklumerien und etwa 670 Parawocklumerien eine ganze Anzahl von Übergangsformen lieferten. Hinsichtlich der Reihe der *Parawocklumeria paradoxa* ist es damit gelungen, die aberranten Endglieder auf normal gestaltete Clymenien zurückzuführen und lückenlos durch zahlreiche Bindeglieder mit ihnen zu verknüpfen.

In der hier zunächst zu besprechenden Gruppe der *Epiwocklumeria applanata* haben sich die Verhältnisse noch nicht so weitgehend klären lassen, doch können wir auch da bereits eine ganze Reihe bestimmter Aussagen machen. Das Endstadium dieses Kreises, *E. applanata* (Abb. 10 g) selbst, findet sich im Hönnetalbahneinschnitt allein in der obersten Schicht der *Wocklumeria*-Stufe. Die Art ist durch ein flachscheibenförmiges, ungenabeltes Gehäuse gekennzeichnet, das in der Jugend ausgesprochener, im Alter abgerundet dreieckig ist und außerdem durch Einschnürungen dreigelappt erscheint. Auch abgesehen von dem dreiseitigen Umriß entfernt sich diese Form durch die starke Umhüllung der Windungen und das Fehlen eines Nabels — auf dem Steinkern ist ein winziger Nabel sichtbar, der aber bei beschalten Exemplaren vollkommen ausgefüllt sein wird — so erheblich von der weitnabligen Normalgestalt der Clymenien, daß sie zunächst nirgends angeschlossen werden kann. Der äußere Eindruck ist vollkommen der eines Goniatiten, und eine Verwechslung etwa mit einem *Cheiloceras* oder *Imitoceras* ist leicht möglich.

In etwas älteren Schichten unseres Profils beginnt *Wocklumeria sphaeroides* (Abb. 10 $f_1$, $f_2$), die infolge ihres dickscheibenförmigen bis kugeligen Gehäuses mit einander stark umfassenden Windungen zwar auch immer noch einem Goniatiten recht ähnlich sieht, aber doch durch einen offenen Nabel schon clymenienartige Züge trägt. Bei der ihr vorangehenden Art *W. aperta* n. sp. (Abb. 10 e) erreicht der Nabel sogar eine recht erhebliche Weite.

Die Nabelweite nimmt also bei den älteren Gliedern dieser Reihe schrittweise zu. Dadurch wird eine Verbindung der ungenabelten Endform mit normal genabelten Clymenien hergestellt. Ebenso bildet

*Wocklumeria* eine Brücke zwischen dem zeitlebens dreieckig gestalteten Gehäuse von *Epiwocklumeria* und dem normal spiralig aufgewundenen und gerundeten Gehäuse, das für die Stammformen anzunehmen ist: Die Jugendwindungen von *Wocklumeria* (Abb. 10 e, $f_1$) entsprechen in ihrer Dreiecksgestalt und dem Besitz von drei Einschnürungen, die auf den Dreiecksseiten senkrecht stehen, dem Gehäusetyp von *Epiwocklumeria*, während das Altersgehäuse (Abb. 10 $f_2$) mit seinem gerundeten Umriß und ohne Einschnürungen das Bild normaler Clymenien bietet.

In den tieferen Schichten unseres Profils sind mir irgendwelche Clymenien, die mit Sicherheit als Vorformen von *Wocklumeria* in Betracht kommen, nicht bekanntgeworden. Wir können uns indessen ein recht zuverlässiges Bild davon machen, wie die Wurzel der Wocklumerien ausgesehen haben muß. Zunächst die Gehäusegestalt angehend, ist eine dickscheibenförmige, mäßig weitgenabelte, goniatitoide Form ohne dreieckige Knickung der Windungen und ohne Einschnürungen zu erwarten. Die Lobenlinie muß durch den Besitz eines Externlobus ausgezeichnet sein, da bei *Wocklumeria* von den frühesten Jugendstadien (Abb. 4 b) an ein solcher vorhanden ist und sie damit der Gruppe der *Gonioclymenida* angehört. Außerdem muß etwa eine Tendenz zur Ausbildung von Umbilikalloben nachweisbar sein, die bei *Wocklumeria* und *Epiwocklumeria* reich entwickelt sind.

Eine Form, die alle diese Bedingungen in modellartiger Vollkommenheit erfüllt, konnte ich in der nächstälteren *Orthoclymenia*-Stufe nachweisen. Es ist das der Vertreter einer neuen Gattung und Art, die ich zu Ehren unseres Jubilars als *Pachyclymenia abeli* bezeichne. Die Gehäusegestalt dieser Art (Abb. 10 d) entspricht dem Altersgehäuse von *Wocklumeria plana* n. sp., der flachsten Form der Gattung *Wocklumeria*, und ferner beispielsweise dem der *Cyrtoclymenia angustiseptata* (Mstr.), einer typischen Clymenienart. Die Windungen sind hier auch in der Jugend in normaler Spirale aufgerollt, ohne alle Dreiecksbildung und ebenso ohne Einschnürungen. Die Lobenlinie ist in Abb. 5 wiedergegeben. Sie ist von einfachem Verlaufe und zeigt, wie vorauszusetzen war, einen flachgerundeten Extern- und die beginnende Anlage eines ersten, inneren Umbilikallobus.

Zwischen *Pachyclymenia* und *Wocklumeria* sind noch eine oder mehrere Zwischenformen mit den entsprechenden Übergangsstadien

der Lobenlinie zu erwarten, aber einstweilen nicht sicher bekannt. Die drei Glieder *Pachyclymenia*, *Wocklumeria* und *Epiwocklumeria* müssen daher vorläufig genügen, um diese goniatitoide, das heißt dickscheibenförmige und verhältnismäßig enggenabelte, Clymienreihe mit Herausgestaltung eines dreiseitigen Gehäuseumrisses zu belegen. Sie sind als eigene Familie im Rahmen der *Gonioclymenida* zu bewerten, die ich *Wocklumeridae* nenne. Die Wurzel von *Pachyclymenia* und damit der Familie ist in den weitgenabelten Gestalten der Fam. *Hexaclymenidae* zu suchen. *Pachyclymenia* steht diesen Formen noch sehr nahe und unterscheidet sich von ihnen lediglich durch die bereits eingetretene goniatitische Differenzierung des Gehäuses und die Anlage eines Umbilikallobus.

Die Reihen der *Soliclymenia paradoxa* und der *Epiwocklumeria applanata* gehen also auf die gleiche Wurzel zurück und zeigen in der dreieckigen Gehäusegestaltung eine parallele, gleichsinnige Formbildung, in anderen Merkmalen dagegen eine divergente Entwicklung, in denen nämlich, welche die Unterscheidung der beiden Gruppen bedingen.

