© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-70191 Stuttgart

Stuttgarter Beitr. Naturk.	Ser. B	Nr. 218	13 S., 3 Abb.	Stuttgart, 4. 9. 1994

SMITHSONIAN DEC 1 1994 LIBRARIES

Professor Dr. Bernhard Ziegler zum 65. Geburtstag

Über phylogenetische Beziehungen zwischen *Psiloceras psilonotum* (Quenstedt) und *Psiloceras calliphyllum* (Neumayr) (Ammonoidea)

On phylogenetic relations between *Psiloceras psilonotum* (Quenstedt) and *Psiloceras calliphyllum* (Neumayr) (Ammonoidea)

Von Rudolf Schlatter, Leipzig

Mit 3 Abbildungen

Summary

The ontogeny of the suture of *Psiloceras calliphyllum* (Neumayr) is presented herein for the first time and compared with *Psiloceras psilonotum* (Quenst.). A close phylogenetic relation between this species can be observed. The additional interpretation of the SAI (Sutural Amplitude Index) (according to Batt 1991) represents a possible explanation for the paleogeographical separation of both species of *Psiloceras* (Tethian realm / epicontinental realm). The origin of the evolution of *P. calliphyllum* (Neumayr) is situated in the Tethys. The migration of parts of the population into the northern epicontinental seas induced the decive process conducting to the distribution range of *Psiloceras psilonotum* (Quenst.).

Zusammenfassung

Die Lobenontogenie von *Psiloceras calliphyllum* (Neumayr) wird erstmais vollständig dokumentiert und der von *Psiloceras psilonotum* (Quenst.) gegenübergestellt. Es ergeben sich dabei enge phylogenetische Beziehungen. Die zusätzliche Auswertung der ermittelten SAI (Sutural Amplitude Index) Werte nach der Methode von Batt (1991) ergibt eine auf palökologischen Kriterien beruhende Erklärungsmöglichkeit des unterschiedlichen Vorkommens (Tethys/Epikontinentalbereich) dieser beiden *Psiloceras*-Arten. Der Ursprung der Entwicklung von *P. calliphyllum* (Neumayr) liegt in der Tethys. Die Migration von Teilen dieser Population in die nördlichen Randmeere (Epikontinental) löste den entscheidenden Entwicklungsprozeß aus, der zur Bildung der hier charakteristischen Form *Psiloceras psilonotum* (Quenst.) führte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1. Einleitung

Über die mögliche Herkunft der Neoammonoidea an der Wende Trias/Jura haben sich bis in die jüngste Vergangenheit diverse Autoren geäußert (u.a. WIEDMANN 1970; TOZER 1981, 1984; GUEX 1982a,b, 1987). Die in den zahlreichen Veröffentlichungen geäußerten Ansichten machen eine Herleitung von triassischen Phylloceraten sehr wahrscheinlich. Bei dieser Fragestellung wurde die für den untersten Lias des alpinen Raums kennzeichnende Art *Psiloceras calliphyllum* (NEUMAYR) kaum berücksichtigt. Als Ansatzpunkt zu einer möglichen Abklärung der lobenontogenetischen Stellung dieser alpinen Form innerhalb der frühliassischen Ammonitenarten dienten fast ausschließlich die von FIEGE (1929, Taf. 8, Fig. 6) publizierten drei Lobenzeichnungen, abgenommen bei den Windungshöhen 3 mm, 4,5 mm und 7 mm.

In der Arbeit von BLIND [1963: 46, Abb. 8(2,3), 10(3)], der obige Frage aufgrund von Neuaufsammlungen am Fonsjoch und am Breitenberg zu klären suchte, finden sich die Darstellungen zweier Alterslobenlinien von *Psiloceras calliphyllum* (NEUMAYR), deren Zerschlitzungsgrad den hauptsächlichen Ansatzpunkt für die Phylogenie der Lobenlinie innerhalb der Gattung *Psiloceras* für BLIND (op. cit., Abb. 10) bedeutete. Eine vollständige Darstellung der lobenontogenetischen Stadien von *Psiloceras calliphyllum* (NEUMAYR) sucht man in der bisherigen Literatur vergeblich. Dieser Umstand gab Anlaß zu vorliegender Arbeit sowie auch die Hoffnung, die Beziehung dieser alpinen Art zu *Psiloceras psilonotum* (QUENST.) in der NW-europäischen Faunenprovinz (sensu DEAN et al. 1961, Taf. 75) weiter zu klären. Für diese Untersuchung stand mir das Belegmaterial zu FURRER (1993) aus dem Oberostalpin der Schesaplana (Kanton Graubünden) zur Verfügung. Zusätzliche Aufsammlungen erfolgten gemeinsam mit Herrn Dr. Heinz Furrer, Zürich, im Spätsommer 1986.

2. Problemstellung

Gestützt auf die im Lobenbau vergleichbaren und miteinander in Beziehung stehenden Merkmale innerhalb der beiden Arten „*Aegoceras planorbis*" und „*Aegoceras calliphyllum*" schreibt NEUMAYR (1879: 25):

. . . „Diesen Thatsachen gegenüber glaube ich mit Bestimmtheit, *Aegoc. planorbis* als einen von *Aegoc. calliphyllum* abgeleiteten Typus bezeichnen zu können. Nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse ist die erstere Art auf das mitteleuropäische, die letztere auf das mediterrane Gebiet beschränkt, und es ist daher im höchsten Grade wahrscheinlich, dass beide geographisch vicariirende Formen darstellen.". . .

Mit dieser Ansicht, wonach *Psiloceras calliphyllum* (NEUMAYR) die Stammform von *P. planorbis* (SOW.) darstelle, auf Grund der Tatsache, daß die letztere Art infolge Lobenreduktion von der ersteren abzuleiten sei, hat sich LANGE (1952: 74f.) auseinandergesetzt. Dieser Autor stellt aber der von NEUMAYR (1879: 44) „ unzweifelhaft bewiesenen These" eine Erklärungsmöglichkeit entgegen, die von *Psiloceras (psilonotum)* als Stammform ausgeht.

