

**Ammoniten-Nuklei aus Schlammproben
der nordalpinen Obertrias
– ihre stammesgeschichtliche und
stratigraphische Bedeutung *)**

von

Jost Wiedmann **)

Mit 21 Abbildungen, 1 Tabelle und 6 Tafeln

*) Publikation Nr. 8 des Programms „Fossil-Vergesellschaftungen“ im Sonderforschungsbereich 53 – Palökologie – an der Universität Tübingen. Publikation Nr. 7 s. Atlas of Paleobiogeography (ed. A. HALLAM), Amsterdam (Elsevier) 1972, S. 309 ff.

Anschrift:

**) Jost Wiedmann
Geol.-paläont. Institut der
Universität Tübingen

Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.	21. Bd.	S.561–622	Innsbruck, 1972
-------------------------------	---------	-----------	-----------------

Inhalt

1. Einleitung	564
2. Fossil-Erhaltung – Sedimentologie	567
3. Stammesgeschichtliche Ergebnisse	568
„Arcestaceae“ S. 568, Phyllocerataceae (sensu J. WIEDMANN 1970 c) S. 578	
Lytocerataceae S. 580, Psiloceraten-Vorläufer S. 580, Choristocerataceae und	
mögliche Vorläufer S. 586, Zur Morphogenese der Septalfläche S. 591	
4. Stratigraphische Ergebnisse	595
Zlambachmergel S. 595, Kössener Schichten S. 600	
5. Zum Problem des Faunenschnitts an der Wende Trias/Jura	605
6. Zusammenfassung	607
Literatur	608

Summary

Ammonite nuclei occur more frequently in microfossil residues of the Northern Alpine Upper Triassic marls (Zlambach Marls, Koessen Beds) than one might expect. Notwithstanding their small size – usually one only finds the protoconch together with the first whorl – they can be readily identified, as the characteristic elements of sutural development are determined at a very early stage. Their study reveals the following facts:

1. The paucity of the fossil record between the faunas of the lower part of the Norian and the basal Liassic represents, at least in part, a preservational gap and is the result of low pyrite precipitation which could pyritize only the inner whorls. Apart from this fact, ammonoid diversity and abundance declined markedly in all probability in association with the Upper Triassic regression, as endemism and provinciality increased simultaneously. True dwarfism can be observed and some of its factors are discussed.

2. The current morphological gap separating Triassic mesoammonoids from Jurassic neoammonoids can now be closed with the help of transitional forms (*Megaphyllites*, *Phyllytoceras*). The Arcestaceae can be recognized as a heterogeneous group. Our knowledge of the early ontogeny of the Upper Triassic heteromorphs is increased. In *Rhabdoceras* a crowding of suture lines is observed at an early ontogenetic stage. Distinct differences from the protoconch onwards facilitate easy reference of nuclei to higher systematic units. The „orthogenetic“ trend towards an increase in lobes in the primary suture, for which a functional explanation is still lacking, seems to be associated with an increase of size of the protoconch. As a whole the dominating homologizing importance of the suture development becomes stressed. The ontogenetic development of the septal surface with its relationship to suture ontogeny and shell morphology is studied.

3. Despite their diminutive size, the nuclei allow precise stratigraphic inferences to be made. The important question of the Norian/Rhaetian „mixed faunas“ can be answered since it was based on ecological differences. *Rhabdoceras suessi*, index species of the Upper Norian, favoured the limestone facies of the Dachstein and Hallstatt type, it also occurs, however, in the basinal facies of the Zlambach Marls and, especially, the Koessen Beds near Koessen, type locality of the Rhaetian! Choristoceratids, however, flourished in the marly facies.

4. Zlambach Marls and Koessen Beds are, thus, synchronous. They comprise three ammonite zones, the informal basal Zone of *Phyllytoceras zlambachense* and the Zones of *Rhabdoceras suessi* and *Choristoceras marshi*. The presence of Liassic, especially in the Gruenbachgraben section can be definitely be rejected. The question of the Norian/Rhaetian boundary must be reviewed, since Upper/Norian and Rhaetian are partly identical. If the Rhaetian would be equated only with the Zone of *Choristoceras marshi* it would be reduced to an extreme extent. Inclusion of the „Upper Norian“ *Rhabdoceras suessi* and *Phyllytoceras zlambachense* Zones within the Rhaetian, however, would as well agree with Guembel's original definition, as it would be preferable because of the unsatisfactory current state of Norian zonation.

This state of affairs warrants greater attention to be paid to ammonite nuclei in sieve residues.

1. EINLEITUNG

Ohne Zweifel impliziert der nach herrschender Meinung (E. BASSE 1952, W. J. ARKELL & B. KUMMEL 1957, N. P. LUPPOV & V. V. DRUSHTCHIC 1958, C. TEICHERT 1967) an der Trias/Jura-Grenze in der Entwicklung der Ammonoideen auftretende Faunenschnitt (Abb. 1) eine Kenntnislücke nicht geringen Umfangs. Die bis in die jüngste Vergangenheit anhaltende Diskussion, ob z. B. die Ammonitina von den Phylloceraten (L. F. SPATH 1914, W. BLIND 1963), den Lytoceraten (O. H. SCHINDEWOLF 1968) oder diphyletisch und iterativ von beiden abstammen (W. J. ARKELL & B. KUMMEL 1957), ist ein weiterer Beleg dafür, daß es mit unserer Kenntnis vom Übergang der Mesoammonoideen zu den Neoammonoideen nicht zum besten steht.

Von kaum geringerem Interesse sind die Fragen der Gliederung und Begrenzung von Obenor und Rhät und insbesondere das Problem der norisch/rhätischen „Mischfaunen“ (A. S. DAGIS 1963, H. ZAPFE 1967 a, D. A. B. PEARSON 1970), das biostratigraphische Prinzipien in Frage stellt.

Will man sich nicht mit einem „*ignoramus et ignorabimus*“ begnügen, oder makroevolutiven Merkmalsprüngen den Vorzug geben, so ist es naheliegend, den kritischen Zeitraum – also Nor und Rhät – einer gezielten Untersuchung zu unterziehen. Der Erfolg, zu dem die Mikropaläontologie wesentlich beitrug und über den auszugswise bereits berichtet wurde (J. WIEDMANN 1970 c), war überraschend. Aus insgesamt etwa 50 Schlammproben der Zlambachmergel zahlreicher Fundpunkte (Abb. 2) und der Kössener Schichten des Weißloferbachs (s. M. URLICHS, dieser Band, Abb. 1-2) liegen inzwischen mehr als 300 Ammoniten-Nuklei vor. Das ist weit mehr, als wir zu hoffen gewagt hatten, besagt aber natürlich noch nichts über den Aussagewert dieser Schlammrückstände. Daher seien zunächst einige Angaben über Größe und Art der Erhaltung der Nuklei vorausgeschickt.

Dank

Dr. H. Bolz (Rijswijk) und Dr. M. Urlichs (Ludwigsburg) stellten die Mehrzahl der hier untersuchten Nuklei zur Verfügung. Dr. L. Krystyn (Wien) verdanke ich wertvolle Anregungen; beim Besuch der Zlambachmergel-Fundpunkte profitierte ich von seiner Geländekenntnis. Dr. E. T. Tozer (Ottawa) gab nicht nur wertvolle Hinweise, sondern auch Einblick in seine reichhaltigen Aufsammlungen. Herr W. Wetzel (Tübingen) war wie stets um die Qualität der Photographien bemüht. Allen genannten Herren gilt mein aufrichtiger Dank.

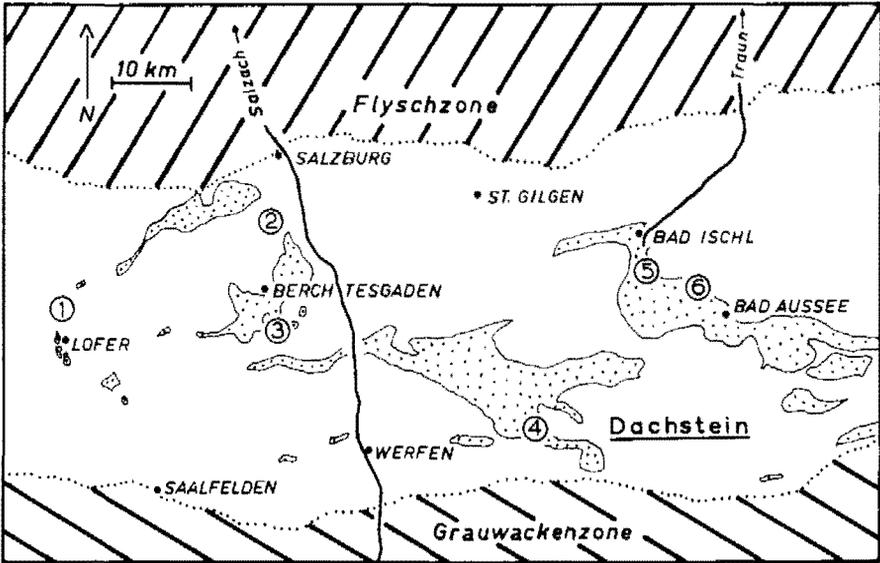


Abb. 2 Fundpunkte der Ammoniten-Nuklei in den Zlambachmergeln der Nördlichen Kalkalpen (nach H. BOLZ 1969). (1) Mühlgraben bei Lofer, (2) Grünbachgraben am Untersberg, (3) Höllgraben bei Berchtesgaden, (4) Roßmoos/Gosaukamm, (5) Roßmoos bei Bad Goisern und (6) Fischerwiese bei Bad Aussee. Punktiert: Hallstätter Fazies i. w. S.

Verzeichnis der im Text gebrauchten Abkürzungen

Wh	—	Windungshöhe
Dm	—	Durchmesser
E	—	Externlobus
L	—	Laterallobus
I	—	Internlobus
I _l	—	lituider Internlobus
A	—	Adventivloben
U	—	Umbilikalloben
GPIT	—	Geol.-paläont. Institut Tübingen
SMNS	—	Staatl. Museum für Naturkunde, Stuttgart
GSCO	—	Geological Survey of Canada, Ottawa

2. FOSSIL-ERHALTUNG – SEDIMENTOLOGIE

Etwa 80 %, also die überwiegende Mehrzahl der ausgeschlammten Klein-Ammoniten besitzen einen Durchmesser zwischen 1 und 3 mm. Das bedeutet, daß die Windungshöhe bei allen diesen Formen 1 mm nicht oder doch kaum überschreitet (Taf. 1, Taf. 2). Die restlichen 20 % verteilen sich auf wenige Stücke, die einen größeren Dm – im Einzelfall bis zu 10 mm¹) – erreichen. Unter diesen sind Wohnkammer-Exemplare (Taf. 3, Fig. 1) auffallend häufig, seltener isolierte Windungsfragmente (Taf. 3, Fig. 2) und Einzelkammern (Taf. 2, Fig. 3), die größeren Gehäuse-Dm entsprechen. Gegenüber den vollkörperlich erhaltenen Phragmokon-Teilen sind die Wohnkammern in der Regel verdrückt.

Die Substanz aller dieser Nuklei ist Pyrit, in einigen wenigen Fällen bereits Limonit. Die aus den Zlambachmergeln bekannte Aragonit-Schalenerhaltung (J. A. JELETZKY & H. ZAPFE 1967) ist nur bei einem Teil des Materials noch der Beobachtung zugänglich, teilweise sind selbst die Pyrit-Steinkerne durch den Schlammprozeß mehr oder weniger stark angeätzt (Taf. 1, Fig. 4, 5; Taf. 3, Fig. 3; Taf. 4, Fig. 2).

Die Schalen skulptur ist infolgedessen in der Regel nur da erhalten, wo sie – bei entsprechend früher Anlage in der Ontogenese – auch die Innenschale, also den Steinkern betraf. Bei *Rhabdoceras* (Taf. 1, Fig. 5) ist dies überraschenderweise bereits bei einer Wh von 0.2 mm der Fall. Die das Ende des 1. Umgangs markierende Einschnürung ist bei den größeren Nuklei bei einem Gehäuse-Dm von 1.5 mm deutlich erkennbar (Taf. 2, Fig. 2, 5). Etwa gleichzeitig setzen auch bereits die für die Arcesten i. e. S. typischen Einschnürungen ein (Taf. 2, Fig. 1). Schon in diesem Stadium ist damit bei rein oberflächlicher Betrachtung eine Unterscheidung zwischen Arcesten und Megaphylliten mühelos möglich.

Das sedimentologische Modell, das der Eigenart aller Befunde gerecht wird, muß von einem nur geringen S²-Vorrat bei so rascher Sedimentation ausgehen, daß die Pyritpräzipitation selektiv nur die Anfangsspirale oder untergeordnet auch Einzelkammern erfassen konnte, während jede Verfüllung des Restgehäuses unterblieb. Dies ist ein recht ungewöhnlicher Sonderfall, da es hierzu nur geringer Turbulenz bedurft hätte. Wenn zwar Anzeichen deutlicher Turbulenz sowohl in den Zlambachmergeln als auch in den Kössener Schichten fehlen, so zeigen zumindest die Zlambachmergel deutliche Spuren von Bioturbation (U. PISTOTNIK, dieser Band), auf die möglicherweise auch die in Taf. 4, Fig. 1 zu beobachtende Torsion der Anfangswindung in der äußeren Windung und Pyritinkrustationen zurückzuführen sind. Es ist auffallend, daß selbst diese von Bioturbation betroffenen Gehäuse kein Sediment aufgenommen zu haben scheinen. Der sedimentfreie äußere Gehäuseteil ist nach rascher Kompaktion nur als Abdruck erhalten geblieben und konnte damit leicht der Beobachtung entgehen. Dies trifft in gleicher Weise

1) Diese Angaben beziehen sich ausschließlich auf das vorliegende Material aus Schlammrückständen. Die bisher beschriebenen (E. v. MOJISOVICS 1893, J. F. POMPECKJ 1895, H. ZAPFE 1967b) oder in den einschlägigen Sammlungen deponierten Zlambach- und Kössener Ammoniten erreichten zwar größere Gehäuse-Dm, sind dann aber nur im Ausnahmefall pyritisiert (J. WIEDMANN 1973, Taf. 1, Fig. 4). Soweit sie nicht den Kössener Schichten entstammen, kommen sie fast ausnahmslos aus Kalkmergelbänken der Zlambachmergel.

für Zlambachmergel wie Kössener Schichten zu, trotz der Verschiedenheit der Sedimentationsräume im Schelf vor, bzw. in der Lagune hinter dem Riffkomplex.

Damit besteht eine oberflächliche Übereinstimmung mit den von J. D. HUDSON & D. F. B. PALFRAMAN (1969) aus dem Oxfordton von Woodham beschriebenen Sedimentationsverhältnissen, die jedoch mit Pyritisationskernen von 15-20 mm Dm eher der „Normalsituation“ entsprechen. Es liegt auf der Hand, daß die Besonderheit der sedimentologischen und diagenetischen Prozesse während der Bildung der Zlambachmergel und Kössener Schichten zu einer quantitativen und schließlich sogar qualitativen Verschiebung des Faunenspektrums in diesen Sedimenten führen mußte, in der eine der Ursachen der postulierten Kenntnislücke zwischen Trias- und Lias-Ammonitenfaunen und des resultierenden Faunenschnitts zu suchen ist.

Eine sehr weitgehende Übereinstimmung zeigt auch die von P. TASCH (1953 b) beschriebene oberkarbonische Dry-Shale-Fauna. Ihre Revision wäre daher im Zusammenhang mit einer sedimentologischen Studie von großem Interesse.

Hier muß nun die entscheidende Frage gestellt werden: Lassen sich mit einem so unzulänglich und fragmentarisch erhaltenen Material überhaupt die interessierenden phylogenetischen Fragen oder auch die bestehenden stratigraphischen Probleme mit einiger Aussicht auf Erfolg angehen? Wie steht es um die Bestimmbarkeit dieser winzigen, meist skulpturlosen Nuklei?

Hierbei bestätigt sich nun die überragende Rolle von Lobenlinie und -ontogenie, vielfach den einzigen überhaupt verfügbaren Merkmalen für die Bestimmung ebenso wie für die Erhellung der noch immer recht verworrenen verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der triadischen Ammonoideen. Es zeigt sich durchweg, daß schon bei Wh von 1 mm und darunter der Lobenbildungsmodus festgelegt ist, der die Abgrenzung systematischer Einheiten, in der Regel bis zur generischen Ansprache hin ermöglicht. In Ausnahmefällen gelingt – unter Zuhilfenahme weiterer Gehäusemerkmale – sogar die Artbestimmung. Das ist weit mehr, als der bisherige Kenntnisstand erwarten ließ.

3. STAMMESGESCHICHTLICHE ERGEBNISSE

Bei der Behandlung der systematisch-phylogenetischen Fragen wird im wesentlichen auf die Klassifikation des TRÉATISE (W. J. ARKELL & B. KUMMEL 1957) zurückgegriffen. Änderungsvorschläge von O. H. SCHINDEWOLF (1968) und J. WIEDMANN (1970 a) werden, soweit sie hier behandelte Gruppen betreffen, berücksichtigt. Desgleichen sollen hier relevante Fragen des neuen Klassifizierungsvorschlags von E. T. TOZER (1971) diskutiert werden.

„Arcestaceae“

Das Gros der vorliegenden Nuklei gehört den „Arcestaceae“ an, und zwar in dem von L. F. SPATH (1951) und B. KUMMEL (1957) definierten weiteren Sinne. Konkret liegen aus dieser „Superfamilie“ zwei Formengruppen vor, die mit den Gattungen *Arcestes/Rhaetites* und *Megaphyllites* identifiziert werden können. *Cladiscites* konnte dagegen bisher nicht nachgewiesen werden.

Es ist interessant, daß sich diese Gattungen schon durch die Größe ihrer Protoconche (Taf. 1, Fig. 2, 3, 6), ebenso wie durch den hohen Involutionsgrad der ersten

Umgänge (Taf. 2, Fig. 1; Taf. 3, Fig. 1, 4; Taf. 4, Fig. 1; Taf. 5, Fig. 1-3) deutlich von den Nuklei der übrigen systematischen Gruppen abheben. Damit ist bereits in frühesten Stadien eine erste grobe Untergliederung gegeben.

Eine Unterscheidung zwischen *Arcestes* s. str. und *Megaphyllites* ist bei ausschließlicher Berücksichtigung des äußeren Gehäuse-Habitus ebenfalls bereits in einem sehr frühen Stadium möglich, da bei *Arcestes* s. str. schon bei einer Wh von 0.3 mm die für diese Gattung typischen Einschnürungen (Taf. 3, Fig. 1) angelegt sind, während diese den vorliegenden Megaphylliten fehlen (Taf. 2, Fig. 3). Hiervon zu unterscheiden ist natürlich die die 2. Wachstums-Änderung markierende Einschnürung am Ende des 1. Umgangs, die bei der Mehrzahl der vorliegenden Anfangswindungen zu beobachten (Taf. 2, Fig. 3; Taf. 3, Fig. 1, 2, 5) und – insbesondere nach H. K. ERBEN (1964, S. 167) – als Ende der Larvalphase der Ammonoideen zu bewerten ist.

Unterschiedlich verhält sich in dieser Hinsicht „*Arcestes*“ *rhaeticus* CLARK, dem die auf Taf. 3, Fig. 2 wiedergegebene Innenwindung zugerechnet wird. Die insbesondere von J. F. POMPECKJ (1895) hervorgehobene Zugehörigkeit dieser Art zur Gruppe der galeaten Arcesten wird im Lichte der Innenwindungen und der Internsutura zweifelhaft. Nicht nur die schon von W. B. CLARK (1888) erwähnte größere Evolution der Innenwindungen, sondern ebenso auch das Fehlen von Einschnürungen in diesem Stadium, der auch im Alter noch deutliche und trichterförmige Nabel (W. B. CLARK 1887, Taf. 1, Fig. 3) und vor allem der lituide Internlobus lassen wenigstens eine generische Trennung dieser Form gerechtfertigt erscheinen. Entgegen E. v. MOJSISOVICS (1902, S. 269) wird daher hier *Rhaetites* HYATT (1900, S. 565) für die Separierung von *A. rhaeticus* wiederverwandt. Wenn die Zuordnung der vorliegenden Nuklei zu dieser Art hier nicht mit letzter Sicherheit vorgenommen werden kann, so liegt dies in der sehr unzureichenden Kenntnis ihres Holotyps begründet.

Deutlicher werden die Unterschiede zwischen Arcesten und Megaphylliten, aber überraschenderweise auch zwischen Arcesten und den bislang als Untergattung interpretierten Proarcesten (B. KUMMEL 1957, S. L 178) bei Betrachtung der Suturen.

Proarcestes, und zwar *P. bicarinatus* (MSTR.) ist der einzige Arcestide, dessen Lobenentwicklung bekannt ist. Gültigkeit besitzt die Darstellung in O. H. SCHINDEWOLF 1968 (S. 823, Abb. 470), während die ältere Wiedergabe (1929, S. 47, Abb. 24) *Paralobites* zugeschrieben werden muß (O. H. SCHINDEWOLF 1968, S. 822, Fußn. 1). Im Hinblick auf die allgemeine Bedeutung der Beobachtungen SCHINDEWOLFS wurde das Originalmaterial noch einmal überprüft und zur Präzisierung noch offener Fragen hier ausschnittsweise wiedergegeben (Taf. 5, Fig. 4). Die dem ungewöhnlich großen Protoconch (Taf. 5, Fig. 4 a) mit angustisellater (?)²⁾ Prosutura folgende Primärsutura (Taf. 5, Fig. 4 b) ist deutlich quinquelobat und befindet sich damit bereits auf der Entwicklungshöhe der jurassisch-kretazischen Neoammonoideen. Die – wie bereits SCHINDEWOLF hervorhob – ungewöhnliche und innerhalb der Ammoniten bisher einmalige weitergehende Zerschlitzung (Taf. 5, Fig. 4 c) und Anlage eines Adventivlobus (A) gleichzeitig mit einem heterochronen internen Umbilikallobus (U_{n1}) vollzieht sich im 4. Septum nach der Primärsutura und fällt interessanterweise mit der der 2. Wachstums-Änderung

2) Die Mehrzahl der hier wiedergegebenen Prosuturen nimmt eine zwischen typisch angustisellatem (Abb. 17a, 20a) und latisellatem Bau vermittelnde Stellung ein.

entsprechenden Einschnürung zusammen. Das bedeutet, daß *diese* Lobenvermehrung ganz gewiß nicht in Korrelation zur Gehäuse-Geometrie oder ihren statischen Erfordernissen gesehen und interpretiert werden kann. Erst danach erfolgt dann bei einer Wh von 0.3 mm die Anlage eines U_3 außerhalb und eines weiteren U_n (U_{n2}) innerhalb der Naht. Erst darauf setzt dann die von SCHINDEWOLF (1968, Abb. 470 e) beschriebene Zerschlitzung des I ein. Eine Zerschlitzung der übrigen Loben und Sättel ist in diesem Stadium noch nicht zu beobachten. Mit der resultierenden Lobenformel $EALU_2U_3U_1U_{n2}U_{n1}I$ unterscheidet sich *Proarcestes* nicht nur von allen übrigen Ammonoiten, sondern ebenso deutlich auch von *Arcestes* bzw. *Rhaetites*.

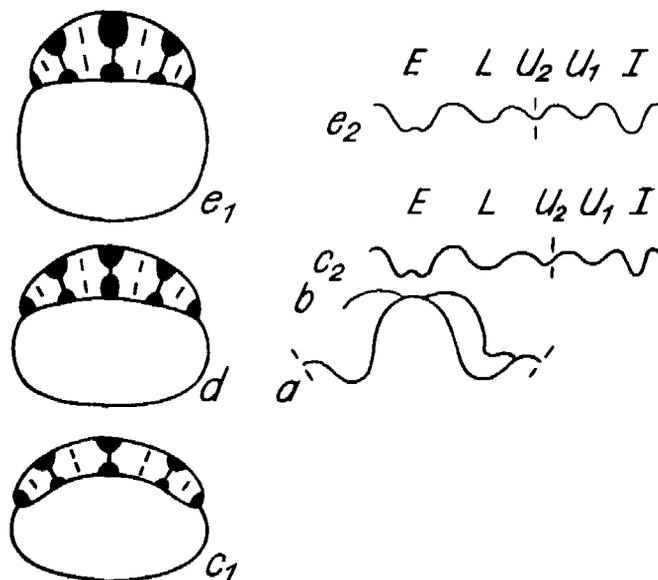


Abb. 3 *Rhaetites rhaeticus* (CLARK) (?), Entwicklung von Lobenlinie und Septalfläche. a: Prosutur, b: Primärsutur, c₁, c₂: 2. Septum, d: 3. und e₁, e₂: 4. Septum.

Hypotypoid GPIT Ce 1422/14 aus Probe 126-7/68 vom Grünbachgraben.