### 3. Die Reihe der *Parawocklumeria paradoxa* (Wdkd.).

Die vorliegende Entwicklungsreihe ist die gliederreichste und läßt uns in recht geschlossener Folge die Entwicklung von normalen, scheibenförmigen und weitgenabelten Gehäusetypen zu kugligen, extrem enggenabelten, dreieckigen und dreigelappten Formen belegen, die mit ihren Ausgangsformen nicht mehr die mindeste Ähnlichkeit zeigen.

Das Endglied *Parawocklumeria paradoxa* (Abb. 10 n) erscheint selbst so aberrant, daß man es nicht einmal ohne weiteres als einen Cephalopoden ansprechen würde. R. Wedekind (1918, S. 173) gibt an, die Form ursprünglich für einfache Kalkknollen des Knollenkalkes gehalten zu haben. Das Gehäuse zeigt einen abgerundet dreieckigen Umriß und ist weiterhin durch drei Einschnürungen so tief eingekerbt, daß die einzelnen Sektoren aus den Furchen gleichsam herausquellen. Der Nabel ist sehr eng, von der Form eines winzigen Dreiecks. Die Windungen sind extrem niedrigmündig. Die Mündung bzw. die Bruchfläche einer Windung hebt sich daher oft, namentlich wenn sie gerade in eine Einschnürung fällt, so wenig von dem vorhergehenden Umgange ab, daß sie kaum zu entdecken ist und

man im Zweifel sein kann, wo am Gehäuse vorn und hinten ist. Die Lobenlinie ist in Abb. 6 a — b dargestellt. Durch ihren Innen- und Außensattel weicht sie vollkommen von der der Clymenien aus den beiden seither behandelten Reihen ab. Der Laterallobus ist breitgerundet. Außerdem sind noch drei Umbilikalloben entwickelt.

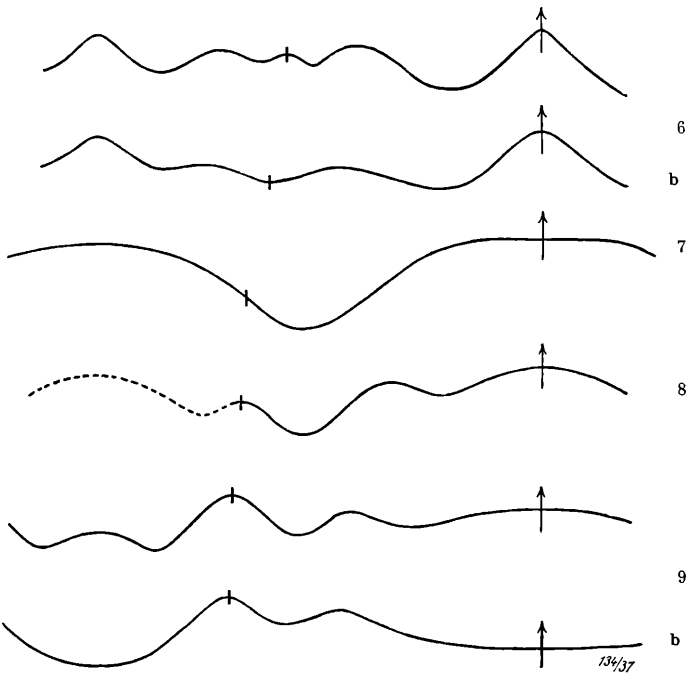


Abb. 6—9. Lobenlinien von Vertretern aus der Reihe der *Parawocklumeria paradoxa* (Wdkd.). — 6. *Parawocklumeria paradoxa* (Wdkd.), a Alterslobenlinie, b jugendliche Lobenlinie — 7. *Triaclymenia triangularis* n. sp. — 8. *Kamptoclymenia trivaricata* n. sp. *Wocklumeria*-Stufe von Ebersdorf, Original im Geol. Inst. Breslau. — 9. *K. endogona* n. sp., a Alterslobenlinie, b jugendliche Lobenlinie — 6—7, 9. *Wocklumeria* Stufe des Hönnetalbahneinschnittes. Originale im Geol Landesmus. Berlin.

Als Ausgangsform dieser Reihe muß eine Clymenie (Abb. 10 h) gelten, die in den tieferen Schichten der *Wocklumeria*-Stufe zwar selten ist, aber durch beharrliches Suchen doch in einer ganzen Reihe von Stücken nachgewiesen werden konnte. Sie ist weitgenabelt und im Alter normal spiralig aufgerollt mit recht breiten, einander nur wenig umfassenden Umgängen. Die Jugendwindungen dagegen zeigen eine anormale Aufrollung. Sie sind dreieckig, bisweilen auch modifiziert viereckig gestaltet und tragen drei bzw. vier flache Ein-

schnürungen. Dieses Stadium ist auf die früheste Jugend beschränkt und macht alsbald einer normalen Rundung Platz. Die Lobenlinie zeigt in der Jugend (Abb. 9 b) einen flachgerundeten Externlobus, in dem sich später ein niedriger, breiter Externsattel erhebt (Abb. 9 a). In analoger Weise wölbt sich in dem ursprünglich tiefen Internlobus ein Innensattel auf. Ich nenne diese neue Art *Kamptoclymenia endogona* (Genotyp) und dehne die gleichfalls neue Gattung *Kamptoclymenia* auf alle die Formen mit entsprechendem Typus der Lobenlinie aus.

Ein zweiter Vertreter der Gattung ist *K. trigona* n. sp. (Abb. 10 i), eine Form, bei der nun bereits das gesamte Gehäuse von der Dreiecksgestalt erfaßt ist. Es ist jedoch dabei eine Bevorzugung der Jugendwindungen zu erkennen. Sie sind ausgesprochener dreieckig, das heißt besitzen schärfere Knickstellen und nahezu gerade Dreiecksseiten. Im Alter greift ein mehr abgerundet dreieckiger Umriß Platz. Die Einschnürungen sind ganz auf das Jugendstadium beschränkt. Diese Form entspricht in ihrem Aufrollungsmodus der *Soliclymenia semiparadoxa* aus unserer ersten Reihe (vgl. Abb. 10 b, i).

Daran schließt sich *K. trivaricata* n. sp. (Abb. 10 k) an, die wiederum einige Fortschritte auf der eingeschlagenen Entwicklungsbahn zeigt. Das Gehäuse ist ausgesprochen dreieckig geworden, und drei recht kräftig eingedrückte Einschnürungen sind auch im Alter entwickelt. Außerdem hat sich der Nabel erheblich verengt. Die Lobenlinie (Abb. 8) zeigt insofern eine Umformung, als der ventrale Ast des Laterallobus hoch aufsteigt und der Externsattel kräftiger vorgewölbt ist. Diese Form kann, was die Dreiecksgestalt des Gehäuses betrifft, mit *Soliclymenia paradoxa* aus unserer ersten und mit der Jugendform von *Wocklumeria aperta* aus der zweiten Entwicklungsreihe auf eine Stufe gestellt werden (vgl. Abb. 10 c, e, k).

