

## Werk

**Label:** Chapter

**Jahr:** 1929

**PURL:** [https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?251726223\\_0013|log36](https://resolver.sub.uni-goettingen.de/purl?251726223_0013|log36)

## Kontakt/Contact

[Digizeitschriften e.V.](#)  
SUB Göttingen  
Platz der Göttinger Sieben 1  
37073 Göttingen

✉ [info@digizeitschriften.de](mailto:info@digizeitschriften.de)

### III. TEIL:

#### Vergleichende Entwicklungsgeschichte.

Nachdem in Teil II das Zahlenmaterial, das die Entwicklung der vier einzelnen Stämme und ihrer Seitenäste betrifft, tabellarisch und graphisch dargestellt ist, wobei auf die Beziehungen zwischen den Eigenschaften innerhalb der Stämme vielfach hingewiesen wurde, sind in Teil III einige allgemeinere Probleme zu behandeln, die sich über mehrere Stämme zugleich erstrecken, in erster Linie die parallele und konvergente Entfaltung einer Eigenschaft in mehreren Reihen, ferner die Vorgänge bei der Aufspaltung von Stammlinien, die Beziehung zwischen Ontogenie und Phylogenie u. a. m.

##### 1. Parallelentwicklung des Enddurchmessers.

Das Material. Bereits in Teil II wurde an verschiedenen Stellen darauf aufmerksam gemacht, daß die Größenzu- und -abnahme der Schale in mehreren Stämmen miteinander zeitlich parallel verläuft. Stellt man das darauf bezügliche Material nochmals zusammen, so wäre unter Hinweis auf Abb. 45 Folgendes zu sagen:

*Zugokosmoceras* beginnt mit ganz kleinen Gehäusen von 60 mm, die bis 135 cm in schnellem Aufstieg auf 120 mm Durchmesser kommen. Die Entwicklung verläuft fast völlig einsinnig — nur im Horizont 29—39 cm tritt ein kleiner Rückschlag von 7 mm ein — und so rasch, daß sich vielfach noch in kontinuierlichen Sedimentkomplexen die allmähliche Entwicklung verfolgen läßt (vgl. Tabelle 15—17 und Abb. 9—10, S. 56 ff.). In der untenstehenden Tabelle 111 (S. 185) sind nochmals einige Werte zusammengestellt. Während der Lücke 135,5 cm wird die Schale wieder sehr viel kleiner, der Durchmesser beträgt nur etwa 96 mm und steigt bis 539 cm wieder um etwa 10—15 mm an, wobei eine Reihe von kleinen wellenförmigen Schwankungen, nämlich flache Maxima bei 180, 280 und 500 cm und dazwischenliegende seichte Minima bei 250 und 530 cm, sowie ein etwas tieferes bei 320 cm bemerkenswert sind. Nach der Unterbrechung 539,5 cm tritt ein schwacher, nach 559,5 cm ein beträchtlicher Anstieg auf fast 130 mm ein, und diese Höhe wird einige Zeit mit kleinen Schwankungen gewahrt, bis

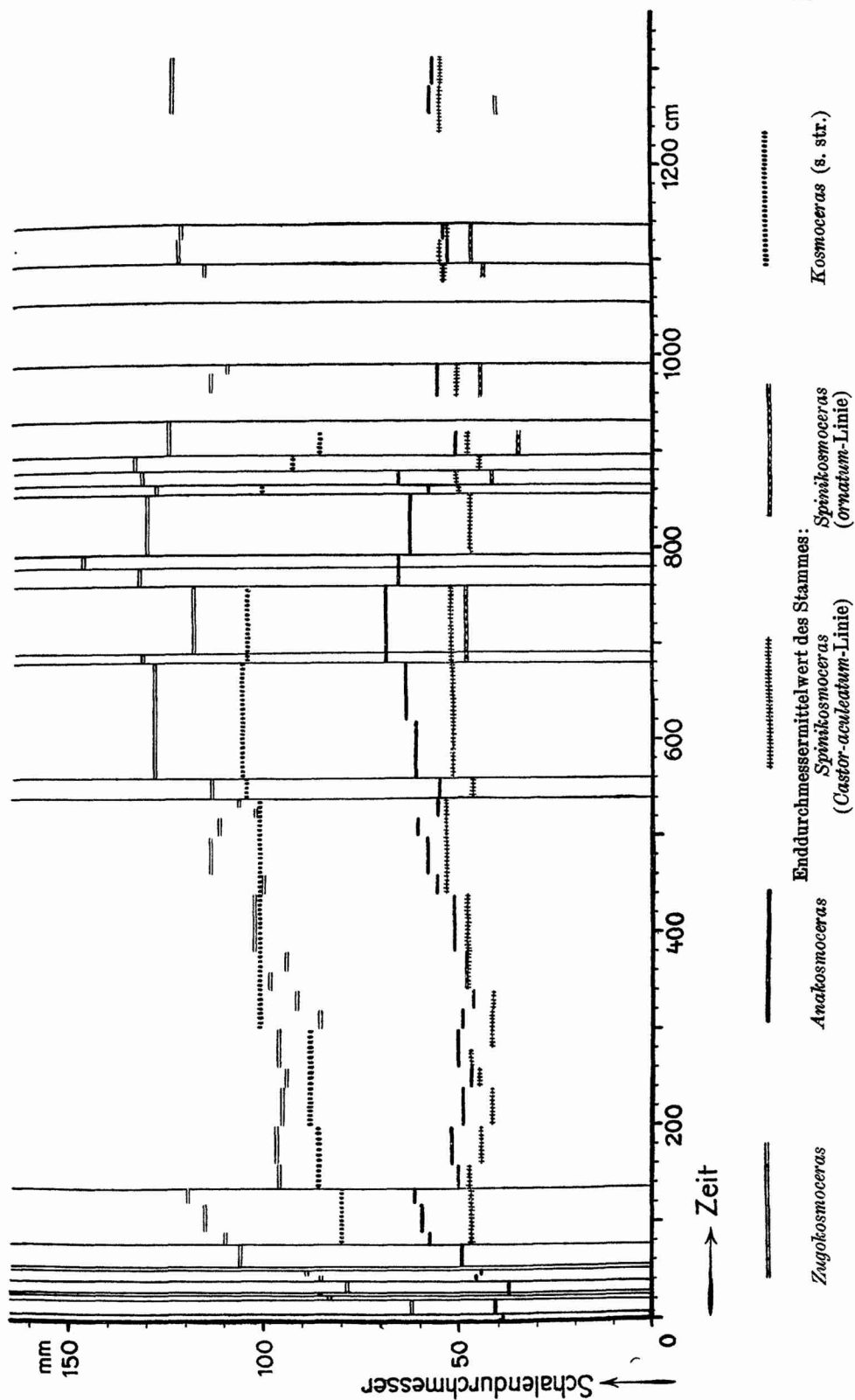


Abb. 45. Die Parallelentwicklung des Enddurchmessers in den Stämmen der Kosmoceraten (Schichtgruppenmittelwerte).

in der Lage 793 cm der Höchstwert von 147 mm erreicht wird. Darauf folgt ein ziemlich plötzlicher Abfall auf 120—130 mm, und diesen Wert behält der Stamm bis zum Schluß. Vergleicht man noch ergänzend für die Zeit 0—135 cm die Durchmesser, bei denen die Außenknoten verschwinden, die ja mit den Enddurchmessern in Korrelation stehen, so ergibt sich das gleiche Bild: rascher Anstieg, ebenfalls unterbrochen durch einen kleinen Rückschlag in der Schichtgruppe 29—39 cm. Auch hier lassen sich die Entwicklungsgeschwindigkeiten öfters im kontinuierlichen Ton verfolgen (vgl. Tabelle 15, 18—22 und Abb. 9—12, S. 56 ff. sowie die nebenstehende Tabelle 111). Desgleichen bestätigt der mit dem Enddurchmesser in Verbindung stehende Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, das oben gegebene Bild in den mittleren Schichten: ziemlich tiefes Einsetzen bei 136 cm, leichter Anstieg bis 539 cm unter geringen Auf- und Abbewegungen, wobei die Maxima und Minima fast in die gleichen Horizonte fallen, sodann erhebliches Aufwärtstreben über 540, 560 cm bis zum Höchstwert im Horizont 793 cm, dem ebenfalls ein Abfall folgt.