Arcestes und der hier untersuchte *Rhaetites rhaeticus*(CLARK)(?) bleiben in ihrer Protokonch-Größe (Taf. 1, Fig. 2-4) zwar hinter *Proarcestes* zurück, übertreffen aber – wie bereits erwähnt – gleichzeitig die übrigen Nor/Rhät-Arten in diesem Merkmal. Bei den der vorerwähnten Art zuzurechnenden Nuklei reitet die Primärsutur (Abb. 3 b, 4 b) stets auf der angustisellaten Prosutur (Abb. 3 a, 4 a). Das nächstfolgende 2. Septum (Taf. 1, Fig. 2, 3; Abb. 3 c, 4 c) ist jedoch stets so deutlich quinquelobat, daß die gleiche Konfiguration auch für die Primärsutur angenommen werden muß. Die Richtigkeit dieser Annahme bestätigt eine weitere zu *Arcestes* s. str. zu rechnende Innenwindung (Taf. 1, Fig. 4; Taf. 2, Fig. 1; Abb. 5) mit eigenständigem Primärseptum. Dieses besitzt auf der Naht einen zierlichen, gewissermaßen *in statu nascendi* befindlichen U_2 (Taf. 2, Fig. 1;

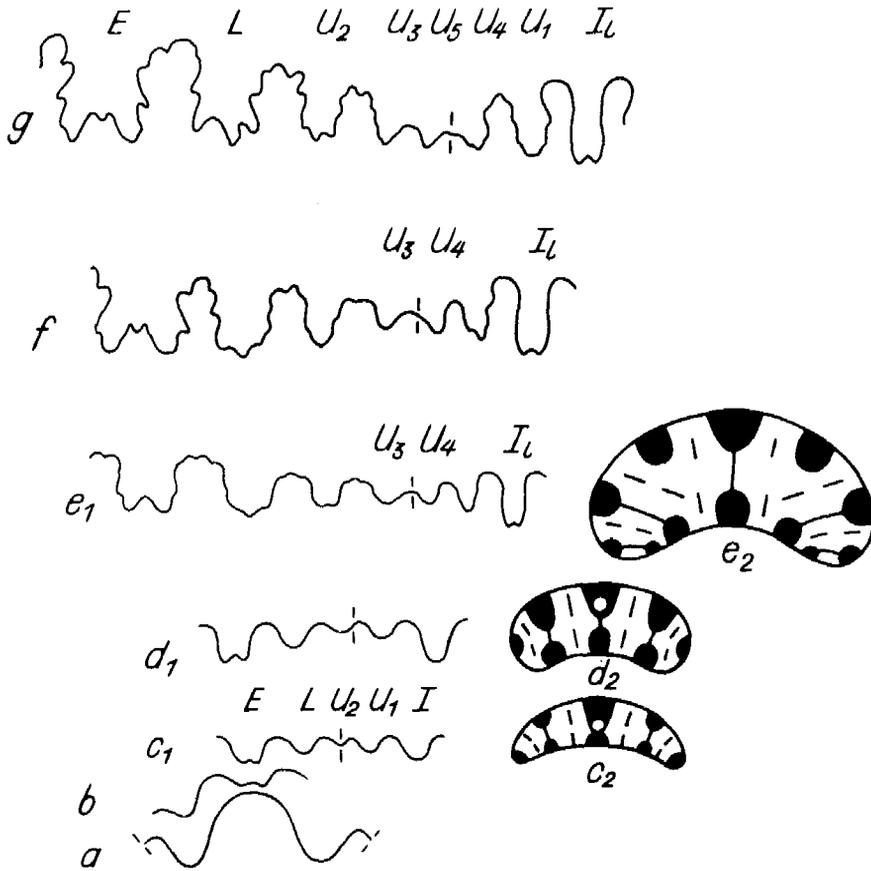


Abb. 4 *Rhaetites rhaeticus* (CLARK) (?), Entwicklung von Lobenlinie und Septalfläche. a: Prosutur, b: Primärsutur, c₁, c₂: 2. Septum, d₁, d₂: 6. Septum, e₁, e₂: bei Wh 0.4 mm, f: bei Wh 0.5 mm, g: bei Wh 0.8 mm.
a-d: Hypotypoid GPIT Ce 1422/4 aus 6/67, Grünbachgraben; e: 1422/5 und e, f: 1422/6 aus 1-3/67, Grünbachgraben.

Abb. 5 b). Obwohl in der folgenden Loben-Entwicklung von *Proarcestes* vollkommen verschieden, stellen damit auch die übrigen Arcesten eine Gruppe „fortschrittlicher“ Mesosammoneen mit bereits quinquelobater Primärsutur dar. Ein weiteres fortschrittliches Merkmal ist das Auftreten eines Mediansattels im *E* dieser Primärsutur (Abb. 4 b). Bis etwa zum 10. Septum verändert sich das Bild von Suture und Septum nur insofern, als *U*₂ von der Naht auf die Flanke abwandert (Abb. 4 d). Mit dem 10. Septum (Abb. 5 e) erfolgt dann eine Umpolung der Septalachsen. Waren bisher die Loben *E-I* und *L-U*₂ in streng radialer Anordnung durch konkave Achsen verbunden und wellblechartig durch die konvexen Achsen der trennenden Sättel gegeneinander abgesetzt, treten nun die Loben

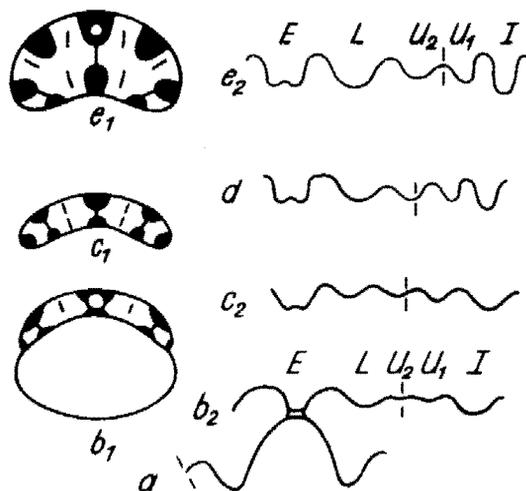


Abb. 5 *Arcestes (Arcestes?)* sp., Loben-Entwicklung und Septalfläche. a: Prosutura, b_1, b_2 : Primärsutura, c_1, c_2 : 2. Septum, d: 4. Septum, e_1, e_2 : 10. Septum. Expl. GPIT Ce 1422/15 aus Probe 106/68, Roßmoos/Bad Goisern.

U_2-U_1 miteinander in Verbindung. Damit wird das bisher radiale Muster aufgegeben und L durch ein zwischen den Sätteln IU_1, EL und LU_2 aufgabendes Doppelgewölbe isoliert (Abb. 5 e_1). Dieses Bild bleibt nun auch für die weitere Entwicklung kennzeichnend, wobei die an der Naht neu angelegten Umbilikalloben (Abb. 4 e) paarig miteinander in Verbindung treten (U_3-U_4, U_5-U_6). Gleichzeitig, d. h. bei einer Wh von 0,4 mm ist die bipolare Zerschlitung von Loben und Sätteln bereits deutlich ausgeprägt, während I eine lituide Ausbildung erhält. Dieses Bild ändert sich im Fortgang der Entwicklung (Abb. 4 f, g) nur noch unerheblich durch Einschaltung weiterer Umbilikalloben auf der Naht. Die resultierende Lobenformel $ELU_2U_3U_5 \dots U_4U_1I_1$ unterscheidet *Rhaetites* grundsätzlich von *Proarcestes*. Auf die sich ergebenden systematischen Konsequenzen wird im Anschluß an die Behandlung von *Megaphyllites* eingegangen.

*Megaphyllites*³⁾ ist in seiner Loben-Entwicklung erstmals von A. A. SHEVYREV (1962, Abb. 7) bekannt gemacht worden. Nach seiner Deutung (op. cit., S. 79) handelt es sich bei der sehr starken Lobenvermehrung im umbilikalen Bereich um eine echte Lobenbildung. Demgegenüber habe ich diese Lobenbilder (1970 a, S. 13, 23) als symmetrische Sutrallobenbildung im U_3 interpretiert und auf die damit deutlichen Unterschiede gegenüber den *Arcestes* hingewiesen. Diese Auffassung kann hier bestätigt und weitergehend präzisiert werden.

3) Die zu dieser Gattung gerechneten Formen gehören den beiden Arten *M. insectus* (MOJS.) und *M. robustus* n. sp. an. Letztere wird auf das Taf. 5, Fig. 3 abgebildete Exemplar (GPIT Ce 1422/20) als Holotyp begründet. Sie unterscheidet sich von den übrigen Arten der Gattung mühelos durch einen semilunaten Windungsquerschnitt, der – im Gegensatz zu *M. insectus* – bis ins Alter persistiert. Der Nabel bleibt mäßig offen. Die neue Art ist im mittleren Bereich („Zone II“) der Zlambachmergel der Fundpunkte Grünbachgraben, Fischerwiese, Roßmoos/Bad Goisern, Mühlgraben und Roßmoos/Gosaukamm verbreitet.

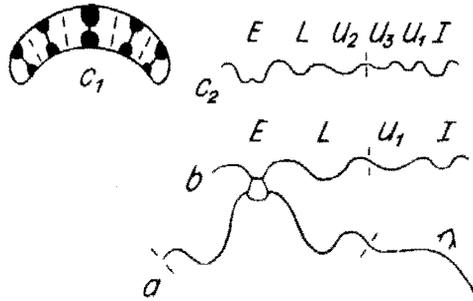


Abb. 6 *Megaphyllites robustus* n. sp., frühe Suturentwicklung. a: Prosuture, b: Primärsuture, c₁, c₂: 3. Septum. Paratypoid GPIT Ce 1422/7 aus Probe 4/68, Grünbachgraben.

Auf die angustisellate Prosuture (Taf. 1, Fig. 6 a; Abb. 6 a) folgt hier – in Übereinstimmung mit SHEVYREV (op. cit., Abb. 7 b) – eine quadrilobate Primärsuture mit einem breiten L auf der Flanke. Das 2. Septum unterscheidet sich deutlich von der Primärsuture, insofern hier bereits 2 Loben auf der Flanke erscheinen. Ob zusätzlich noch ein weiterer Lobus auf der Naht (U_3) angelegt wird, konnte bisher nicht sicher entschieden werden (Abb. 7 c). Auf jeden Fall ist das 3. Septum (Abb. 6 c bzw. Taf. 1, Fig. 6 b) bereits deutlich 6-lobig und läßt zudem bereits die beginnende Aufspaltung des U_3 auf der Naht erkennen, die kurz darauf (Abb. 7 d) endgültig vollzogen ist. Der weitere Entwicklungsablauf ist aus Abb. 8 ersichtlich, wobei auf die stark asymmetrische 8. (?) Suture (Abb. 8 a bzw. Taf. 2, Fig. 3 a) hingewiesen sei, die in ihrer Entwicklungshöhe Abb. 7 d entsprechen müßte. Der danach (Abb. 8 b) auf der Naht auftretende U_4 spaltet in gleicher Weise paarig und symmetrisch zur Naht auf (Abb. 8 c, 8 d) wie der vorangehende U_3 und wie alle folgenden Umbilikalloben (Abb. 8 e, f; Abb. 9).

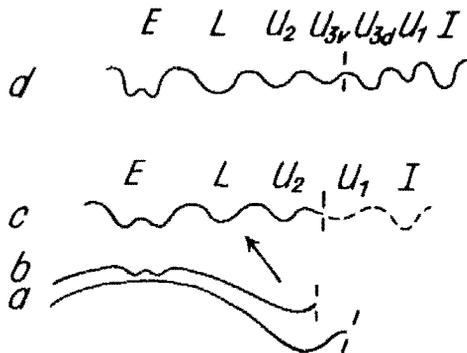


Abb. 7 *Megaphyllites robustus* n. sp., frühe Suturentwicklung. a: Prosuture, b: Primärsuture (?), c: 2. Septum, d: 8. Septum. Paratypoid GPIT Ce 1422/19 aus Probe 15/68, Grünbachgraben.

Damit liegt hier zweifellos ein Sonderfall der Suturallobenbildung vor, die nach der von O.H. SCHINDEWOLF (1961, Abb. 30) gegebenen Definition eine echte und asymmetrische Lobenspaltung sein soll, die sich aus triaeniden Elementen entwickelt. Bei *Megaphyllites* gehen demgegenüber die neuen Elemente (Abb. 8 b, 9 a, 9 c) nicht aus dem Lobenboden der beiden Spaltprodukte des vorangehenden Lobus hervor, sondern aus dem Sattel zwischen diesen. Sie sind damit nach der Definition echte Loben und müssen ein eigenes Symbol erhalten. Daher gibt die hier vorgeschlagene Lobenformel $ELU_2U_{3v}U_{4v}U_{5v}U_{6v}\dots U_{6d}U_{5d}U_{4d}U_{3d}U_1I_1$ (Abb. 9 f, 10) m. E. den Sachverhalt besser wieder als die seinerzeit vorgeschlagene Formel $ELU_2U_3 = SU_1I_1$.

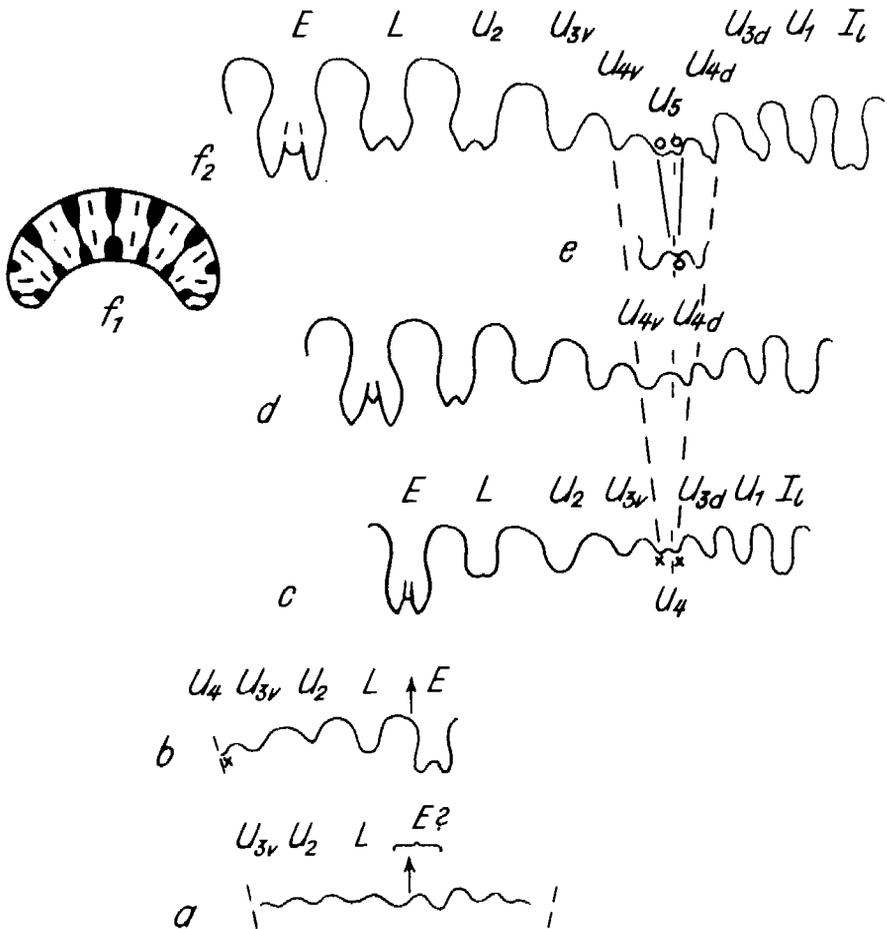


Abb. 8 *Megaphyllites robustus* n. sp., Loben-Entwicklung und Septalfläche. a: etwa 8. Septum, b: etwa 12. Septum, d: bei Wh 0.7 mm, f₁, f₂: Wh 0.8 mm. Paratypoid GPIT Ce 1422/8 aus Probe 125/68, Grünbachgraben.

Nicht nur die verschiedenartige umbilikale Lobenvermehrung, sondern auch die auf die Loben beschränkte unipolare Zerschlitzung unterscheidet die Megaphylliten deutlich von den Arcesten, mit denen sie teilweise den lituiden *I* gemeinsam haben. Die Lobenzerschlitzung setzt beim vorliegenden Material bei Wh 0.7 mm (Abb. 8 d) ein. Die Septalfläche entwickelt sich in Analogie zu *Arcestes*, wobei die radialen konkaven und konvexen Achsen zunächst regelmäßig alternieren (Abb. 6 c₁) und später lediglich im umbilikalen Bereich des Septums die größere Zahl von Loben auf der äußeren Peripherie durch die Aufgabelung einer und später mehrerer Sattelachsen kompensiert wird (Abb. 8 f₁). Dieses Bild bleibt für die bullaten Querschnittsformen bestimmend (Taf. 6, Fig. 1), während bei den hochmündigeren Formen (Taf. 5, Fig. 1 b, 2 b) – ähnlich wie bei *Arcestes* – auch der Sattel *IU*₁ mit den beiden peripheren Sätteln *EL* und *LU*₂ verbunden wird, so daß auch hier die Loben *L* und *U*₁ ihre ursprüngliche Verknüpfung verlieren.

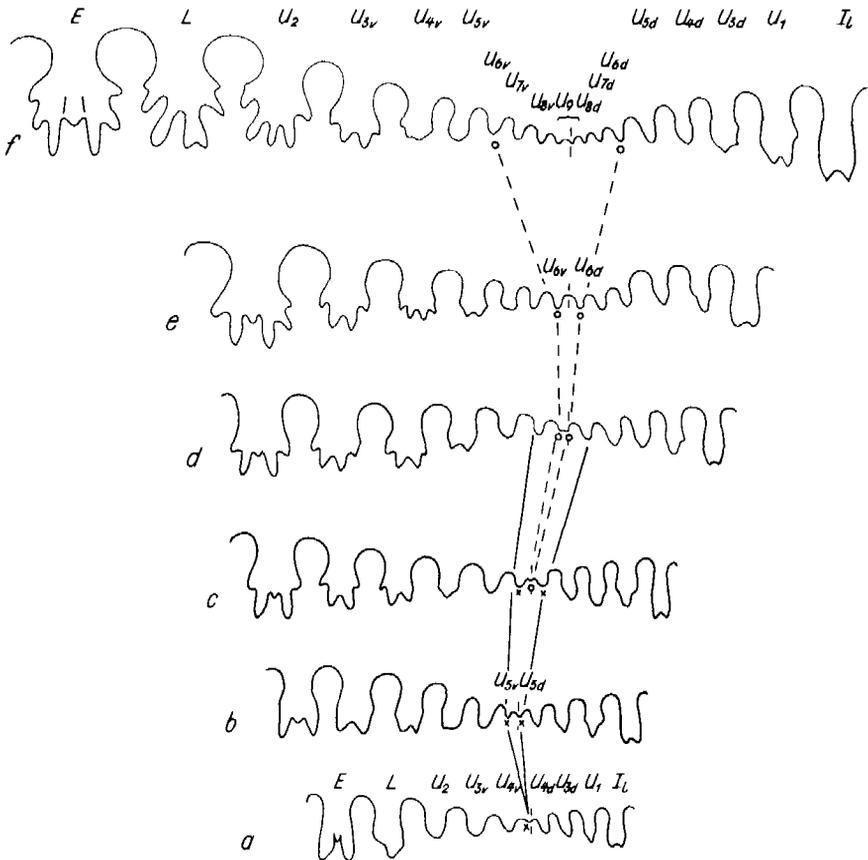


Abb. 9 *Megaphyllites robustus* n. sp., Sutur-Entwicklung. a: bei Wh 0.8 mm, f: bei Wh 2 mm. Paratypoid GPIT Ce 1422/9 aus Probe 126/68, Grünbachgraben.

Damit wird einmal mehr deutlich, wie wichtig die Kenntnis des phylogenetischen Gesamtablaufs für das Verständnis isolierter morphogenetischer Abläufe ist (vgl. J. WIEDMANN 1965, S. 447; 1966, S. 49; 1970 b, S. 920). Gleichzeitig wird erkennbar, in welcher Weise die Ontogenese in einer eng umrissenen Formenreihe die phylogenetische „Erfahrung“ akkumuliert und wie sehr beide miteinander korrelieren. So wird die in der Stammesgeschichte der Ammonoiten diskontinuierlich fortschreitende Vermehrung der Loben der Primärsuturen nun verständlich aus der fortschreitenden Lobenvermehrung der Ontogenesen und der beobachteten Akkumulation stammesgeschichtlicher Daten, die nun ihrerseits wieder zu der erwähnten Verkürzung des ontogenetischen Ablaufs zwingt. Es ist deutlich, daß es vom quinquelobaten 2. Septum der obertriadischen Megaphylliten zum quinquelobaten Primärseptum nur noch eines geringfügigen Entwicklungsschrittes bedarf. Daß dieser Trend gleichzeitig mit einem konkreten morphologischen Merkmal, nämlich der Protokonch-Größe, korrelieren könnte, ist ein weiteres überraschendes Ergebnis des vorliegenden Materials. Daß sich die Formengruppen mit quinquelobater Primärsutur (*Proarcestes*, *Arcestes*) und der bereits sehr progressive *Megaphyllites* durch die Größe ihrer Protokonche deutlich vom Rest der Fauna abheben, ist sicher nicht zufällig. Warum sie allerdings, mit diesem fortschrittlichen Merkmal, teilweise sogar mit der bipolaren Lobenzerschlitzung der Neoammoniten ausgestattet, die kritische Rhät/Lias-Grenze nicht zu passieren vermochten, bleibt rätselhaft.

Aus den hier vorgelegten Beobachtungen ergeben sich die folgenden Auswirkungen auf die Systematik der „Arcestaceae“ im bisherigen Sinne: Die *Megaphyllitidae* entfernen sich mit ihrer – als Sonderfall der Suturallobenbildung zu betrachtenden – Lobenspaltung an der Naht und ihren monophyllen Sätteln grundsätzlich von den eigentlichen Arcesten. Alle genannten Merkmale und insbesondere der lituide *I* sprechen demgegenüber für engere Beziehungen zu den monophyllen Phylloceraten (J. WIEDMANN 1970 c, Abb. 4). Dieser schon früher (A. HYATT 1900, S. 566; J. WIEDMANN 1970 a, S. 13) angedeuteten Beziehung wird hier Rechnung getragen und die Einordnung der *Megaphyllitidae* – unter Einfluß der *Procarnitinae* und „*Parapopanoceratidae*“ als wahrscheinlichem Synonym – an der Seite der *Ussuritidae* in die *Phyllocerataceae* empfohlen.

Auch E. T. TOZER hat (1971, S. 1004) die Eigenständigkeit der *Megaphylliten* erkannt; allerdings besagt die von ihm vollzogene Errichtung einer selbständigen Superfamilie *Megaphyllitaceae* nichts über die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Gruppe und bringt allein keinen systematischen oder phylogenetischen Gewinn.

Problematischer bleibt die Klassifikation der verbleibenden *Arcestaceae*. Auch wenn man E. T. TOZER (1971) in der Abtrennung auch der *Nathorstitaceae* folgt, die *Arcestaceae* also nunmehr auf die Formen mit ammonitider Lobenzerschlitzung beschränkt, so lassen sich nicht einmal die innerhalb der eigentlichen *Arcestidae* untersuchten Loben-Entwicklungen von *Rhaetites* und *Proarcestes* zur Deckung bringen. Für den stark aberranten *Proarcestes* mit der Lobenformel $EALU_2U_3U_1U_{n2}U_{n1}I$ wird hier eine eigene Familie *Proarcestidae* n. fam. vorgeschlagen. Im Gegensatz zur Vorstellung O. H. SCHINDEWOLFS (1968, Abb. 478), die *Lobitaceae* unmittelbar von den *Phyllocerataceae* abzuleiten, dürften die *Proarcestidae* zwischen *Arcestaceae* und *Lobi-*

taceae – mit ihrer Lobenspaltung in L , U_2 und U_1 (SCHINDEWOLF 1968, Abb. 469) – vermitteln (vgl. L. F. SPATH 1951, S. 118; B. KUMMEL 1957, S. L 176). Die Arcestaceae i. e. S. bleiben damit auf Arcestidae, Cladiscitidae, Joannitidae und Sphingitidae beschränkt.

Auch die durch eine Lobenformel $ELU_2U_3U_5 \dots U_4U_1I_1$ charakterisierten Arcesten i. w. S. können nun als früher Seitenzweig der monophyllen Phylloceraten verstanden werden, mit denen sie neben der Lobenformel – im Gegensatz zu O. H. SCHINDEWOLF (1968) – auch der lituide I verbindet. Unterscheidendes Merkmal bleibt damit lediglich die Zerschlitzung der Sättel, die – ebenso wie die quinquelobate Primärsutur – bereits in Richtung auf die Neoammonoideen hinweist. Auch in diesem Fall bewährt sich damit die von O. H. SCHINDEWOLF (1968) vorgeschlagene neue Klassifikation von Phylloceraten und Ceratiten in einer gemeinsamen Ordnung, deren Zusammenhang im Vorhergehenden mehrfach deutlich wurde. Gleichzeitig vermehrt sich das für die Ableitung der jurassischen Phylloceraten zur Verfügung stehende Potential an Vorläuferformen zumindest um die Megaphyllitidae, die nun den Monophyllitinae gleichberechtigt an die Seite treten (WIEDMANN 1970 c, Abb. 18).

Schon jetzt ist allerdings sicher, daß sich auch die Lobenformel von *Rhaetites* nicht auf die Gesamtheit der Arcesten und insbesondere nicht auf *Arcestes* i. e. S. übertragen läßt, dessen Sutur sich zumindest durch einen zerschlitzen I unterscheidet. Zukünftige Untersuchungen werden Klarheit darüber schaffen müssen, ob nicht auch die Zerschlitzung des I bei den Arcesten so kontinuierlich vor sich ging, daß sich lituider und zerschlitzter I hier – ebenso wie bei den Psiloceraten – nicht voneinander trennen lassen. Die Alternative hierzu wäre die Möglichkeit, daß auch die hier in ihrem Umfang reduzierten Arcestaceae noch heterogen sind und zwei phyletisch unabhängige, lediglich in Habitus und Externsutur homöomorphe Gruppen enthalten.

Phyllocerataceae (*sensu* J. WIEDMANN 1970 c)

Es verdient besondere Hervorhebung, daß die erwähnten Monophyllitinae bisher weder im Material der Zlambachmergel, noch in den vorliegenden Proben der Kössener Fazies nachgewiesen werden konnten. Zu erwarten wären hier natürlich die Eopsiloceraten, deren Einbeziehung in die Monophyllitinae durch das Studium von Gesamtsutur und Loben-Entwicklung (1970 c, S. 933, Abb. 4 c-e, 5) wahrscheinlich gemacht werden konnte. Der bislang vermuteten Beziehung dieser Formen zu den Psiloceraten (J. F. POMPECKJ 1895, L. F. SPATH 1930, 1934, W. J. ARKELL 1957) wurde damit jede Stütze entzogen. Hinzukommt, daß mit der hier vorgenommenen Datierung der Kössener Schichten als Obernor/Rhät *Eopsiloceras planorboides* – ebenso wie das synonyme *E. „clio“* und die verwandte Gattung *Wopfungites* – vielleicht auf das Obere Nor zu beschränken sind.

Insgesamt scheinen die Eopsiloceraten auf ein räumlich und möglicherweise auch faziell eng begrenztes Areal eingengt gewesen zu sein. Während *Wopfungites* bisher nur von einem Fundpunkt der Hallstätter Fazies bekannt ist, scheint *Eopsiloceras* auf die Kössener/Dachstein/Crinoidenkalk-Fazies des Raumes Kalkalpen-Karpaten beschränkt zu sein; den Zlambachmergeln fehlen bisher beide Gattungen.