In *Triaclymenia triangularis* n. gen., n. sp. (Abb. 10 l) tritt uns dann eine typisch dreieckige, noch enger genabelte und außerdem tief eingeschnürte Form entgegen, bei der die Lobenlinie (Abb. 7) eine entscheidende Umwandlung erfahren hat. Der Externsattel, der bei *Kamptoclymenia trivaricata* (Abb. 8) schon kräftig vorgewölbt war, aber nach Art eines Mediansattels noch seitliche Reststücke des Externlobus bestehen ließ, hat hier den Externlobus gleichsam völlig überwältigt und ersetzt. Ebenso ist an Stelle des ursprünglichen Internlobus ein hoher Internsattel ausgebildet, so daß

die Lobenlinie jederseits nur den neben der Naht gelegenen schmalen, zwischen zwei Sätteln eingeschlossenen Laterallobus zeigt. Diese Form können wir dem Einrollungsgrad und der Dreiecksgestalt nach mit dem Jugendgehäuse von *Wocklumeria sphaeroides* aus unserer zweiten Reihe vergleichen (vgl. Abb. 10 $f_1$, 1).

Wiederum einen neuen Typus der Lobenlinie läßt die Gattung *Parawocklumeria* erkennen. Sie ist erheblich höher differenziert als die von *Triaclymenia*, und wir müssen annehmen, daß hier entweder eine sprunghafte Umformung erfolgt ist, oder daß sich dazwischen noch unbekannte Übergangsglieder einschieben. Wie bei *Triaclymenia* sind ein Extern- und ein Internsattel vorhanden (Abb. 6 a—b). Beide sind indessen verschmälert, ersterer zugunsten des Laterallobus, der breitgerundet und weiter nach außen gerückt ist. Dadurch ist am Nabel Platz zur Ausbildung eines kleinen Umbilikallobus gewonnen. Im inneren Abschnitt der Lobenlinie sind gleich zwei weitere Umbilikalloben neu entstanden.

Hinsichtlich der Gehäusegestalt dagegen beobachten wir einen lückenlosen Anschluß an die bei *Triaclymenia* erreichte Entwicklungshöhe. Der weitest genabelte Vertreter von *Parawocklumeria*, *P patens* n. sp., gleicht äußerlich der *Triaclymenia triangularis* (Abb. 10 l) so vollkommen, daß er ohne Kenntnis der Lobenlinie kaum unterscheidbar ist.

Ein dicker scheibenförmiges, dabei durch Einschnürungen noch tiefer dreigelapptes Gehäuse kennzeichnet die nächste Art *P. distorta* (Tietze, 1870, S. 131, Taf. 17, Fig. 43), die in unserer Abb. 10 m wiedergegeben ist. Außerdem ist hier der dreieckige Nabel in der Jugend wesentlich enger als bei *patens;* im Alter dagegen

Erklärung zu Abb. 10.

Schematische Darstellung der drei parallelen Entwicklungsreihen (I—III). Die hinsichtlich der Gehäuseentwicklung auf gleicher Stufe stehenden Formen sind in der Abbildung auf die gleiche Höhe gesetzt. Die einzelnen Buchstaben bedeuten: a *Soliclymenia solarioides* (v B.) — b *S. semiparadoxa* n. sp. — c *S. paradoxa* (Mstr.) — d *Pachyclymenia abeli* n. sp. — e *Wocklumeria aperta* n. sp., Jugendgehäuse — f *W. sphaeroides* (Richt), $f_1$ Jugendgehäuse, $f_2$ Altersgehäuse — g *Epiwocklumeria applanata* (Wdkd.) — h *Kamptoclymenia endogona* n. sp. — i *K. trigona* n. sp. — k *K. trivaricata* n. sp. — l *Triaclymenia triangularis* n. sp. (die Abbildung kann gleichzeitig auch zur Veranschaulichung der in der Gehäusegestalt übereinstimmenden *Parawocklumeria patens* n. sp. dienen) — m *Parawocklumeria distorta* (Tietze) — n *P. paradoxa* (Wdkd.) — Die einzelnen Abbildungen sind der Einheitlichkeit halber auf die gleiche Größe gebracht und stellen teils Vergrößerungen, teils Verkleinerungen dar. $f_1$ ist so ein vergrößertes Jugend-, $f_2$ ein verkleinertes Alter exemplar. e gibt die vergrößerten Jugendwindungen von *Wocklumeria aperta* wieder; das Altersgehäuse stimmt bis auf einen etwas weiteren Nabel mit dem in Abb. d wiedergegebenen ausgewachsenen Gehäuse von *Pachyclymenia abeli* überein. Das ist bei einem Vergleich dieser beiden Abbildungen zu beachten.