BLIND (1963: 47f.), der sich in der Folgezeit als letzter mit dieser Problematik eingehend befaßt hat, interpretiert den Sachverhalt wie folgt:

. . . „W. LANGE versucht nun, da er bei seinen Aufsammlungen *Ps. planorbis* nicht finden konnte, die Schwierigkeit dahingehend zu lösen, daß er einmal die Ansicht von NEUMAYR teilt und von den alpinen Formen als Rückwanderern vom Nordmeer spricht, dann aber auch *Ps. planorbis* zur Stammform macht und die in Zone II gefundenen Vertreter als persistierende Formen ansieht.". . .

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

„Das für LANGE (1952: 75) einzig entscheidende Argument zur Klärung der entwicklungsgeschichtlichen Beziehung zwischen „*Psiloceras* (*psilonotum*)" und „*Paraphylloceras* (*calliphyllum*)" „ergibt sich – wenn es gelänge, eine ältere liassische Ammonitenfauna unterhalb der Calliphyllum-Zone aufzufinden, welche uns deren Vorstufe übermittelte.". . .

Die Resultate der biostratigraphischen Neuuntersuchungen der Profile Breitenberg und Fonsjoch bedeuteten für BLIND (1963: 66) die Lösung des Problems. Er faßt diese in drei Punkten zusammen (Zitat):

1. 9 *Ps. planorbis* einwandfrei unter *Ps. calliphyllum* gefunden.
2. Beginnende Berippung auf den Innenwindungen von *Ps. calliphyllum* (Proterogenese) im Gegensatz zur absoluten Glattschaligkeit bei *Ps. planorbis*.
3. Lobenlinie.

Die Bearbeitung – insbesondere die lobenontogenetische Auswertung – des teils sehr gut erhaltenen Ammonitenmaterials von der Schesaplana ergab wichtige Sachverhalte, welche den obigen, für BLIND alles entscheidenden Kriterien unbedingt entgegengesetzt werden müssen.

Die Originale zur Arbeit von BLIND (1963) wurden am Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen eingesehen (GPIT Ce 1136/1–4).

3. Taxonomie

3.1. *Psiloceras planorbis* (SOWERBY)

Eine zusammenfassende Darstellung über die völlig unzureichende Kenntnis der artcharakteristischen Merkmale dieser aus Watchet an der Basis des Jura erstauftretenden Ammonitenform ist in COPE et al. (1980: 21f.) zu finden.

Mit Recht hat LANGE (1925: 473; 1941: 74) auf diese Problematik hingewiesen und das besser bekannte *Psiloceras psilonotum* (QUENSTEDT 1845, Taf. , Fig. 18) als unterste Zonenindexart seiner Psiloceras-Stufe für Nordwestdeutschland ausgeschieden. Auch später hat LANGE (1952) bei der Auswertung der *Psiloceras*-Fauna vom Fonsjoch die Nennung der Art von SOWERBY vermieden. Ungeachtet dieser Unklarheiten über die englische Art (Windungsverhältnisse, Lobenbau sind völlig unbekannt !) hat BLIND (1963: 45) von dieser Form eine umfassende Synonymieliste erstellt. Die von COPE et al. (1980: 21f.) geäußerte Vermutung, wonach *Psiloceras planorbis* (SOW.) eventuell ein älteres Synonym zu *Neophyllites antecedens* (LANGE) darstellen könnte, ist gerechtfertigt (siehe auch DONOVAN 1952: 637; COPE 1991b: 943f.).

Die Zeichnung der Lobenlinie von *Psiloceras planorbis* (SOW.) in FIEGE (1929, Taf. 8, Fig. 1) hat WIEDMANN (1970, Fig. 14 b) unter derselben Artbezeichnung übernommen und auf diese Art bezogene lobenontogenetische Schlußfolgerungen gegenüber *P. psilonotum* (QUENST.) angestellt. Diese sind jedoch in keiner Weise haltbar, da es sich bei dem von FIEGE untersuchten Exemplar um ein *Psiloceras* aus Nellingen handelt, welches einzig der Art von QUENSTEDT zugeordnet werden kann.

3.2. *Psiloceras psilonotum* (QUENSTEDT)

Über die von QUENSTEDT (1845: 73, Taf. 3, Fig. 18) aus dem Raum Tübingen beschriebene Art liegen präzisere Daten vor. Eine größere Zahl von Autoren hat sich mit dieser Ammonitenart auseinandergesetzt (vgl. u.a. LANGE 1941: 74f.). Eine erste Darstellung der vollständigen Lobenontogenie verdanken wir SCHINDEWOLF (1962: 430f., Abb. 59). WIEDMANN (1970: 950f., Fig. 13, Fig. 14 c) hat das von SCHINDE-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

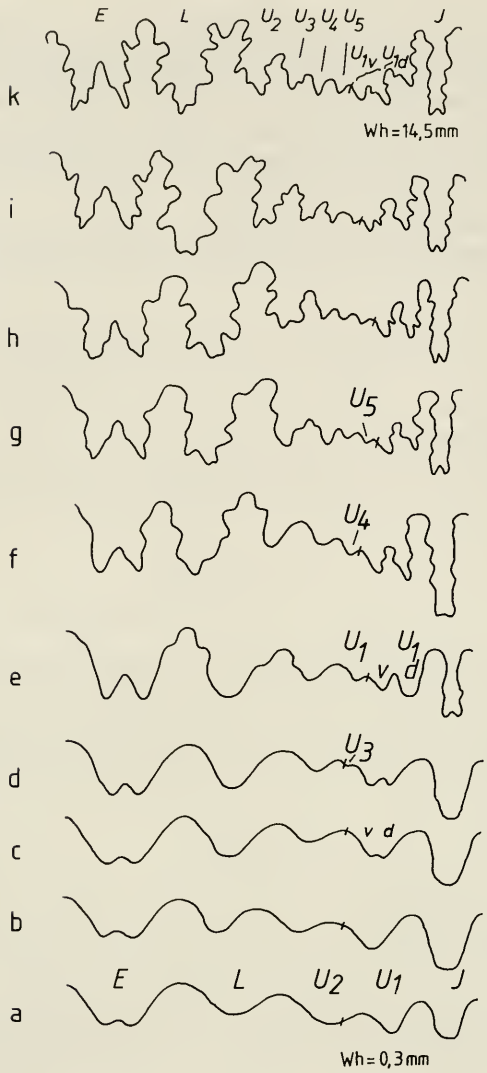

Abb. 1. Lobenontogenie von *Psiloceras psilonotum* (QUENST.).