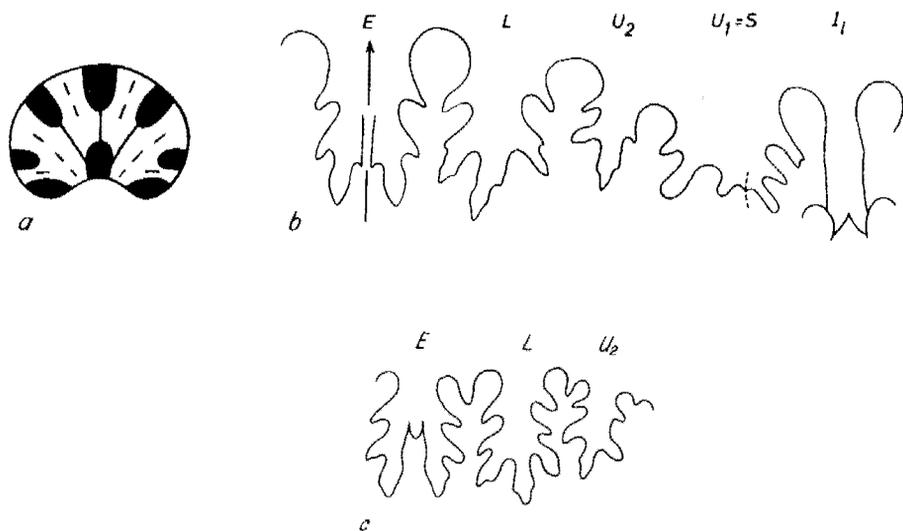


Abb. 11 Phylloceraten-Suturen und -Septum. a, b: *Mojsvarites zlabachensis* n. sp. Holotyp, GPIT Ce 1373/1 aus Probe 126/68, Grünbachgraben. Septalfläche und Gesamtsutur bei Wh 1.5 mm.
 c: *Rhacophyllites neojurensis* (Qu.) sensu HAUER? Hypotypoid GPIT 1422/26 aus Probe 102/68, Fischerwiese. Externsutur bei Wh 1.3 mm.

Der nach der bisherigen Vorstellung (W. J. ARKELL & B. KUMMEL 1957) einzige, die kritische Rhät/Lias-Grenze querende und damit die Radiation der Lias-Ammoniten auslösende Stamm, die Discophyllitidae, sind bisher nur mit wenigen Windungsfragmenten in den Zlabachmergeln belegt. Das Taf. 4, Fig. 2 dargestellte Exemplar (vgl. auch J. WIEDMANN 1970 c, S. 980) muß mit seinen monophyllen Sätteln und Suturallobenbildung im U_1 (Abb. 11 a, b) der Gattung *Mojsvarites*⁴) zugerechnet werden. Entsprechend den Angaben H. ZAPFEs (1967 b) aus den Korallenmergeln der Fischerwiese kann auch hier *Rhacophyllites neojurensis* (?) belegt werden (Abb. 11 c). Diese Funde schließen – zumindest in stratigraphischer Hinsicht – die im Rhät zwischen Discophylliten und ihren jurassischen Derivaten, den „Juraphyllitidae“, noch klaffende Lücke (M. VADASZ 1908, L. F. SPATH 1927, W. J. ARKELL 1950, 1957, J. WIEDMANN 1964, 1970 c).

4) Für das Taf. 4, Fig. 2 und Abb. 11a, b dargestellte Exemplar GPIT Ce 1373/1 als Holotyp wird *Mojsvarites zlabachensis* n. sp. vorgeschlagen. Die neue Art unterscheidet sich durch ihren breit-ovalen Windungsquerschnitt und ihr jüngeres Alter von den übrigen Arten dieser Gattung. Der Holotyp stammt aus „Zone II“ der Zlabachmergel des Grünbachgrabens. Die Zuordnung zu *Mojsvarites* geht davon aus, daß die Unterscheidung monophyller (*Mojsvarites*) und diphyller Discophylliten (*Disco/Rhacophyllites*) tatsächlich möglich ist. Hier stehen detaillierte Untersuchungen noch aus.

Lytocerataceae

Aus der Gruppe der Lytoceraten, die nach dem Auftreten echter Vorläuferformen (*Trachyphyllites costatus*) im Nor von Timor auch im vorliegenden Material durchaus zu erwarten wären, liegt bisher nur ein stark korrodiertes Exemplar aus den Kössener Schichten des Weißloferbachs vor, das mit allen Vorbehalten zu *Trachyphyllites* gerechnet werden könnte. Hier wären weitere Aufsammlungen von größtem Interesse, insbesondere im Hinblick auf E. T. TOZERS (1971, S. 1003) Vermutung, „*Trachyphyllites* is probably what it looks like – a Jurassic ammonite“. Diese Auffassung wird keineswegs geteilt, da weder Morphologie noch Matrix des (1970 c, S. 987 f., Abb. 8 a, b, Taf. 5, Fig. 6) revidierten Holotyps zur Unterstützung dieser Annahme herangezogen werden können. Eine Revision des Typmaterials in Delft ergab keinerlei Anhaltspunkte für die Anwesenheit jurassischer Faunen in den Blöcken δ und ϑ von Bihati/Timor.

Psiloceraten-Vorläufer

Nachdem Eopsiloceraten ebenso wie Discophylliten, aber schließlich auch die Lytoceraten als mögliche Psiloceraten-Wurzel ausschieden (J. WIEDMANN 1970 c), mußte sich das Interesse auf die verbleibenden Formengruppen konzentrieren. Von diesen können von vornherein die stratigraphisch wertvollen und vor allem in diesem Zusammenhang noch zu behandelnden Heteromorphen ausgeklammert werden, da sie keinerlei Anzeichen für eine Regeneration der bis ins Alter quadrilobaten Suturen oder der Gehäuse-Entrollung erkennen lassen.

Damit verblieb für die interessierende Fragestellung eine individuenarme Gruppe kleinwüchsiger Formen (J. WIEDMANN 1970 c, Taf. 10, Fig. 5, 6; hier Taf. 4, Fig. 3) mit relativ raschem Breitenwachstum (Abb. 12 c) der skulpturlosen und nur mäßig involuten

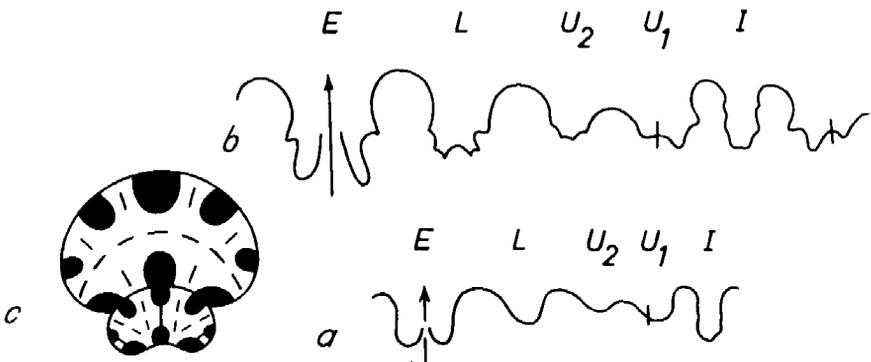


Abb. 12 *Phyllytoceras zlabachense* n. sp., Entwicklung von Lobenlinie und Septalfläche.

Holotyp, GPIT Ce 1373/9 aus Probe 11/68, Grünbachgraben.

a: bei Wh 0.5 mm, b: bei Wh 1 mm, c: entsprechende Septalflächen.

Windungen. Die Loben-Entwicklung (Abb. 13) beginnt nach einer angustisellaten Prosutur (Abb. 13 a) „normal“ mesoammonitid mit einer quadrilobaten Primärsutur mit zierlichem U_1 und einem noch ungeteilten E (Abb. 13 b). Bereits im 2. Septum (Abb. 13 c) schaltet sich auf der Naht der 2. Umbilikallobus ein, während sich im E der Mediansattel ausbildet. Dieses Bild ändert sich bis etwa zum 10. Septum (Abb. 13 e) auf der Höhe der die 2. Wachstums-Änderung begleitenden Einschnürung nur geringfügig. Auch die Septalfläche behält während dieses Zeitraums ihre ursprüngliche Strukturierung bei, die radiale und streng alternierende Achsen erkennen läßt. Etwa mit dem 12. Septum (Abb. 13 f) werden die bislang radialen Achsen durch eine die gesamte Septalfläche querende konvexe Achse unterbrochen, die von nun ab das Septalbild bestimmt. Das 17. und im vorliegenden Exemplar letzte Septum (Abb. 13 g) zeigt die in L und I einsetzende Zerschlitzung, während die für *Phyllytoceras* bezeichnende triaenide Gliederung des U_1 auf der Naht erst später, ab einer Wh von 0.5 mm einzusetzen pfllegt (Abb. 12 a, b).

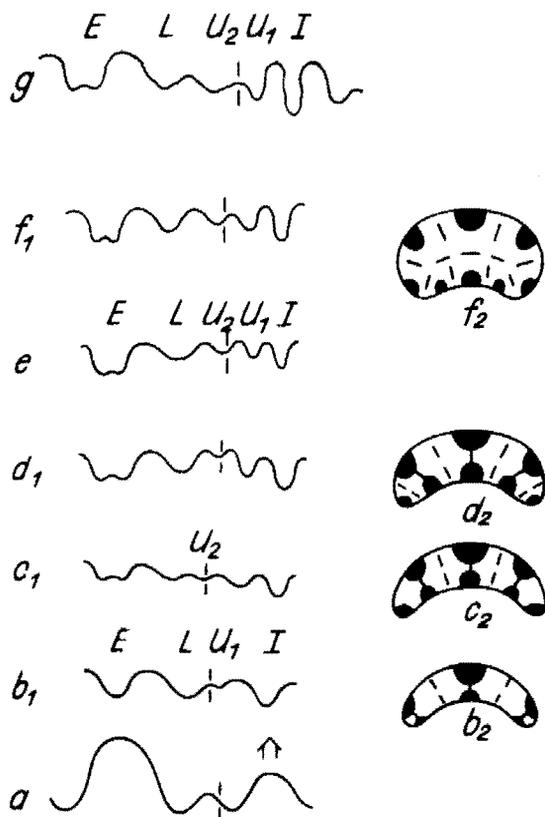


Abb. 13 *Phyllytoceras zlabachense* n. sp., Entwicklung von Lobelinie und Septalfläche.

Paratypoid GPIT Ce 1422/17 aus Probe 159/68, Roßmoos/Bad Goisern. a: Prosutur, b₁, b₂: Primärsutur, c₁, c₂: 2., d₁, d₂: 6., e: 10. (2. Wachstums-Änderung!), f₁, f₂: 12. Septum, g: 17. und letztes Septum.

Phyllytoceras, wie ich (1970 c) diese Formengruppe benannte, besitzt damit bereits alle wesentlichen Suture-Merkmale der Psiloceraten der Lias-Basis (J. WIEDMANN 1970 c, Abb. 12 ff.) mit Ausnahme der quinquelobaten Primärsuture. Aus dem Vorangehenden (S.577,581) wurde bereits deutlich, daß es hierzu nur noch geringer Weiterentwicklung bedarf, da bei *Phyllytoceras* – ähnlich *Megaphyllites* – bereits ein quinquelobates 2. Septum vorliegt. Zur Ergänzung und zum besseren Vergleich von Übereinstimmung und Verschiedenheit beider Formengruppen sind hier noch einmal Habitus (Taf. 6, Fig. 3-5) und Loben-Entwicklung (Abb. 14) eines frühen Psiloceraten (*Psilophyllites*) der Lias-Basis des Tübinger Raums wiedergegeben.⁵⁾ Einziger grundsätzlicher Unterschied in

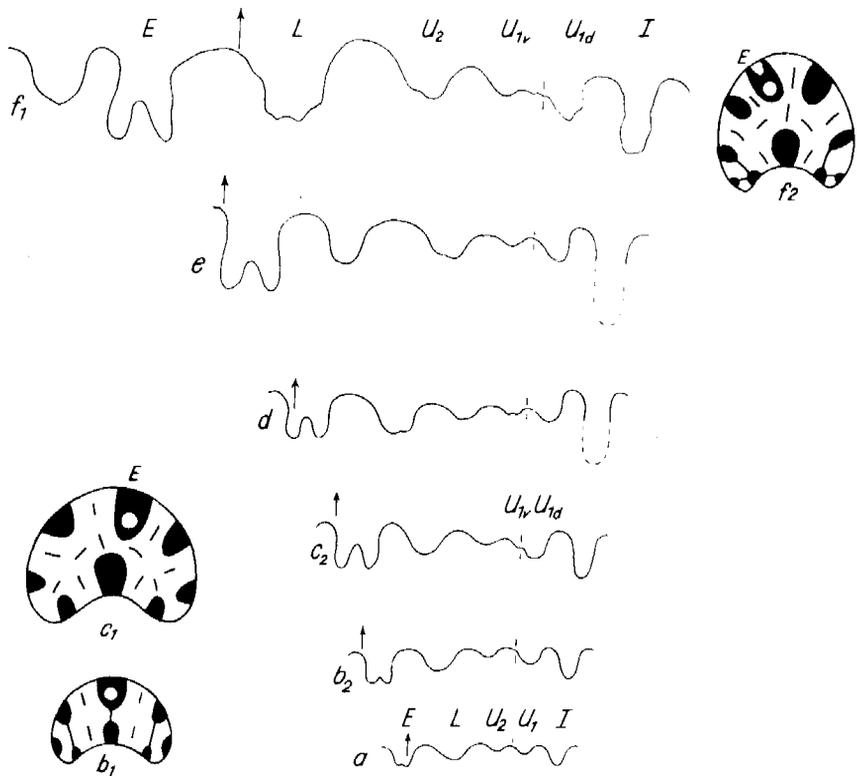


Abb. 14 *Psilophyllites* n. sp., Entwicklung von Lobenlinie und Septalfläche.
a: Primärsuture, e: bei Wh 1 mm, f_1 , f_2 : bei Wh 1.5 mm. a-c: GPIT Ce 1422/21 aus dem Lias a_1 , Tiefenbach bei Pfrondorf/Tübingen (leg. H. Gocht); d, e: GPIT Ce 1422/22, desgl.; f: GPIT Ce 1422/23, tiefliassische Aufarbeitungszone (?) im Rhät-Bonebed des Olgahains bei Tübingen.

5) Ein Teil der hier abgebildeten Exemplare stammt aus Aufsammlungen von Kollegen H. Gocht, dem ich für die Überlassung des Materials herzlich danke.

der Loben-Entwicklung ist dabei tatsächlich nur das Auftreten eines U_2 und eines Mediansattels im E der Primärsutur. Auch die Übereinstimmung in der Konfiguration der Septalfläche ist deutlich, wenn man von den Asymmetrien absieht. Auf die bei den Psiloceraten nicht seltene (vgl. J. WIEDMANN 1970 c, S. 950 ff., Abb. 14, 15) asymmetrische Sipholage, die nicht nur zu asymmetrischen Lobenlinien, sondern schließlich sogar zu einer Torsion der gesamten Septalfläche führt (Abb. 14 c_1, f_2 , Taf. 6, Fig. 5), wird hier noch einmal hingewiesen. Es wird im folgenden erneut darauf zurückzukommen sein. Auf die beim vorliegenden Material sehr regelmäßige Runzelung der konkaven Windungszone (Taf. 6, Fig. 4) kann nur am Rande hingewiesen werden.

Alles in allem ist die Übereinstimmung zwischen den Phyllytoceratidae der Oberen Trias und den Psiloceraten des Lias so deutlich, daß sie in die damit über die Rhät/Lias-Grenze hinweggreifenden Psilocerataceae einbezogen wurden. Der Übergang von der quadrilobaten zur quinquelobaten Primärsutur, der sich etwa mit dieser Grenze vollzogen haben muß, rechtfertigt allein keine weitergehende Trennung.

Nachdem nunmehr umfangreicheres Material der Zlambach-Phyllytoceraten vorliegt, erscheint es sinnvoll, hier die bereits früher (1970 c, S. 1010) angedeutete spezifische Trennung von *Ph. intermedium* aus dem Karn des Iran zu vollziehen. Die Formen der Zlambachmergel unterscheiden sich – abgesehen vom etwas jüngeren Alter – durch ihre

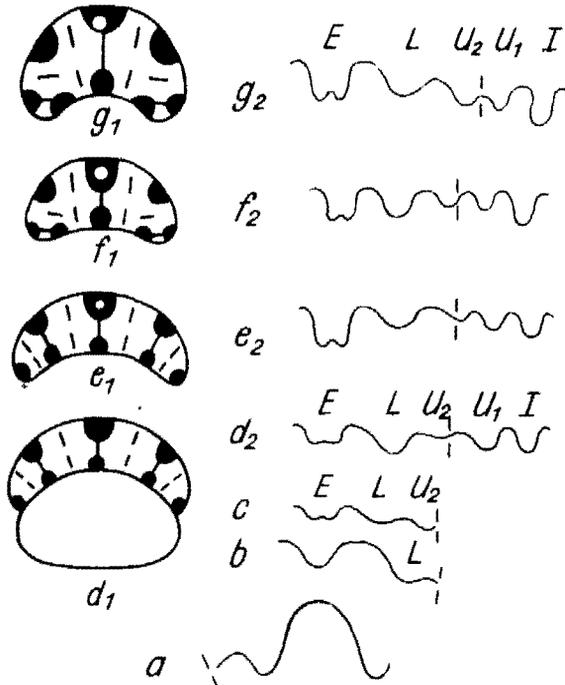


Abb. 15 *Phyllytoceras* (?) n. sp., Entwicklung von Lobenlinie und Septalfläche. Expl. GPIT Ce 1422/16 aus Probe 106/68, Roßmoos/Bad Goisern. a: Prosutur, b: Primärsutur, c: 2., d_1, d_2 : 4., e_1, e_2 : 7., f_1, f_2 : 9. (2. Wachstums-Änderung!), g_1, g_2 : 13. Septum.

breitovale Querschnittsform. Als Holotyp der neuen Art, *Ph. zlabachense* n. sp., wird Expl. GPIT Ce 1373/9 vorgeschlagen (in J. WIEDMANN 1970 c, Taf. 10, Fig. 6 und Abb. 17 sub *Ph. intermedium?*; hier Taf. 4, Fig. 3 und Abb. 12). Für Expl. GPIT Ce 1422/16 (Taf. 1, Fig. 1 und Abb. 15) vom Roßmoos/Bad Goisern wird offene Nomenklatur vorgezogen, da die zu erwartende Zerschlitung der Loben im 13. und hier letzten Septum (Abb. 15 g) noch nicht erkennbar ist. Hingegen befindet sich die Loben-Entwicklung in so deutlicher Übereinstimmung mit der typischer Exemplare (Abb. 13), daß an einer Zugehörigkeit zur selben Gattung kaum zu zweifeln ist. Man beachte in diesem Zusammenhang vor allem auch die asymmetrische Sipholage (Taf. 1, Fig. 1 b)! Gegen eine artliche Identität mit *Ph. zlabachense* n. sp. sprechen die stärker hexagonale Querschnittsform und die unterschiedliche Strukturierung der Septalfläche.

Auch in diesem Zusammenhang sei noch einmal darauf hingewiesen, daß sich die Phyllytoceraten nicht nur durch Sutura und Evolutionsgrad des Gehäuses, sondern auch bereits durch die Protokonch-Größe (Taf. 1, Fig. 1 a) von den Vertretern der Arcestaceae auf der einen und den Heteromorphen auf der anderen Seite abheben. Daß hier eine mögliche Korrelation zwischen Protokonch-Breite und Zahl der Primärloben vorliegen könnte, wurde bereits (S. 577) angedeutet; möglicherweise ist aber zusätzlich auch die nur geringe oder fehlende weitere Lobenvermehrung mit dem gleichfalls nur geringen Breitenzuwachs der ersten Kammern korrelierbar (Taf. 1, Fig. 1; Abb. 13, 15).

Auf die Frage der Herkunft der Phyllytoceraten muß hier nochmals kurz eingegangen werden. Aus einer hier nicht nochmals zu wiederholenden Vielzahl von Gründen wurde (1970 c, S. 954 ff.) an discophyllitide Ausgangsformen gedacht, von denen ausgehend *Phyllytoceras* zu den Psiloceraten auf der einen und möglicherweise auch zu den Lytoceraten auf der anderen Seite vermitteln sollte. E. T. TOZER (1971, S. 1001, 1026) rechnet *Phyllytoceras* demgegenüber zu den Gymniten. Es ist vollkommen richtig, daß auch hier – wie auch bei einer Reihe weiterer Ceratiten (J. WIEDMANN 1970 a, S. 23) – bereits zerschlitze Internloben auftreten (J. N. Popov 1961, Abb. 19), die offenbar schon früher und iterativ aus dem lituiden *I* der Phylloceraten und Ceratiten hervorgegangen sind. Dieses Merkmal allein entscheidet aber natürlich noch nicht über die Zugehörigkeit von *Phyllytoceras* zu den Gymniten. Leider ist die gesamte Loben-Entwicklung dieser Formengruppe bisher gänzlich unbekannt. Ihre stratigraphische Reichweite ist zudem bisher auf den Zeitraum Oberes Scyth – Karn beschränkt (B. KUMMEL 1957, S. L184 f.).

Dank des Entgegenkommens von Dr. Tozer kann hier erstmals die Jugendsutura einer möglicherweise nahe verwandten Form (Abb. 16) wiedergegeben werden, deren weitere Loben-Entwicklung natürlich von besonderem Interesse wäre.

Eine interessante Frage stellt sich in diesem Zusammenhang: Welche Bedeutung kommt der asymmetrischen Sipholage bei den Ammonoiten zu? Handelt es sich dabei um eine Art genetischen Unfall der genetisch fixiert wird und damit auf bestimmte Formengruppen beschränkt bleibt? Der Nachweis gehäufte Siphon-Asymmetrien bei isolierten Formengruppen, so z. B. den Platylenticeraten (E. KEMPER 1961), Euagassiceraten (J. MERKT 1966) oder Psiloceraten (J. WIEDMANN 1970 c), mag in diesem Sinne interpretierbar sein. Auf der anderen Seite ist natürlich auch an eine funktionell-regulative Bedeutung zu

denken, vielleicht in Verbindung mit dem Übergang zu einer stärker bodenbezogenen Lebensweise.

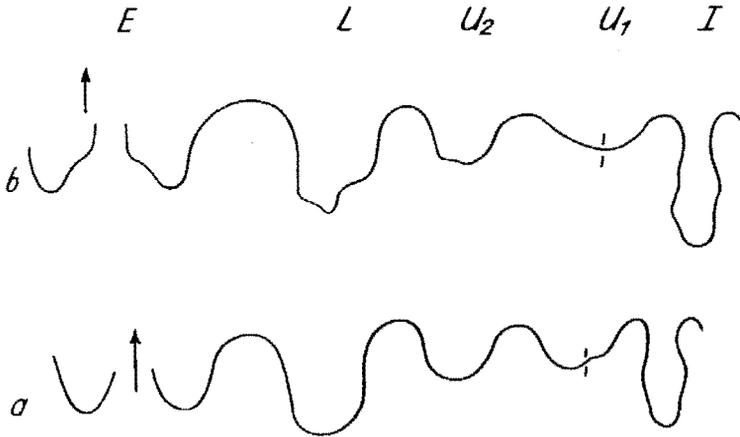


Abb. 16 *Parapinacoceras hagei* (McLEARN), 2 Jugendsuturen.
GSCO coll. Nr. 74736, M. Anis (varium-Zone), Chischa River, B. C., Canada. a:
Wh 1.2 mm, b: Wh 1.3 mm.

Das wiederholt beobachtete Pendeln der Sipholage um die Mediane (J. MERKT 1966, Abb. 25 ff.; hier Abb. 14) würde eher für letztere Deutung sprechen, ebenso wie eine mögliche Häufung dieser Anomalie mit oder unmittelbar nach marinen Regressionen. Da eine Lösung dieser Frage im Augenblick kaum möglich ist, kann über eine etwaige systematische Bedeutung dieser Anomalie bei Psiloceraten und Vertretern der Gymniten, Pinacoceraten und Ptychiten (E. T. TOZER 1961, Taf. 21, Fig. 5; hier Abb. 16) im Augenblick nur spekuliert werden.

Sollte sich dennoch die von E. T. TOZER vermutete Beziehung als richtig erweisen, so würde dies das Problem der Psiloceraten-Entstehung in der Oberen Trias nicht berühren. Lediglich der konkrete Ausgangspunkt dieser Entwicklungsreihe aus ihrer phylloceratiden Wurzel würde sich weiter in die Trias zurückverlagern. Als wichtig festzuhalten bleibt, daß diese wenigen Neufunde – unter Anwendung der lobenontogenetischen Methode – an die Stelle des bisher schärfsten Faunenschnitts in der Entwicklung der Ammonoiten nun ein Kontinuum treten lassen (J. WIEDMANN 1970 c, Abb. 18; hier Abb. 21). Die Entstehung der verschiedenartigen Baupläne der Neoammoniten an der Lias-Basis kann nicht mehr als spontane Radiation aus einer einzigen – und noch dazu zweifelhaften – triadischen Wurzel gedeutet werden (Abb. 2). Statt dessen dürften wenigstens zwei Entwicklungslinien der Phylloceraten (Mono- und Discophylliten), außerdem die Lytoceraten und möglicherweise nun auch bisher zu den Ceratiten gerechnete Gruppen (Megaphylliten und Gymniten) die kritische Trias/Jura-Grenze gequert haben oder doch zur Entwicklung der Neoammoniten beigetragen haben. Diese Entwicklung ist keineswegs sprunghaft vor sich gegangen, sondern so kontinuierlich, iterativ und in parallelen Reihen – und zwar sowohl was die

quingelobate Primärsutur, die ammonitide Zerschlitung der Sättel als auch die Zerschlitung des *I* angeht —, daß eine alternative Trennung von Meso- und Neoammoneen im Augenblick nur mit Mühe vollziehbar ist. Auch wenn die funktionelle Bedeutung der einzelnen Entwicklungsschritte noch nicht bekannt ist, lediglich die Vermehrung der Primärloben-Zahl könnte mit einer Vergrößerung des Protokonchs korrelieren, löst sich damit der bisher orthogenetische Entwicklungsablauf in ein **Mosaikmuster** auf, wie es uns von den Höheren Wirbeltieren vertraut ist.

Choristocerataceae und mögliche Vorläufer

Es bleibt nun noch die Gruppe der Heteromorphen — einschließlich der Frage ihrer Herkunft — zu behandeln, die zum Kapitel „Stratigraphie“ überleitet. Der von E. T. TOZER (1971) vorgeschlagenen Klassifikation der Choristoceren als Superfamilie wird hier provisorisch gefolgt, da laufende Untersuchungen (J. WIEDMANN 1973) erkennen lassen, daß die auf E. v. MOJSISOVICS (1893) zurückgehende Ableitung von *Thisbites* über *Hannaoceras* (B. KUMMEL 1957, S. L 168; J. WIEDMANN 1969, Abb. 2) zweifelhaft ist. Es ist bemerkenswert, daß TOZER (1971, S. 1004) hier die Lobenlinie als Homologie-Indiz für Einheitlichkeit, Definition und Ranghöhe der Choristocerataceae verwendet, während er ihren Wert sonst generell in Zweifel zieht (op. cit., S. 1000 f.).