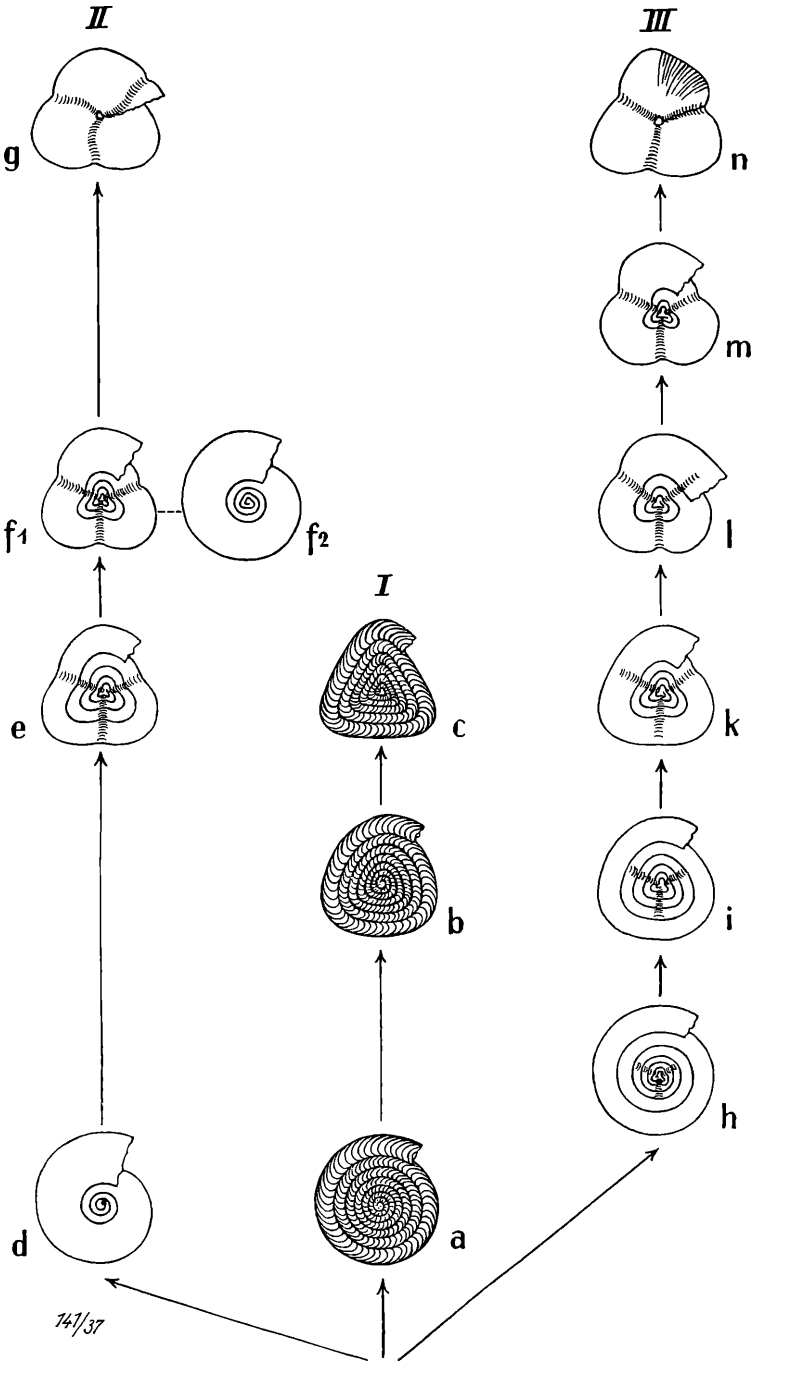


Abb. 10.

erweitert er sich plötzlich durch Egredieren der letzten Windung und nähert sich damit wieder der Nabelweite von *patens*.

Den Abschluß dieser Reihe bildet die oben schon kurz gekennzeichnete *P. paradoxa* (Wdkd.) (Abb. 10 n) mit ihrem dickgeblähten, stark dreigelappten Gehäuse und dem fast geschlossenen Nabel. Ihr Gehäusetyp entspricht in nahezu allen Einzelheiten dem der *Epiwocklumeria applanata*, des Endgliedes unserer zweiten Reihe (vgl. Abb. 10 g, n).

Das besondere Kennzeichen der vorliegenden Entwicklungsserie besteht in der Herausgestaltung eines Innen- und Außensattels anstatt der in den anderen Reihen beibehaltenen primären Intern- und Externloben. Die Gruppe, die wir als Fam. *Parawocklumeridae* zusammenfassen, gehört damit der Superfam. *Platyclymenida* an. Die jugendliche Lobenlinie von *Kamptoclymenia* (Abb. 9 b) zeigt indessen noch einen breitgerundeten Externlobus. Dieser Charakter zusammen mit dem extrem weitgenabelten und aus zahlreichen niedrigmündigen Windungen aufgebauten Gehäuse läßt eindeutig auf eine Abstammung aus der Fam. *Hexaclymenidae* im Rahmen der *Gonioclymenida* schließen. Die Stammform muß eine glatte, weitgenabelte Clymenie gewesen sein von ganz ähnlicher Gehäusegestalt, wie sie *Kamptoclymenia endogona* zeigt, aber noch ohne die winklige Knickung der Innenwindungen. Sie muß ferner eine Lobenlinie besessen haben wie *K. endogona* in der Jugend.

Wir können diese Urform noch nicht unmittelbar vorweisen. Vielleicht liegt sie in der Gattung *Hexaclymenia* vor. Das hat insofern einige Wahrscheinlichkeit, als auch bei verschiedenen Gliedern unserer Reihe im Alter eine stumpf kielartige Umgestaltung der Externseite auftritt, wie sie für jene Gattung bezeichnend ist. Auf jeden Fall steht die Urform der Parawocklumerien der Gattung *Hexaclymenia* und ferner auch dem Genus *Soliclymenia*, das sich allerdings durch Berippung unterscheidet, außerordentlich nahe, so daß damit praktisch die Frage nach der Abstammung als gelöst betrachtet werden kann.

## III. Die Deutung der Beobachtungen.

Im vorstehenden haben wir eine ganze Anzahl von Clymenien kennengelernt, die sich durch eine abnorme, dreieckige Gehäusegestalt auszeichnen. Die Ähnlichkeit im äußeren Gehäusebilde ist aber kein typisches Merkmal, das nahe Verwandtschaft beweist

und etwa zu einer systematischen Zusammenfassung berechtigt. Eine Berücksichtigung auch der übrigen Charaktere, vor allem der Lobenlinie, enthüllte vielmehr tiefgreifende Unterschiede, die den Übereinstimmungen in der Gehäusegestalt übergeordnet sind.

Durch genaue Vergleichung aller zugänglichen Merkmale haben wir in diesem durch die äußerliche Gehäusegestalt lose zusammengehaltenen Gesamtkreise drei verschiedene Reihen feststellen können, die je durch einen ganz bestimmten Charakter des Gehäuses, der Skulptur oder der Lobenlinie gekennzeichnet sind. Und in jeder dieser Reihen wird die dreieckige Knickung der Windungen scheinbar völlig unabhängig und selbständig erworben. Sie zeitigt hier so vollkommen ähnliche Erscheinungen, daß wir für zahlreiche Formen der einen Reihe äußerlich durchaus übereinstimmende Parallelformen einer anderen Reihe bezeichnen können (vgl. Abb. 10).

Über die Bedeutung der dreieckigen Gehäusegestaltung können wir leider nicht allzuviel aussagen. Fest steht lediglich so viel, daß es sich nicht um Mißbildungen, pathologische Einzelerscheinungen handelt. Wir haben es vielmehr mit zwar aberranten, aber doch gesetzmäßigen Entwicklungsreihen zu tun, deren einzelne Glieder je in mehreren, vielfach sogar überaus zahlreichen Individuen vorliegen. Außerdem besteht keine Isolierung auf einen einzigen Fundpunkt mit etwa aberranten Lebensbedingungen, sondern diese Formen sind über ein weites Gebiet gleichmäßig verbreitet. Wenn man so will, könnte man also höchstens von einem pathologischen Verhalten der gesamten Clymenienreihen sprechen. Ihre exzessive Entwicklung könnte dann mit dem bald darauf eintretenden Erlöschen in Zusammenhang gebracht werden.