*Anakosmoceras* wächst im Zeitraum 0—135 cm ebenfalls sehr rasch von 40 auf 61 mm Durchmesser mit dem gleichen kleinen Rückgang in der Schicht 29—39 cm. Auch die Entwicklung dieses Stammes läßt sich nicht selten im lückenfreien Ton verfolgen, wobei sich ergibt, daß sie häufig im gleichen Sinne wie bei *Zugokosmoceras* verläuft (vgl. Tabelle 111). Die Unterbrechung 135,5 cm hat gleicherweise ein beträchtliches Sinken der Schalengröße um 11 mm im Gefolge, dann beginnt wieder ein leichter Anstieg bis 539 cm mit bis in die Einzelheiten denselben Schwankungen, wie sie sich bei *Zugokosmoceras* feststellen ließen. Bei 540 cm ändert sich der Wert nur wenig, wohl aber findet ab 560 cm ein erneuter Anstieg statt, der ebenfalls zu einem Größenmaximum von fast 70 mm hinauf führt. Wo das Maximum liegt, und ob es zeitlich genau mit dem des erstgenannten Stammes zusammenfällt, läßt sich nicht mit voller Sicherheit entscheiden. Der *Anakosmoceras*-hauptstamm scheint schon etwas eher, in der Schichtgruppe 681—759 cm den höchsten Wert zu erreichen, doch liegt gerade aus diesen Schichten nur wenig Material vor. Zieht man aber die Seitenzweige, besonders den feinrippigen, hinzu, so hat es doch den Anschein, als ob ein ziemlich flacher und breiter Gipfel zwischen 760 und 854 cm vorhanden wäre, der möglicherweise zugleich mit *Zugokosmoceras* bei 793 cm kulminiert. Jedenfalls geht die Schalengröße bei 855 cm auf ca. 55 mm zurück und bleibt dann bis 1300 cm etwa auf diesem Werte stehen. In diesen jüngsten



Tabelle 111.  
Gleichzeitige Veränderungen in der Schalengröße im *Zugokosmoceras*- und *Anakosmoceras*-Stamm.

Stamm: Eigenschaft:	<i>Zugokosmoceras</i>			<i>Anakosmoceras</i>	
	Enddurchmesser	Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden	Regref. Durchschnittliche Eigenschaftsveränderung während der Sedimentation von 1 cm Ton mm	Korrelation zwischen Eigenschaft und Sedimentation	Regref. Durchschnittliche Eigenschaftsveränderung während der Sedimentation von 1 cm Ton mm
Schichtgruppe	Korrelation zwischen Eigenschaft und Sedimentation	Korrelation zwischen Eigenschaft und Sedimentation	Regref. Durchschnittliche Eigenschaftsveränderung während der Sedimentation von 1 cm Ton mm	Korrelation zwischen Eigenschaft und Sedimentation	Regref. Durchschnittliche Eigenschaftsveränderung während der Sedimentation von 1 cm Ton mm
cm					
29—39	+ 0,34 ± 0,16	+ 0,34 ± 0,10	+ 0,55 ± 0,26	+ 0,01 ± 0,27	—
40—50	+ 0,24 ± 0,19	+ 0,14 ± 0,11	+ 0,58 ± 0,46	- 0,22 ± 0,19	- 0,38 ± 0,33
56—78	+ 0,45 ± 0,16	+ 0,52 ± 0,06	+ 1,63 ± 0,59	+ 0,59 ± 0,08	+ 1,21 ± 0,17
79—135	+ 0,47 ± 0,14	+ 0,23 ± 0,10	+ 0,22 ± 0,06	+ 0,19 ± 0,14	+ 0,08 ± 0,06

Tabelle 112.  
Die Korrelation der Schalengröße verschiedener Stämme.

Schichtgruppe cm	Korrelation zwischen:		<i>Zugokosmoceras</i>	
	Enddurchmesser von:	<i>Anakosmoceras</i>	Enddurchmesser	Durchmesser, bei dem die Außenrippen verschwinden
136—539			+ 0,79 ± 0,14	+ 0,81 ± 0,08
7—1310			+ 0,81 ± 0,05	
136—539		<i>Spinkosmoceras</i>	+ 0,32 ± 0,05	
540—1310		( <i>Castor-aculeatum</i> -Zweig)	- 0,42 ± 0,22	
79—1310			+ 0,45 ± 0,17	

Schichten scheint keine Korrelation zwischen den kleinen Schwankungen von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* vorhanden zu sein.

Bei *Spinikosmoceras* (*Castor-aculeatum*-Zweig) nimmt, im großen betrachtet, das Gehäuse wie bei den übrigen Stämmen zu (um etwa 8 mm), dagegen fehlt der Abfall bei 135,5 cm, und man findet keinerlei Anzeichen eines Maximums nahe 793 cm. Wenn in höheren Schichten ab 800 cm überhaupt Beziehungen zwischen der Schalengröße von *Spinikosmoceras* einerseits und den beiden erstbehandelten Stämmen andererseits bestehen, so könnte man aus dem Diagramm Abb. 45 eher eine negative als eine positive Korrelation herauslesen. Bei dieser Sachlage ist es umso überraschender, daß man in der Schichtgruppe 136—539 cm eine ganz enge Parallelentwicklung zwischen den drei Stämmen findet, indem *Spinikosmoceras* dieselbe in einigen schwachen Wellen aufwärtsstrebende Durchmesserkurve mit den Maxima bei 160, 280 und 500 cm, den Minima bei 240 und 330 cm beschreibt, die wir bereits oben antrafen.

Der *ornatum*-Zweig, von dem nur wenig Material vorliegt, weicht durch seine im Laufe der Zeit abnehmende Schalengröße gerade so wie durch seine Skulpturenentwicklung von den bislang besprochenen Stämmen ziemlich ab.

Über *Kosmoceras* s. str. läßt sich nicht viel aussagen. Allem Anschein nach hat man in dem Größenanstieg bis etwa 800 cm, dem wieder ein Abfall folgen dürfte, ein Anzeichen für Parallelentwicklung mit den übrigen Stämmen zu erblicken.

Das Ergebnis ist also:

1) eine sehr enge Beziehung zwischen der Größe von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* während der ganzen untersuchten Zeit, die unmöglich zufälliger Entstehung sein kann und in einer hohen phylogenetischen Korrelationsziffer zum Ausdruck kommt.

2) geht auch der Gehäusedurchmesser des *Spinikosmoceras*-Hauptstammes parallel mit dem der beiden erstgenannten Stämme, aber nur während eines beschränkten Zeitraums, wohingegen beim *aculeatum*-Zweig in der übrigen Zeitspanne negative Korrelation herrscht. Errechnet man also die phylogenetische Korrelation für den ganzen Zeitraum, so liegt sie nicht sehr weit von Null.

3) befolgt der *ornatum*-Zweig mit seiner Größenabnahme ganz abweichende Wege.