WOLF untersuchte Exemplar (GPIT Ce 1194/35) erneut untersucht und ist zu einer von SCHINDEWOLF abweichenden Deutung der Lobenentwicklung gelangt.

Eine Absicherung dieser neuen Interpretation, was die zusätzliche Untersuchung zumindest an einem zweiten Exemplar von *P. psilontum* (QUENST.) bedeutet hätte, blieb leider aus. Dies wäre umso wichtiger gewesen, da die bereits von QUENSTEDT (1845: 73) bei dieser Art erkannte, sehr häufig auftretende Sutur-Asymmetrie (vgl. insb. HENGSBACH 1977; 1986a: 135f.; 1986b) das Lobenbild auf den beiden Flankenseiten teils stark verzerren kann, was selbst WIEDMANN (1970: 950) bei der Loben-interpretation besonders betont.

In Anbetracht der Zielsetzung in vorliegender Arbeit habe ich vier Exemplare von *P. psilonotum* (QUENST.) aus dem Psilonotenkalk von Nellingen (Baden-Württemb.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

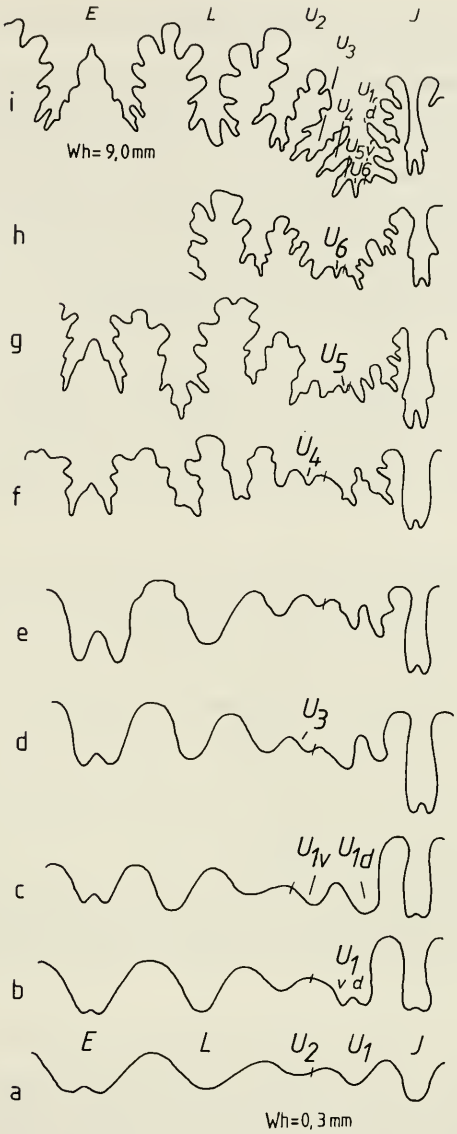

Abb. 2. Lobenontogenie von *Psiloceras calliphyllum* (NEUMAYR).

präpariert und Übereinstimmung mit der Interpretation von SCHINDEWOLF (1962: 430f., Abb. 59) festgestellt.

3.2.1. Lobenontogenie
Abb. 1a-k

Für die Untersuchung stand mir vorzüglich erhaltenes Material von *Psiloceras psilonotum* (QUENST.) aus der Sammlung des Geologischen Instituts der ETH-Zürich zur Verfügung (ETH-Geol. Inst. Zürich Inv. Nr. 1994/1–4).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die für die Interpretation der Lobenontogenie maßgebenden Lobenstadien sind der Abbildung 1 zu entnehmen:

Abkürzungen: E = Externlobus, L = Laterallobus, I = Internlobus, U = Umbilikallobus.

1. – Die Primärsutur besteht aus E, L, U2 (auf der Naht liegend und von dieser halbiert), U1 und I. Ein schwacher Mediansattel ist ausgebildet (a).

2. – In einer späteren Phase (c) erfolgt eine Lobenspaltung des U1 durch Aufwölbung eines Sattels an der Lobenbasis. Die dabei entstandenen neuen Elemente sind U1v und U1d (Bezeichnung in Anlehnung an WIEDMANN 1970, Fig. 13).

3. – Bei einer Windungshöhe von 1,3 mm (d) erfolgt die Bildung eines U3. Beginn der Zerschlitzung des Außensattels und des Innenlobus.

4. – Im Stadium (f) hat sich auf dem Sattel U3/U1v ein U4 eingesenkt. Die Herausbildung einer kräftigen Inzision im Ventralabfall des Innensattels ist bemerkenswert und typisch für die Psiloceraten (SCHINDEWOLF 1962: 431).

5. – Das nächstfolgende Stadium (g) bei Windungshöhe 4,2 mm zeigt große Übereinstimmung mit dem von SCHINDEWOLF (1962, Abb. 59) abgebildeten Stadium f. Auf dem Sattel (U4/U1v; Stadium f) hat sich zudem ein U5 eingesenkt. U1d ist triänid.

6. – In der späteren Lobenentwicklung entstehen keine neuen Elemente mehr. Zu der im Stadium f angelegten Inzision am Ventralabfall des Internsattels bildet sich eine zweite, die im Stadium h besonders ausgeprägt in Erscheinung tritt.

Die hier an zusätzlichem Material gewonnenen Daten zur Lobenentwicklung von *Psiloceras psilonotum* (QUENST.) stimmen mit denen von SCHINDEWOLF (1962: 430f.) überein. Die Neuinterpretation der Befunde von SCHINDEWOLF durch WIEDMANN (1970: 950f.) am Originalematerial (GPIT Ce 1194/35) ist in den folgenden 3 Punkten zu korrigieren:

1. – Die Bildung von U1v und U1d erfolgt nicht nach, sondern vor der Anlage des U3.