Während, wie bereits erwähnt, bei *Megaphyllites* und *Phyllytoceras* bereits die 2. Sutur 5lobig ist und sich auch darin der Trend zur quingelobaten Primärsutur andeutet (vgl. J. WIEDMANN 1970 c, S. 956), bleibt bei den bislang lobenontogenetisch untersuchten Trias-Heteromorphen (J. WIEDMANN 1969, Abb. 4-I; 1973, Abb. 2) die Vierlobigkeit bis ins Alter bestehen. Damit lassen sich diese stratigraphisch wichtigen Formen spätestens mit dem 2. Septum vom Gros der obertriadischen Ammoneen unterscheiden (vgl. Abb. 17 mit Abb. 4, 7, 13, 15, 20). Hinzukommt als weiteres, die Unterscheidung bereits früher Stadien erleichterndes

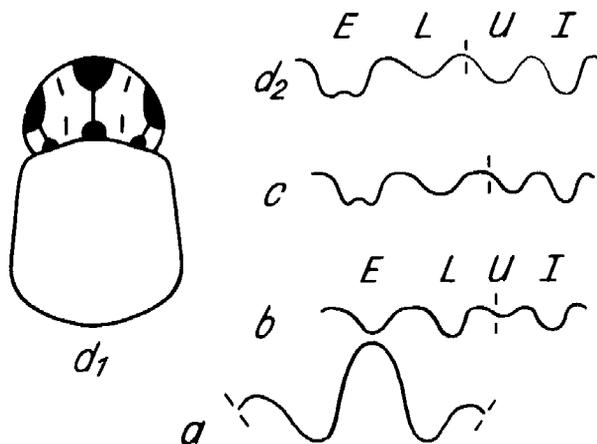


Abb. 17 *Rhabdoceras* (?) sp., Loben-Entwicklung und Septalfläche.
Expl. GPIT Ce 1422/3 aus Probe 126-7/68, Grünbachgraben. a: Prosutur, b:
Primärsutur, c: 2., d₁, d₂: 10. Septum.

Merkmal die hinter den übrigen Obertrias-Ammonoiten deutlich zurückbleibende Proto-konch-Größe (Taf. 1, Fig. 5; Taf. 2, Fig. 4).

Die Loben-Entwicklung beginnt mit einer angustisellaten Prosutur (Abb. 17 a),⁶ der eine normal mesoammonitid quadrilobate Primärsutur mit noch ungeteiltem *E* folgt (Abb. 17 b). Mit dem 2. Septum erfolgt die Bildung des Mediansattels in *E* (Abb. 17 c). An diesem Lobenbild hat sich bis zum Ende des 1. Umgangs fast nichts verändert (Abb. 17 d₂). Es erhebt sich nun die Frage, ob in diesem frühen Stadium *Rhabdoceras* und *Choristoceras* – die einzigen im vorliegenden Material bisher nachzuweisenden Heteromorphen-Gattungen – überhaupt trennbar sind.

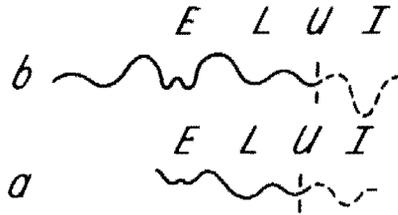


Abb. 18 *Choristoceras* sp., frühe Loben-Entwicklung.
Expl. GPIT Ce 1422/2 aus Probe 30/68, Grünbachgraben. a: etwa 3., b: etwa 5. Septum.

Ohne Kenntnis der Suturen ist eine solche Trennung tatsächlich unmöglich, da auch *Rhabdoceras* (Taf. 1, Fig. 5; Taf. 2, Fig. 4) zunächst noch eine geschlossene Anfangsspirale besitzt, wie dies bereits W. JANENSCH (1906, Abb. 1, 2) zeigen konnte. Unter Hinzuziehung der Loben-Entwicklung scheint eine solche Trennung jedoch möglich. Während bei *Choristoceras* (J. WIEDMANN 1973, Taf. 3, Fig. 14 u. Abb. 2; hier Abb. 18) *U* aus seiner primären Lage auf der Naht rasch auf die Flanke abwandert und hier dann verbleibt, wandert er bei dem mit Sicherheit zu *Rhabdoceras* zu rechnenden Nukleus (Taf. 1, Fig. 5) aus den oberen Kössener Schichten des Weißloferbachs sehr rasch in die konkave Windungszone ab. Sollte dieser Befund sich verallgemeinern lassen, so müßte die eingangs (Taf. 2, Fig. 4 u. Abb. 17) beschriebene Anfangswindung aus den Zlambachmergeln des Grünbachgrabens zu *Rhabdoceras* gerechnet werden.

Im Fortgang der Entwicklung ist dann eine Unterscheidung der beiden Heteromorphen-Gattungen natürlich mühelos möglich. Bei *Choristoceras* erfahren *L* und schließlich auch *U* und *I* eine weitergehende Zerschlitung, etwa bei 1.5 mm einsetzend; bei *Rhabdoceras* dagegen bleiben die Loben bis ins Alter ganzrandig unzerschlitzt (Abb. 19 a). Der zwischen beiden Gattungen vermittelnde *Peripleurites* stimmt hinsichtlich dieses Merkmals mit dem gleichalten *Rhabdoceras* überein.

Auch beim Vorliegen isolierter Kammern oder Windungsfragmente größerer Gehäuse-Dm (Taf. 3, Fig. 3; Abb. 19) bereitet die Unterscheidung zwischen *Rhabdoceras* und *Choristoceras* keinerlei Schwierigkeiten, da bei der letztgenannten Form erst die Wohnkammer zu egredieren pflegt. Der Verlust der konkaven Windungszone tritt hier also

6) s. Fußn. 2, S. 569

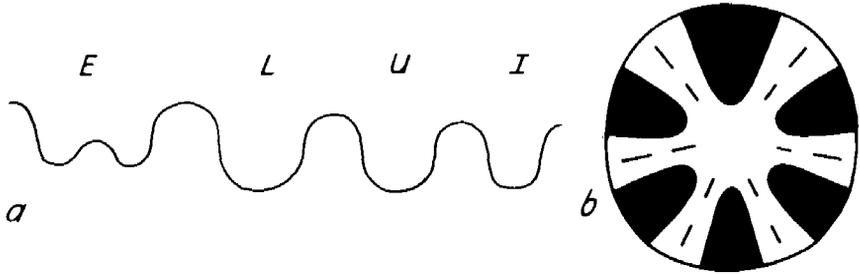


Abb. 19 *Rhabdoceras suessi* HAUER, Gesamtsutur und Septalfläche.
 Hypotypoid SMNS 22760 aus Schicht A 22, Weißloferbach/Kössen. a:
 Gesamtsutur, b: Septalfläche bei Wh 1 mm.

– wenn überhaupt – erst sehr spät, nach bisheriger Beobachtung nie schon auf dem gekammerten Teil ein. Ist – bei besonders günstigen Erhaltungsumständen – der Übergang von der Anfangsspirale zum gestreckten rhabdoceratiden Schaft erhalten (Taf. 1, Fig. 5), so ist die Unterscheidung auf der Grundlage der Gehäuseform natürlich schon in einem wesentlich früheren Stadium möglich. Die Taf. 1, Fig. 5 wiedergegebene *Rhabdoceras*-Anfangswindung ist auch noch in anderer Hinsicht von Interesse. Nach den Beobachtungen W. JANENSCHS (1906) wäre hier das Egredieren aus der Spirale nach $1\frac{3}{4}$ Umgängen zu erwarten; bei der vorliegenden Form tritt es jedoch bereits am Ende des 1. Umgangs auf. Gleichzeitig ist auf der 1. Hälfte dieses Umgangs eine echte *Lobendrängung* zu beobachten, wie wir sie sonst nur als sekundäre Lobendrängung der der Wohnkammer vorangehenden letzten Septen kennen und als Indikation für ein vorzeitiges Wachstumsende und Zwergwuchs verwenden (K. VOGEL 1959). Im vorliegenden Fall geht die Lobendrängung nun zwar dem Wachstumsende nicht unmittelbar voraus, aber das Egredieren des Schafts erfolgt einen knappen Umgang früher und gleichzeitig setzt die Skulpturierung bereits zu einem sehr frühen Zeitpunkt, nämlich bei einem Gehäuse-Dm von 0.5 mm ein. Das bedeutet doch wohl, daß auch in diesem ungewöhnlichen Fall einer frühontogenetischen Lobendrängung dieses Merkmal zumindest mit der Endgröße korreliert ist, wenn es diese nicht sogar determiniert. Berücksichtigt man, daß auch im Material der Zlambachmergel eine solche frühontogenetische Lobendrängung (Taf. 2, Fig. 4), aber auch normale sekundäre Lobendrängung (Taf. 4, Fig. 1) – wenn auch weniger deutlich – beobachtet werden kann, so drängt sich als weitere Folgerung auf, daß in beiden Sedimentationsräumen schon sehr früh in der Ontogenese angreifende wachstumshemmende Faktoren wirksam waren. Hierauf wird in anderem Zusammenhang nochmals einzugehen sein.

Hinsichtlich der noch immer umstrittenen Herkunft der Choristoceraten lassen sich aus dem vorliegenden Material leider keine neuen Anhaltspunkte gewinnen. Wie bereits a. a. O. (1973) angedeutet, kann diese Frage mit Aussicht auf Erfolg nur von der Frühontogenese von *Choristoceras* her angegangen werden. Diese aber weist mit ihrer starken Gehäuse-Involution und den auf der Flanke bifurkierenden Rippen (1973, Taf. 3, Fig. 14) eher auf Vertreter der Buchitidae und Celtitidae (*sensu* B. KUMMEL 1957) oder der Metasibiritidae (*sensu* E. T. TOZER 1971) als auf *Thisbites*. Leider konnten Vertreter

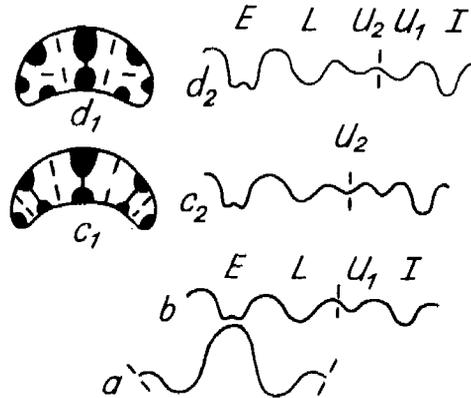


Abb. 20 Buchitidae (?) gen. et sp. indet., Entwicklung von Lobenlinie und Septalfläche.

Expl. GPIT Ce 1422/18 aus Probe 4/68, Grünbachgraben. a: Prosutur, b: Primärsutur, c₁, c₂: 2., d₁, d₂: 5. Septum.

dieser Formengruppe jedoch bisher unter den vorliegenden Nuklei nicht oder nicht mit Sicherheit ermittelt werden. Mit Wahrscheinlichkeit kann hierher eine Gruppe von Formen gerechnet werden, die (Taf. 1, Fig. 7; Abb. 20) durch ihre geringe Protokonch-Größe auffallen. Auf eine angustisellate Prosutur folgt hier eine normal mesoammonitid quadrilobate Primärsutur (Abb. 20b), allerdings bereits mit einem Mediansattel in *E*. Auch hier enthält dann bereits das 2. Septum (Abb. 20 c) den zunächst noch auf der Naht gelegenen *U*₂ (vgl. Taf. 1, Fig. 7 c), der dann im Fortgang der Entwicklung (Abb. 20 d) auf die Flanke abwandert. Eine Benennung in offener Nomenklatur als „Buchitidae? gen. et sp. indet.“ scheint für diese Formen adäquat zu sein. Es steht zu hoffen, daß eine Intensivierung der Untersuchung schlämmfähiger Obertrias-Mergel hier eine Präzisierung ermöglichen wird.

*

Eine ganze Reihe weiterer und offenbar neuer Formen – insbesondere aus den Zlambachmergeln – liegt bereits vor, bedarf aber noch der Präparation und Identifizierung. Ihre Darstellung muß einem späteren Anlaß vorbehalten bleiben. Schon jetzt zeigt sich jedoch, daß die aus schlämmfähigen Mergeln der Obertrias gewonnenen Nuklei unsere bisher sehr spärliche Kenntnis der Ammoneenfauna dieses Zeit- und Faziesraumes in quantitativer (Faunen-Dichte) und qualitativer Hinsicht (Diversität) bereichert haben. Damit wird der bisherige Eindruck eines extremen Ausdünnens des Fossilberichtes im Zeitabschnitt Oberrhin/Rhät (Abb. 1) korrigiert, wobei die neuen Arten und insbesondere die Vertreter der Gattung *Phyllytoceras* nicht nur in stratigraphischer Hinsicht die zwischen Trias- und Jura-Ammoneen klaffende Lücke schließen, vielmehr auch die für die Ableitung der Ammonitina und Jura-Phylloceraten gesuchten *missing links* enthalten. Die hier (Abb. 21) wiedergegebene Deutung der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge an der Wende Trias/Jura profitiert zusätzlich von der guten Erhaltung der Mehrzahl der Nuklei, deren Loben-Entwicklung – zum Teil erstmals – untersucht und zur Korrektur bisheriger Vorstellungen verwendet werden konnte.

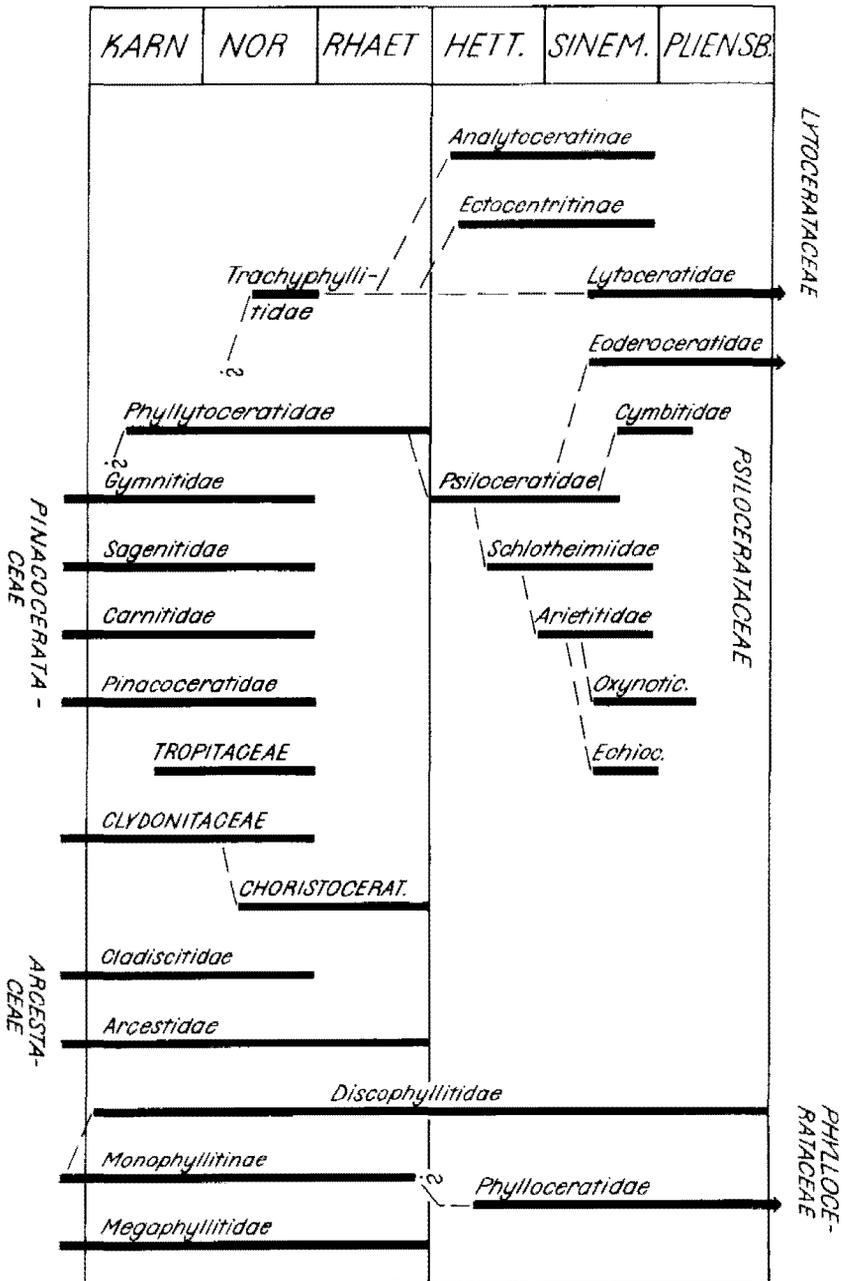


Abb. 21 Die Entwicklung der Ammonoideen an der Wende Trias/Jura nach hier vorgelegten Daten.

Zur Morphogenese der Septalfläche

Dem Problem der ontogenetischen Entwicklung der Septalfläche wurde in stärkerem Maße als bisher nachgegangen, um vielleicht auf diesem Wege Aufschluß über die Septalfunktion zu erhalten. Es ist auffallend, daß im Widerstreit der Meinungen zu diesem Thema (V. E. RUZHENCEV 1946, G. E. G. WESTERMANN 1956, 1958, 1971, H. MUTVEI 1967, O. H. SCHINDEWOLF 1972) bisher wenige morphogenetische Beobachtungen vorgelegt wurden, die wesentlich zur Klärung beitragen können, ob den Septalstrukturen nun eine hydrostatische, physiologische oder genetische Bedeutung zukommt oder ob sie sich zwangsläufig aus der Gehäuse-Geometrie oder als Projektion der Lobenlinie ergeben.

Als besonders aufschlußreich erwies sich die von G. E. G. WESTERMANN (1956, Beil. 1) gegebene Gesamtdarstellung der Septaltypen in ihrer Beziehung zur Querschnittsentwicklung unter Zugrundelegung einer größeren systematischen Einheit. Am überraschendsten war dabei wohl die Vielzahl der auftretenden Septaltypen, für die der Autor ein komplexes terminologisches System aufbaute, über dessen heuristischen Wert sich natürlich streiten läßt. Deutlich wurde dabei indessen, daß – im Gegensatz zu der von S. J. GOULD später (1970) gegebenen Interpretation – eine direkte Korrelation Lobenlinie–Windungsquerschnitt zumindest bei den von WESTERMANN untersuchten Formen nicht vorliegt. Ganz im Gegenteil kann der gleiche Septaltyp sehr unterschiedlichen Suturen entsprechen, wie umgekehrt die gleiche Suture recht unterschiedlichen Septaltypen. Einen entsprechenden Eindruck vermittelt der Vergleich der Septalform jurassischer und kretazischer bzw. triadischer Heteromorpher, gleiche Querschnittsformen vorausgesetzt.

Grundsätzlich wird am meisten Aufschluß über diesen Fragenkomplex von der Formengruppe zu erwarten sein, die am meisten – im Verlaufe ihrer Stammesgeschichte, aber auch ihrer Ontogenese – mit Gehäuseform und Aufrollungsmodus zu „experimentieren“ vermochte. Dies sind natürlich die kretazischen Heteromorphen mit ihren Derivaten, denen daher auch unser bevorzugtes Interesse (J. WIEDMANN 1962 ff.) gegolten hat. Besondere Aufmerksamkeit muß hier den „unechten Hoplitiden“ (J. WIEDMANN 1966) gelten, d. h. den Formenreihen, die von einer ähnlichen heteromorphen Ausgangsform ausgehend, wieder zur normalen Einrollung zurückkehrten. Bezieht man auch noch die Scaphiten in die Betrachtung ein, die ja einem sehr ähnlichen Trend folgten (J. WIEDMANN 1965), so ergibt sich das 1969, Abb. 17 gegebene und in seinen Details überraschende Bild: Die Lobenlinie antwortet auf den mit der erneuten Anlage einer konkaven Windungszone verbundenen erhöhten Raumbedarf in allen diesen Gruppen in verschiedener und höchst spezifischer Weise, wobei sich die Suturen nicht nur im äußeren Erscheinungsbild, sondern auch in der Lobenformel teilweise erheblich von der 4lobigen heteromorphen Ausgangsform entfernen. Nicht so die Septalfächen! Wie aus den der Abb. beigefügten Septal-Diagrammen und einer Vielzahl früherer Darstellungen (insbesondere J. WIEDMANN 1965, Abb. 1 ff.; 1966, Taf. 4-6) hervorgeht, haben die Septalfächen in ihrer Mehrheit den „radialen“ Bau des Ausgangsseptums der echten Kreide-Heteromorphen beibehalten. Dies macht deutlich, daß sich – unabhängig von Gehäuseform und Lobenlinie – in der Septalfläche genetisches Erbe über einen längeren

Zeitraum manifest erhalten *kann*, als dies für die anderen genannten Merkmale und natürlich auch die Skulptur der Fall ist.

Auch die am vorliegenden Material gemachten Beobachtungen scheinen dies *grosso modo* zu bestätigen. Auf der einen Seite besitzen Phyllytoceraten und Psiloceraten signifikante Unterschiede der Septalfläche gegenüber allen anderen hier behandelten Gruppen, die insbesondere in einem konzentrisch verlaufenden Medianwulst zum Ausdruck kommen. Das gilt insbesondere auch für die Proarcesten, in bestimmtem Umfang auch für die Phylloceraten, aber – auf der anderen Seite – auch für Arcesten und Megaphylliten, was im Hinblick auf die fast absolute Konvergenz der Gehäuseform bei diesen besondere Bedeutung hat.

Auf keinen Fall lassen sich diese Beobachtungen dahingehend verallgemeinern, daß das Erscheinungsbild der Septalflächen nur oder vorherrschend vom Genetischen Kode determiniert würde. Dem widersprechen zahlreiche Detailbeobachtungen der Morphogenese. So wird das durchweg in der Ontogenese streng symmetrisch radial-achsiale System der Verbindungen externer und interner Elemente – und insbesondere die Verbindung $L-U_2$ – fast durchweg sehr rasch aufgegeben, einfach aus der Erfordernis der fast stets auf den Flanken schneller anwachsenden Lobenzahl, hinter der die konkave Windungszone normalerweise zurückbleibt. Aber wie die einzelnen Gruppen dies kompensieren, ist doch wieder recht signifikant verschieden. *Rhaetites* (Abb. 4) löst die Symmetrie bereits im zentralen Feld der Septalflächen auf, indem die Verbindung $L-U_2$ zugunsten einer neuen Achse U_1-U_2 aufgegeben wird. *Megaphyllites* behält – wenigstens bei seinen bullaten Vertretern (Abb. 8) – die Symmetrie im zentralen Bereich bei und kompensiert den zusätzlichen Außenlobus erst im umbilikalen Bereich, *Mojsvarites* (Abb. 11 a) löst das Problem wieder auf andere Weise, während bei *Phyllytoceras* und ebenso auch bei *Psilophyllites* (Abb. 12-14) die Verbindung zwischen externen und internen Loben sehr rasch vollkommen unterbrochen wird. Nur hier läge damit ein nach vorherrschender Lehrbuch-Meinung echtes – also nach vorn konvexes – Ammoniten-Septum vor; schon O. H. SCHINDEWOLF hat (1972, S. 54) auf die Fragwürdigkeit dieser verallgemeinernden Definition hingewiesen.

Wenn sich etwas aus diesen Beobachtungen verallgemeinern läßt, so ist es der Befund, daß das Septum mit Sicherheit keine reine Projektion der Lobenlinie ist („unechte Hopliten“) und daß es ebensowenig nur von der Gehäuse-Geometrie und ihren statischen Erfordernissen determiniert wird. Dazu präsentieren die wenigen hier gegebenen Beispiele bei nur geringer Mannigfaltigkeit der Querschnittstypen eine zu große Vielfalt der Septaltypen. Dieser Eindruck erhärtet sich bei Betrachtung der drei von O. H. SCHINDEWOLF (1972, Taf. 1, Fig. 3, 4; Taf. 2, Fig. 5) wiedergegebenen Septalflächen oxykoner Ammoniten des „lateral abgestützten“ Typs, die in ihrer Konfiguration unterschiedlicher kaum sein können.

Der Wahrheit am nächsten kommt daher wahrscheinlich die Vorstellung, daß die Septalfläche einen Kompromiß sehr verschiedener Komponenten darstellt. Mit Sicherheit hat dabei die genetische Komponente – zu der schließlich auch die Lobenformel gerechnet werden muß – einen nicht geringen Anteil. Dies ist bei der bisherigen Diskussion weitgehend unberücksichtigt geblieben. Hinzukommt zweifellos eine physiologische Komponente, die sich zwangs-

läufig aus der orthoselektiv gerichteten Zunahme der suturalen Zerschlitzung bei den Ammonoideen ergibt. Es ist kaum vorstellbar, daß ein derart konsequenter Trend rein vom Zufall diktiert wurde. Gegen diese Vorstellung (H. MUTVEI 1967, J. WIEDMANN 1969), die sich wesentlich auf den Vergleich mit *Nautilus* stützt (E. J. DENTON & J. B. GILPIN-BROWN 1966), ist vorgebracht worden, daß Lobenvermehrung und -zerschlitzung nur die Peripherie des Septums betreffen und damit kaum zu einer effektiven Oberflächen-Vergrößerung führen. Wo aber soll dann eine Oberflächen-Vergrößerung am Septum einsetzen und wo oder wie könnte sie vor allem effektiver sein? Außerdem betrifft die fortschreitende Differenzierung durchaus auch die zentrale Septalfläche, was der Blick auf jedes beliebige Ammoniten-Septum zeigt. Gleiche Querschnittsform vorausgesetzt dürfte der Oberflächen-Gewinn eines normalen Ammoniten-Septums gegenüber dem eines normalen Nautiliden mindestens das Doppelte betragen.