Im übrigen ist einstweilen nicht erkennbar, daß diese abnorme Gehäusebildung irgendeinen bestimmten oder wenigstens unmittelbaren Anpassungswert besitzt. Sie wird kaum einen besonderen Vorteil, ebensowenig aber auch einen nennenswerten Nachteil gebracht haben. Durch den Übergang zu einer neuen Lebensweise dürfte sie kaum bedingt sein; denn sowohl ein freies Schwimmen wie etwa ein Kriechen am Boden wird, soweit zu beurteilen ist, weder eine Erschwerung noch eine Erleichterung durch die aberrante Gehäuseaufrollung erfahren haben. Etwaige Sonderbedingungen, wie ein Leben in Korallenriffen, Tangrasen u. dgl., aber liegen nicht vor.

Auch irgendwelche physikalische oder chemische Änderungen in der Umwelt unserer Clymenien kommen wohl als unmittelbar be-

wirkende Ursache nicht in Betracht. Denn keineswegs ist die gesamte Cephalopodenfauna der betreffenden Schichten von der Dreiecksbildung des Gehäuses erfaßt. Die Goniatiten, ferner andere Clymenien der Gattungen *Kalloclymenia, Glatziella, Postglatziella, Cyrtoclymenia, Oxyclymenia, Cymaclymenia*, die mit diesen Formen vergesellschaftet sind, zeigen normal spiralig eingerollte Gehäuse ohne jede Spur einer dreiseitigen Knickung ihrer Windungen. Es ist also lediglich daran zu denken, daß irgendwelche Änderungen im Salzgehalt, in der Temperatur des Meereswassers o. dgl. die Dreiecksbildung ausgelöst haben, und zwar das bei denjenigen Formen, welche die Disponiertheit dazu bereits in sich trugen bzw. über eine derartige Reaktionsfähigkeit von vornherein verfügten.

Diese Auffassung hat die größte Wahrscheinlichkeit für sich, da wir zeigen konnten, daß die drei parallel entwickelten Reihen sich von einer einheitlichen Wurzel ableiten. Wir würden damit anzunehmen haben, daß noch vor der Aufspaltung in die drei Reihen von der gemeinsamen Stammform bzw. Stammgruppe durch irgendwelche Ursachen und dadurch bedingte Veränderungen der Erbmasse die Disposition zur Dreiecksgestaltung erworben wurde und dann über die Aufspaltung hinaus zunächst latent blieb. Durch irgendeinen auslösenden Faktor bzw. durch Aufhebung eines hemmenden Momentes gelangte dann später die ruhende Potenz zum Durchbruch und das neue Merkmal zu orthogenetischer Fortentwicklung. Daß die Dreiecksbildung in den einzelnen Reihen nicht streng gleichzeitig, sondern in etwas verschiedenen Niveaus der *Wocklumeria*-Stufe einsetzt, spricht nicht gegen die Annahme eines von außen kommenden auslösenden Momentes, da die Reaktionsgeschwindigkeit der einzelnen Formen und Reihen auf einen gegebenen Reiz verschieden gewesen sein mag.

Eine weitere Analyse unseres Falles scheint mir zurzeit nicht möglich zu sein. Ich entnehme ihm die Feststellung, daß äußere Einflüsse hier lediglich Potenzen, Dispositionen oder Reaktionsfähigkeiten aktiviert haben, die bereits vorher in der Erbmasse der betreffenden Formen vorhanden waren. Diese mögen ihrerseits wieder durch andere äußere Reize bedingt sein, aber ihre Entstehung lag bereits längere Zeit zurück und verharrte zunächst in einem latenten Zustande. Auf diese Weise lassen sich

zahlreiche ähnliche Fälle von Parallelentwicklungen erklären, wie es beispielsweise auch W. Gross (1933, S. 121) für die Parallelreihen kurz angedeutet hat, welche die Fischgruppen der Holostei und Teleostei zusammensetzen.

Wir brauchen also mit anderen Worten nicht, wie es geschehen ist, in allen Fällen anzunehmen, daß ein gleichsinniger, homoplastischer Entwicklungsablauf bei zweien oder mehreren Parallelreihen nun auch unmittelbar durch gleichsinnig erfolgte Änderungen der Lebensweise oder der Umwelt bedingt wurde. Gleichartige parallele Entwicklungsrichtungen können vielmehr bereits in der gemeinsamen Stammform vorgezeichnet sein, um dann später eigengesetzlich und scheinbar autogenetisch abzulaufen. Dieses Ergebnis fügt sich weitgehend den Vorstellungen ein, die O. Abel (1929, S. 301 ff.) hinsichtlich der Entwicklung orthogenetischer Reihen vertreten hat.

## IV. Ähnliche Fälle abnormer Gehäuseeinrollung bei Ammoneen.

Bekanntermaßen kommen bei den Ammoneen die verschiedenartigsten Abweichungen von der Normalform des spiralig und bilateralsymmetrisch in einer Ebene eingerollten Gehäuses vor. Wir kennen als solche die Schneckenspirale, dann die in verschiedener Weise ausgerollten Formen vom *Crioceras*-, *Ancyloceras*-, *Baculites*-, *Scaphites*-Typus und endlich scheinbar ganz unregelmäßig gewundene Gehäuse, wie bei *Nipponites*. In früheren Zeiten, hinsichtlich des *Nipponites* auch noch jüngst, hat man vielfach in diesen Sondergestalten pathologische Erscheinungen, einfache Mißbildungen sehen wollen. Das verbietet sich indessen wegen des konstanten Auftretens und der stets gleichmäßigen Ausbildung dieser Gehäusetypen. Auch selbst für *Nipponites* hat kürzlich S. Shimizu (1933, S. 13) nach Prüfung von drei neuen Exemplaren feststellen können, daß es sich hier um eine durchaus beständige Formgestaltung handelt. Auf diese Formen wollen wir hier nicht weiter eingehen, sondern uns allein auf die wenigen beschränken, bei denen seither eine unserem Falle entsprechende Dreiecks- bzw. Viereckbildung der Windungen bekanntgeworden ist.

Auszuscheiden sind dabei zunächst die „Goniatiten", die Fr. Frech (1902, S. 63, Taf. 2, Fig. 5, bzw. 1904, S. *165*, Abb. 1—2) als „*Phenacoceras ? paradoxum* Tietze (non Mstr.) sp.", *Agani-*

*des subtriangularis* FRECH und „*A. paradoxus* TIETZE em. FRECH" beschrieben hat. Alle diese Bestimmungen sind irrig; es handelt sich um Clymenien, die teilweise mit den hier kurz besprochenen und in unserer ausführlichen Arbeit eingehend beschriebenen Formen identisch sind. 1904 wurden sie von FRECH als Beispiele für eine explosive Entwicklung der oberdevonischen Ammoneen hingestellt, womit indessen keinerlei Deutung und Erklärung gegeben ist.