2. – Die Ausbildung des U4 ist gesichert.

3. – Die triänide Ausbildung des U1v ist nicht vergleichbar mit dem Initialstadium einer Suturallobenbildung. Eine solche ist in den späteren Entwicklungsstadien der Lobenlinie nicht abzulesen (Suturallobenbildung in U1v).

3.3. *Psiloceras calliphyllum* (NEUMAYR)

Detaillierte Angaben zur Ontogenie der Windungsverhältnisse und der Skulptur (insb. das „Knötchenstadium" auf den innersten Windungen) dieser alpinen, frühliassischen Ammonitenart finden sich hauptsächlich in LANGE (1952: 112f.) und BLIND (1963: 46, 66f.). Angaben über die Lobenontogenie sind dagegen spärlich. Bei der Beurteilung der Lobenverhältnisse hat sich die Mehrzahl der Autoren auf die drei in FIEGE (1929, Taf. 8, Fig. 6) dargestellten Lobenstadien gestützt (vgl. SCHINDEWOLF 1962: 435; GUEX 1982b: 48f.). Die Ausbildung zweier später Lobenstadien bilden für BLIND (1963: 68f., Abb. 7) den Ausgangspunkt zur Erklärung der phylogenetischen Stellung von *P. calliphyllum* (NEUMAYR) innerhalb der Gattung *Psiloceras*. Der Zerschlitzungsgrad des Externsattels bildet dazu das Hauptkriterium. Eine vollständige Darstellung der Lobenontogenie dieser alpinen Spezies fehlt in der Literatur gänzlich.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3.3.1. Lobenontogenie
Abb. 2a-i

Von insgesamt drei Ammoniten wurden Lobenpräparate hergestellt. Diese werden unter den Inv. Nr. ETH S 412a/1–4; S 412b/1–4 und S 417 im Geologischen Institut der ETH-Zürich aufbewahrt.

1. – Das frühste beobachtete Stadium (a) weist neben den 3 Protoloben E, L und I noch 2 Umbilikalloben auf, von denen U1 der inneren Lobenlinie angehört, während sich der U2 auf der Naht befindet. Ein schwacher Mediansattel teilt den Externlobus.

2. – Im Stadium (b) verlagert sich der U2 nach außen neben die Naht. Durch die Aufwölbung eines Sattels an der Lobenbasis von U1 wird dieser in ein ventrales und ein dorsales Element aufgespalten (U1v, U1d). Der Ansatz zu einer bifiden Entwicklung des I ist zu beachten.

3. – Die beiden Komponenten des U1 (U1v, U1d) treten rasch als eigenständige Elemente hervor. Im Stadium (d) wird ventral der Naht ein U3 sichtbar. Etwas später (e) beginnt die Zerschlitzung des Externsattels und die Anlage der für die Psiloceraten charakteristischen Inzision am Ventralabfall des Innensattels (Schindewolf 1962: 431, 433).

4. – Auf dem Sattel zwischen U3 und U1v senkt sich ein Lobus ein, der im Stadium (f) als bereits gut entwickelter U4 hervortritt. Die Zerschlitzung der Gesamtsutur ist fortgeschritten. U1v und U1d enden trifid; sie verlieren aber diese Form mit zunehmender Zerschlitzung der Lobenlinie im Bereich des Ventralabfalls des Internsattels.

5. – In den Stadien (g bis i) sind U1v und U1d völlig in diesen Lobenbereich integriert. In dorsopartiter Anlagefolge bilden sich im Stadium (g) auf dem Nahtbereich ein U5 und am selben Ort im nächsten Stadium (h) ein U6.

6. – Die bei einer Windungshöhe von 5 mm stark suspensive Stellung des Nahtlobus tritt im Stadium (i) besonders deutlich hervor. Der Internlobus bleibt während der Gesamtentwicklung der Lobenlinie zweispitzig. Die Anlage dazu ist bereits in der Phase (b) sichtbar. Erst ab einer Windungshöhe von ca. 4,5 mm oder später (ab Stadium g) bildet sich an den Seitenwänden des I ein Seitenzacken. Der phylloide Charakter der Sutur erscheint im Stadium (i) besonders deutlich.

4. Auswertung

Die völlig unzureichende Kenntnis über die Art *Psiloceras planorbis* (Sow.) (vgl. S. 3) macht es unmöglich, diese Spezies in phylogenetische Fragestellungen miteinzubeziehen.

Das Ziel vorliegender Arbeit beschränkt sich somit auf die Klärung der phylogenetischen Beziehung zwischen *Psiloceras calliphyllum* (Neumayr) und *P. psilonotum* (Quenst.).

4.1. Wachstumsverhältnisse

Die Untersuchungsergebnisse von Lange (1941: 74; 1952: 113) und Blind (1963: 46) hat Guex (1982b: 48) in graphische Tabellen zusammengefaßt und ist mit Recht zum Schluß gekommen, daß zwischen den beiden *Psiloceras*-Arten hinsichtlich der Wachstumsverhältnisse keine nennenswerten Unterschiede bestehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

4.2. Skulpturentwicklung

Psiloceras psilonotum (QUENST.) sowie *P. calliphyllum* (NEUMAYR) weisen ein Skulpturspektrum auf, welches von völlig skulpturlosen bis solchen Formen reicht, die auf den innersten Umgängen eine schwache, leicht wellenartige Berippung aufweisen.

Beispiele:	skulpturlos	innerste Windungen berippt
P. psilonotum (QUENST.) (vgl. auch LANGE 1941: 38)	QUENSTEDT 1882, Taf. 1, Fig. 1–4, 7	QUENSTEDT, 1882, Taf. 1, Fig. 6,
P. calliphyllum (NEUMAYR) (vgl. LANGE 1941: 39)	WAEHNER 1882, Taf. 15, Fig. 4 a–b. LANGE 1952, Taf. 14, Fig. 1.	WAEHNER 1895, Taf. 6, Fig. 6–9. LANGE 1952, Taf. 12, Fig. 11–13; Taf. 9, 1a.