4) weist auch *Kosmoceras* s. str. einige Anklänge an die *Zugokosmoceras*-*Anakosmoceras*-Kurve auf, doch ist eine sichere Entscheidung nicht möglich.

Tabelle 113 (hierzu Abb. 46).  
 Vergleich zwischen Erhaltungszustand und Schalengröße beim *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Spini-kosmoceras*-  
 Stamm in der Schicht 136—539 cm.

Schichtgruppe cm	Relativer Anteil der unversehrten Schalen			Enddurchmessermittelwert			Bemerkungen
	<i>Zugo- kosmoceras</i> %	<i>Ana- kosmoceras</i> %	<i>Spini- kosmoceras</i> %	<i>Zugo- kosmoceras</i> mm	<i>Ana- kosmoceras</i> mm	<i>Spini- kosmoceras</i> mm	
136—160	53 ± 12	73 ± 11	100	95,6 ± 2,2	49,9 ± 1,3	47,0 ± 2,2	Größenmaximum
161—200	48 ± 10	82 ± 9	67 ± 16	96,3 ± 2,4	51,6 ± 0,7	44,1 ± 1,1	
201—240	33 ± 12	50 ± 12	71 ± 11	94,8 ± 2,9	48,4 ± 1,2	41,2 ± 0,9	Größenminimum
241—260	28 ± 7	81 ± 6	87 ± 9	93,7 ± 2,1	46,7 ± 0,9	44,4 ± 1,0	
261—280	49 ± 12	88 ± 7	86 ± 13	95,7 ± 3,2	49,4 ± 0,9	46,6 ± 1,6	Größenmaximum
281—300		85 ± 10			50,7 ± 1,2		
301—320	36 ± 13	90 ± 6	71 ± 14	85,2 ± 4,0	48,7 ± 0,9	41,1 ± 1,0	Größenminimum !!
321—340	58 ± 10	70 ± 14	80 ± 18	91,0 ± 2,0	45,9 ± 1,7	40,8 ± 1,4	
341—360	50 ± 13	94 ± 6	60 ± 22	97,9 ± 3,7	47,5 ± 1,3	47,0	Größenmaximum !!
361—380	50 ± 13			93,7 ± 2,1			
381—440	32 ± 11	86 ± 9	100	102,0 ± 2,8	50,5 ± 1,2	52,6 ± 2,3	Größenmaximum !!
441—460	44 ± 10	88 ± 7		113,2 ± 4,5	55,2 ± 0,9		
461—500	67 ± 16	90 ± 9	100	110,9 ± 3,6	60,1 ± 2,0	52,6 ± 2,3	Größenmaximum !!
501—520	83 ± 8	64 ± 14		103,4 ± 1,6	55,0 ± 2,8		
521—539	72 ± 7	50 ± 20					

In der vorstehenden Tabelle 112 (S. 185) sind einige Korrelationsziffern zusammengestellt, die die phylogenetischen Größenbeziehungen zwischen den Stämmen in gedrängter Form übersehen lassen.

Die Ursachen der Parallelentwicklung. Man wird sich zunächst fragen müssen, ob nicht die gleichsinnige Durchmesserzu- und -abnahme durch Einflüsse der Erhaltung und Fossilisation bedingt sein kann. Für den Gesamtverlauf der Entwicklungskurve ist dieser Gedanke natürlich abzulehnen, denn dafür sind die Größen- und Formunterschiede viel zu beträchtlich, aber die kleinen Differenzen im Zeitraum 136—539 cm könnten an sich recht wohl durch postmortale Auslese bedingt sein, die alle Stämme ergriff. Ungleichförmige Auslese setzt aber wechselnde Wasserbewegung voraus, und die müßte sich wieder im Sediment und in dem verschieden guten Erhaltungszustand der Schalen äußern, denn es wurde ja oben (S. 40 ff.) gezeigt, in welchem Maße Auslese und Schalenzerstörung (verletzte Endmundsäume, abgebrochene

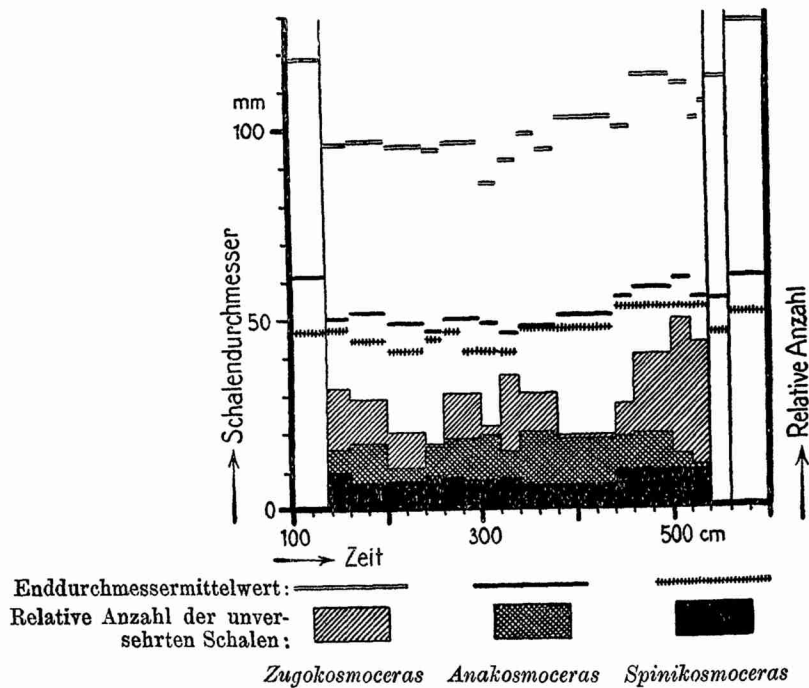


Abb. 46. Die Beziehung zwischen Schalengröße und Schalenerhaltung bei den Stämmen *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras*, *Spinikosmoceras* in der Schichtgruppe 136—539 cm.

Die Erhaltungskurven sind nur in relativem Maße angegeben und untereinander nicht vergleichbar; über die Zahlenwerte vgl. Tabelle 113.

Ohren) mit einander Hand in Hand gehen. Tabelle 113 (S. 187) und übersichtlicher Abb. 46 lassen erkennen, daß in der Tat im Schichtkomplex 136—539 cm Beziehungen zwischen den Enddurchmesser-mittelwerten und dem Anteil an vollständig erhaltenen Schalen mit unversehrtem Mundsäum vorhanden sind, derart, daß in Zeiten sinkender Schalengröße der Prozentsatz an heilen Gehäusen verhältnismäßig klein ist und umgekehrt: man vergleiche etwa die Depression bei 240 und 320 cm oder die Maxima bei 160 und 500 cm, doch ist nicht zu übersehen, daß auf weite Strecken, z. B. um 400 cm keine nähere Wechselbeziehung vorhanden ist. Das sind Erscheinungen, die durchaus dafür zu sprechen scheinen, daß die gleichsinnigen Größenschwankungen der Stämme durch wechselnd starke postmortale Auslese der Schalen zu erklären sind, also ungleich gründlich ausgesiebte Pleten einer und derselben Population darstellen. Man darf aber nicht übersehen, daß gegen diese Deutung verschiedene Gründe sprechen. Einmal sind in der Schichtgruppe 136—539 cm Auslesevorgänge, die die größeren Schalen zerstört hätten, überhaupt nicht nachzuweisen, wie bereits oben an dem Vergleich der Durchmesser, bei denen die Außenrippen verstreichen, von heilen und verletzten *Zugokosmoceras*schalen und außerdem an *Anakosmoceras*gehäusen mit und ohne Ohr gezeigt wurde (vgl. S. 50 ff.). Zweitens aber ersieht man aus Abb. 46, daß die Erhaltungskurven nicht allesamt parallel gehen, sondern gelegentlich nicht unbeträchtlich voneinander abweichen, daß aber jeweils ein besonders inniger Zusammenhang mit der Größenkurve des gleichen Stammes besteht. Man beachte z. B., daß die *Zugokosmoceras*-Treppe schon bei 300—320 cm auf einem Tiefpunkte anlangt, *Anakosmoceras* aber erst in der Schichtgruppe 321—340 cm, wo der erstere Stamm schon wieder steigt, oder wie das Absinken bei 160—200 cm nur *Spinikosmoceras* eigentümlich ist u. ä. mehr. Man kann diese Dinge auch zahlenmäßig fassen, indem man die Korrelationsziffer zwischen dem Enddurchmesser und dem Prozentsatz der erhaltenen Schalen bildet, einmal innerhalb jedes Stammes, wie auf der Diagonale links oben/rechts unten und dann im Austausch wie in den übrigen Rubriken von Tabelle 114 (S. 190). Die letzteren Zahlen sind im allgemeinen viel kleiner, d. h. Schalengröße und Erhaltungszustand sind innerhalb jedes Stammes besonders eng gekoppelt und hängen mit denen anderer Entwicklungslinien nur sehr viel lockerer zusammen. Das sind Erscheinungen, die kaum durch postmortale Auslese zu erklären sind, denn bewegtes Wasser müßte alle Ammoniten zu gleicher Zeit im selben Sinne beeinflussen; stattdessen ist die Erhaltung von Stamm zu Stamm verschieden, ganz abgesehen da-