Es existieren jedoch auch echte Goniatiten mit einer dreiseitigen Gehäuseaufrollung. Über derartige Formen aus dem untersten Oberkarbon Nordamerikas (Arkansas, Oklahoma, Texas) hat vor einigen Jahren C. CRONEIS (1930, S. 534) berichtet, der die Stücke zu *Paralegoceras* rechnet. Kollege CRONEIS hatte die Liebenswürdigkeit, mir sein Material in Chicago vorzuführen. Der Verlauf der Lobenlinie zeigte, daß diese Formen eher in die Nähe von *Gastrioceras* zu stellen sind. Die Dreiecksform ist bei ihnen, in ähnlicher Weise wie bei manchen unserer Clymenien, z. B. *Wocklumeria*, allein auf die Jugendwindungen beschränkt, während das Altersgehäuse eine normal spiralige Aufrollung zeigt. Das dreieckige Gehäusestadium selbst ähnelt weitgehend etwa dem unserer *Soliclymenia paradoxa*.

CRONEIS legte bei der Ausdeutung seiner Formen besonderes Gewicht auf die Tatsache, daß das abnorme Merkmal der Dreiecksbildung in der Jugend auftritt, und nicht erst im Alter, wie man erwarten sollte. Es könnte daraus nach dem Rekapitulationsprinzip auf Vorfahren geschlossen werden, die auch im Alter dreieckig gestaltet waren. Da solche Typen in voroberkarbonischer Zeit nicht bekannt sind, hielt er es für wahrscheinlicher, daß eine pathologische Erscheinung vorliegt.

Diese Beweisführung erscheint mir nicht ganz schlüssig. Vermutlich werden die karbonischen Gastrioceraten ebenso wie unsere Dreiecksclymenien nicht dem palingenetischen, sondern dem proterogenetischen Entwicklungsmodus folgen, worüber im nächsten Abschnitt noch einiges gesagt wird. Ich würde daher zunächst nicht in älteren, sondern eher in jüngeren Horizonten nach auch im Alter vollkommen dreieckig ausgebildeten Goniatiten suchen und bin einigermaßen gespannt darauf, ob diese Voraussage sich einmal bestätigen wird. Anderseits halte ich es nach dem oben bereits Mitgeteilten für unwahrscheinlich, daß es sich einfach um pathologische Individuen handelt. Dagegen dürfte schon ihre Verbreitung über

ein großes Gebiet sowie ihre regelmäßige Ausbildungsweise sprechen. Ebenso wie bei unseren Clymenien wird auch hier ein gesetzmäßig ablaufender Entwicklungsgang vorliegen, der ganze Arten und eventuell auch Gattungen umfaßt, die dann nicht mehr gut als pathologisch bezeichnet werden können.

Eine viereckige Gestaltung der Jugendwindungen, die der mancher Exemplare unserer *Kamptoclymenia endogona* entspricht, ist sodann von E. KITTL (1904, S. 677, Taf. 21, Fig. 18—24) bei seinem *Tetragonites grimmeri* aus dem Unterkarbon von Bosnien beschrieben worden. Die Gattungsbezeichnung dieser Form wurde später von FR. FRECH (1906, S. 144) wegen Homonymie mit *Tetragonites* KOSSMAT, 1895 in *Kittliella* umgewandelt, während H. SCHMIDT (1925, S. 558) sie mit *Nomismoceras* vereinigte. Die Untersuchungen der letzten Jahre (H. SCHMIDT, a. a. O.; W. HAUBOLD, 1933, S. 245) haben gezeigt, daß diese Art keineswegs örtlich beschränkt, sondern u. a. auch im Rheinischen Schiefergebirge verbreitet ist und somit eine durchaus konstante Formbildung verkörpert. Außerdem teilte H. SCHMIDT mit, auch bei dem nahe verwandten *Nomismoceras germanicum* gelegentlich eine viereckige Anfangsspirale des Gehäuses beobachtet zu haben.

## V. Weitere allgemeine Ergebnisse.

Neben den speziellen Feststellungen, welche die Parallelentwicklung unserer Dreiecksclymenien betreffen, lassen sich noch einige weitere allgemeine Folgerungen herausstellen, die zwar nicht gerade neu sind, aber doch an dem vorliegenden, streng horizontmäßig gesammelten Material genau analysiert werden konnten.

1. Als bemerkenswerte Tatsache ist zunächst hervorzuheben, daß das in unseren Reihen herausgebildete neue Merkmal, die dreieckige Knickung der Windungen, nicht am Ende der ontogenetischen Entwicklung auftritt, sondern erstmalig auf frühjugendlichen Stadien der Ausgangsformen angelegt wird. Bei *Kamptoclymenia endogona* beispielsweise, dem ältesten Vertreter der betreffenden Reihe, ist sie allein auf die frühesten Jugendwindungen beschränkt. Die anschließende *K. trigona* zeigt das Dreiecksmerkmal am ausgesprochensten im Jugendstadium, und von da aus greift es nun auch auf das Altersgehäuse über, ist hier aber noch nicht sehr ausgeprägt. Daran knüpfen alsdann Formen an, die auch im Alter

typisch dreieckig sind. Ebenso erscheint bei *Wocklumeria* in unserer zweiten Entwicklungsreihe die dreieckige Gestaltung der Windungen zuerst in der Jugend, um dann bei der abgeleiteten *Epiwocklumeria* sich auch auf das Altersgehäuse auszudehnen. Die Jugendstadien rekapitulieren also in diesen Fällen nicht irgendwelche dreieckigen Vorzustände, die nicht bekannt sind, sondern bahnen gerade umgekehrt eine neue Entwicklungsrichtung an, die im Alter zunächst noch wieder durch das Hervorbrechen des älteren Merkmals, der normalen Gehäuserundung, überlagert und unterdrückt wird. Nicht die Jugendstadien, sondern umgekehrt die Altersstadien rekapitulieren also hier voraufgehende Entwicklungszustände.

Das gleiche gilt für das Auftreten der Einschnürungen und für die Erwerbung eines engen Nabels, die bei zweien unserer Reihen so bezeichnend sind. Beide Merkmale erscheinen zunächst auf den Jugendwindungen und greifen von da aus bei den abgeleiteten Formen auch auf das spätere Gehäuse über. Die für die Gehäuseentwicklung der *Parawocklumeria*-Reihe charakteristische Verengung des Nabels beispielsweise treffen wir zunächst auf dem Jugendgehäuse von *P distorta* an, während die Alterswindungen mit ihrem erweiterten Nabel wieder auf die Ausbildungsweise der vorhergehenden Art *P. patens* zurückschlagen. Zahlreiche weitere Beispiele können der obigen Schilderung der drei Entwicklungsreihen und unseren Abbildungen entnommen werden.