Überschätzt worden ist demgegenüber sicher die statisch-geometrische Komponente (E. PFAFF 1911, V. E. RUZHENCEV 1946, 1962, G. E. G. WESTERMANN 1956, 1958, 1971, O. H. SCHINDEWOLF 1972); dies beweist nicht nur *Nautilus*, der mit seinen einfacheren Septen sehr wahrscheinlich größere Tiefen erreicht, als die Ammoniten dies je konnten; vor allem würde kein Schiffsbauer einem U-Boot wellblechartige Spanten einziehen; den Erfordernissen hydrostatischen Drucks würden glatte undifferenzierte Septen am besten genügen. Der Vorwurf eines derart ungewöhnlichen und noch dazu orthogenetischen Luxurierens wird man den Ammoniten erst dann machen dürfen, wenn die zuvor diskutierten Komponenten sich als unzureichend erweisen sollten.

Daß natürlich auch der Faktor „Raumbedarf“ in irgendeiner Form in das Gesamtbild einzugehen hat, soll damit nicht bestritten werden. Aber gerade hier sind die – insbesondere auch in der vorliegenden Studie gewonnenen – Daten am widersprüchlichsten. Einerseits sprechen die beobachtete Beziehung Zahl der Primärloben/Protokonch-Größe oder die stagnierende Lobenvermehrung im Zusammenhang mit einem stagnierenden Breitenzuwachs der Windungen (z. B. bei *Phyllytoceras*, Abb. 13, 15) für eine solche Korrelation, auf der anderen Seite werden bei *Proarcestes* (S. 569) die so ungewöhnlichen neuen Loben A und U_{n1} zusätzlich zu den Primärloben gerade an der Stelle des Gehäuses eingebaut, wo man es aus Gründen des Raumbedarfs am wenigsten erwarten würde, an der 2. Wachstums-Änderung. Für das Verständnis dieser Vorgänge sind wiederum die genannten Heteromorphen-Gruppen von besonderer Bedeutung, insbesondere mit den Vertretern, bei denen im Verlauf der Ontogenese eine konkave Windungszone neu gebildet wird (z. B. *Ptychoceras* in J. WIEDMANN 1962, Abb. 31, 32; *Eoscaphtes* in J. WIEDMANN 1965, Abb. 1, 2; *Paraspticeras* in J. WIEDMANN 1966, Taf. 4 u. a.) oder verloren geht (*Rhabdoceras*).

Die Lösung dieser Fragen wird uns noch lange beschäftigen. Sie ist nur möglich auf der Grundlage sorgfältiger vergleichender morphogenetischer Untersuchungen an geeignetem Material. Die hier zusammengetragenen Beobachtungen können nicht mehr, als einige wenige weitere Mosaiksteine für diese Lösung anliefern, auf die Komplexität der Septalfrage aufmerksam machen und vor übermäßigen Simplifizierungen warnen, wie sie die rein funktionsmorphologische Betrachtungsweise immer wieder vornimmt. Daß dabei die genetische Komponente eine gewiß nicht nur

untergeordnete Bedeutung hat, ist kaum noch von der Hand zu weisen. Welche Komponenten außerdem hinzutreten, kann nur durch sorgfältigen Homologie-Vergleich an einem umfassenden Material ermittelt werden.

Zweifellos dürfte in diesem Zusammenhang auch den beobachteten *Asymmetrien der Sipholage* eine Rolle zukommen, die ja nicht nur die Lage des Externlobus diktieren, sondern auch zu einer Torsion der gesamten Septalfläche führen können (Abb. 14). So ist z. B. interessant, daß die Asymmetrien in allen beobachteten Fällen den Internlobus unberührt lassen, der in seiner Lage außerordentlich fixiert scheint. Das Einfachste und im Hinblick auf die Konstanz der Lobenformeln, aber auch der Septalform zu Erwartende wäre, daß sich auch der *I* mit an der Torsion beteiligte, also lediglich die Symmetrie-Achse von Septum, Siphon und damit auch Weichkörper in einem von der Gehäuse-Symmetrie abweichenden Winkel zu liegen käme und damit letztlich auch wieder zwei spiegelbildlich identische Lobenlinien je Septum zustande kämen. Dies ist jedoch nicht der Fall, vielmehr muß der Ausfall – oder Mehranfall – an Raum je Lobenlinie stets bis zum *I* wieder kompensiert werden. Daß dies nur im Sonderfall (J. WIEDMANN 1970 c, Abb. 14 d) einmal zu qualitativen Lobenunterschieden auf beiden Seiten des Gehäuses führt, normalerweise durch eine Längung der Sättel oder Loben aufgefangen wird, bedarf kaum der Erwähnung. Interessant bleibt die Fixierung des *I*, die darauf hindeutet, daß dieser Lobus an ein wichtiges, da in seiner Lage sehr beständiges Organ oder Organsystem gebunden sein könnte. Dies würde nicht zuletzt auch den komplexen Bau und die stammesgeschichtliche Konstanz der Internloben bei *Lytoceraten* (J. WIEDMANN 1968 b, Abb. 7) oder *Phylloceraten* (J. WIEDMANN 1966, Abb. 4) erklären und erneut die systematische Bedeutung gerade dieses Merkmals unterstreichen (op. cit., Abb. 36).

*

Das Problem *frühontogenetischer Lobendrängung* (Taf. 1, Fig. 5) als Hinweis auf physiologische Wachstumshemmungen wurde andiskutiert und als Indiz für den beobachteten Kümmerwuchs verwandt. Ob ebenso auch das wiederholt zu beobachtende „*Reiten*“ der Primär- auf den Prosuturen interpretiert werden kann, muß dahingestellt bleiben, wäre aber möglich. Ebenso wurde im Vorangehenden hinreichend darauf hingewiesen, daß der morphologische „*Sprung*“ von den quadrilobaten Meso- zu den quinquelobaten Neoammonoideen viel von seiner ursprünglichen Bedeutung eingebüßt hat. Einmal besitzen *Arcesten* und *Proarcesten* – und möglicherweise auch noch andere Gruppen – schon in der *Trias* quinquelobate Primärsuturen, zum anderen ist bei allen übrigen Formengruppen – mit Ausnahme der *Heteromorphen* – im Bereich *Obernor/Rhät* bereits die 2. Sutura 5lobig geworden, wie dies bei einer Verkürzung der Ontogenesen im Rahmen einer additiven Typogenese nicht anders zu erwarten ist. Teilweise ist sogar die 3. Sutura bereits 6lobig (*Megaphyllites*) geworden. Durch die extreme frühontogenetische Verkürzung der Loben-Ontogenese von *Megaphyllites* bereitet die Identifizierung bzw. Homologisierung der Einzelloben Schwierigkeiten. Dabei wird einmal mehr deutlich, daß das seit 1966 immer wieder angewandte Prinzip, Grenzfälle der Loben-Entwicklung mit Hilfe der *Loben-Phylogenie*, d. h. stammesgeschichtlich älterer Formen zu interpretieren, nicht nur legitim, sondern unanfechtbar ist, soweit es homologe Strukturen vergleicht.

4. STRATIGRAPHISCHE ERGEBNISSE

Von kaum geringerem Interesse sind die stratigraphischen Konsequenzen, die sich in der vorangehenden Diskussion bereits andeuteten. Bevor sie im Zusammenhang erörtert werden können, müssen die einzelnen Fundpunkte zunächst gesondert behandelt werden. Auf eine detaillierte Fundpunkt-Beschreibung kann hier verzichtet werden; sie ist in den schon eingangs erwähnten Veröffentlichungen von H. BOLZ (1969; im Druck; hier Abb. 2) für den Bereich der Zlambachmergel und von M. URLICHS (dieser Band, S. 661ff.) für das Typusprofil der Kössener Schichten am Weißloferbach enthalten. Auch die jeweils hinter den Fossilnamen angeführten Probennummern beziehen sich auf diese Arbeiten.

Die hier anstehenden Fragen betreffen insbesondere die Möglichkeit einer Parallelisierung der einzelnen isolierten Zlambachmergel-Vorkommen, ihre Korrelierbarkeit mit der Kössener Fazies, sowie die Probleme der Gliederung von Oberem Nor und Rhät und der obernorisch-rhätischen „Mischfaunen“ (A. S. DAGIS 1963, I. I. TUCHKOV 1964, H. ZAPFE 1967 a, D. A. B. PEARSON 1970 u. a.).

Zlambachmergel

(1) Der Mühlgraben bei Lofer (H. BOLZ 1969, S. 413) hat im höheren Abschnitt der hier aufgeschlossenen Mergelsequenz bisher nur

Megaphyllites robustus n. sp. (84/68)

geliefert. Diese Art findet sich im Grünbachgraben-Profil in den Bereichen III und IV, die hier in offener Nomenklatur zunächst als „Zone II“ zusammengefaßt werden. Neben der genannten Art ist für diese Zone das Auftreten von *Rhaetites rhaeticus* (?) und *Rhabdoceras* (?) sp. kennzeichnend.

Parallel zu den Untersuchungen von H. BOLZ wurde das Profil des Mühlgrabens von E. KRISTAN-TOLLMANN (1969, 1970) und A. TOLLMANN & E. KRISTAN-TOLLMANN (1970) mikropaläontologisch bearbeitet, hier allerdings als „Thälerergraben“ bezeichnet und dem Oberen Nor zugerechnet.

(2) Die Zlambachmergel des Grünbachgrabens am Untersberg bei Salzburg haben in den letzten Jahren eine intensive, insbesondere mikropaläontologische Bearbeitung erfahren. B. PLÖCHINGER & R. OBERHAUSER (1956, S. 277, 281) betrachteten den stark gestörten Komplex – insbesondere nach Maßgabe der Foraminiferen- und Korallenfaunen – zunächst als „rhätisch-liassische Ablagerung“. K. KOLLMANN (1960, S. 83) stellte dann die Übereinstimmung der Ostrakodenfauna mit derjenigen der Fischerwiese fest und betrachtete demzufolge das Alter als rhätisch. Später (1963, S. 145) schränkte er dies insofern ein, als er wenigstens für eine der untersuchten Proben Lias-Verdacht äußerte, wofür er das Auftreten von *Ptychobairdia schaubergeri* verantwortlich machte. B. PLÖCHINGER et al. gaben 1963 noch einmal eine ausführliche Profil-Beschreibung. Erst H. BOLZ wurde im Rahmen seiner Ostrakoden-Studien (1969, 1971) auf den reichen Ammoniten-Gehalt der Schlammproben aufmerksam, auf deren Bedeutung bereits auszugsweise (J. WIEDMANN 1970 c) eingegangen wurde. Die hier

wiedergegebene Gliederung des stark gestörten und überkippten Profils bezieht sich auf H. BOLZ (im Druck):

- Hangendes Lias-Manganschiefer
Bereich V: *Arcestes* sp.? (8/67)
Bereich IV: *Rhaetites rhaeticus* (?) (1-3/67, 6/67)
Arcestes sp. indet. (3/68)
Megaphyllites robustus n. sp. (125/68)
Megaphyllites sp. (2/68, 123-4/68, 125/68)
Bereich III: *Rhaetites rhaeticus* (?) (4/68, 126-7/68)
Buchitidae (?) gen. et sp. indet. (4/68)
Rhabdoceras (?) sp. (126-7/68)
Mojsvarites zlabachensis n. sp. (126/68)
Megaphyllites robustus n. sp. (4/68, 5/68, 126/68)
Megaphyllites insectus (5/68, 128/68)
Megaphyllites sp. (4/68, 126/68)
Bereich II: *Phyllytoceras zlabachense* n. sp. (11/68)
Megaphyllites sp. (15/68)
Bereich I: *Arcestes* cf. *gigantogaleatus* (21/68)
Choristoceras sp. (30/68)
Megaphyllites sp. (25/68)
Liegendes: ? (Überschiebung des Reiteralm-Haselgebirges)

H. BOLZ (im Druck) weist auf die Schwierigkeiten der Grenzziehung Nor/Rhät hin und betrachtet den Gesamtkomplex als obernorisch-?rhätisch. Nach Maßgabe der Ostrakoden hält H. BOLZ den stratigraphisch ältesten Bereich I für jünger als die Zlabachmergel der Fischerwiese, aber für älter als Bereich II, der von den nach ihrer Ostrakodenfauna identischen Bereichen III und IV gefolgt wird. Bereich V wird demgegenüber mit Bereich I identifiziert. Die relativ reiche Ammonitenfauna bestätigt diese Sequenz mit Ausnahme des letzten Punktes und der Parallelisierung mit der Fischerwiese.

Die Bereiche I und II seien hier provisorisch als „Zone I“ zusammengefaßt, für die das Einsetzen von *Choristoceras* noch ohne *Rhabdoceras* neben dem Auftreten von *Phyllytoceras zlabachense* n. sp. und gigantogaleaten *Arcesten* bezeichnend wäre. Die Identität der Bereiche III und IV = „Zone II“ wird auch in der Ammonitenfauna deutlich; so ist das Auftreten von *Rhaetites rhaeticus* (?) und *Megaphyllites robustus* n. sp. beiden Bereichen gemeinsam. Interessant ist neben *Megaphyllites insectus* und *Mojsvarites zlabachensis* vor allem der Nachweis von *Rhabdoceras* (?) sp. in Bereich III. Obwohl die Zuordnung zu *Rhabdoceras* nicht mit letzter Sicherheit vollzogen werden kann (vgl. S.586f.), so ist dieser Fund im zentralen und bisher einheitlich dem Rhät zugeordneten Teil der Zlabachmergel im Zusammenhang mit den Beobachtungen im Typprofil der Kössener Schichten am Weißloferbach zu sehen. Hier deutet sich damit schon jetzt eine Lösung des Problems der obernorisch/rhätischen „Mischfaunen“ an. Daß der gesicherte Nachweis von *Rhabdoceras suessi* im Faziesraum der Zlabachmergel bisher ausstand, hat nicht stratigraphische, sondern ganz offenbar ökologische Gründe. Der bevorzugte Lebensraum der Rhabdoceraten hat sich im

Gegensatz zu dem der Choristoceren nicht in den Faziesräumen der Zlambachmergel und Kössener Schichten befunden, sondern in denen der Dachstein- und Hallstätter Kalke, wo der Nachweis von Obenor demzufolge auch keine Schwierigkeiten bereitet.

Bereich V hat bisher leider keine aussagekräftige Ammonitenfauna geliefert. Es kann daher nicht ausgeschlossen werden, daß es sich hier um den stratigraphisch hangenden Abschnitt des Profils handelt („Zone III“), in dem generell eine Abnahme von Faunen-Diversität und -Häufigkeit zu verzeichnen ist⁷). Es würde dann – im Gegensatz zu der von H. BOLZ vorgenommenen Deutung – im Grünbachgraben eine normale Überkipfung des Profils vorliegen.

Die Frage eines Lias-Anteils im Zlambachmergel-Profil des Grünbachgrabens kann hier eindeutig verneint werden. In der Ammonitenfauna jedenfalls sind liassische Elemente bisher nicht nachzuweisen.

Bedauerlich ist natürlich, daß die bislang wohl größte Ammoniten-Häufigkeit innerhalb der Zlambach-Fazies gerade im stark tektonisierten Profil des Grünbachgrabens auftritt und nicht in den ungestörteren Profilen etwa des Kendelbach- oder Klausgrabens am Osterhorn oder des Kleinen Zlambachs oder Stambachs bei Bad Goisern, deren Schlammproben sich bisher als steril erwiesen. Sicher haben auch diese Unterschiede ökologische Ursachen, auf die bereits von H. BOLZ (im Druck) hingewiesen wird. Die Frage bleibt nun, ob und wie sehr die starke Tektonisierung des Profils (B. PLÖCHINGER et al. 1963, Taf. 3) seine Bedeutung als mögliches Standardprofil einschränkt. Obwohl Einfaltungen (z. B. von Haselgebirge) deutlich zu beobachten sind und auch Ausquetschungen ebenso wie Schichtverdoppelungen nicht ausgeschlossen werden können, zeigen die nahezu übereinstimmenden Aussagen der Makro- und Mikrofauna, daß dem Profil des Grünbachgrabens trotzdem eine erhöhte Bedeutung für die Datierung und Gliederung der Zlambachmergel zukommt.

Auf die Frage der Parallelisierung mit den Vorkommen Fischerwiese und Roßmoos bei Bad Goisern wird bei der Behandlung dieser Fundpunkte einzugehen sein.

(3) Das Profil des Höllgrabens bei Berchtesgaden ist von H. BOLZ (im Druck) neu aufgenommen worden. Die Zlambachmergel enthalten nach einer ersten Durchsicht die folgende Ammonitenfauna

Arcestes ex gr. galeatus (133-4/68)

Arcestes ex gr. intuslabiatus (65/68)

Choristoceras (?) sp. (65/68)

Megaphyllites sp. (133-4/68).

Es handelt sich hierbei fast durchweg um Nuklei, bei denen die Schalensculptur erhalten ist.

Altersmäßig dürfte diese Fauna der „Zone I“ des Grünbachgrabens äquivalent sein.

7) Hinzukommt, daß in diesem Profilverteil Korallenmergel auftreten, die mit dem Vorkommen der Fischerwiese verglichen werden können.

(4) Aus den Zlambachmergeln des Fundpunktes R o ß m o o s / G o s a u k a m m (H. ZAPFE 1960, S. 237; W. SCHLAGER 1967, Taf. 1, 2; H. BOLZ, im Druck) konnten bisher isoliert werden

Megaphyllites robustus n. sp. (159/68) und

Mojsvarites sp. aff. *zlambachensis* n. sp. (159/68).

Beide Formen sprechen für eine Zeitäquivalenz mit den Bereichen III und IV des Grünbachgrabens, also mit „Z o n e II“.

Die Bedeutung der Zlambachmergel-Vorkommen am Gosaukamm rührt insbesondere von ihrer Verzahnung mit dem Dachstein-Riffkalk her (G. ROSENBERG in O. GANSS, F. KÜMEL & E. SPENGLER 1954, S. 29). Die Diskrepanz, für die sich nun hier eine Lösung anbietet, bestand vor allem darin, daß für die Zlambachmergel – in Analogie zur Fischerwiese – rhätisches Alter angenommen wurde, während die reiche Lesefauna aus dem Dachstein-Riffkalk nahezu bis in die Gipfelregion noch *Rhabdoceras suessi* und *Placites* cf. *myophorus* enthielt und sich damit als obernorisch auswies (H. ZAPFE 1967 a, S. 20). Schon hier hätte die Frage einer ökologischen Differenzierung gestellt werden müssen.

(5) Aus den Korallenmergeln der F i s c h e r w i e s e bei Aussee (s. insbesondere E. KRISTAN-TOLLMANN 1964, Abb. 3) kann wieder eine reichere Faunenliste vorgelegt werden, die mit

Arcestes cf. *gigantogaleatus* (145/68)

Arcestes sp. (141/68)

Choristoceras sp. (140-2/68)

Phyllytoceras zlambachense n. sp. (100/68)

Rhacophyllites neojurensis? (102/68)

Megaphyllites robustus n. sp.? (100/68)

Megaphyllites sp. (99/68)

die bisherige Kenntnis (H. ZAPFE 1967 b) erweitert. Ein Vergleich mit der Ammonitenfauna des Grünbachgrabens stellt das Vorkommen am Korallenbach der Fischerwiese in den Bereich von „Z o n e I“ und „Z o n e II“. Die von H. ZAPFE (op. cit., S. 454 ff., 467) mitgeteilte Ammonitenfauna mit *Placites* sp., *Choristoceras marshi* u. a. widerspricht diesem Befund nicht, deutet aber an, daß mit der letztgenannten Art auch „Z o n e III“ der hier gegebenen Gliederung vertreten sein dürfte. Daß diese in den Schlammproben schwer zu ermitteln ist, hat seine Gründe insbesondere darin, daß sie nur „negativ“, d. h. durch das Fehlen von *Rhabdoceras* charakterisierbar ist, das aber wiederum in der Fazies der Zlambachmergel äußerst selten ist. Eine spezifische Trennung von norischen und rhätischen Choristocerasen ist auf der anderen Seite auf der Basis von Innenwindungen nicht möglich. Schließlich stammen die von H. ZAPFE beschriebenen Funde meist nicht aus den Mergeln selbst, sondern aus kalkigen Einschaltungen insbesondere aus dem höheren Abschnitt des Korallenbachs. Auf dieser Tatsache und den nun schon mehrfach erwähnten ökologischen Abhängigkeiten der obertriadischen Ammonitenfauna dürften endlich auch die Unterschiede im Artenspektrum der Kalk- bzw. Mergelfauna basieren.

H. ZAPFE (1967 b, S. 468) entschied sich hinsichtlich der Datierung der Korallenmergel der Fischerwiese in dem Sinne, daß man „den biostratigraphisch j ü n g s t e n

Elementen das größte Gewicht beimessen muß“, d. h. für ein Rhät-Alter. Hierbei neigte er der schon von E. KITTL (1903, S. 56) vertretenen Auffassung zu, die norische Faunenkomponente als ins Rhät hinein fortdauernde Superstiten zu bewerten. Für dieselbe Datierung haben sich u. a. Th. FUCHS (1904, S. 295), E. FLÜGEL (1960, S. 245), K. KOLLMANN (1963, S. 143) und E. KRISTAN-TOLLMANN (1964, S. 7) ausgesprochen.

Die von H. BOLZ (im Druck) aufgeworfene Frage der Parallelisierung der Vorkommen Grünbachgraben und Fischerwiese hat sich damit bereits beantwortet; jedenfalls liefert die Ammonitenfauna keinerlei Hinweise, die Zlambachmergel der Fischerwiese im Liegenden des Grünbachgraben-Profiles einzustufen. Die Ammoniten bestätigen demgegenüber die von K. KOLLMANN (1960, S. 83; 1963, S. 144) aus der Ostrakodenfauna gewonnene Auffassung einer Synchronität der beiden Vorkommen. Es verdient Erwähnung, daß auch K. KOLLMANN auf die Diskrepanzen der Oberror/Rhät-Stratigraphie aufmerksam wurde, insofern er einerseits (1963, S. 143) betont, daß die Ostrakoden der Fischerwiese von denen des Oberrors nicht unterscheidbar sind, auf der anderen Seite (op. cit., S. 142) aber die Fauna des Grünbachgrabens „nach Vergleich mit der Fischerwiese“ als rhätisch betrachtet.

(6) Der Fundpunkt Roßmoos bei Bad Goisern verdient insbesondere dadurch Beachtung, daß eine Einschaltung von Hallstätter Kalken *Pinacoceras metternichi* lieferte, das eine Einstufung der hier anstehenden Zlambachmergel ins tiefere Oberror ermöglichte (K. KOLLMANN 1963, S. 131, 141). Aus den Mergeln selbst liegt nunmehr folgende Ammonitenfauna vor

Arcestes? sp. (106/68)

Phyllytoceras zlambachense n. sp. (159/68)

Phyllytoceras? n. sp. (106/68)

Mojsvarites zlambachensis n. sp. (112/68)

Megaphyllites robustus n. sp. (108/68).

Diese Fauna entspricht den Bereichen II-IV des Grünbachgrabens und damit dem oberen Teil von „Zone I“ und „Zone II“. Damit aber ist auch diese Fauna keineswegs älter als die des Grünbachgrabens oder der Fischerwiese (K. KOLLMANN 1963), sondern – trotz stark verringerter Mächtigkeit – den tieferen und mittleren Profilschnitten dieser beiden Lokalitäten äquivalent. Dies erklärt, daß KOLLMANN (op. cit., S. 142) am Roßmoos „eine typische Vergesellschaftung der Zlambachmergel“ insbesondere des Grünbachgrabens vorfand, was eine Abgrenzung des norischen vom vermeintlich rhätischen Anteil dieser Mergel – wenigstens innerhalb der untersuchten Bairdiidae – begreiflicherweise erschwerte.

Kössener Schichten

Aus dem Bereich der Kössener Schichten liegen bisher neuere Daten nur aus dem Typprofil des Weißloferbachs vor. Dieses Profil wurde von M. URLICHS (dieser Band, S. 661 ff.) neu aufgenommen und hat eine spärliche, aber doch bemerkenswerte Ammonitenfauna erbracht:

Choristoceras rhaeticum (A 120-130)⁸⁾

Choristoceras marshi (A 116, D 16)

Trachyphyllites? sp. (A 100-110)

Choristoceras ammonitiforme (A 87)

Rhabdoceras suessi? (A 86)

Rhabdoceras suessi (A 22).

Damit wird – trotz der Verschiedenheit der Fauna im Detail – die Übereinstimmung mit den Zlambachmergeln des Grünbachgrabens deutlich. Auch der Hauptteil des Kössener Profils und damit zugleich eines der Rhät-Typprofile (C. W. GÜMBEL 1861, S. 214) enthält somit *Rhabdoceras suessi*, das von E. T. TOZER (1967, S. 38) zum Zonenfossil des Oberen Nor vorgeschlagen wurde. Überraschend ist neben dem Vorhandensein von *Rh. suessi* in den Kössener Schichten vor allem die hohe Lage im Profil. Zwar folgt das Indexfossil des Rhät, *Ch. marshi*, tatsächlich erwartungsgemäß im Hangenden der Schichten mit *Rh. suessi*, so daß die immer wieder diskutierte und zusammenfassend von H. ZAPFE (1967 a) erörterte Frage der Vermischung obernorischer und rhätischer Faunenelemente zumindest für die Indexarten nicht zutrifft; aber der für dieses Rhät verbleibende Bereich ist auf ein Minimum reduziert worden. Bemerkenswert ist aber vor allem die Tatsache, daß das Maximum der bislang als typisch rhätisch angesehenen Bivalven und Brachiopoden (*Rhaetavicula contorta*, *Modiola minuta*, *Gervilleia praecursor*, *G. inflata*, *Cardita austriaca*, *Anatina praecursor*, *Rhaetina gregaria*) nur noch die basalen Kössener Schichten vor dem Einsetzen von *Rh. suessi* charakterisieren (M. URLICHS, dieser Band, Abb. 3). Lediglich *Chlamys acuteaurita* und *Atreta intusstriata* reichen in den Verbreitungsbereich von *Rh. suessi* hinein, auf den nunmehr *Austrirhynchia cornigera*, *Rhaetina pyriformis*, *Zeilleria norica* und *Oxytoma inaequivalva* beschränkt sind.

Auch wenn für dieses konkrete Verteilungsbild am Weißloferbach sicher auch ökologische Faktoren verantwortlich gemacht werden müssen, so machen das Nebeneinander der rhätischen Indexart *Austrirhynchia cornigera* neben der des Obernors, *Rh. suessi*, oder sogar die inverse Lage der „rhätischen“ *Rhaetavicula contorta* unter dieser die Problematik der bisherigen Gliederung und Korrelierung von Obenor und Rhät deutlich. Die anstehenden Fragen der Parallelisierung von Zlambachmergeln und Hallstätter bzw. Dachsteinkalk auf der einen und Kössener Schichten auf der anderen Seite, des Leitwerts der obertriadischen Indexarten bzw. ihrer „Vermischung“ können ebenso wie die aus den beobachteten Verzahnungen herrührenden Lagerungsprobleme und die daraus abzuleitende Frage, ob nicht Obenor und Rhät nur verschiedene Fazies derselben Zeiteinheit darstellen (E. KITTL 1903, S. 22), hier nun folgende Beantwortung erhalten:

8) Zur Numerierung der Fundschichten s. M. URLICHS, ds. Band, S. 664. Die Numerierung folgt dem stratigraphischen Alter.