von, daß, wie gesagt, Ausleseeffekte statistisch überhaupt nicht nachweisbar sind. Die Erklärung ist wohl in der Richtung zu suchen, daß die Gehäuse mit abnehmender Größe zugleich dünnchaliger wurden und aus diesem Grunde in den Zeiten der Durchmesserreduktion leichter zerbrachen. Bestätigende Messungen habe ich jedoch nicht anstellen können.

Tabelle 114.

Korrelation zwischen Erhaltungszustand und Schalengröße im *Zugokosmoceras*-, *Anakosmoceras*- und *Spinikosmoceras*-Stamm in der Schichtgruppe 136—539 cm.

Korrelation zwischen:		Relativem Anteil der unversehrten Schalen von:		
		<i>Zugokosmoceras</i>	<i>Anakosmoceras</i>	<i>Spinikosmoceras</i>
Enddurchmessermittelwert von:	<i>Zugokosmoceras</i>	+ 0,65 ± 0,15	+ 0,20 ± 0,28	+ 0,38 ± 0,28
	<i>Anakosmoceras</i>	- 0,17 ± 0,26	+ 0,39 ± 0,25	+ 0,30 ± 0,30
	<i>Spinikosmoceras</i>	+ 0,61 ± 0,21	+ 0,52 ± 0,24	+ 0,56 ± 0,23

Das Ergebnis der Überlegung ist also, daß die parallelen Größenschwankungen der Stämme im Zeitraum 136—539 cm reell, nicht etwa nur durch Auslese- und Pletenbildung vorgetäuscht sind und wahrscheinlich mit gleichsinnigen Veränderungen der Schalenwandstärke einhergehen. Es liegt natürlich nahe, beides auf einen Wechsel in der Nahrungsmenge zurückzuführen, durch den die Tiere zuweilen größer und widerstandsfähiger wurden, zuweilen kleinwüchsiger und dünnchaliger blieben, wobei der Parallelismus seine einfache Erklärung damit fände, daß die drei (oder vier) Stämme auf das gleiche Futter angewiesen waren. Die Beschaffenheit und der Fossilinhalt des Sediments liefern zwar keine Anhaltspunkte für Veränderungen im Lebensreichtum des Oxfordtonmeeres, die man in Zusammenhang mit den Größenschwankungen bringen könnte, doch ist das noch kein Gegenbeweis, da ja keineswegs alle Lebewesen fossile Reste zu hinterlassen vermögen und gerade die planktonischen nicht, die für die Ernährung von Ammoniten, deren Mündungsbereich gelegentlich durch Ohren stark verengert war, in Betracht gekommen sein dürften.

Die weitere Frage ist nun, wie sind die Veränderungen des Gehäusedurchmessers in dem übrigen untersuchten Schichtkomplex zu deuten, insbesondere der Abfall bei 135,5 cm und das Maximum nahe 790 cm, die von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras*, vielleicht auch von *Kosmoceras* s. str., nicht aber von den beiden *Spinikosmoceras*-zweigen gemeinsam durchlaufen werden? Darf man auch

hier an Einflüsse der Nahrungsmenge denken, oder ist es gerechtfertigt, diese großzügigen Bewegungen der Enddurchmesserkurve als endogen phylogenetisch bedingt den kleinen Schwankungen, die nur den Wert von Modifikationen besitzen würden, gegenüberzustellen? Wenn man erwägt, daß der Größenausschlag von *Zugokosmoceras* in dem Zeitraum 136—539 cm fast 30 mm, der von *Anakosmoceras* über 14 mm, der von *Spinikosmoceras* fast 12 mm beträgt, und diese Zahlen mit der Gesamtamplitude vergleicht, die entsprechend 85, 31 und 14 mm mißt, so muß man zugeben, daß keine prinzipiellen Unterschiede in der Größenordnung bestehen, die eine ursächliche Gleichsetzung der kleinen und großen Schwankungen von vornherein verböten.

Trotzdem sprechen einige Gründe gegen die Hypothese einer rein exogenen Bewirkung durch Ernährungs- oder andere Umwelteinflüsse, die im Folgenden dargelegt werden sollen. Daß auch im übrigen Teil der genauer untersuchten Schichtsäule nichts darauf hindeutet, daß die Lebensverhältnisse zu gewissen Zeiten für die Kosmoceraten optimal oder pessimal waren, darf nicht als Argument gelten, denn es ist ohne weiteres zuzugeben, daß sich wichtige Faktoren, wie Nahrung, Klima usw. nicht im Sediment abzubilden brauchen, bzw. mit den heutigen Untersuchungsmethoden noch nicht feststellbar sind. Wichtiger erscheint die Tatsache, daß die großen Durchmesseränderungen nicht reversibel verlaufen. Wohl ist im Zeitraum 136—539 cm mit jeder Wiederkehr der gleichen Größe das Erscheinen ganz übereinstimmend skulptierter und geformter Gehäuse verbunden, wenn man von dem allmählichen Verschwinden der älteren Entwicklungsstufe von *Zugokosmoceras*, die die Außenknoten noch verliert, absieht, welche ja zahlenmäßig keine Rolle mehr spielt. Im großen aber findet man keine Wiederkehr des Gleichen, vielmehr ist die Skulptur in ständiger progressiver Umwandlung begriffen und hat sich beträchtlich verändert, auch wenn die Schale wieder den gleichen Durchmesserwert im Laufe der Zeit erreicht. Auch im Falle die Verzierung sich nicht sehr erheblich ändert, wie bei *Anakosmoceras*, zeigt das Wachstum der Ohrlänge oder Verschiebungen in der Größe von Organkorrelationen doch, daß eine Rückkehr zu identischen Formen nicht stattfindet.