Verschiedene Gehäusemerkmale unserer Clymenien folgen also nicht dem verbreiteteren palingenetischen Entwicklungsmodus, sondern bieten gute Beispiele für den Entwicklungsablauf, den ich (1925, S. 337; 1929, S. 60) als Proterogenese bezeichnet habe. Das Wesen dieses auch sonst wiederholt bei Ammoneen belegten Entwicklungsmodus besteht darin, daß die Jugendstadien nicht irgendwelche Vorzustände rekapitulieren, sondern Formbildungen gewissermaßen antezipieren, die erst später, bei den Abkömmlingen, vollkommen zum Durchbruch gelangen. Neubildungen treten zuerst auf den Jugendstadien einer Form auf, dehnen sich von da aus schrittweise auf immer ältere Wachstumsstufen der Nachkommen aus und formen schließlich das Gesamtgehäuse völlig im Sinne des neuen Merkmals um. Dieser Fall liegt wahrscheinlich auch bei den von Croneis behandelten Gastrio-

ceraten vor, bei denen ich, wie oben bereits gesagt, nicht auf dreieckige Vorfahren, sondern Nachfahren schließen würde.

Es soll damit nun nicht gesagt sein, daß bei derartigen Reihen, die dem proterogenetischen Entwicklungsprinzip folgen, das neue Merkmal auf den allerfrühesten Jugendstadien der Stammform, bereits von der Anfangskammer ab, in Erscheinung treten muß. Das ist keineswegs der Fall. Bei *Wocklumeria* und bei *Soliclymenia semiparadoxa* beispielsweise sind die ersten 1—2 Umgänge bis zu einem Durchmesser von etwa 2 mm noch gerundet, und erst danach tritt die dreieckige Knickung ein. Aber es besteht dabei doch der durchgreifende Unterschied gegenüber der Palingenese, daß das neue Merkmal eben nicht erst im Alter, auf ontogenetischen Endstadien, sondern immerhin schon auf frühjugendlichen Entwicklungsstufen angelegt wird und daß im weiteren Verlaufe der Ontogenese dann noch einmal der ältere, von den Ahnen ererbte Merkmalszug, die normale Rundung der Windungen, zum Durchbruch gelangt.

Durchaus verschieden verhält sich bei unseren Formen die Lobenlinie. Sie folgt dem palingenetischen Modus. Die Jugendstadien der Lobenlinie knüpfen jeweils an die bestehenden Vorzustände an. und neue Merkmale bzw. Elemente werden während der späteren Ontogenese erworben, ohne daß es danach wieder zu Rückschlägen auf ältere Formgestaltungen kommt. Wir gewinnen damit einen Einblick in die komplexen Beziehungen zwischen der Ontogenie und der Phylogenie. Der Organismus stellt sich in dieser Hinsicht nicht als geschlossene Einheit dar, sondern als ein Mosaikbild diskreter Merkmale mit je verschiedenartigem entwicklungsgeschichtlichen Verhalten, die insgesamt jedoch im Organismus zu einem ganzheitlichen Reaktionsgefüge verwoben sind.

2. Es bestätigt sich auch bei unserem Material die oft gemachte Feststellung, daß die gewissermaßen im Gleichgewicht befindlichen Endformen von Entwicklungsreihen in großer Häufigkeit auftreten, während die labileren Wurzel- und Übergangsformen außerordentlich selten sind. So liegen mir von der Gattung *Parawocklumeria* insgesamt rund 700 Stücke vor, die nahezu ausschließlich auf die endständige Art *P paradoxa* entfallen, während die morphologisch niederen Formen *P. patens* und *distorta* je nur durch wenige Exemplare vertreten sind. Dieser großen Zahl stehen nun knapp 40 Stücke

gegenüber, die das Gesamtmaterial der Anfangs- und Bindeglieder dieser Reihe, das sind zwei Gattungen mit vier Arten, verkörpern. Wenn wir rohe Durchschnittszahlen geben wollen, so sind also die einzelnen Vorformen unseres Endgliedes *P. paradoxa*, bezogen auf die Einheit Art, nur etwa $^1/_{70}$ so häufig wie dieses selbst. Das zeigt, wie gering bei weniger intensiv ausgebeuteten Profilen die Aussichten sind, einmal auf Übergangsglieder und Wurzelformen einer Entwicklungsreihe zu stoßen.

Noch ungünstiger liegen anscheinend die Verhältnisse bei *Wocklumeria*, die in 940 Exemplaren gesammelt wurde. Davon gehören nur einige ganz wenige Stücke der primitiveren *W aperta* an; die weitaus überwiegende Mehrzahl entfällt auf die Hauptart *W sphaeroides*. Dagegen konnte nicht eine einzige der noch zu erwartenden Vorformen von *Wocklumeria* gefunden werden, obwohl gerade auf die Ausbeutung der entsprechenden Schichten besondere Zeit und Mühe verwandt wurde. Ferner ist das angenommene Ausgangsglied dieser Reihe seither nur durch ein einziges Stück belegt. Ein Vergleich mit der Technik liegt nahe: Es werden nur wenige Versuchsmodelle gebaut und erst, wenn die endgültige, erprobte Formgebung gefunden ist, wird zur Massenherstellung geschritten.

3. Das profilmäßige stratigraphische Auftreten unserer Formen stimmt im einzelnen nicht immer mit der phylogenetischen Stellung überein, die wir ihnen aus morphologischen Gründen in unseren Reihen anweisen müssen. In der groben Aufeinanderfolge bestehen selbstverständlich diese Parallelen; denn die beobachteten relativen Altersverhältnisse bildeten natürlich zunächst die Grundlage bei der Zusammenstellung unserer Reihen und bei den ersten Versuchen, die von ihnen eingeschlagenen Entwicklungswege aufzudecken. So sind die Gattungen *Kamptoclymenia* und *Triaclymenia* nur in den ältesten Schichten der *Wocklumeria*-Stufe verbreitet und gehen nicht in die höheren Horizonte hinauf. Ebenso reichen beispielsweise *Parawocklumeria patens* und *distorta* nicht so hoch im Profil hinauf wie *paradoxa* usw.

Im einzelnen aber ergeben sich manche Unstimmigkeiten und Überschneidungen. Formen, bei denen wir aus morphologischen Gründen Altersunterschiede erwarten würden, finden sich in einer und derselben Bank zusammen. Eine andere Art etwa findet sich in einem etwas jüngeren Horizonte, als theoretisch anzusetzen wäre.