1. Zlambachmergel und Kössener Schichten sind nach den bislang untersuchten Profilen *synchrone* Bildungen, die den Zeitraum *Obernor* und *Rhät* umfassen. Die hier vorgenommene Dreigliederung der Zlambachmergel kann mühelos auf das Kössener Profil des Weißloferbachs übertragen werden, wobei die Schichten A 22–A 86 mit *Rh. suessi* mit „Zone II“ des Grünbachgrabens parallelisiert werden. Die in Schwäbischer Fazies vorliegenden basalen Schichten mit *Rhaetavicula contorta* u. a. dürften demgegenüber unserer „Zone I“ entsprechen, während der hangende Profiltail mit *Ch. marshi* der „Zone III“ äquivalent sein dürfte.

2. Ursache der bisherigen Fehlinterpretationen dürfte vor allem die stärkere ökologische Abhängigkeit der obersttriadischen Ammonoitenfaunen, insbesondere der *Heteromorphen* sein. So befand sich offenbar der optimale Biotop der Rhabdoceren in der Fazies der Hallstätter und Dachsteinkalke, während die Choristoceren demgegenüber die Fazies der Zlambachmergel und Kössener Schichten bevorzugten.

3. Für den Vorschlag E. T. TOZERS (1967, S. 38), *Rhabdoceras suessi* als Indexart des Oberen Nor auszuwählen, sprechen neben der leichten Identifizierbarkeit dieser Art insbesondere auch ihre – verglichen mit *Pinacoceras metternichi* – große regionale Verbreitung (J. WIEDMANN 1973, Abb. 3), ebenso wie die Tatsache, daß *Rh. suessi* auch nach dem revidierten Kössener Profil unter *Choristoceras marshi* auftritt. Allerdings könnte *Rh. suessi* jünger sein als *P. metternichi*; jedenfalls charakterisiert die Art und Gattung in Zlambachmergeln und Kössener Schichten übereinstimmend nur den als „Zone II“ gekennzeichneten mittleren Profilarbschnitt. Neben der genannten Indexart dürften auch noch *Rhaetites rhaeticus* und *Megaphyllites robustus* n. sp. für diese Zone kennzeichnend sein, die im Bereich der Zlambachmergel bisher als *Obernor*, in den Kössener Schichten als mittleres *Rhät* interpretiert wurden. Zweifellos ist diese Fehlinterpretation eine der Ursachen für das bisherige Bild norisch-rhätischer „Mischfaunen“ (A. S. DAGIS 1963, I. I. TUCHKOV 1964, H. ZAPFE 1967 a).

4. Entsprechendes gilt für das Problem der Verzahnung „rhätischer“ Zlambachmergel mit „norischem“ Dachstein-Riffkalk an der Westseite des Gosaukamms (O. GANSS, F. KÜMEL & E. SPENGLER 1954, S. 19; H. ZAPFE 1960, S. 237; 1967 a, S. 14) und für den sich verstärkenden Eindruck, das *Rhät* stelle lediglich eine Fazies des Oberen Nor dar (V. I. SLAVIN 1961, 1963; F. H. FABRICIUS MS.). Der erstmals wohl von E. KITTL (1903, S. 22) geäußerte, später von H. ZAPFE (1967 a, S. 22) aufgegriffene und hier nun bestätigte Verdacht, die Kössener Schichten könnten wenigstens teilweise dem Oberen Nor in Ammonitenfazies entsprechen, erklärt insbesondere auch das nahezu regelmäßige Nebeneinander von „rhätischen“ Brachiopoden und „norischen“ Ammoniten (insbesondere D. A. B. PEARSON 1970).

5. Die so limitierte Zone des *Rh. suessi* wird unterlagert von unserer „Zone I“, die in der Kössener Fazies insbesondere *Rhaetavicula contorta* und *Rhaetina gregaria* führt, in der Zlambach-Fazies dagegen neben *Phyllytoceras zlambachense* n. sp. erste Choristoceren, gigantogaleate Arcesten und möglicherweise auch *Pinacoceras metternichi*. Dieser dem tieferen *Obernor* bisheriger Vorstellung entsprechende Bereich könnte provisorisch als Zone des *Phyllytoceras zlambachense* n. sp. bezeichnet werden, zumindest solange die genaue stratigraphische Reichweite von *P. metternichi* unsicher ist.

6. Die hangende „Zone III“ entspricht der Zone des *Ch. marshi* und damit dem Rhät *sensu auct.* Dieses wird damit nun auch in der Fazies der Zlambachmergel und Kössener Schichten auf einen sehr geringmächtigen Profilabschnitt reduziert, woraus nun auch die geringen Rhät-Mächtigkeiten in der Karbonatfazies des Dachstein-Riffkalks (H. ZAPFE 1960, 1967 a), im Hohen Göll (H. ZANKL 1969) oder andrerorts (N. J. SILBERLING & E. T. TOZER 1968, S. 18) verständlich werden. Ohne einer in Gang befindlichen Revision der Choristoceren vorgreifen zu wollen, sei schon jetzt auf die Möglichkeit hingewiesen, daß *Ch. marshi* mit seinen „obernorischen“ Vorläufern artlich vereinigt werden muß. Damit ist eine Charakteristik dieses Rhät nicht mehr gegeben.

7. Obwohl Vorläuferformen der Psiloceraten bekanntgemacht werden konnten, ist ein Lias-Anteil in den Zlambachmergeln (B. PLÖCHINGER & R. OBERHAUSER 1956, K. KOLLMANN 1963) ebensowenig nachweisbar, wie das Vorhandensein von Äquivalenten der Präplanorbis-Schichten. Ihr Nachweis im Mediterrangebiet stellt nach wie vor ein ungelöstes Problem dar. Damit bleibt das Bild eines scharfen Faunenschnitts an der Trias/Jura-Grenze bestehen, das durch die nach wie vor deutliche Reduktion der Ammonitenfauna im Rhät verstärkt wird. Dies spricht eindeutig gegen alle Versuche einer Verschiebung dieser Grenze in das oder an die Basis des Rhät (J. RICOURET 1961, 1963, V. I. SLAVIN 1961, 1963, R. DADLEZ 1967).

8. Der Versuch V. I. SLAVINS (1961), die muschelführende Schwäbische Fazies im Hangenden seiner „Laba-Stufe“ (= Obenor/Rhät) anzuordnen und sie an die Basis des Lias zu stellen, scheidet nicht nur an diesen Fakten, sondern vor allem an der Tatsache, daß diese Fazies im Kössener Profil die Obenor/Rhät-Folge nicht über-, sondern unterlagert. Überdies wird nun zu überprüfen sein, inwieweit der Rhätsandstein der schwäbisch-germanischen Fazies mit *Rhaetavicula contorta* nicht dem Obenor und nur die Triletes-Schichten oder Grauen Rhättonen dem eigentlichen Rhät (Zone des *Ch. marshi*) äquivalent sind.

9. Auch eine Überprüfung der Ammonitenfauna der Kössener Fazies wird nun erforderlich. So wäre z. B. von Interesse, ob das fälschlicherweise immer wieder als Ausgangsform der Psiloceraten gedeutete *Eopsiloceras* nicht auf den obernorischen Anteil der Kössener Schichten beschränkt ist.

10. Ausgeklammert blieb bisher die Frage der Stellung der Zone des *Rh. suessi* im Sinne unserer „Zone II“, d. h. des nunmehrigen Umfangs des Rhät bzw. einer sinnvollen Festlegung der Nor/Rhät-Grenze. Hierfür bieten sich nunmehr drei Möglichkeiten an

- a) Basis der Zone des *Ch. marshi*,
- b) Basis der Zone des *Rh. suessi*,
- c) Basis der provisorischen Zone des *Phyllytoceras zlambachense*, d. h. des Oberen Nor im bisherigen Sinne.

ad a) Eine solche Grenzziehung entspräche nur scheinbar der bisherigen Gepflogenheit. In Wirklichkeit würde sie das Rhät auf einen so geringen Umfang reduzieren, daß die Frage der Eigenständigkeit dieser Stufe ernstlich gestellt werden muß. Überdies könnte diese Grenze in der Mehrzahl der Fälle nur negativ, mit dem Fehlen von *Rhabdoceras* definiert werden. Diese Grenzziehung würde zahllose Korrekturen in regionalen stratigraphischen Tabellen und im Kartenbild nach sich ziehen, da nun weite Bereiche der „rhätischen“ Brachiopoden-, Lamellibranchiaten-, aber sogar auch der Cephalopoden-

fazies aus dieser Stufe auszuschließen wären. Dies würde – wenn sich die am Weißloferbach gewonnenen Ergebnisse auch in anderen Faziesbereichen bestätigen sollten – schließlich auch für die Rhät-Indexart *Rhaeticula contorta* gelten und damit den Intentionen C. W. GÜMBELs (1861) bei Errichtung des Rhät entgegenlaufen.

ad b) Auch diese Grenzziehung läßt sich kaum mit den Intentionen GÜMBELs in Einklang bringen. Sie entspräche nur scheinbar einer Einbeziehung des gesamten Obornors und damit den Vorschlägen J. N. POPOV's (1961) und A. S. DAGIS' (1963). Immerhin läge hier ein deutlicherer Faunenschnitt in der Entwicklung der Ammoneen vor als an der Basis der Zone des Ch. marshi. Demgegenüber hat der scharfe Faunenschnitt im Profil des Weißloferbachs an dieser Stelle sicher ökologische Gründe und empfiehlt sich damit nicht als stratigraphische Grenze.

ad c) Für diesen Vorschlag spricht zunächst die Priorität, der zumindest in nomenklatorischer Hinsicht Genüge getan werden sollte. Im Falle der Identität von Obornor und Rhät müßte der Definition des Rhät durch GÜMBEL (1861) Vorrang eingeräumt werden, da sie der Definition des Nor durch MOJSISOVICS (1869) voranging.

Für GÜMBEL (1861, S. 214) umfaßte das Rhät zweifellos das Gesamtprofil der Kössener Schichten. Für eine Einbeziehung des bisherigen Obornor in das Rhät sprechen ferner die zahlreichen Mängel der Nor-Gliederung MOJSISOVICS' (E. T. TOZER 1967, S. 35 ff.), ebenso wie die Problematik der Nor-Typprofile (H. ZAPFE 1971; L. KRYSSTYN, G. SCHÄFFER & W. SCHLAGER 1971). Außerdem würde eine Grenzziehung an dieser Stelle wahrscheinlich die geringsten Korrekturen bisheriger Vorstellungen nach sich ziehen, da sie den bisherigen Gepflogenheiten im Bereich der Kössener, der Zlambach-Fazies, aber ebenso auch der Brachiopoden- und Lamellibranchiaten-Biotope entspricht. Nicht zuletzt läge an dieser Stelle ein signifikanter Faunenschnitt vor, der die Grenzziehung erleichtert und der auch bereits J. N. POPOV (1961) und A. S. DAGIS (1963) veranlaßte, die Einbeziehung des Oberen Nor in das Rhät zu empfehlen.

Die Problematik von Stratotypen (vgl. J. WIEDMANN 1968 a, 1971) wird nach der vorangehenden Diskussion erneut deutlich und bedarf nicht nochmaliger Erörterung. Als Referenzprofile (im Sinne von K. W. BARTHEL 1971) würden sich die Profile des Weißloferbachs für die Kössener und des Grünbachgrabens für die Zlambach-Fazies empfehlen. Beide Profile sind für eine Charakteristik des Rhät geeigneter als der von L. PUGIN (1964) vorgeschlagene Stratotyp im Rätikon (vgl. D. A. B. PEARSON 1970, S. 141) oder etwa das von letzterem und E. T. TOZER (1967) empfohlene Profil des Kendelbachgrabens/Osterhorn (E. SUESS & E. v. MOJSISOVICS 1868). Die Mängel dieses nahezu ungestörten Profils, das Kössener Fazies im liegenden und Zlambachmergel im hangenden Profilverteil vereinigt, liegen insbesondere in der geringen Fossilführung begründet.

In Tab. 1 ist der Versuch unternommen, die hier behandelten Profile der Zlambachmergel und Kössener Schichten auf Grund der Ammonitenfauna miteinander zu parallelisieren, die in ihnen mögliche Gliederung mit der bisherigen Gliederung in Einklang zu bringen, aber gleichzeitig auch zur Grundlage einer Neugliederung und Neudefinition des Rhät zu machen, die sich nicht nur zwangsläufig aus den vorgelegten Beobachtungen ergibt, sondern gleichzeitig auch den Intentionen GÜMBELs voll Rechnung trägt.

Bisherige Interpretation	Provisorische Gliederung	Zlambachmergel						Kössener Schichten	Germanisch-Schwäbische Fazies	Vorgeschlagene Gliederung	
		(1) Mühlgraben	(2) Grünbachgraben	(3) Höllgraben	(4) Gosaukamm	(5) Fischerwiese	(6) Roßmoos / Goisern	Weißloferbach			
Rhät Zone des Ch. marshi	„Zone III“		? Bereich V				? X	<i>Ch. marshi</i>	<i>Triletes</i> -Sch. (Graue Rhättonne)	Zone des Ch. marshi	R H Ä T
O-Nor Zone des Rh. suessi	„Zone II“	X	Bereich III-IV		X	X	X	<i>Rh. suessi</i>		?	
	„Zone I“		Bereich II Bereich I	X		X	X ?	<i>Rhaetavicula contorta</i>	<i>Contorta</i> -Sch. (Rhät-sandstein)	Zone des <i>Phyllytoceras zlambachense</i>	

Tab. 1 Versuch einer Datierung und Parallelisierung der hier untersuchten Vorkommen der Zlambachmergel und Kössener Schichten im Vergleich mit der bisherigen Gliederung von Obenor und Rhät und Versuch einer Neudefinition des Rhät.

5. ZUM PROBLEM DES FAUNENSCHNITTS AN DER WENDE TRIAS/JURA

Auch die neueren Ergebnisse bestätigen vollkommen das früher (1970 c, S. 965 f.) entworfene Bild des Faunenschnitts an der Wende Trias/Jura, dessen Ursachen zu ermitteln eine nach wie vor interessierende Fragestellung darstellt. Trotz der zahlreichen Neufunde in Zlambachmergeln und Kössener Schichten, die wesentlich zur Klärung stratigraphischer und stammesgeschichtlicher Probleme beigetragen haben, erhärtet sich der Eindruck einer stark rückläufigen Entwicklung der Ammonoiten von der Basis des bisherigen Obenor bzw. des Rhät s. str. ab. Dabei betrifft diese Rückläufigkeit sowohl die Faunen-Dichte als auch die Diversität. Die Krise der Ammonoiten hat also nicht an einer scharf definierbaren Grenze stattgefunden, sondern hat sich recht kontinuierlich vollzogen, wobei der eigentliche Faunenschnitt an der Rhät/Lias-Grenze nur das Ende dieser Krise bedeutet, die durch die unvermittelte Radiation der Neoammonoiten überwunden wird.

Gleichzeitig wird deutlich, daß in einem möglichen Zusammenhang mit dieser Krise eine stärkere Biotop-Abhängigkeit der Ammonoitenfauna auftritt, von der insbesondere die heteromorphen Nebenformen, aber auch die Eopsiloceraten betroffen scheinen. Wesentliche Ursache stratigraphischer Fehldeutungen ist der Umstand, daß die Gruppe der Rhabdoceren offenbar den Bereich karbonatischer Fazies bevorzugten, die Choristoceren demgegenüber die klastischen Faziesräume. Die Cochloceren scheinen eine vermittelnde Stellung eingenommen zu haben. Dies könnte mit aller nötigen Vorsicht als Indiz dafür angesehen werden, daß diese Heteromorphen-Gruppen im Zusammenhang mit einer Reduktion ihres Schwimmvermögens eine stärkere Substrat-Abhängigkeit bei bodenbezogener Lebensweise erworben haben, als sie gemeinhin den Ammonoiten zugesprochen wird. Sollte sich dieses Bild auch außerhalb der Sedimentationsräume der Nördlichen Kalkalpen bestätigen, so läge hier eine der in ihren Auswirkungen wohl engräumigsten Möglichkeiten des bei den Ammonoiten des Mesozoikums sich häufigen „Provinzialismus“ vor.

Ergeben sich nun konkrete Hinweise auf Ursachen der beobachteten Faunenkrise? Hier ist besonders auffällig, daß ein Großteil der geschlammten Ammonoiten mit Wohnkammer erhalten ist, es sich also um eine echte Kleinfaina handelt. Dies ist sicher einer der Gründe, daß sie sich bislang weithin der Beobachtung entziehen konnte. Die Frage, ob es sich nun um Jugendformen oder eine echte Zwergfauna handelt, muß mit *sowohl als auch* beantwortet werden, wenn wir sekundäre Lobendrängung der letzten Suturen als Kriterium für Zwergwuchs (K. VOGEL 1959) bewerten. Daß neben einer erhöhten Sterblichkeitsquote für Jungtiere auch physiologische Wachstumshemmungen auftraten, belegen die Rhabdoceraten mit frühontogenetischer Lobendrängung und vorzeitigem Egredieren des Wohnkammerschafts. Dies deutet, wenigstens im Bereich der Kössener und Zlambach-Fazies, auf ein ökologisch „reduzierendes“ Milieu hin. Die assoziierte Molluskenfauna bestätigt dieses Bild allerdings kaum, das in noch geringerem Maße für die benachbarte Karbonatfazies zutrifft. Für die Erörterung der Ursachenfrage ist natürlich von Bedeutung, auf welchen regionalen Maßstab sich diese zunächst engräumig limitierten Beobachtungen ausweiten lassen. Da vergleichende Untersuchungen dieser Art ausstehen, muß die Beantwortung dieser Frage sehr spekulativ bleiben. Immerhin verdient Beachtung, daß bei analogen Untersuchungen

an der Maastricht/Dan-Grenze, also vor dem endgültigen Erlöschen der Ammonoiten, ebenfalls Kümmerwuchs festgestellt werden konnte (J. WIEDMANN 1969). Eine Klimaverschlechterung, wie sie F. H. FABRICIUS et al. (1970) für den Grenzbereich Trias/Jura annahmen und für die Krise der riffbildenden Organismen verantwortlich machen konnten, dürfte die Ammonoitenfauna kaum in Mitleidenschaft gezogen haben (J. W. VALENTINE 1968). Demgegenüber dürfte ein realer Zusammenhang mit den synchronen regressiven Meeresbewegungen zu sehen sein (N. D. NEWELL 1957, 1967, L. GINSBURG 1965, J. WIEDMANN 1969 u. a.). Von der Vielzahl der für Kümmer- oder Zwergwuchs verantwortlich gemachten Faktoren (insbesondere in W. GOETSCH 1924, P. E. CLOUD Jr. 1948, P. TASCH 1953 a, K. VOGEL 1959) könnten dann insbesondere zwei wirksam werden: Das wäre einmal eine fortschreitende *Verbrackung* der zunehmend isolierten Meeresbecken; hierfür finden sich jedoch weder in den Zlambachmergeln, noch in den Kössener Schichten konkrete Hinweise. Hinweise gäbe es demgegenüber für eine verstärkte *Sulfoxyd*bildung, die bereits durch wenige Fe-Ionen ausgelöst werden kann und deren wachstumshemmende Wirkung experimentell belegt ist. Aber bei der Vielzahl weiterer Möglichkeiten, bleiben alle diese Deutungen natürlich vollkommen im Bereich des Spekulativen. Dies gilt auch für die Frage, ob eventuell ein kausaler Zusammenhang zwischen dem erst im Laufe der Ontogenese erkennbaren Kümmerwuchs und der gleichzeitig beobachteten Zunahme der Protokonchgröße, also des Larvalstadiums zu sehen ist. Alle diese interessanten, aber sehr spekulativen Fragestellungen werden vom paläontologischen Befund her allein nicht zu beantworten sein.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Ammoniten-Nuklei sind in den schlammfähigen Mergeln der Obertrias der Nördlichen Kalkalpen (Zlambachmergel, Kössener Schichten) häufiger, als man erwarten konnte. Sie sind trotz ihrer geringen Größe – meist sind nur Protokonch und erste Windung erhalten – durchaus bestimmbar, da die Grundzüge der Lobenentwicklung bereits in sehr frühen Stadien festgelegt werden. Ihr Studium gestattet folgende Aussagen:

1. Das Ausdünnen des Fossilberichts zwischen den Ammonitenfaunen des tieferen Nor und des basalen Lias ist wenigstens teilweise eine echte Überlieferungslücke, bedingt durch zu schwache, nur die Innenwindungen erfassende Pyritpräzipitation. Außerdem haben gleichzeitig – wohl im Zusammenhang mit der fortschreitenden Regression des Obertrias-Meeress – Faunen-Diversität und -Dichte ab-, Provinzialismen und Endemismen dagegen zugenommen. Bei der Fauna der Zlambachmergel handelt es sich wenigstens teilweise um eine echte Kümmerfauna.

2. Der bestehende morphologische und stratigraphische Abstand zwischen triadischen Meso- und jurassischen Neoammonoideen kann durch Übergänge ausgefüllt werden (*Megaphyllites*, *Phyllytoceras*). Die Arcostaceae werden als heterogene Sammelgruppe verstanden. Die Kenntnis der Frühontogenese der Obertrias-Heteromorphen wird erweitert. Bei *Rhabdoceras* wird eine frühontogenetische Lobendrängung beobachtet. Deutliche Unterschiede vom Protokonch ab gestatten mühelos die Zuordnung zu den größeren systematischen Einheiten. Der bisher funktionell nicht deutbare „orthogenetische“ Trend zur Lobenvermehrung in der Primärsutur scheint mit einer Größenzunahme des Protokonchs Hand in Hand zu gehen. Insgesamt wird die überragende Bedeutung der Lobenlinie und ihrer Entwicklung deutlich. Außerdem wurde die ontogenetische Entwicklung der Septalfläche untersucht, um Abhängigkeiten von der Loben-Entwicklung oder der Gehäuse-Geometrie zu ermitteln.

3. Trotz ihrer geringen Größe gestatten die Nuklei präzise stratigraphische Aussagen: Die wichtige Frage der norisch/rhätischen „Mischfaunen“ kann in dem Sinne beantwortet werden, daß hier ökologische Unterschiede eine „Vermischung“ vortäuschten. *Rhabdoceras suessi*, Index-Art für Oberes Nor, bevorzugte offenbar die karbonatische Dachstein- und Hallstätter Fazies. Sein Nachweis ist neu für die Beckenfazies der Zlambachmergel und insbesondere der Kössener Schichten nahe Kössen, also aus einem der „Typprofile“ des Rhät. Die Choristoceraten bevorzugten demgegenüber die Mergelfazies der Becken. Zlambachmergel und Kössener Schichten sind damit synchrone Ablagerungen.

4. Dies macht erneute Überlegungen über die Definition des Rhät und die Nor/Rhät-Grenze erforderlich. Wird das Rhät ausschließlich als Zone des *Choristoceras marshi* verstanden, so ist es auf einen extrem geringen Umfang zu reduzieren; dies würde den Intentionen GÜMBELs in keiner Weise entsprechen. Einschluß der Zone des *Rhabdoceras suessi* und der provisorischen basalen Zone des *Phyllytoceras zlambachense* in das Rhät würde demgegenüber nicht nur diese Forderung erfüllen, sondern würde außerdem auch im Hinblick auf den noch immer unbefriedigenden Kenntnisstand der Nor-Gliederung und -Typisierung vorzuziehen sein.

LITERATUR

- ARKELL, W. J.: A classification of the Jurassic ammonites. – J. Paleontol., **24**, 354-364, 2 Abb., Tulsa/Okla. 1950.
- ARKELL, W. J. & KUMMEL, B.: In ARKELL, W. J.; KUMMEL, B. & WRIGHT, C. W., Mesozoic Ammonoidea. – Treatise on Invertebrate Paleontology, L (Cephalopoda, Ammonoidea), L 80-L 490, Abb. 124-558, New York 1957.
- BARTHEL, K. W.: Stratigraphic problems: Reference sections, the Tithonian, and the Jurassic/Cretaceous boundary. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1971**, 513-516, Stuttgart 1971.
- BASSE, E.: Classe des Cephalopodes. Sous-classe des Ammonoidea. – Traité de Paléontologie, **2**, 522-688, 60 Abb., 24 Taf., Paris 1952.
- BLIND, W.: Die Ammoniten des Lias alpha aus Schwaben, vom Fonsjoch und Breitenberg (Alpen) und ihre Entwicklung. – Palaeontographica, (A) **121**, 38-131, 46 Abb., 10 Tab., Taf. 1-5, Stuttgart 1963.
- BOLZ, H.: Der „bairdoppilate“ Verschluss und Skulptur-Unterschiede bei Bairdien (Ostrac.) der alpinen Obertrias. – Senckenbergiana lethaea, **50**, 411-429, 9 Abb., 3 Tab., 1 Taf., Frankfurt/Main 1969.
- Einige *Cytherelloidea*-Arten (Ostrac.) aus der alpinen Obertrias. – Ibidem, **51**, 239-259, 6 Abb., 2 Taf., Frankfurt/Main 1970.
 - Late Triassic Bairdiidae and Healdiidae. – Bull. Centre Rech. Pau – SNPA, **5** suppl., Paléoécologie Ostracodes Pau 1970, 717-737, 4 Taf., Pau 1971.
 - Die Zlambach-Schichten (alpine Obertrias) unter besonderer Berücksichtigung der Ostrakoden. 2: Zur Fazies und Stratigraphie der Zlambach-Schichten. – Senckenbergiana lethaea, im Druck.
- CLARK, W. B.: Über die geologischen Verhältnisse der Gegend nordwestlich vom Achen-See. Inaugural-Diss., 45 S., 2 Taf., 1 Kte., München (Kutzner) 1887.
- A new ammonite which throws additional light upon the geological position of the Alpine Rhaetic. – Amer. J. Sci., **35**, 118-120, New Haven/Conn. 1888.
- CLOUD Jr., P. E.: Assemblages of diminutive brachiopods and their paleoecological significance. – J. sedim. Petrology, **18**, 56-60, Tulsa/Okla. 1948.
- DADLEZ, R.: The main evidence pointing to the Jurassic age of the epicontinental Rhaetic. – Biul. Inst. geol., **203**, 42-44, Warszawa 1967.
- DAGIS, A. S.: (Das Problem der Rhät-Stufe). – Geol. Geofiz., **1963**, Nr. 8, 13-25, Novosibirsk 1963. (Russ.).
- DENTON, E. J. & GILPIN-BROWN, J. B.: On the buoyancy of the Pearly *Nautilus*. – J. mar. biol. Ass. U. K., **46**, 723-759, 11 Abb., Taf. 1, 2, Cambridge 1966.
- ERBEN, H. K.: Über den Prosipho, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea. – Paläont. Z., **36**, 99-108, 3 Abb., Taf. 11, 12, Stuttgart 1962.
- Die Evolution der ältesten Ammonoidea (Lfrg. I). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **120**, 107-212, 15 Abb., 1 Tab., Taf. 7-10, Stuttgart 1964.
- FABRICIUS, F. H.: Nor und Rhät in den nördlichen Kalkalpen – Stratigraphische Probleme und Versuch ihrer Deutung. – (MS).