Allerdings läßt sich hier einwenden, daß die Verzierung möglicherweise eine Funktion des Größenwachstums ist. Man kann sich dabei auf Ergebnisse stützen, die bei *Zugokosmoceras* gewonnen wurden. Hier ließ sich feststellen, daß die Abstürze der Enddurchmesserkurve bei 135,5 cm und zwischen 793 und 855 cm jeweils mit der Erwerbung eines neuen Skulpturtyps in Zusammenhang stehen,



allerdings nicht völlig dadurch erklärt sein dürften (vgl. S. 131). Nimmt man an, daß die Veränderungen in der Schalengröße das Primäre sind, da sie ja mehrere Stämme zugleich betreffen, so könnte man in der Tat folgern, daß die Verzierung der Kosmoceraten in komplizierter Abhängigkeit vom Enddurchmesser steht, und daß später bei der Rückkehr der Schalen zur gleichen Größe irgendwelche Einflüsse das Wiedererscheinen der alten Skulptur verhindern.

Umgekehrt spricht wieder die Erscheinung, daß *Spinikosmoceras* wohl den kleinen Schwankungen der Stämme *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* zwischen 136 und 539 cm recht genau folgt, die größeren Veränderungen aber keineswegs mitmacht, ja wahrscheinlich während der viel längeren Zeit 540—1310 cm mit den genannten in negativer Korrelation steht, gegen eine Gleichsetzung der kleinen und der großen Schwankungen. Vor allem ist auch die Tatsache bemerkenswert, daß die beiden Zweige von *Spinikosmoceras*, die doch untereinander sehr nahe verwandt sind und im gleichen Raume zur selben Zeit leben, sich ganz verschieden entwickeln, indem der eine größer, der andere kleiner wird und beide der Durchmesserkurve der übrigen Stämme nicht parallel gehen. Gerade dies ließe sich als Argument dafür verwerten, daß die großen Wellen der Gehäuseentwicklung Stammescharaktere sind, die wohl gewissen Modifikationen unterliegen können, wie in der Schichtgruppe 136—539 cm, sich aber im wesentlichen doch unabhängig entwickeln und ihren besonderen ererbten Tendenzen folgen. Doch sei ausdrücklich betont, daß unser Material naturgemäß weder in der einen noch in der andern Richtung schlüssige Beweise zu liefern vermag.

## 2. Parallelentwicklung der Ohrlänge.

Die Stämme, deren Endmündungen paarige Fortsätze tragen, die sich kurz vor dem Abschluß des Schalenwachstums aus der vorgezogenen Flankenmitte entwickeln, nämlich *Anakosmoceras* und die *Spinikosmoceras*-zweige, sind im allgemeinen recht kleinwüchsig — etwa halb so groß wie die Stämme ohne Ohren — und behalten in allen Fällen ihre Skulptur sowie die abgeplattete Außenseite ohne wesentliche Schwächung bzw. Zurundung bis zum Schlusse.

Die Ohrlänge ist im Laufe der Stammesgeschichte beträchtlichen Wandlungen unterworfen, und zwar besitzt *Anakosmoceras* in den ältesten Schichten ganz kurze Ohren von etwa 10 mm, die allmählich wachsen und im Horizont 691—759 cm, also zugleich mit dem Enddurchmesser ein Maximum von 33 mm erreichen. Dann folgt wieder ein Abfall, doch ist zum Schlusse die Ohrlänge mit



27—28 mm noch beträchtlich größer als am Anfang. Es handelt sich bei diesem Vorgang nicht nur um eine absolute Zunahme, die mit der Schalenvergrößerung einhergeht, sondern auch zugleich um eine relative, da die Länge des Ohres von  $\frac{1}{4}$  auf  $\frac{1}{2}$  des Enddurchmessers wächst. Beim *Castor-aculeatum*-Zweig von *Spinikosmoceras* findet eine allmähliche Zunahme von 18 auf 27 mm statt, mit andern Worten, von über  $\frac{1}{3}$  auf mehr als  $\frac{1}{2}$  der Schalengröße, doch läuft die Entwicklungskurve nicht über ein Maximum, sondern senkt sich eher etwas in der Gegend von 700 cm. Außerordentlich stark verlängert sich das Ohr beim *ornatum*-Zweig, bei dem es zu einem abnorm langen Fortsatz von 28 mm, fast  $\frac{2}{3}$  des Schalendurchmessers, wird.

Bereits oben wurde versucht, den Wechsel der Ohrlänge durch das Ineinanderspielen zweier Tendenzen zu erklären. Einmal besteht in allen Stämmen und Zweigen das Bestreben, die Ohren im Laufe der Evolution zu verlängern, zweitens aber sind Ohr- und Schalengröße miteinander gekoppelt. Deshalb ist in die Entwicklungskurve des *Anakosmoceras*ohres ein Gipfelpunkt eingeschaltet, während die von *Spinikosmoceras* nur einfach ansteigt, entsprechend der Tatsache, daß ja auch der Enddurchmesser des ersten Stammes kulminiert, der des zweiten dagegen stetig zunimmt. Die phylogenetischen Korrelationsziffern zwischen Enddurchmesser und Ohrlänge des gleichen Stammes sind somit sämtlich positiv; da aber andererseits wieder zwischen den Enddurchmessern der verschiedenen Linien Beziehungen bestehen, die sich zwischen *Anakosmoceras* und *Zugokosmoceras* auf die gesamte untersuchte Zeit ausdehnen, zwischen *Spinikosmoceras* und den genannten dagegen nur auf das Intervall 136—539 cm erstrecken, so hat man naturgemäß auch Koppelungen zwischen der Schalengröße von *Zugokosmoceras* bzw. dem Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, der ja ersterem Wert parallel läuft, und der Ohrlänge der andern Stämme von vornherein zu erwarten. Die Korrelationsziffern, die man dabei erhält (vgl. Tabelle 115), sind aber größer, als vorauszusehen ist, wenn es sich nur um einen indirekten Zusammenhang zwischen Ohr und Enddurchmesser verschiedener Stämme im oben angegebenen Sinne handeln würde. Es erscheint daher nicht ausgeschlossen und bedürfte weiterer Untersuchung, ob hier nicht auch direkte Wechselbeziehungen bestehen.

Des weiteren sei nochmals auf die eigenartige Erscheinung hingewiesen, daß sowohl bei *Anakosmoceras* wie bei *Spinikosmoceras*, beim ersten deutlich, beim zweiten weniger ausgesprochen, die ontogenetische Korrelation im Laufe der Zeit zunimmt, die phy-

Tabelle 115.

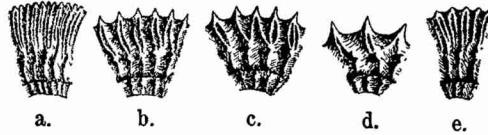
Die phylogenetische Korrelation der Ohrlänge von *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* mit den Eigenschaften anderer Stämme.

Schicht- gruppe cm	Korrelation zwischen:	<i>Zugkosmoceras</i>		<i>Anakosmoceras</i>	
		End- durchmesser	Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen	Ohrlänge	
136— 539	Ohr- länge von:	<i>Anakosmoceras</i>	+ 0,20 ± 0,28	+ 0,60 ± 0,18	
7—1310			+ 0,55 ± 0,14		
136— 539	Ohr- länge von:	<i>Spinikosmoceras</i>	+ 0,52 ± 0,30	+ 0,52 ± 0,30	+ 0,38 ± 0,35
79—1310		( <i>Castor-aculeatum</i> - Zweig)			+ 0,13 ± 0,25

logenetische dagegen fallende Tendenz aufweist. Während sich also bei den einzelnen Tieren die Beziehungen immer fester knüpfen und dies wahrscheinlich deshalb tun müssen, weil die stammesgeschichtlich wachsende Ohrlänge eine genauere Abstimmung auf den Gesamtorganismus verlangt, lockern sie sich im großen aus unbekanntem Gründen mehr und mehr (vgl. S. 148, 167).