Diese Unstimmigkeiten klären sich aber sofort auf, sobald man die Seltenheit dieser Formen berücksichtigt und damit den geringen Wahrscheinlichkeitsgrad, ihre Gesamtverbreitung voll zu erfassen. Hier spielt eben der Zufall eine beinahe entscheidende Rolle. Zu Täuschungen kann er insbesondere da führen, wo derartige seltene Formen, wie gelegentlich beobachtet, nesterweise angereichert sind. Trifft man dann zufällig ein solches Nest mit drei oder vier Exemplaren an, so kann unter Umständen der falsche Eindruck entstehen, daß eine Art in einem bestimmten Horizonte verhältnismäßig häufig auftrete, in der Schicht, in der man sie eigentlich erwarten sollte, dagegen fehle. In Wirklichkeit aber wurde sie hier zufällig nur nicht gefunden.

Daraus ergibt sich, daß bei solchen seltenen Formen die Beobachtungen über das spezielle stratigraphische Vorkommen nur mit Vorsicht aufzunehmen sind und einer Korrektur bzw. Ergänzung durch die abgeleiteten phylogenetischen Daten bedürfen. Dieses Erfordernis ist seinerzeit auch von O. Abel (1929, S. 165, 252 ff.) bereits mit allem Nachdruck betont worden.

Zum andern erkennen wir hier nahezu überall, daß die jüngere Art nicht an die Stelle einer bei ihrem Auftreten sofort erlöschenden älteren Art tritt, sondern daß beide noch eine Zeitlang nebeneinander leben. Die jüngeren Formen zweigen sich also fast durchweg seitlich, nicht terminal von den älteren ab. Wir haben hier im kleinen dasselbe Bild wie im großen bei den Tierstämmen und -klassen, die sich ja auch nicht gegenseitig ablösen, sondern nebeneinander fortbestehen, wie heute noch die Protozoen neben den Säugetieren.

## VI. Literatur.

Abel, O.: Paläobiologie und Stammesgeschichte. X + 423 S., 224 Abb., Jena (Fischer) 1929.

Von Buch, L.: Über Goniatiten und Clymenien in Schlesien. — Physikal. Abh. k. Akad. Wiss. Berlin, (1838), 149—169, 1 Taf., 1 K., Berlin 1840.

Croneis, C.: Triangular nepionic coiling in Carboniferous Ammonoids. — Science, *72*, 534—535, New York 1930.

Frech, Fr.: Über devonische Ammoneen. — Beitr. Palaeont. u. Geol. Österreich-Ungarns u. Orients, *14*, 27—112, 35 Abb., Taf. 2—5, Wien 1902.

— Über die explosive Entwicklung der oberdevonischen Ammoneen. — Z. deutsch. geol. Ges., *56*, Prot., *164—166*, 2 Abb., Berlin 1904.

— Das marine Karbon in Ungarn. — Földtani Közlöny, *36*, 103—154, 3 Abb., Taf. 1—9, Budapest 1906.

— Ammoneae Devonicae (Clymeniidae, Aphyllitidae, Gephyroceratidae, Cheiloceratidae). — Fossil. Catal., I, Animalia, *1*, 42 S., Berlin (Junk) 1913.

Gross, W.: Die phylogenetische Bedeutung der altpaläozoischen Agnathen und Fische. — Palaeont. Z., *15*, 102—137, 5 Abb., Berlin 1933.

Haubold, W.: Über das Unterkarbon auf Blatt Goddelsheim am Ostrande des Rheinischen Schiefergebirges. — Jb. preuß. geol. Landesanst., *53* (1932), 208—246, 4 Abb., Taf. 18, Berlin 1933.

Kittl, E.: Geologie der Umgebung von Sarajevo. — Jb. k. k. geol. Reichsanst., *53* (1903), 515—748, 47 Abb., Taf. 21—23, 1 K., Wien 1904.

Zu Münster, G., Graf: Nachtrag zu den Clymenien des Fichtelgebirges. — Beitr. Petrefacten-Kunde, *1*, 6—16, Taf. 2, 16 (partim), Bayreuth 1839.

— Nachtrag zu den Versteinerungen des Übergangskalkes mit Clymenien von Oberfranken. — Beitr. Petrefacten-Kunde, *5*, 112—128, Taf. 10—12. Bayreuth 1842.

Schindewolf, O. H.: Entwurf einer natürlichen Systematik der Clymenoidea. — Cbl. f. Mineral. usw., 1923, 23—30, 59—64, 5 Abb., Stuttgart 1923.

— Bemerkungen zur Stratigraphie und Ammoneenfauna des Saalfelder Oberdevons. — Senckenbergiana, *6*, 95—113, 1 Abb., Frankfurt a. M. 1924.

— Entwurf einer Systematik der Perisphincten. — Neues Jb. Mineral. usw., Beil.-Bd. *52*, Abt. B, 309—343, 4 Abb., Stuttgart 1925.

— Zur Kenntnis der Devon-Karbon-Grenze in Deutschland. — Z. deutsch. geol. Ges., *78*, 88—133, 5 Abb., Taf. 3, Berlin 1926.

— Ontogenie und Phylogenie. — Palaeont. Z., *11*, 54—67, Berlin 1929.

SCHMIDT, H.: Zwei Cephalopodenfaunen an der Devon-Carbongrenze im Sauerland. — Jb. preuß. geol. Landesanst., *44* (1923), 98—171, 6 Abb., Taf. 6—8, Berlin 1924.

— Die carbonischen Goniatiten Deutschlands. — Jb. preuß. geol. Landesanst., *45* (1924), 489—609, 2 Abb., Taf. 19—26, Berlin 1925.

SHIMIZU, S.: Note on Two Interesting Senonian Ammonites from Hokkaido and South Saghalin. — J. Shanghai Sci. Inst., (2) *1*, 11—15, Taf. 2, Schanghai 1933.

TIETZE, E.: Über die devonischen Schichten von Ebersdorf unweit Neurode der Grafschaft Glatz, eine geognostisch-paläontologische Monographie. — Palaeontographica, *19*, 103—158, Taf. 16—17, Cassel 1870.

WEDEKIND, R.: Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten). — Palaeontographica, *62*, 85—184, 54 Abb., Taf. 14—22, Stuttgart 1918.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Palaeobiologica

Jahr/Year: 1938

Band/Volume: 6

Autor(en)/Author(s): Schindewolf Otto Heinrich

Artikel/Article: Über parallele Reihenentwicklung bei Clymenien mit abnormer Gehäuseeinrollung. 308-333