Das von LANGE (1952) erstmals eingehend beschriebene „Knötchenstadium" auf dem ersten (bis eineinhalb) Umgang bei *P. calliphyllum* (NEUMAYR) ist auch, jedoch in seiner Stärke erheblich abgeschwächt, bei *P. psilonotum* (QUENST.) zu beobachten.

Die Wertung des „Knötchenstadiums" als ein proterogenetisches Merkmal, wie dies von BLIND (1963: 66, Ziffer 3) interpretiert wird, scheint mir sehr fraglich. Entsprechende Stadien sind auch von Innenwindungen von *Schlotheimia* bekannt geworden (HYATT 1889; LANGE 1952; BUDWILL 1960: 67, Abb.). Im letzteren Falle wäre es völlig verfehlt, dieses früh eintretende Skulpturmerkmal bei der berippten Ammonitengattung im Sinne der Proterogenese zu deuten. Das „Knötchenstadium" kann damit zur Klärung phylogenetischer Fragen in diesem Zusammenhang nicht herangezogen werden.

4.3. Lobenontogenie

Zwischen der Lobenontogenie von *Psiloceras psilonotum* (QUENST.) und *P. calliphyllum* (NEUMAYR) besteht kein nennenswerter Unterschied, was den Ablauf des Einbaus der elementaren Lobenelemente betrifft. Diese Feststellung erachte ich hinsichtlich phylogenetischer Fragen als sehr wichtig. Der Entfaltungsmodus der Lobenlinie beider Arten zeigt das einheitliche Bild der Neoammonoidea:

1. – Frühstadium der Lobenlinie, bestehend aus den drei Protoloben (E, L, I) und den beiden Umbilikalloben (U1, U2). U1 liegt auf der konkaven Windungszone neben I. U2 liegt auf der Naht und wird von ihr halbiert. Der Externlobus weist bereits im Frühstadium einen niederen Mediansattel auf.

2. – Im späteren Verlauf des Frühstadiums wird U2 nach außen neben die Naht verlagert.

3. – Verbreiterung und Teilung des U1 (innere Lobenlinie) in einen dorsalen- und ventralen Ast. Der U1d ist in seiner Stärke bei beiden *Psiloceras*-Arten stets dominant.

4. – Ebenso gemeinsam ist bei beiden Formen die Ausbildung eines triäniden Stadiums des U1v. Eine Deutung als Initialstadium einer Suturallobenbildung ist bei Betrachtung der späteren Entwicklung von U1v nicht möglich.

5. – Mehr oder weniger stark ausgeprägter suspensiver Nahtbereich der Sutur ist bei beiden *Psiloceras*-Arten festzustellen.

Von der Gesamtstruktur der Lobenlinie ergeben sich zwischen *Psiloceras psilonotum* (QUENST.) und *P. calliphyllum* (NEUMAYR) einige bemerkenswerte Unterschiede, welche jedoch hinsichtlich der phylogenetischen Beziehung zwischen den beiden Arten nicht überbewertet werden dürfen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1. – Wie bereits an anderer Stelle vermerkt, ist die Morphologie des Lobenbaus bei *Psiloceras psilonotum* (QUENST.) sehr variabel (vgl. u.a. COUSIN 1921). Das Spektrum reicht von einer einfach aufgebauten Sutur, entsprechend der hier aufgezeigten Lobenlinie (Abb. 1) bis hin zu einer seltener vorkommenden Variation, die bezüglich der Lobenendungen phylloide Züge aufweist (siehe WIEDMANN 1970: 953; GUEX 1982b: 48). Vergleiche ferner die beiden Lobendarstellungen in WIEDMANN [1970, Fig. 14 b, c: beide Exemplare von Nellingen, daher zu *P. psilonotum* (QUENST.) gehörend !]. In die Feststellung von WIEDMANN (1970: 953), wonach die Variabilität der Lobenlinien bei den Psiloceraten keinen Rückschluß auf eine polyphyletische Entstehung dieser Formengruppe zuläßt, kann auch in Erweiterung dieser Aussage *P. calliphyllum* (NEUMAYR) (Abb. 2) miteingeschlossen werden.

2. – Innerhalb der Gattung *Psiloceras* (exklusive *Neophyllites*, *Psilophyllites*) gilt, in Umkehr der Aussage von WIEDMANN (1970: 953), folgendes (vgl. Abb. 1 mit 2): *Psiloceras calliphyllum* (NEUMAYR) mit deutlich phylloceratoiden Merkmalen (phylloiden Sätteln, mehr oder weniger deutlich ausgeprägtem lituidem I und Ausbildung von U1 bis U6) bietet sich gegenüber der einfacheren und an Elementen ärmeren Sutur (Ausbildung bis max. U4) von *P. psilonotum* (QUENST.) als mögliche Ausgangsform an.

3. – Die von BLIND (1963: 70f., Abb. 10) auf Alterslobenlinien basierende Entwicklungsreihe (Di- zu Tripartität der Sättel) innerhalb der Gattung *Psiloceras* liefert zur phylogenetischen Beziehung zwischen *P. planorbis* (SOW. [nach BLIND schließt diese Art *P. psilonotum* (QUENST.) mit ein] und *P. calliphyllum* (NEUMAYR) einen sehr fraglichen Beitrag. Tripartite Sättel habe ich bei *P. psilonotum* (QUENST.) und *P. calliphyllum* (NEUMAYR) mehrfach festgestellt. Zudem sind in der erwähnten Reihe Arten zitiert und miteinander in Verbindung gebracht, die paläobiogeographisch klar voneinander getrennt sind (Tethys/Epikontinental) und somit unterschiedlichen (beeinflußt durch die Palökologie!) Entwicklungsreihen angehören. Auf die Problematik der Wertung der Differenzierung der Alterslobenlinie in stammesgeschichtlichen Fragen hat u.a. SCHINDEWOLF (1962) mehrfach hingewiesen.