### 3. Parallelentwicklung der Bündelung.

Bei weitem das auffallendste und beste Beispiel für Parallelentwicklung bei den Kosmoceraten ist das gemeinsame Auftreten der Bündelung, wie wir das Zusammenfließen mehrerer Außenrippen an einem Außenknoten nannten, das zahlenmäßig durch die Bündelungsziffer, den Quotienten von Außenrippen und Außenknoten, zu fassen ist. Durch das Auftreten der Rippenbündel werden die Außenknoten mehr oder weniger stark auseinander gedrängt, gewinnen dadurch mehr Platz und werden oft zu langen spitzen Dornen, die Veranlassung gaben, alle diese jüngeren Formen unter dem Namen der „Ornaten“ zusammenzufassen. Die Auflösung in die einzelnen Arten und Stämme hat den Systematikern wegen der parallelen und zuweilen auch konvergenten Entwicklung viel Schwierigkeiten bereitet und läßt sich nur auf Grund eingehender phylogenetischer und ontogenetischer Untersuchungen durchführen. In den Habitusbildern von Abb. 47 tritt die Ähnlichkeit zwischen den Formen mit Bündelrippen, die den verschiedenen Stämmen angehören, ja genügend hervor.



Stamm: a. *Zugokosmoceras*, b. *Anakosmoceras*, c. *Spinikosmoceras* (*aculeatum*-Ast),  
d. *Spinikosmoceras* (*ornatum*-Ast), e. *Kosmoceras* (s. str.).

Abb. 47. Typische Windungsausschnitte der jüngeren Sprosse der Kosmoceratenstämme mit Bündelrippen.

Phylogenie der Bündelung (vgl. Abb. 48). Überblicken wir nochmals die Entfaltung dieses Merkmals, so ist festzustellen, daß *Zugokosmoceras* zum erstenmale ab 855 cm ganz wenige gebündelte Rippen trägt, also gleich nachdem die Außenrippen bis zum Endmundsaum vorgerückt sind. In der Schichtgruppe 865—880 cm steigt die Zahl etwas und sinkt dann wieder, sodaß man zwischen 881 und 920 cm fast ausschließlich Exemplare mit einfachen Rippen findet. In dem nicht abgesammelten Schichtkomplex 921—954 cm muß die Bündelung wieder erneut beginnen, denn bei 955 cm beträgt die Ziffer schon 1,03 und steigt dann bis 1,40 in den höchsten Schichten. Erwähnenswert ist, daß *Zugokosmoceras* höchstens Doppelrippen bekommt, zum Unterschied von den andern Stämmen, bei denen man auch drei- oder vierfach gebündelte Rippen antrifft.

Im *Anakosmocerashaupstamm* tritt die Bündelung vielleicht ein wenig später, erst im Horizont 865 cm auf, verschwindet dann aber ganz ähnlich wie bei *Zugokosmoceras* und wächst ab etwa 950 cm erneut unter kleinen Schwankungen bis auf 1,90. Bemerkenswert ist, daß der feinrippige *Anakosmoceraszweig* bereits um 800 cm, also wesentlich verfrüht, merklich gebündelt ist.

Der *aculeatum*-Ast von *Spinikosmoceras* beginnt gleicherweise bei 855 cm mit der Bündelung, verliert sie dann wieder nahezu in der Schichtgruppe 896—920 cm, ähnlich wie die andern Stämme, und steigt dann sehr rasch auf Werte über 2. Die *ornatum*-Linie dagegen beginnt erst viel später, um 950 cm Bündelrippen zu erwerben und bringt es nur auf 1,2.

Bei *Kosmoceras* s. str. findet ähnlich wie bei *Anakosmoceras* eine vorschnelle Entwicklung gebündelter Rippen statt, die bereits bei 681 cm einsetzt, bei 759 cm wieder aufhört und möglicherweise gleichfalls auf einen bald wieder aussterbenden Seitenast beschränkt ist. Bei 855 cm tritt das Merkmal erneut auf und erreicht rasch Ziffern über 2.

In der Mehrzahl der Stämme beginnt demnach die Bündelung ganz schwach kurz vor oder nach 860 cm, sinkt oder verschwindet

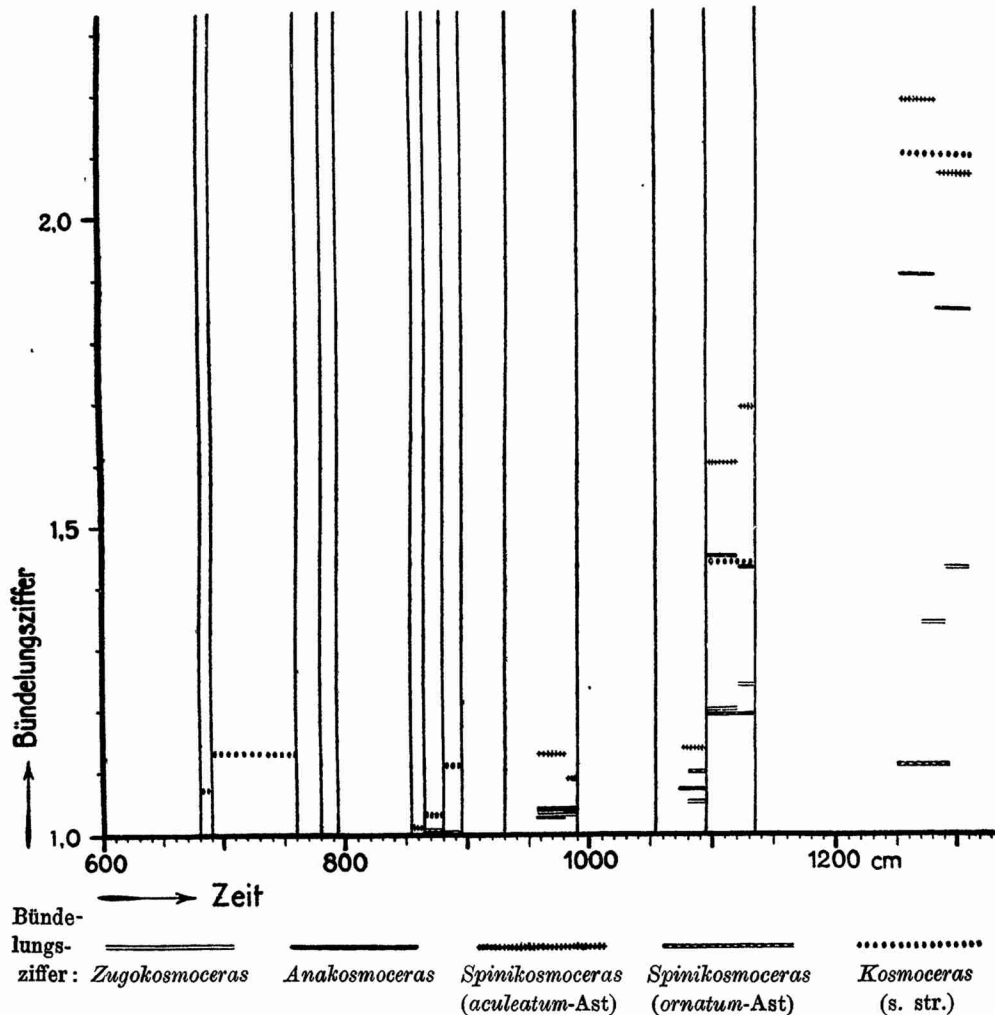


Abb. 48. Die phylogenetische Parallelentwicklung der Bündelungsziffer in den Stämmen der Kosmoceraten (Schichtgruppenmittelwerte).

wieder um 900 cm, um von da ab mit von Stamm zu Stamm verschiedener Geschwindigkeit anzusteigen. Die phylogenetischen Korrelationen zwischen der Bündelungsziffer der einzelnen Stämme sind bei der nahen Übereinstimmung naturgemäß sehr hoch und liegen nicht weit von +1, mit Ausnahme des *ornatum*-Zweiges, der das neue Merkmal nur langsam und zögernd erwirbt (vgl. Tabelle 116).