- FABRICIUS, F. H.; FRIEDRICHSEN, H. & JACOBSHAGEN, V.: Paläotemperatur und Paläoklima in Obertrias und Lias der Alpen. — Geol. Rdsch., **59**, 805-826, 5 Abb., 1 Tab., Stuttgart 1970.
- FLÜGEL, E.: Untersuchungen im obertriadischen Riff des Gosaukammes (Dachsteingebiet, Oberösterreich). II. Untersuchungen über die Fauna und Flora des Dachsteinsriffkalkes der Donnerkogel-Gruppe. — Verh. geol. Bundesanst., **1960**, 241-252, Wien 1960.
- FUCHS, Th.: Einige Bemerkungen über die Abgrenzungen der rhätischen Schichten von den tieferen Triasbildungen. — Verh. k. k. geol. Reichsanst., **1904**, 293-297, Wien 1904.
- GANSS, O.; KÜMEL, F. & SPENGLER, E.: Erläuterungen zur geologischen Karte der Dachsteingruppe. — Wiss. Alpenvereins., **15**, 82 S., 3 Abb., 6 Taf., 1 Kte., Innsbruck 1954.
- GINSBURG, L.: Les régressions marines et le problème du renouvellement des faunes au cours des temps géologiques. — Bull. Soc. géol. France, (7) **6** (1964), 13-22, Paris 1965.
- GOETSCH, W.: Lebensraum und Körpergröße. — Biol. Zbl., **44**, 529-560, Leipzig 1924.
- GOULD, S. J.: Evolutionary paleontology and the science of form. — Earth-Sci. Rev., **6**, 77-119, 10 Abb., Amsterdam 1970.
- GÜMBEL, C. W.: Geognostische Beschreibung des bayerischen Alpengebirges und seines Vorlandes. 950 S., 42 Taf., Gotha (Perthes) 1861.
- HUDSON, J. D. & PALFRAMAN, D. F. B.: The ecology and preservation of the Oxford Clay fauna at Woodham, Buckinghamshire. — Q. J. geol. Soc. London, **124** (1968), 387-418, 3 Abb., Taf. 19, 20, London 1969.
- HYATT, A.: Cephalopoda. In ZITTEL-EASTMAN, Textbook of Paleontology, 502-592, Abb. 1049-1235, London & New York 1900.
- JANENSCH, W.: Über die Jugendentwicklung von *Rhabdoceras Suessi* v. HAUER. — Cbl. Mineral. etc., **1906**, 710-716, 2 Abb., Stuttgart 1906.
- JELETZKY, J. A. & ZAPFE, H.: Coleoid and orthocerid cephalopods of the Rhaetian Zlambach Marl from the Fischerwiese near Aussee, Styria (Austria). — Ann. naturhist. Mus. Wien., **71**, 69-106, 1 Abb., 4 Taf., Wien 1967.
- KEMPER, E.: Die Ammonitengattung *Platylenticeras* (= *Garnieria*). — Beih. Geol. Jb., **47**, 195 S., 71 Abb., 3 Tab., 18 Taf., Hannover 1961.
- KITTL, E.: Salzkammergut. — Exkursionsführer, **4**, 9. intern. geol. Kongr. Wien 1903, 118 S., Abb., 1 Kte., Wien 1903.
- KOLLMANN, K.: Ostracoden aus der alpinen Trias Österreichs I. *Parabairdia* n. g. und *Ptychobairdia* n. g. (Bairdiidae). — Jb. geol. Bundesanst., Sonderbd. **5**, 79-105, 3 Abb., Taf. 22-27, Wien 1960.
- Ostracoden aus der alpinen Trias II: Weitere Bairdiidae. — Ibidem, **106**, 121-203, 8 Abb., 3 Tab., 11 Taf., Wien 1963.

- KRISTAN-TOLLMANN, E.: Die Foraminiferen aus den rhätischen Zlambachmergeln der Fischerwiese bei Ausee im Salzkammergut. — *Ibidem*, Sonderbd. **10**, 189 S., 6 Abb., 39 Taf., Wien 1964.
- Zur stratigraphischen Reichweite der Ptychobairdien und Anisobairdien (Ostracoda) in der alpinen Trias. — *Geologica et Paleontologica*, **3**, 81-89, 4 Abb., 3 Taf., Marburg 1969.
- Einige neue Bairdien (Ostracoda) aus der alpinen Trias. — *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **135**, 268-310, 5 Abb., Taf. 33-37, Stuttgart 1970.
- KRYSTYN, L.; SCHÄFFER, G. & SCHLAGER, W.: Der Stratotypus des Nor. — *Ann. Inst. geol. publ. hungar.*, **54/2**, 607-629, 7 Abb., Budapest 1971.
- KUMMEL, B., 1957, s. ARKELL, W. J.; KUMMEL, B. & WRIGHT, C. W., 1957.
- LUPPOV, N. P. & DRUSHTCHIC, V. V.: (Ammonoidea (Ceratitida, Ammonitida), Endocochlia. Beilage: Coniconchia). — *Osnovy paleontologii, Molluski-Golovonogye* **2**, 190 S., 71 + 7 Taf., 160 + 8 Abb., Moskva 1958. (Russ).
- MERKT, J.: Über *Euagassicerus resupinatum* (SIMPSON), aus der Sauzeanumbank Nordwestdeutschlands. — *Geol. Jb.*, **84**, 23-88, 27 Abb., 5 Taf., Hannover 1966.
- MOJŠISOVICS, E. v.: Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. 2. Bd. — *Abh. k. k. geol. Reichsanst.*, **6** (2), Text m. x + 835 S., Atlas m. Taf. 71-200, Wien 1893.
- Idem. 1. Bd. Supplement. — *Ibidem*, **6**, (1), 175-356, Taf. 1-23, Wien 1902.
- MUTVEI, H.: On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. — *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **129**, 157-166, 4 Abb., Taf. 14, Stuttgart 1967.
- NEWELL, N. D.: Revolutions in the history of life. *In* C. C. ALBRITTON (Hrsg.), *Uniformity and Simplicity*, *Spec. Pap. geol. Soc. Amer.*, **89**, 63-91, 10 Abb., New York 1967.
- PEARSON, D. A. B.: Problems of Rhaetian stratigraphy with special reference to the lower boundary of the stage. — *Q. J. geol. Soc. London*, **126**, 125-150, 3 Abb., London 1970.
- PFÄFF, E.: Über Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Suturlinie. — *4. Jber. niedersächs. geol. Ver.*, **1911**, 208-222, 11 Abb., Taf. 11, Hannover 1911.
- PISTOTNIK, U.: Zur Mikrofazies der Zlambachschichten des Salzkammerguts. — *Ds. Band*, S. 279-288
- PLÖCHINGER, B.; KLAUS, W.; KOLLMANN, K. & OBERHAUSER, R.: Exkursion in den Grünbachgraben am Untersberg-Ostfuß (Salzburg). — *Exkursionsführer 8. europ. mikropaläont. Kolloquium Österreich, Verh. geol. Bundesanst., Sonderh. F*, 57-67, Abb. 13, Tab. 8, Taf. 3, Wien 1963.
- PLÖCHINGER, B. & OBERHAUSER, R.: Ein bemerkenswertes Profil mit rhätisch-liassischen Mergeln am Untersberg-Ostfuß (Salzburg). — *Verh. geol. Bundesanst.*, **1956**, 275-283, 1 Abb., Wien 1956.
- POMPECKJ, J. F.: Ammoniten des Rhät. — *N. Jb. Mineral. etc.*, **1895/II**, 1-46, 4 Abb., Taf. 1, 2, Stuttgart 1895.
- POPOV, J. N.: (Das Problem der Rhät-Stufe im nordöstlichen Asien). — *Sovj. Geol.*, **1961**, No. 3, 79-87, Moskva 1961. (Russ.).
- PUGIN, L.: Le Rhétien, étage du Trias ou du Jurassique? — *C. R. et Mém. Colloque Jurassique Luxembourg* 1962, 91-99, Luxembourg 1964.

- RICOUR, J.: Le problème de l'appartenance du Rhétien. — Mém. Bur. Rech. géol. min., **4**, Colloque Lias français Chambéry 1960, 7 + 277-278, Paris 1961.
- Problèmes stratigraphiques et caractères du Trias français. — Mém. Bur. Rech. géol. min., **15**, Colloque Trias France et régions limitrophes, Montpellier 1961, 19-28, Paris 1963.
- RUZHENCEV, V. E.: (Evolution and functional significance of the septa in ammonites). — Bjull. Akad. Nauk SSSR, otd. biol., **1946**, 675-706, 12 Abb., Moskva 1946. (Russ.).
- (Hrsg.): (Mollusken-Kopffüßler I. Nautiloidea, Endoceratoidea, Aktinoceratoidea, Baktritoidea, Ammonoidea (Agoniatitida, Goniaticitida, Clymeniida)). — Osnovy paleontologii, 425 S., Abb., 90 Taf., Moskva 1962. (Russ.).
- SCHINDEWOLF, O. H.: Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonoitenlinie. — Abh. preuß. geol. Landesanst., N. F., **115**, 102 S., 40 Abb., 1 Taf., Berlin 1929.
- Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten I-VII. — Abh. Akad. Wiss. u. Literatur Mainz, Math.-naturw. Kl., **1960-1968**, 901 S., 478 Abb., 3 Taf., Wiesbaden 1961-1968.
- Über Clymenien und andere Cephalopoden. — Ibidem, **1971**, Nr. 3, 89 S., 10 Abb., 2 Taf., Wiesbaden 1972.
- SCHLAGER, W.: Hallstätter und Dachsteinkalk-Fazies am Gosaukamm und die Vorstellung ortsgebundener Hallstätter Zonen in den Ostalpen. — Verh. geol. Bundesanst., **1967**, 50-70, 3 Taf., Wien 1967.
- SHEVYREV, A. A.: (Über die ontogenetische Entwicklung einiger anisischer Ceratiten des Kaukasus). — Paleont. Zh., **1961**, Nr. 4, 71-85, 11 Abb., Moskva 1962. (Russ.).
- SILBERLING, N. J. & TOZER, E. T.: Biostratigraphic classification of the marine Triassic in North America. — Spec. Pap. geol. Soc. Amer., **110**, 63 S., 1 Abb., Boulder/Color. 1968.
- SLAVIN, V. I.: Problèmes généraux de la subdivision du Trias supérieur et inférieur dans la région du géosynclinal alpin. — Ann. Inst. géol. hung., **49**, 417-425, Budapest 1961.
- Au sujet du Rhétien. — Mém. Bur. Rech. géol. min., **15**, Colloque Trias France et régions limitrophes, Montpellier 1961, 29-33, Paris 1963.
- SPATH, L. F.: On the development of *Tragophylloceras loscombi* (J. SOWERBY). — Q. J. geol. Soc. London, **70**, 336-362, 3 Abb., Taf. 48-50, London 1914.
- The Eotriassic invertebrate fauna of East Greenland. — Medd. om Grønland, **83**, 90 S., 12 Taf., København 1930.
- Revision of the Jurassic cephalopod fauna of Kachh (Cutch). — Mem. geol. Surv. India, Palaeontol. indica, **9**, Mem. 2, 945 S., 130 Taf., Calcutta 1927-1933.
- Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Pt. IV. The Ammonoidea of the Trias. xvi + 521 S., 116 Abb., 18 Taf., London (British Museum) 1934.
- Idem. Pt. V. The Ammonoidea of the Trias (II). xv + 228 S., London (British Museum) 1951.

- SUESS, E. & MOJSISOVICS, E. v.: Studien über die Gliederung der Trias- und Jurabildungen in den östlichen Alpen II. Die Gebirgsgruppe des Osterhornes. – Jb. k. k. geol. Reichsanst., **18**, 167-200, Taf. 6-8, Wien 1868.
- TASCH, P.: Causes and paleoecological significance of dwarfed fossil marine invertebrates. – J. Paleontol., **27**, 356-444, 6 Abb., 11 Tab., Taf. 49, Tulsa/Okla. 1953. (1953 a).
- Nautiloids and ammonoids of the Pennsylvanian „Dry Shale fauna“. – J. Paleontol., **27**, 445-450, 3 Abb., Taf. 50, Tulsa/Okla. 1953. (1953 b).
- TEICHERT, C.: Major features of cephalopod evolution. – Univ. Kansas Dept. Geol. spec. Publ., **2**, Essays in Paleontology & Stratigraphy, 162-210, 20 Abb., 1 Tab., Lawrence/Kansas 1967.
- TOLLMANN, A. & KRISTAN-TOLLMANN, E.: Geologische und mikropaläontologische Untersuchungen im Westabschnitt der Hallstätter Zone in den Ostalpen. – Geologica et Paleontologica, **4**, 87-130, 20 Abb., 8 Taf., Marburg 1970.
- TOZER, E. T.: Triassic stratigraphy and faunas, Queen Elizabeth Islands, Arctic Archipelago. – Geol. Surv. Canada Mem., **316**, 116 S., 10 Abb., 30 Taf., Ottawa 1961.
- A standard for Triassic time. – Bull. geol. Surv. Canada, **156**, 103 S., 23 Abb., 2 Tab., 10 Taf., Ottawa 1967.
- Triassic time and ammonoids: Problems and proposals. – Can. J. Earth Sci., **8**, 989-1031, 1 Abb., 2 Tab., Ottawa 1971.
- TUCHKOV, I. I.: Rhaetian Stage problem and the lower boundary of the Jurassic System. – C. R. et Mém. Colloque Jurassique Luxembourg 1962, 101-112, 1 Tab., Luxembourg 1964.
- URLICHS, M.: Ostracoden aus den Kössener Schichten und ihre Abhängigkeit von der Ökologie. Ds. Bd. S.661-710
- VADASC, M.: Die unterliassische Fauna von Alsórákos im Komitat Nagykovács. – Mitt. Jb. k. ungar. geol. Reichsanst., **16**, 307-406, 35 Abb., Taf. 6-11, Budapest 1908.
- VALENTINE, J. W.: Climatic regulation of species diversification and extinction. – Geol. Soc. Amer. Bull., **79**/I, 273-275, Boulder/Color. 1968.
- VOGEL, K.: Zwergwuchs bei Polyptychiten (Ammonoidea). – Geol. Jb., **76**, 469-531, 30 Abb., 6 Tab., Taf. 25-28, Hannover 1959.
- WESTERMANN, G. E. G.: Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **103**, 233-279, 3 Beil., 9 Abb., Stuttgart 1956.
- The significance of septa and sutures in Jurassic ammonite systematics. – Geol. Mag., **95**, 441-455, 4 Abb., Hertford/Herts. 1958.
- Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids. – Life Sci. Contr. r. Ontario Mus., **78**, 39 S., 17 Abb., 1 Tab., Toronto 1971.
- WIEDMANN, J.: Unterkreide-Ammoniten von Mallorca. 1,2. – Abh. Akad. Wiss. u. Literatur Mainz, Math.-naturw. Kl., **1962-1963**, 1-256, Abb. 1-64, Taf. 1-21, Wiesbaden 1962-1964.
- Origin, limits, and systematic position of *Scaphites*. – Palaeontology, **8**, 397-453, 16 Abb., Taf. 53-60, London 1965.
- Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **125**, 49-79, Abb. 1-13, Taf. 1, 2, Stuttgart 1966; **127**, 13-81, Abb. 14-47, Taf. 3-6, Stuttgart 1966.

- RICOUR, J.: Le problème de l'appartenance du Rhétien. — Mém. Bur. Rech. géol. min., **4**, Colloque Lias français Chambéry 1960, 7 + 277-278, Paris 1961.
- Problèmes stratigraphiques et caractères du Trias français. — Mém. Bur. Rech. géol. min., **15**, Colloque Trias France et régions limitrophes, Montpellier 1961, 19-28, Paris 1963.
- RUZHENCEV, V. E.: (Evolution and functional significance of the septa in ammonites). — Bjull. Akad. Nauk SSSR, otd. biol., **1946**, 675-706, 12 Abb., Moskva 1946. (Russ.).
- (Hrsg.): (Mollusken-Kopffüßler I. Nautiloidea, Endoceratoidea, Aktinoceratoidea, Baktritoidea, Ammonoidea (Agoniatitida, Goniatiitida, Clymeniida)). — Osnovy paleontologii, 425 S., Abb., 90 Taf., Moskva 1962. (Russ.).
- SCHINDEWOLF, O. H.: Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonitenlobenlinie. — Abh. preuß. geol. Landesanst., N. F., **115**, 102 S., 40 Abb., 1 Taf., Berlin 1929.
- Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten I-VII. — Abh. Akad. Wiss. u. Literatur Mainz, Math.-naturw. Kl., **1960-1968**, 901 S., 478 Abb., 3 Taf., Wiesbaden 1961-1968.
- Über Clymenien und andere Cephalopoden. — Ibidem, **1971**, Nr. 3, 89 S., 10 Abb., 2 Taf., Wiesbaden 1972.
- SCHLAGER, W.: Hallstätter und Dachsteinkalk-Fazies am Gosaukamm und die Vorstellung ortsgebundener Hallstätter Zonen in den Ostalpen. — Verh. geol. Bundesanst., **1967**, 50-70, 3 Taf., Wien 1967.
- SHEVYREV, A. A.: (Über die ontogenetische Entwicklung einiger anisischer Ceratiten des Kaukasus). — Paleont. Zh., **1961**, Nr. 4, 71-85, 11 Abb., Moskva 1962. (Russ.).
- SILBERLING, N. J. & TOZER, E. T.: Biostratigraphic classification of the marine Triassic in North America. — Spec. Pap. geol. Soc. Amer., **110**, 63 S., 1 Abb., Boulder/Color, 1968.
- SLAVIN, V. I.: Problèmes généraux de la subdivision du Trias supérieur et inférieur dans la région du géosynclinal alpin. — Ann. Inst. géol. hung., **49**, 417-425, Budapest 1961.
- Au sujet du Rhétien. — Mém. Bur. Rech. géol. min., **15**, Colloque Trias France et régions limitrophes, Montpellier 1961, 29-33, Paris 1963.
- SPATH, L. F.: On the development of *Tragophylloceras loscombi* (J. SOWERBY). — Q. J. geol. Soc. London, **70**, 336-362, 3 Abb., Taf. 48-50, London 1914.
- The Eotriassic invertebrate fauna of East Greenland. — Medd. om Grønland, **83**, 90 S., 12 Taf., København 1930.
- Revision of the Jurassic cephalopod fauna of Kachh (Cutch). — Mem. geol. Surv. India, Palaeontol. indica, **9**, Mem. 2, 945 S., 130 Taf., Calcutta 1927-1933.
- Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Pt. IV. The Ammonoidea of the Trias. xvi + 521 S., 116 Abb., 18 Taf., London (British Museum) 1934.
- Idem. Pt. V. The Ammonoidea of the Trias (II). xv + 228 S., London (British Museum) 1951.

- SUESS, E. & MOJSISOVICS, E. v.: Studien über die Gliederung der Trias- und Jurabildungen in den östlichen Alpen II. Die Gebirgsgruppe des Osterhornes. – Jb. k. k. geol. Reichsanst., **18**, 167-200, Taf. 6-8, Wien 1868.
- TASCH, P.: Causes and paleoecological significance of dwarfed fossil marine invertebrates. – J. Paleontol., **27**, 356-444, 6 Abb., 11 Tab., Taf. 49, Tulsa/Okla. 1953. (1953 a).
- Nautiloids and ammonoids of the Pennsylvanian „Dry Shale fauna“. – J. Paleontol., **27**, 445-450, 3 Abb., Taf. 50, Tulsa/Okla. 1953. (1953 b).
- TEICHERT, C.: Major features of cephalopod evolution. – Univ. Kansas Dept. Geol. spec. Publ., **2**, Essays in Paleontology & Stratigraphy, 162-210, 20 Abb., 1 Tab., Lawrence/Kansas 1967.
- TOLLMANN, A. & KRISTAN-TOLLMANN, E.: Geologische und mikropaläontologische Untersuchungen im Westabschnitt der Hallstätter Zone in den Ostalpen. – Geologica et Paleontologica, **4**, 87-130, 20 Abb., 8 Taf., Marburg 1970.
- TOZER, E. T.: Triassic stratigraphy and faunas, Queen Elizabeth Islands, Arctic Archipelago. – Geol. Surv. Canada Mem., **316**, 116 S., 10 Abb., 30 Taf., Ottawa 1961.
- A standard for Triassic time. – Bull. geol. Surv. Canada, **156**, 103 S., 23 Abb., 2 Tab., 10 Taf., Ottawa 1967.
- Triassic time and ammonoids: Problems and proposals. – Can. J. Earth Sci., **8**, 989-1031, 1 Abb., 2 Tab., Ottawa 1971.
- TUCHKOV, I. I.: Rhaetian Stage problem and the lower boundary of the Jurassic System. – C. R. et Mém. Colloque Jurassique Luxembourg 1962, 101-112, 1 Tab., Luxembourg 1964.
- URLICHS, M.: Ostracoden aus den Kössener Schichten und ihre Abhängigkeit von der Ökologie. Ds. Bd. S.661-710
- VADASC, M.: Die unterliassische Fauna von Alsórákos im Komitat Nagykovács. – Mitt. Jb. k. ungar. geol. Reichsanst., **16**, 307-406, 35 Abb., Taf. 6-11, Budapest 1908.
- VALENTINE, J. W.: Climatic regulation of species diversification and extinction. – Geol. Soc. Amer. Bull., **79**/I, 273-275, Boulder/Color. 1968.
- VOGEL, K.: Zwergwuchs bei Polyptychiten (Ammonoidea). – Geol. Jb., **76**, 469-531, 30 Abb., 6 Tab., Taf. 25-28, Hannover 1959.
- WESTERMANN, G. E. G.: Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **103**, 233-279, 3 Beil., 9 Abb., Stuttgart 1956.
- The significance of septa and sutures in Jurassic ammonite systematics. – Geol. Mag., **95**, 441-455, 4 Abb., Hertford/Herts. 1958.
- Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids. – Life Sci. Contr. r. Ontario Mus., **78**, 39 S., 17 Abb., 1 Tab., Toronto 1971.
- WIEDMANN, J.: Unterkreide-Ammoniten von Mallorca. 1,2. – Abh. Akad. Wiss. u. Literatur Mainz, Math.-naturw. Kl., **1962-1963**, 1-256, Abb. 1-64, Taf. 1-21, Wiesbaden 1962-1964.
- Origin, limits, and systematic position of *Scaphites*. – Palaeontology, **8**, 397-453, 16 Abb., Taf. 53-60, London 1965.
- Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **125**, 49-79, Abb. 1-13, Taf. 1, 2, Stuttgart 1966; **127**, 13-81, Abb. 14-47, Taf. 3-6, Stuttgart 1966.

WIEDMANN, J.:

- Das Problem stratigraphischer Grenzziehung und die Jura/Kreide-Grenze. – *Eclogae geol. Helv.*, **61**, 321-386, 4 Abb., 4 Tab., Basel 1968. (1968 a).
 - Evolución y clasificación de los ammonites del Cretácico. – *Bol. Geol. Univ. industr. Santander*, **24**, 23-49, 15 Abb., 2 Taf., Bucaramanga 1968. (1968 b).
 - The heteromorphs and ammonoid extinction. – *Biol. Rev.*, **44**, 563-602, 23 Abb., 3 Taf., Cambridge 1969.
 - *In* Kullmann, J. & Wiedmann, J., Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. – *Univ. Kansas palaeont. Contr.*, Paper 47, 32 S., 16 Abb., 2 Tab., Lawrence/Kansas 1970. (1970 a).
 - Probleme der Lobeterminologie. – *Eclogae geol. Helv.*, **63**, 909-922, 5 Abb., Basel 1970. (1970 b).
 - Über den Ursprung der Neoammonoideen – Das Problem einer Typogenese. – *Ibidem*, **63**, 923-1020, 31 Abb., 10 Taf., Basel 1970. (1970 c).
 - Problemas de la clasificación estratigráfica y de la definición de los límites estratigráficos. – *Mem. I. Congr. hisp.-lusó-amer. Geol. econ.*, Madrid-Lisboa 1971, secc. 1, **2**, 785-805, 2 Abb., Madrid 1971.
 - Upper Triassic heteromorph ammonites. *In* A. Hallam (Hrsg.), *Atlas of Paleobiogeography*, 235-249, 3 Abb., 1 Tab., 1 Taf., Amsterdam 1973.
- ZANKL, H.: Der Hohe Göll. Aufbau und Lebensbild eines Dachsteinkalk-Riffes in der Obertrias der nördlichen Kalkalpen. – *Abh. senckenberg. naturf. Ges.*, **519**, 96 S., 74 Abb., 15 Taf., Frankfurt/Main 1969.
- ZAPFE, H.: Untersuchungen im obertriadischen Riff des Gosaukammes (Dachsteingebiet, Oberösterreich). – *Verh. geol. Bundesanst.*, **1960**, 236-241, Wien 1960.
- Fragen und Befunde von allgemeiner Bedeutung für die Biostratigraphie der alpinen Obertrias. Untersuchungen im obertriadischen Riff des Gosaukammes (Dachsteingebiet, Oberösterreich) VIII. – *Ibidem*, **1967**, 13-27, Wien 1967. (1967 a).
 - Beiträge zur Paläontologie der nordalpinen Riffe. Die Fauna der Zlambach-Mergel der Fischerwiese bei Aussee, Steiermark. – *Ann. naturhist. Mus. Wien*, **71**, 413-480, 1 Abb., 9 Taf., Wien 1967. (1967 b).
 - Die Stratotypen des Anis, Tuval und Nor und ihre Bedeutung für die Biostratigraphie und Biostratinomie der alpinen Trias. – *Ann. Inst. geol. publ. hungar.*, **54/2**, 579-590, Budapest 1971.