4. – Die Feststellung von GUEX (1982b: 48, Ziffer 2), wonach die Lobenverhältnisse von *P. psilonotum* (QUENST.) – charakteristische Form der NW-europäischen Faunenprovinz (sensu DEAN et al. 1961, Taf. 75) – gegenüber jenen der alpinen Art *P. calliphyllum* (NEUMAYR) hinsichtlich der Entwicklung als rückständig zu bezeichnen seien, muß im Sinne einer suturalen Reduktion verstanden werden.

Offen bleibt dabei die entscheidende Frage nach der Ursache. Zu dieser Problematik, die innerhalb des gesamten Verbreitungsgebietes der Psiloceratacea auf Gattungs- und Artebene festzustellen ist, hat sich u.a. VON HILLEBRANDT (1990: 43) geäußert. Dieser Autor macht dabei palökologische Ursachen (unterschiedliche Wassertiefe: offenes Meer / Epikontinentalbereich) geltend, in Anlehnung an Untersuchungen zu einer entsprechenden Fragestellung in der Trias des Germanischen Beckens durch URLICHS & MUNDLOS (1985) und Äußerungen von DONOVAN (1987) im Zusammenhang mit der Verbreitung und Entwicklung der Arietitidae.

In jüngster Zeit hat BATT (1991) ein Suturanalyseverfahren zu einer möglichen Ermittlung palökologischer Verhältnisse entwickelt. Die Anwendung dieses Verfahrens auf die hier erstmals detailliert aufgezeigten Lobenverhältnisse bei *Psiloceras psilonotum* (QUENST.) und *P. calliphyllum* (NEUMAYR) lag damit auf der Hand.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

5. Suturanalyse nach Batt (1991)

Wie in Kapitel (4.1.) vorliegender Arbeit erwähnt, bestehen zwischen *Psiloceras psilonotum* (Quenst.) und *P. calliphyllum* (Neumayr) hinsichtlich ihrer morphologischen Merkmale keine nennenswerten Unterschiede (vgl. u.a. Guex 1982b: 48, Fig. 1). Dieser Umstand schafft die entscheidende Grundlage für den Vergleich der nach Batt (1991: 220) ermittelten SAI-Werte (Sutural Amplitude Index). In Abbildung 3 vorliegender Arbeit sind sämtliche nach den Lobenzeichnungen (Abb. 1, 2) ermittelten SAI-Werte eingetragen. Zusätzlich wurden entsprechende Lobendarstellungen aus der Literatur (Blind 1963; Fiege 1929; Schindewolf 1962; Wiedmann 1970) mitberücksichtigt. Bei einigen Fundstücken im Sammlungsmaterial konnten ferner einzelne Lobenlinien vermessen werden. In der Ordinate des Diagramms sind die praktisch keine morphologischen Unterschiede bestehen, ist bei der Auswertung des Diagramms folgender Schluß zulässig:

$$\text{Wh}_{\textit{calliphyllum}} \times \text{Dm}_{\textit{psilonotum}} = \text{Dm}_{\textit{calliphyllum}} \times \text{Wh}_{\textit{psilonotum}}$$

Ist Wh *calliphyllum* = Wh *psilonotum* = c,
so ergibt sich ein und derselbe Dm-Wert für beide Arten.

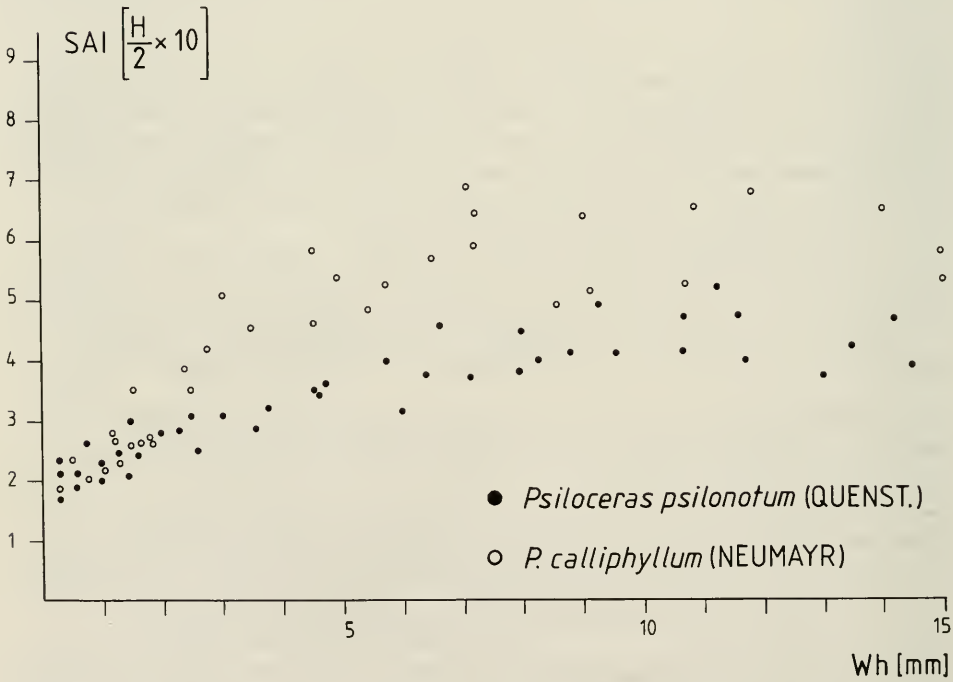

Abb. 3. Diagramm der ermittelten SAI-Werte von *Psiloceras psilonotum* (Quenst.) und *P. calliphyllum* (Neumayr) im Vergleich zur Windungshöhe (Wh). SAI-Werte berechnet nach Batt (1991).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Auswertung der SAI-Werte im Diagramm der Abb. 3 nach der Suturalanalyse nach BATT (1991) zeigt folgendes:

1. – Bis zu einer Windungshöhe von 1,0 mm (entspricht einem Dm-Wert von ca. 3,0 mm) sind die SAI-Werte der beiden *Psiloceras*-Arten kaum zu unterscheiden. Sie erreichen Werte um 2,3.