Stammesgeschichtlich geht dem Auftreten der Bündelung in fast allen Fällen eine Verdichtung der Rippen voraus, die in dem

Tabelle 116.

Die phylogenetische Korrelation zwischen den Bündelungsziffern der Kosmoceratenstämme in der Schichtgruppe 855—1310 cm.

Korrelation zwischen:		Bündelungsziffer von	
		<i>Zugokosmoceras</i>	<i>Anakosmoceras</i>
Bündelungsziffer von	<i>Anakosmoceras</i>	+ 0,96 ± 0,02	—
	<i>Spinikosmoceras</i> ( <i>aculeatum</i> -Zweig)	+ 0,995 ± 0,002	+ 0,995 ± 0,002
	<i>Spinikosmoceras</i> ( <i>ornatum</i> -Zweig)	+ 0,53 ± 0,36	+ 0,45 ± 0,40
	<i>Kosmoceras</i> s. str.	+ 0,97 ± 0,02	+ 0,99 ± 0,01

Abnehmen des Außenrippenabstandes zum Ausdruck kommt, man vergleiche etwa die Diagramme Abb. 37, 42 (S. 142, 160) und die Tabellen 57, 69, 84 (S. 124, 141, 161). Auf Grund dieser Beobachtung könnte man zu der Ansicht kommen, daß die Bündelung ein Mittel ist, die Zahl der Außenrippen weiter zu vermehren, ohne daß die Außenknoten allzu zahlreich und klein zu werden brauchen. Welchen biologischen Zweck nun andererseits die Vermehrung der Rippen hatte, ob sie zur Versteifung des Gehäuses diente oder dergl., ist nicht zu entscheiden. Man kann nur darauf hinweisen, daß in den jüngeren Schichten die Bündelungstendenz sozusagen in der Luft lag und schon vor ihrer Hauptentfaltung von einzelnen, gewissermaßen frühreifen Sprossen erworben wurde, die jedoch bald wieder ausstarben, bzw. die Entwicklung rückgängig machten. Daß irgendwelche Einflüsse der Umwelt die Bündelung hervorgerufen haben, wird damit recht wahrscheinlich und läßt sich noch durch die Tatsache bekräftigen, daß ja auch die *ornatum*-Linie gebündelte Rippen erhält. In diesem Zweige, der an Zahl und Länge ganz reduzierte Rippen, dagegen außerordentlich starke Knoten trägt, liegen gewissermaßen zwei Tendenzen im Widerstreit: eine ältere zur Rippenverminderung, die seit dem Bestehen des Stammes, ja schon vor seiner Abzweigung am Werke ist, und eine erst später wirksam gewordene zur Bündelung, d. h. zur Rippenvermehrung. Es hat den Anschein, als ob die erste Entwicklungsrichtung sehr tief eingewurzelt wäre und der Stamm daher nur zögernd den Forderungen, die in jüngerer Zeit an ihn gestellt wurden, nachgab, sodaß es erst relativ spät zur Ausbildung einer geringen, fast rudimentären Bündelung kam.

Ontogenie der Bündelung. Es ist von Interesse, die phylogenetische Entwicklung der Bündelung mit ihrem Auftreten während der Ontogenie zu vergleichen. Das Material, das hierfür zur Verfügung stand, besteht aus einer großen Anzahl von Exem-

### III. Teil: Vergleichende Entwicklungsgeschichte.

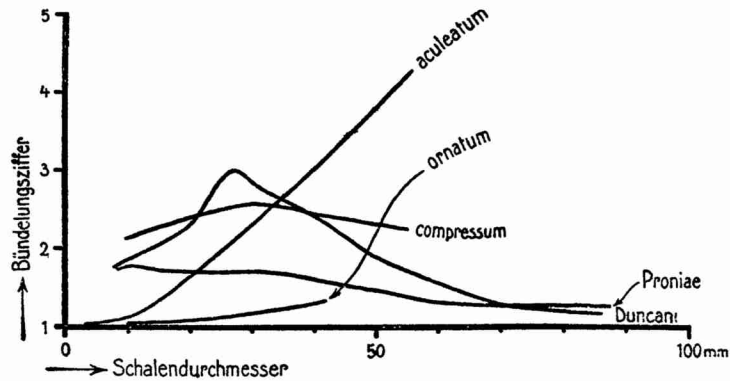


Abb. 49. Die ontogenetische Entwicklung der Bündelung in den Stämmen der Kosmocerasen.

<i>Proniae</i>	gehört zum	<i>Zugokosmoceras</i> stamm
<i>compressum</i>	" "	<i>Anakosmoceras</i> stamm
<i>aculeatum</i> und <i>ornatum</i>	" "	<i>Spinikosmoceras</i> stamm
<i>Duncani</i>	" "	<i>Kosmoceras</i> stamm

ren verschiedener Altersstufen, die einer ganzen Reihe von Funden Nord- und Mitteleuropas entstammen. Genauere Angaben im systematischen Teil V bei den betreffenden Arten niedergelegt, wo sich auch numerische Daten über die Zuverlässigkeit der Kurvenführung in Gestalt von Korrelationsziffern zwischen Schalendurchmesser und Bündelung befinden. Ein Vergleich der ontogenetischen (Abb. 49) und der phylogenetischen (Abb. 48) Kurve zeigt, die Beziehungen zwischen beiden keineswegs eindeutig sind. Mesogenetisch finden wir eine fast stetige Vermehrung der Rippen; wenn dieser Vorgang in der Entwicklung der einzelnen Schale wiederholt würde, so müßten alle Kurven wie die *Spinikosm. aculeatum* und *ornatum* aussehen, bei denen man wohl von einer Rekapitulation der Phylogenie während der Ontogenie sprechen kann, wie es die biogenetische Regel verlangt. Anders als die beiden *Spinikosmoceras*äste verhalten sich *Zugosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Kosmoceras* s. str., bei denen die Bündelung auf den jugendlichen Windungen gering ist, sich bei Exemplaren mittlerer Größe maximal entfaltet und auf großen Exemplaren wieder zurückgeht. Hier hat es den Anschein, als ob phylogenetische Impuls besonders in den jüngeren bis mittleren Entwicklungsstadien wirksam ist, dagegen mit dem Beginn des Alters Kraft verliert, sodaß sich wieder eine allmähliche Rückkehr zu Ahnenformen vollzieht, die keine Rippenbündel besaßen.

## 4. Parallelentwicklung der Variabilität.

Die bisherigen Ergebnisse waren im wesentlichen durch Vergleich der Eigenschaftsmittelwerte gewonnen und nur in seltenen Fällen war die Kurvenform mit in Betracht gezogen. Außer Schiefheit und Exzeß, von denen gelegentlich die Rede war, gibt es noch ein wichtiges Maß für die Art der Variabilität, nämlich den Variationskoeffizienten, die prozentuale Standardabweichung. Diese Zahl ist klein, wenn die Einzelwerte sehr eng um eine mittlere Lage geschart sind, sie ist groß, wenn die Population bzw. Plete stark streut und sich in eine flache, breit hingelagerte Variationskurve einfügt. Den Beziehungen zwischen den Variationskoeffizienten von Merkmal zu Merkmal und von Stamm zu Stamm gelten die folgenden Darlegungen.