Tafel-Erläuterungen

Tafel 1

Alle Fig. 75/1

- Fig. 1 *Phyllytoceras* (?) n. sp.
Expl. GPIT Ce 1422/16 aus Probe 106/68, Roßmoos/Bad Goisern.
a: Protokonch u. 4. Septum, b: 13. Septum.
- Fig. 2 *Rhaetites rhaeticus* (CLARK) (?)
Protokonch u. 2. Septum.
Hypotypoid GPIT Ce 1422/4 aus Probe 6/67, Grünbachgraben.
- Fig. 3 desgl.
Protokonch u. 2. Septum.
Hypotypoid GPIT Ce 1422/14 aus Probe 126-7/68, Grünbachgraben.
- Fig. 4 *Arcestes* (*Arcestes*?) sp.
Protokonch u. 4. Septum (vgl. Taf. 2, Fig. 1).
Expl. GPIT Ce 1422/15 aus Probe 106/68, Roßmoos/Bad Goisern.
- Fig. 5 *Rhabdoceras suessi* HAUER?
a: Frontal-, b: Lateralansicht des 1. Umgangs.
(?) Hypotypoid SMNS 22761 aus Schicht A 86, Weißloferbach/Kössen.
- Fig. 6 *Megaphyllites robustus* n. sp.
a: Protokonch m. angustisellatem Proseptum, b: 3. Septum (Apikalansicht).
Paratypoid GPIT Ce 1422/7 aus Probe 4/68, Grünbachgraben.
- Fig. 7 Buchitidae (?) gen. et. sp. indet.
a: Protokonch u. Primärseptum, b: vollstdg. Primärseptum (Apikalansicht), c: 2. Septum.
Expl. GPIT Ce 1422/18 aus Probe 4/68, Grünbachgraben.

Tafel 2

Alle Fig. 75/1 (m. Ausn. v. Fig. 1)

- Fig. 1 *Arcestes* (*Arcestes*?) sp.
Stereoscan-Aufnahmen von Expl. GPIT Ce 1422/15 aus Probe 106/68, Grünbachgraben.
a: Protokonch m. Primärseptum, etwa 60/1; b: desgl., etwa 120/1.
- Fig. 2 *Megaphyllites robustus* n. sp.
Protokonch mit Anfangssuturen (I: Prosutur, II: ? Primärsutur, III: 2. Septum).
Paratypoid GPIT Ce 1422/19 aus Probe 15/68, Grünbachgraben.
- Fig. 3 desgl.
a: Lateralansicht des 1. Umgangs m. 2. Wachstums-Änderung, b: Ventralansicht (Pfeil: Ventrallinie) auf asymmetrische 8. (?) Suture.
Paratypoid GPIT Ce 1422/8 aus Probe 125/68, Grünbachgraben.
- Fig. 4 *Rhabdoceras* (?) sp.
a: Lateralansicht des 1. Umgangs, b: Frontalansicht.
Expl. GPIT Ce 1422/3 aus Probe 126-7/68, Grünbachgraben.

Tafel 3
Alle Fig. 50/1

- Fig. 1 *Arcestes (Arcestes) cf. gigantogaleatus* MOJS.
Lateralansicht, 1 $\frac{1}{2}$ Anfangswindungen.
Expl. GPIT Ce 1422/13 aus Probe 21/68, Grünbachgraben.
- Fig. 2 *Rhaetites rhaeticus* (CLARK)(?).
a: Frontal-, b: Lateralansicht, 1 $\frac{3}{4}$ Anfangswindungen.
Hypotypoid GPIT Ce 1422/5 aus Probe 1-3/67, Grünbachgraben.
- Fig. 3 *Rhabdoceras suessi* HAUER.
a: Lateral-, b: Septalansicht einer Einzelkammer.
Hypotypoid SMNS 22760 aus Schicht A 22, Weißloferbach/Kössen.
- Fig. 4 *Megaphyllites robustus* n. sp.
Frontalansicht, Beginn 2. Umgang.
Paratypoid GPIT Ce 1422/9 aus Probe 126/68, Grünbachgraben.
- Fig. 5 *Phyllitoceras zlabachense* n. sp.
Lateralansicht des Paratypoids GPIT Ce 1422/17 mit Beginn der Wohnkammer (Pfeil). Aus Probe 159/68, Roßmoos/Bad Goisern. Vgl. Taf. 6, Fig. 2.

Tafel 4

- Fig. 1 *Megaphyllites robustus* n. sp.
Lateralansicht des Paratypoids GPIT Ce 1422/10 mit Beginn der Wohnkammer. Aus Probe 126/68, Grünbachgraben. 30/1.
- Fig. 2 *Mojsvarites zlabachensis* n. sp.
Ventralansicht des Holotyps, GPIT Ce 1373/1, aus Probe 126/68, Grünbachgraben. 30/1.
Vgl. Abb. 11 a, b.
- Fig. 3 *Phyllitoceras zlabachense* n. sp.
a: Sagittal-, b: Lateralansicht.
Holotyp GPIT Ce 1373/9 aus Probe 11/68, Grünbachgraben.

Tafel 5

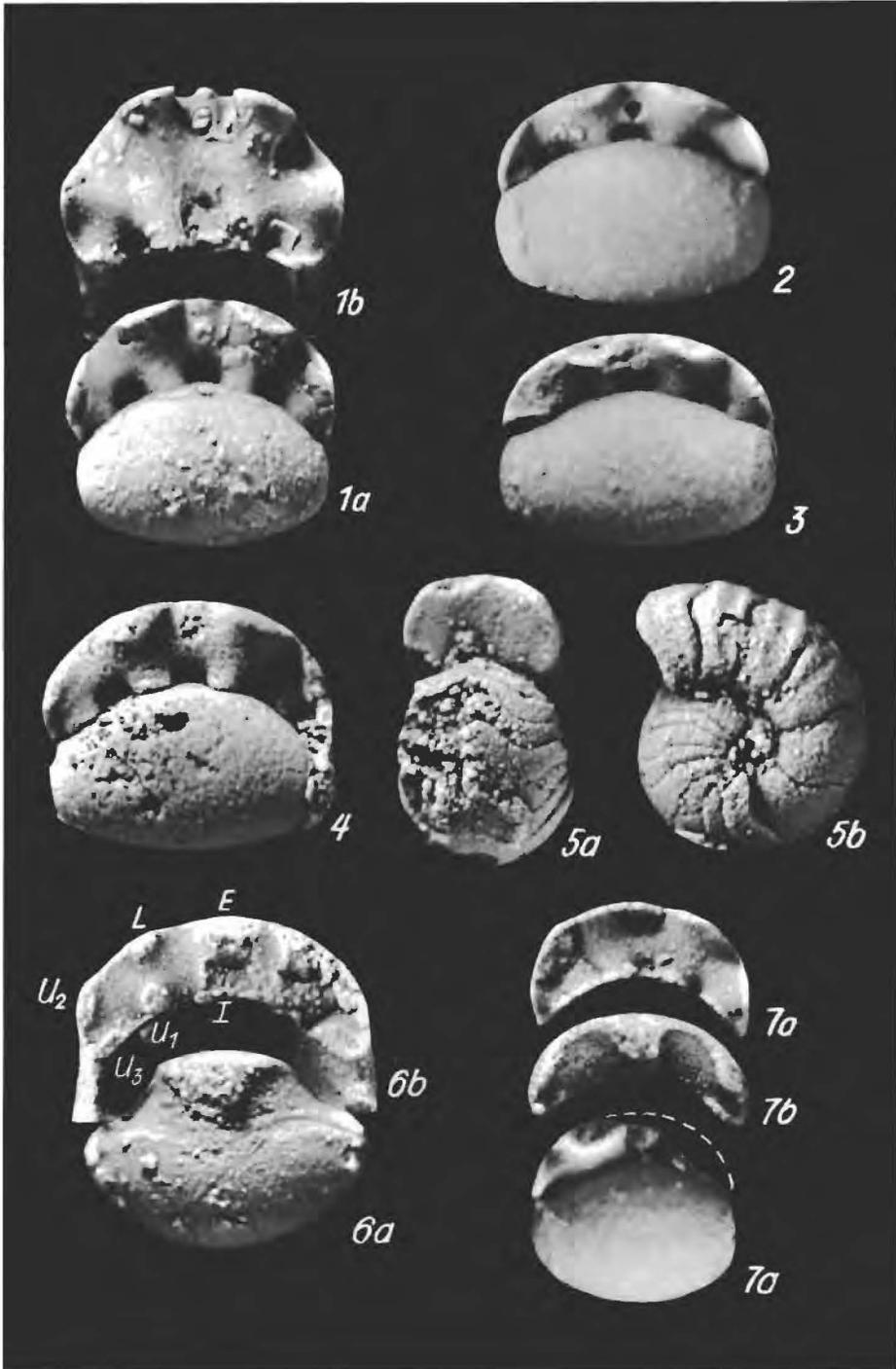
- Fig. 1 *Megaphyllites insectus* (MOJS.).
a: Lateral-, b: Frontalansicht.
Hypotypoid GPIT Ce 1422/1 aus Probe 128/68, Grünbachgraben. 5/1.
- Fig. 2 desgl.
a: Lateral-, b: Sagittalansicht.
Hypotypoid GPIT Ce 1422/12 aus Probe 5/68, Grünbachgraben. 5/1.
- Fig. 3 *Megaphyllites robustus* n. sp.
a: Lateral-, b: Frontalansicht.
Holotyp GPIT Ce 1422/20 aus Probe 5/68, Grünbachgraben. 10/1.
- Fig. 4 *Proarcestes bicarinatus* (MSTR.).
a: Protokonch m. Proseptum, b: Primärseptum (Apikalansicht), c: 4. Septum, d: 7. Septum (Apikalansicht).
Hypotypoid GPIT Ce 1194/367 aus dem U. Karn, St. Cassian/Südtirol.
Vgl. O. H. SCHINDEWOLF 1968, Abb. 470.

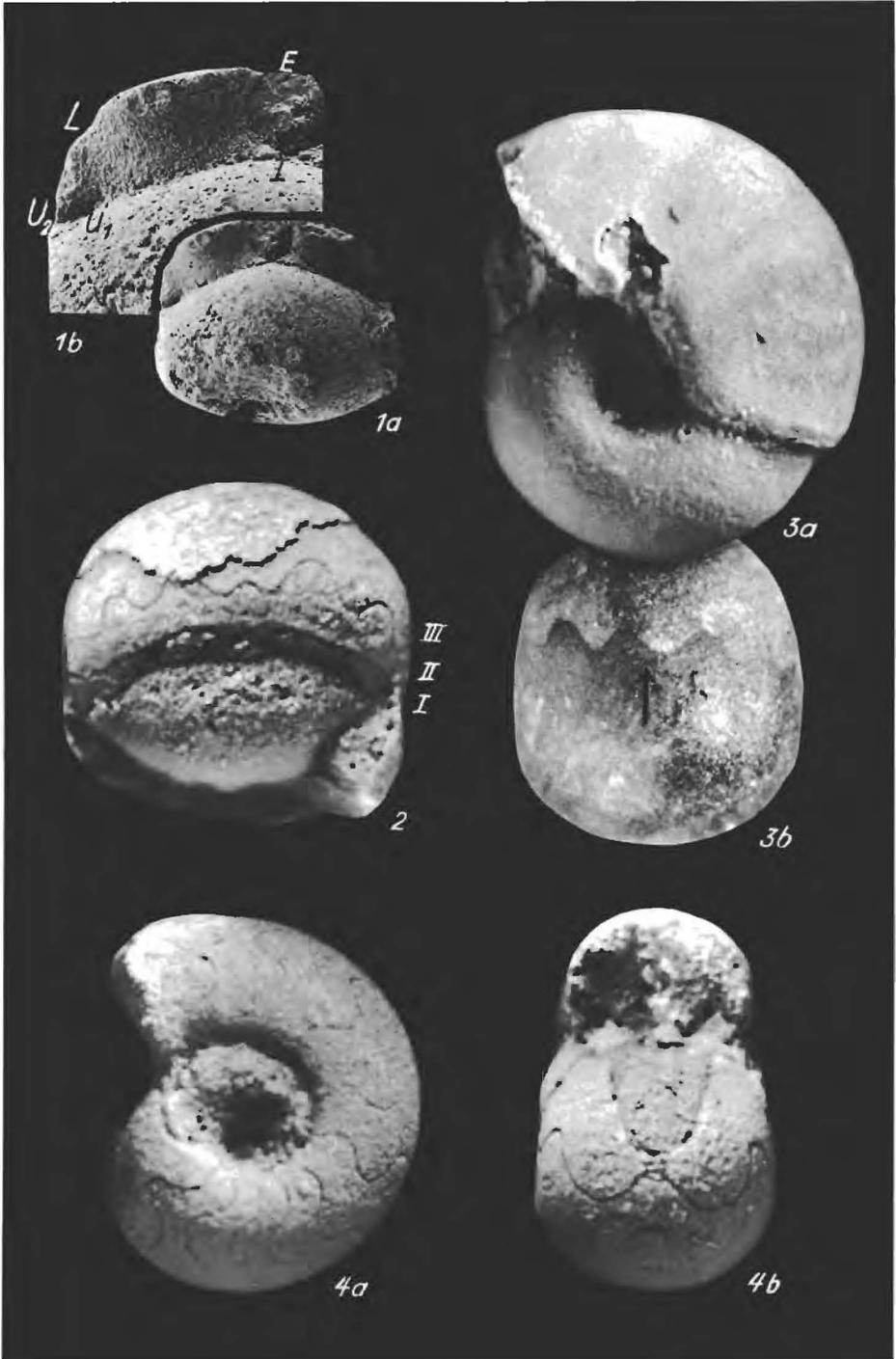
Tafel 6

Alle Fig. 50/1 (m. Ausn. v. Fig. 2)

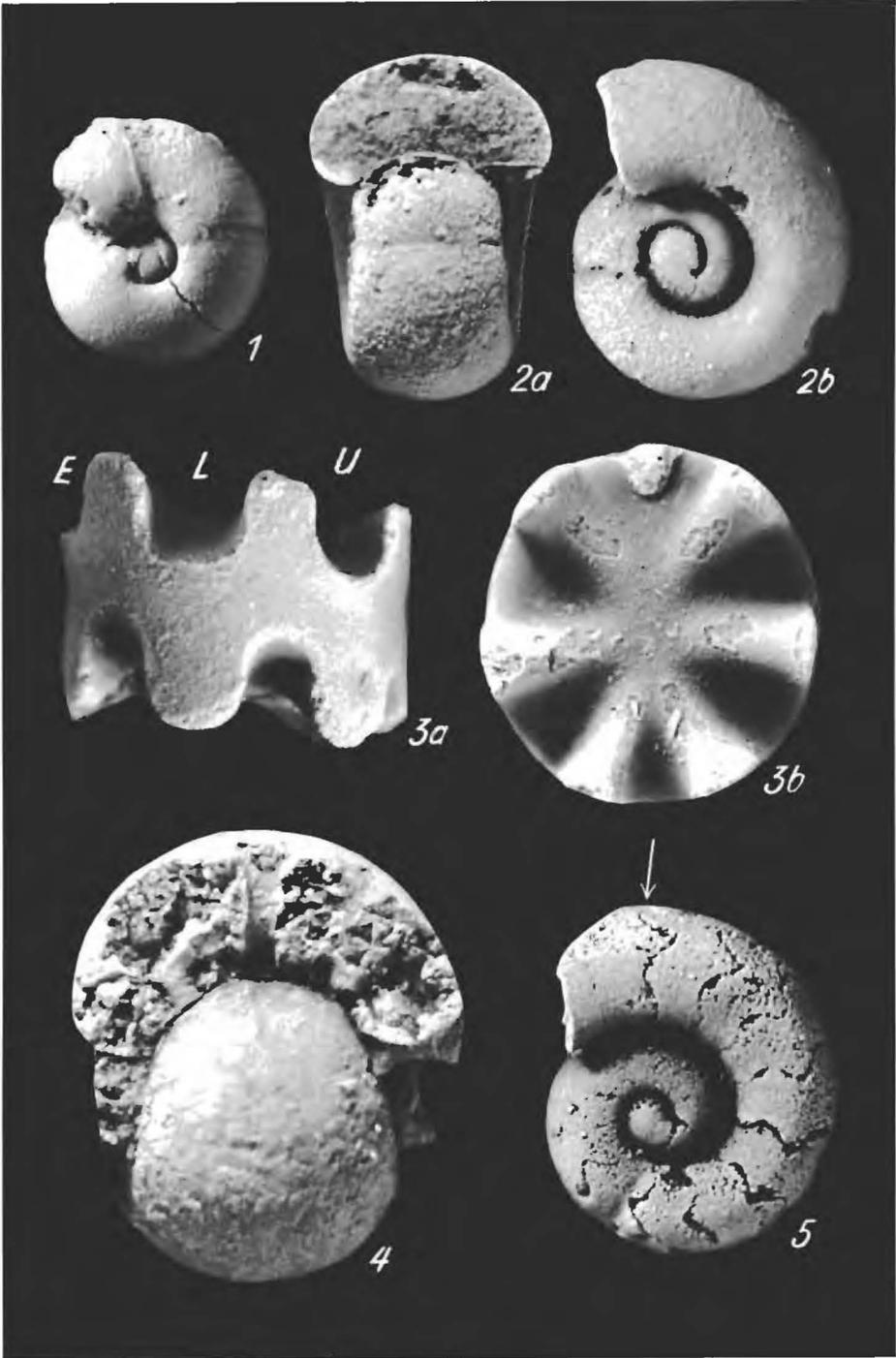
- Fig. 1 *Megaphyllites robustus* n. sp.
Sagittalansicht des Paratypoids GPIT Ce 1422/11 aus Probe 4/68, Grünbachgraben, mit Pyritinkrustationen und Torsion der Anfangswindung im Außengehäuse.
- Fig. 2 *Phyllytoceras zlabachense* n. sp.
Frontalansicht des Paratypoids GPIT Ce 1422/17 aus Probe 159/68, Roßmoos/Bad Goisern. 75/1.
Vgl. Taf. 3, Fig. 5.
- Fig. 3 *Psilophyllites* n. sp.
Lateralansicht d. Explrs. GPIT Ce 1422/25 aus dem Lias a_1 , Tiefenbach bei Pfrondorf/Tübingen (leg. H. Gocht).
- Fig. 4 desgl.
Konkave Windungszone d. Explrs. GPIT Ce 1422/21 v. gleichen Fundpunkt (leg. H. Gocht) mit Runzelschicht.
- Fig. 5 desgl.
Septalansicht m. asymmetrischer Sipholage.
Expl. GPIT Ce 1422/24 v. gleichen Fundpunkt (leg. H. Gocht).

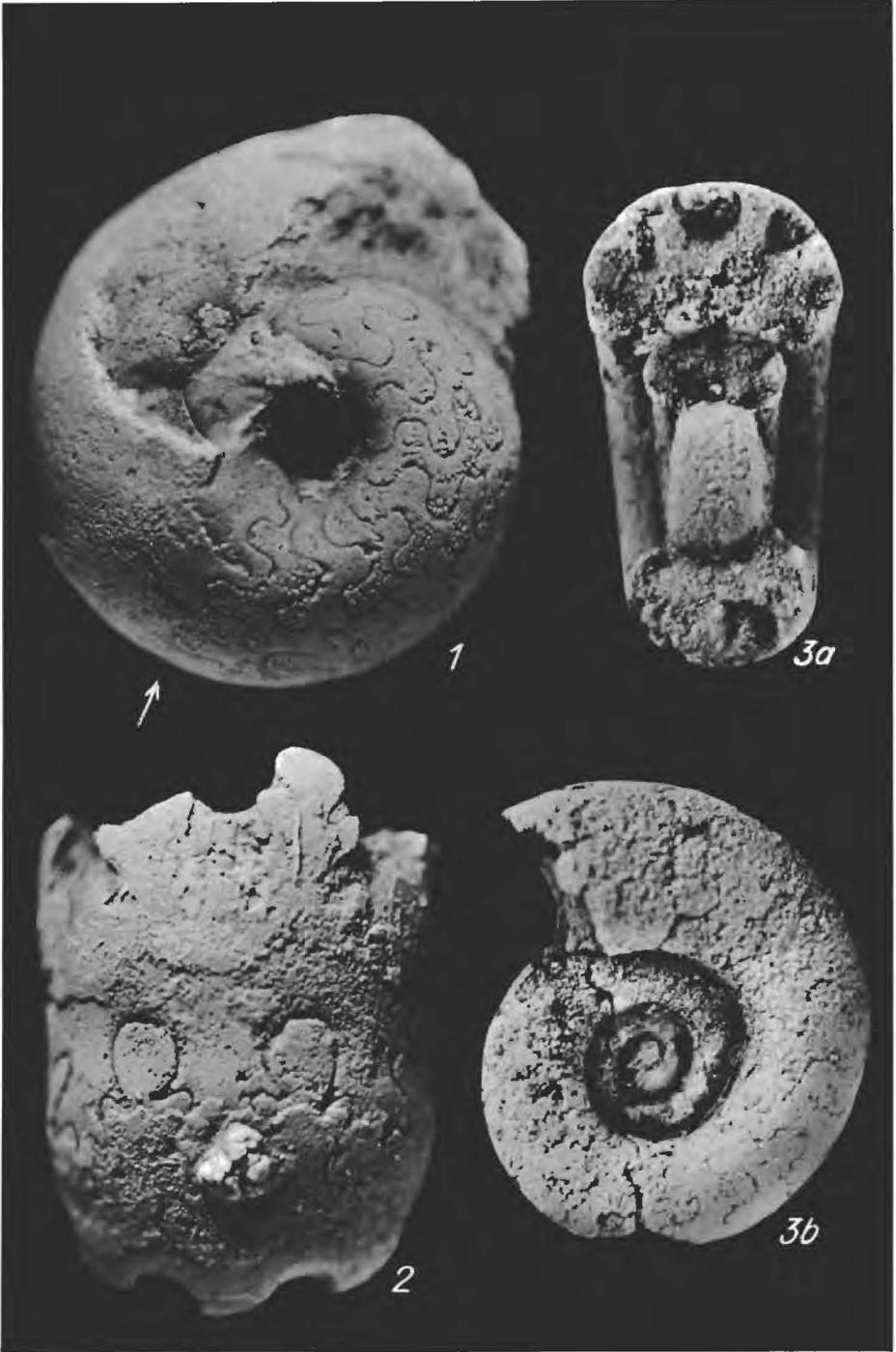
Tafel I



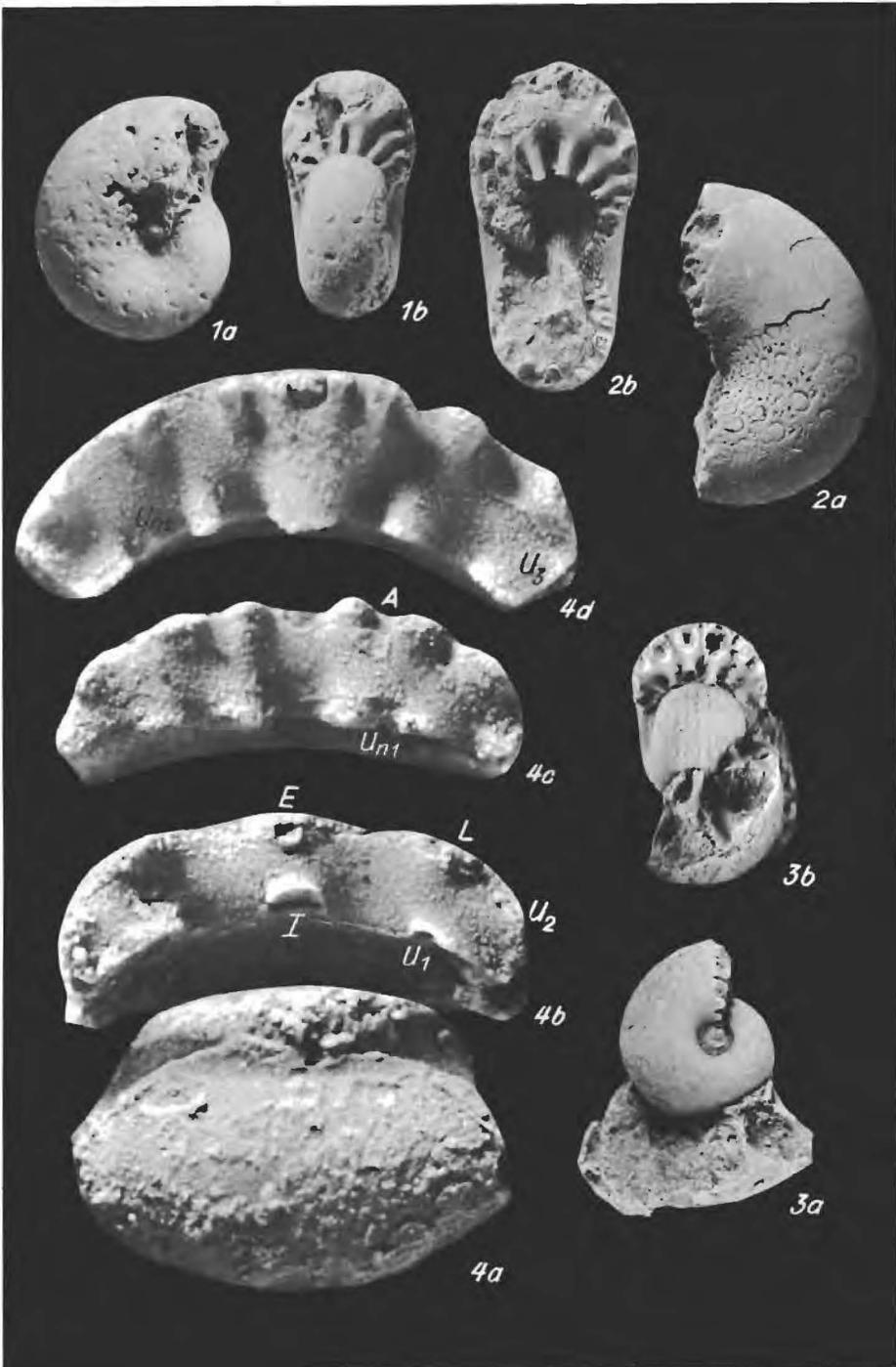


Tafel III





Tafel V



Tafel VI