2. – Mit der weiteren Größenzunahme ergeben sich zwischen den beiden Arten zwei voneinander unterscheidbare Entwicklungslinien der SAI-Werte. *Psiloceras psilonotum* (QUENST.) erreicht Werte bis um 3,8 (Dm bis 60 mm), während *Psiloceras calliphyllum* (NEUMAYR) mit Werten bis um 5,6 darüberliegt.

Dieses Ergebnis unterstützt die in der Literatur geäußerte Vermutung (u.a. GUEX 1982a; v. HILLEBRANDT 1990), wonach die beiden *Psiloceras*-Formen in ihrer Verbreitung unterschiedliche palökologische Räume markieren (Epikontinentalbereich, offener Ozean). In diesem Zusammenhang ist der eingangs zitierte Deutungsversuch von NEUMAYR (1879: 25; Ableitung von *P. planorbis* von *P. calliphyllum*) besonders bemerkenswert, da dieser die wesentlichen Elemente obiger Aussage bereits enthält.

Die von BLIND (1963: 45f.) zitierten, horizontiert entnommenen Funde von *Psiloceras planorbis* (SOW.) – insbesondere die 9 Exemplare aus dem Fundniveau unterhalb *P. calliphyllum* (NEUMAYR) – gehören aufgrund der an Elementen reichen Sutur in den Formenkreis von *P. calliphyllum* (NEUMAYR) (GPIT Ce 1136/5/6). Die von BLIND (1963: 66) darauf gegründete Beweisführung, wonach *Ps. planorbis* (SOW.) [nach BLIND schließt diese Art auch *P. psilonotum* (QUENST.) mit ein] als Stammform von *P. calliphyllum* (NEUMAYR) zu betrachten sei, ist problematisch. Neben diesem biostratigraphischen Kriterium gilt gleiches für die von BLIND (1963: 66, 68, Abb. 10) weiter aufgeführten Ergebnisse, die Skulptur- und Lobenentwicklung betreffend (vgl. auch S. 8 f. vorliegender Arbeit).

Eine Überprüfung der von WÄHNER (1886: 136 f.) genannten Funde von *P. psilonotum* (QUENST.) vom Fonsjoch konnte im Rahmen vorliegender Untersuchung nicht erfolgen. Die Aussage einer möglichen Vergesellschaftung der beiden *Psiloceras*-Arten kann nicht widerlegt werden. Die nachstehende Schlußfolgerung muß unter diesem Gesichtspunkt verstanden werden.

6. Schlußfolgerung

Die Lobenentwicklung von *Psiloceras psilonotum* (QUENST.) läßt sich durch den Vorgang einer suturalen Reduktion von derjenigen bei *P. calliphyllum* (NEUMAYR) ableiten. Diese lobenontogenetische Beziehung ist im Zusammenhang mit der Ausbreitung dieser für die Tethys charakteristischen Art in den Epikontinentalbereich zu sehen. In diesem Bereich des flacheren Wassers ist *Psiloceras psilonotum* (QUENST.) charakteristisch. Die unterschiedlichen SAI-Werte der beiden Psiloceras-Formen erklären den Sachverhalt dieses räumlichen palökologischen Verbreitungsmusters. Den Auslöser der mit der Migration in den Epikontinentalbereich verbundenen evolutiven Vorgänge hat GUEX (1982a: 241) auszumachen versucht. Nach diesem Autor ist *Psiloceras psilonotum* (QUENST.) eine möglicherweise neotenische Sonderentwicklung [„un dérivé néoténique" von *Psiloceras calliphyllum* (NEUMAYR)], die sich als Folge von Milieuänderungen entwickelt hat.

Ein mögliches Bild des Verlaufs solcher Entwicklungsvorgänge ist in GUEX (1981: 196, Fig. 11, Chemin III) in einem dreidimensionalen Graphikmodell dargestellt (Parameter: Morphologischer Zustand, Milieu und Zeit).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

7. Literatur

BATT, R. J. (1991): Sutural amplitude of ammonite shells as a paleoenvironmental indicator. – Lethaia, **24**: 219–225, 3 Fig.; Oslo.

BLIND, W. (1963): Die Ammoniten des Lias alpha aus Schwaben, vom Fonsjoch und Breitenberg (Alpen) und ihre Entwicklung. – Palaeontographica, A, **121**: 38–131, 5 Taf., 46 Abb., 10 Tab. im Text u. 10 Beil.; Stuttgart.

BUDWILL, H. (1960):Die Variabilität einiger Arten von *Schlotheimia* (Ammonoidea) Norddeutschlands. – Diss. Univ. Tübingen, 91 S., 19 Taf.; Tübingen. – [Mskr.]

COPE, J. C. W. (1991): Discussion on correlation of the Triassic-Jurassic boundary in England and Austria. – J. geol. Soc. London, **148**: 420–422. – [1991a]

– (1991): Further discussion on the correlation of the Triassic-Jurassic boundary in England and Austria. – J. geol. Soc. London, **148**: 943–944. – [1991b]

COPE, J. C. W., GETTY, T. A., HOWARTH, M. K., MORTON, N. & TORRENS, H. S. (1980): A correlation of Jurassic rocks in the British Isles, Parte one: Introduction and Lower Jurassic. – Spec. Report geol. Soc. London, **14**: 73 S., 11 Abb.; London.

COUSIN, G. (1921): Sur les variations individuelles de *Psiloceras planorbis* Sow. – C. R. S. Acad. Sci., **172**: 1369–1372; Paris.

DEAN, W. T., DONOVAN, D. T. & HOWARTH, M. K. (1961): The liassic ammonite zones and subzones of the north-west European province. – Bull. Brit. Mus. (Natural Hist.), Geol., **4**/10: 435–505, Taf. 63–75; London.

DONOVAN, D. T. (1952): The ammonites of the Blue Lias of the Bristol district. Part I. Psiloceratidae, Schlotheimidae. – Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 12, vol. **5**: 629–655, Taf. 22, 23, 5 Fig.; London.

– (1987): Evolution of the Arietitidae and their descendants. – Cahiers Inst. cath. Lyon, sér. Sci., **1**: 123–138, 4 Abb.; Lyon.

FIEGE, K. (1929): Die Biostratigraphie der Arietenschichten Nordwestdeutschlands und Württembergs. – Palaeontographica, A, **71**: 67-116, Taf. 3–24, 4 Abb.; Stuttgart.

FURRER, H. (1993): Stratigraphie und Facies der Trias/Jura-Grenzschichten in den Oberostalpinen Decken Graubündens. – Diss. Univ. Zürich, 113 S., 6 Taf., 82 Fig.; Zürich.

GUEX, J. (1981): Associations virtuelles et discontinués dans la distribution des espèces fossiles: un exemple intéressant. – Bull. Soc. Vaud. Sci. nat., **75**/359: 179–197, 11 Fig.; Lausanne.

– (1982): Quelques cas de dimorphisme chez les ammonoidés du Lias inférieur. – Bull. Soc. Vaud. Sci. nat., **76**/361: 239–248, 6 Abb.; Lausanne. – [1982a]

– (1982): Relations entre le genre *Psiloceras* et les Phylloceratida au voisinage de la limite Trias-Jurassique. – Bull. Soc. Vaud. Sci. nat., **76**/361: 47–51, 1 Taf., 2 Abb.; Lausanne. – [1982b]

– (1987): Sur la phylogenèse des ammonites du Lias inférieur. – Bull. Soc. Vaud. Sci. nat., **78**/4: 455–469, 1 Abb.; Lausanne.

HENGSBACH, R. (1977): Ueber die Sutur-Asymmetrie einiger Psiloceraten. – Sitzber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, N.F., **17**: 59–68, 6 Abb.; Berlin.

– (1986): Zur Kenntnis der Sutur-Asymmetrie bei Ammoniten. – Senckenbergiana lethaea, **67**/1–4: 119–149, 24 Abb., 2 Tab.; Frankfurt/M. – [1986a]

– (1986): Ontogenetisches Auftreten und Entwicklung der Sutur-Asymmetrie bei einigen Psiloceratacea (Ammonoidea; Jura). – Senckenbergiana lethaea, **67**/1–4: 323–330, 6 Abb.; Franfurt/M. – [1986b]

HILLEBRANDT, A. v. (1990): The Triassic/Jurassic boundary in northern Chile. – Cahiers Univ. Cath. Lyon, sér. Sci., **3**: 27–53, 3 Taf., 8 Fig.; Lyon.

HYATT, A. (1889): Genesis of the Arietidae. – Smithonian Contrib. Knowledge, **673**, 238 S., 14 Taf.; Washington.

LANGE, W. (1925): Zur Paläogeographie und Ammonitenfauna des Lias alpha, nebst einer Revision der Nürtinger Psilonotenfauna. – Z. Deutsch. geol.Ges., **77**: 439–528, Taf. 18–21, 13 Abb.; Berlin.

– (1941): Ammonitenfauna der Psiloceras-Stufe Norddeutschlands. – Palaeontographica, A, **93**: 1–192, Taf. 1–20, 138 Abb.; Stuttgart.

– (1952): Der untere Jura am Fonsjoch (östliches Karwendelgebirge) und seine Ammonitenfauna. – Palaeontographica, A, **102**: 49–162, Taf. 8–18, 76 Abb.: Stuttgart.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

NEUMAYR, M. (1879): Zur Kenntnis der Fauna des untersten Lias in den Nordalpen. – Abh. k. k. Reichsanst., **7**: 1–46, Taf. 1–7; Wien.

QUENSTEDT, F. A. (1845–1849): Petrefactenkunde Deutschlands. 1. Cephalopoden. – IV + 580 S., 36 Taf.; Tübingen (Fues). – [**1845**: Lief. 1: 1–104, Taf. 1–6]

– (1882–1888): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. 1140 S., 126 Taf., Stuttgart (Schweizerbart). – [**1882**: 1. Der Schwarze Jura, Lief. 1: 1–48, Taf. 1–54]

SCHINDEWOLF, O. H. (1962): Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. II. Ammonitina: Psiloceratacea, Eoderoceratacea. – Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.-naturwiss. Kl., **10**: 425–571, Abb. 59–149, 1 Taf.; Mainz.

TOZER, E. T. (1981): Triassic Ammonoidea: Classification, Evolution and Relationship with Permian and Jurassic Forms. – Syst. Assoc., Spec. Vol., **18**: 65–100, 5 Abb.; London.

– (1984): The Triassic and its Ammonoids: the History of a Time Scale. – Geol. Surv. Canada, Misc. Rep., **35**: 1–171; Ottawa.

URLICHS, M. & MUNDLOS, R. (1985): Immigration of cephalopods into the Germanic Muschelkalk basin and its influence on their suture line. – *In*: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.): Sedimentary and Evolutionary Cycles. – Lect. Notes Earth. Sci., **1**: 221–236, 8 Abb.; Berlin, Heidelberg, New York & Tokyo (Springer).

WÄHNER, F. (1882–1898): Beiträge zur Kenntnis der tieferen Zonen des unteren Lias der nordöstlichen Alpen. – Beitr. Paläont. Geol. Oesterr.-Ungarns u. d. Orients, **2–11**: 1–291, 66 Taf.; Wien.

WIEDMANN, J. (1970): Über den Ursprung der Neoammonoideen – Das Problem einer Typogenese. – Eclogae geol. Helv., **63/3**: 923–1020, Taf. 1–10, 31 Abb.; Basel.

Anschrift des Verfassers: Dr. R. Schlatter, Naturkundemuseum, Lortzingstr. 3, D-04105 Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Stuttgarter Beiträge Naturkunde Serie B [Paläontologie]

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: 218_B

Autor(en)/Author(s): Schlatter Rudolf

Artikel/Article: Über phylogenetische Beziehungen zwischen Psiloceras psilonotum (Quenstedt) und Psiloceras calliphyllum (Neumayr) (Ammonoidea) 1-13