Durchschnittliche Variabilität der Eigenschaften. Bereits oben wurde gelegentlich auf die beträchtlichen Unterschiede zwischen den Variationskoeffizienten verschiedener Eigenschaften aufmerksam gemacht. In Tabelle 117 sind zum besseren Vergleich

Tabelle 117.

Die mittleren Variationskoeffizienten für die Eigenschaften der Kosmocerasen.

Eigenschaft:		Stamm:		<i>Spinikosmoceras</i>		
		<i>Zugokosmoceras</i>	<i>Anakosmoceras</i>	<i>Castoraculeatum</i> -Zweig	<i>ornatum</i> -Zweig	<i>Kosmoceras</i> s. str.
Schalen- größe und -form	Enddurchmesser	9,5	10,9	11,5	9	8,6
	Endwindungshöhe	6,9	6,8	6,8	6	6,6
	Endnabelweite	12,8	12,3	10,4	7	10,6
Skulptur- eigen- schaften	Durchmesser, bei dem die Außenknoten verschwinden	11,3	—	—	—	—
	Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen	10,3	—	—	—	—
	Innenrippenzahl	16,3	12,9	13,3	11	12,8
	Außenrippenzahl	16,4	13,1	18,3	19	19,0
	Außenrippenabstand	16,5	14,1	16,9	21	10,7
	Teilungsziffer	14,7	12,0	15,2	18	13,2
	Bündelungsziffer	4,8	8,1	9,5	9	7,7
Mün- dungs- form	Außenknotenabstand	15,6	17,4	19,9	—	10,6
	Ohrlänge	—	25,1	20,8	(9)	—

die Mittelwerte für den gesamten untersuchten Zeitraum zusammengestellt. Es zeigt sich hier besonders deutlich, daß die einzelnen Merkmale recht verschieden variabel sind und zwar in jedem Stamm in ungefähr der gleichen Abstufung. Im allgemeinen kann man sagen, daß die Schalenform und -größe sehr wenig veränder-



lich ist, während die Skulptureigenschaften viel stärker variieren und am beträchtlichsten die Ohrlänge. Innerhalb der ersten Gruppe hat die Windungshöhe die geringste Streuung mit 6—7%, dann folgt der Enddurchmesser mit etwa 10%, während die Nabelweite auffällig schwankt, mit etwa 12% fast doppelt so stark wie die Windungshöhe. Bei der Schalenverzierung halten sich die Durchmesser, bei denen die Außenknoten verschwinden bzw. die Außenrippen verstreichen, mit 10—11% noch nahe an den Wert des Variationskoeffizienten für den Enddurchmesser, mit dem sie ja in Korrelation stehen. Dann folgen die Rippen- und Knotenmerkmale mit rund 15%. Allein die Bündelungsziffer bleibt niedriger, jedoch nur scheinbar, denn bei der Mittelbildung sind auch die sehr kleinen Variationskoeffizienten beim ersten Auftreten dieser Eigenschaft mit benutzt; läßt man diese unberücksichtigt, so liegt die Variabilität der Bündelungsziffer gleichfalls um 15%. Außerordentlich starke Schwankungen macht die Ohrlänge durch, die ja, wie wir sahen, sehr empfindlich auf die Veränderungen der Schalengröße reagiert und möglicherweise noch andern Faktoren unterworfen ist.

Von Stamm zu Stamm sind die Variationskoeffizienten gleicher Eigenschaften nicht sehr verschieden, und man kann kaum davon sprechen, daß eine Linie eine durchweg höhere Variabilität aufwiese als eine andere. Zwar hat es den Anschein, als ob die Skulptureigenschaften bei *Zugokosmoceras* und beim *ornatum*-Zweig stärker streuten als in den übrigen Stämmen, doch handelt es sich hier nur um geringe, vielleicht nicht einmal reelle Unterschiede.

Phylogenetische Korrelation der Variabilität im gleichen Stamme. Von Bedeutung erscheint die Frage, ob die Variabilität der einzelnen Merkmale zeitlich miteinander gekoppelt ist, d. h. ob verschiedene Eigenschaften zu gleicher Zeit stärker streuen und später wieder gemeinsam zu einer schmaleren Variationskurve übergehen. Die Ergebnisse der Untersuchungen, die vorerst nur innerhalb der einzelnen Stämme angestellt wurden, sind in den Tabellen 118—120 zusammengefaßt. Für die Berechnung der Korrelationsziffern sind größtenteils die in den Tabellen von Teil II angegebenen Werte benutzt, und zwar gelten die Ziffern jeweils für die Zeitspanne, während der das betreffende Merkmal verfolgt werden konnte. Die angegebenen Werte sind überwiegend positiv und zum Teil von nicht unbeträchtlicher Größe; sie erweisen also das Bestehen einer phylogenetischen Korrelation der Variabilität, das in einem gleichzeitigen An- und Abschwelen der Variationskoeffizienten verschiedener Eigenschaften zum Ausdruck



Tabelle 118.

Die phylogenetische Korrelation zwischen der Variabilität der Eigenschaften von *Zugokosmoceras*.

Korrelation zwischen :		dem Variationskoeffizienten	
		des Enddurchmessers	der Endwindungshöhe
dem Variationskoeffizienten	der Endnabelweite		+ 0,24 ± 0,20
	des Durchmessers, bei dem die Außenknoten verschwinden	+ 0,30 ± 0,29	
	des Durchmessers, bei dem die Außenrippen verstreichen	+ 0,23 ± 0,19	
	der Außenrippenzahl	+ 0,51 ± 0,20	
	der Teilungsziffer	+ 0,39 ± 0,23	
	der Bündelungsziffer	+ 0,40 ± 0,28	
	des Außenknotenabstandes	+ 0,74 ± 0,13	

Tabelle 119.

Die phylogenetische Korrelation zwischen der Variabilität der Eigenschaften von *Anakosmoceras*.

Korrelation zwischen :		dem Variationskoeffizienten	
		des Enddurchmessers	der Endwindungshöhe
dem Variationskoeffizienten	der Endnabelweite		+ 0,14 ± 0,21
	der Außenrippenzahl	+ 0,44 ± 0,13	
	der Teilungsziffer	+ 0,25 ± 0,15	
	der Bündelungsziffer	- 0,45 ± 0,28	
	des Außenknotenabstandes	+ 0,21 ± 0,30	
	der Ohrlänge	+ 0,39 ± 0,18	

Tabelle 120.

Die phylogenetische Korrelation zwischen der Variabilität der Eigenschaften von *Spinikosmoceras* (*Castor-aculeatum*-Zweig).

Korrelation zwischen :		dem Variationskoeffizienten	
		des Enddurchmessers	der Endwindungshöhe
dem Variationskoeffizienten	der Endnabelweite		+ 0,43 ± 0,24
	der Außenrippenzahl	+ 0,49 ± 0,18	
	der Teilungsziffer	- 0,02 ± 0,24	
	der Bündelungsziffer	- 0,51 ± 0,25	
	des Außenknotenabstandes	- 0,07 ± 0,32	
	der Ohrlänge	+ 0,76 ± 0,14	

kommt. Bei manchen Merkmalen ist das nicht weiter zu verwundern, denn es ist ja schon aus den rein mechanischen Tatsachen des Schalenbaus zu erwarten, daß Windungshöhe und Nabelweite gleichsinnig variieren und ebenso der Enddurchmesser mit dem Durchmesser, bei dem die Außenknoten bzw. Außenrippen verschwinden, bei *Zugokosmoceras*. Bei andern Eigenschaften ist die zeitliche Kuppelung der Variationsbreite aber keineswegs so selbstverständlich, z. B. bei der Bindung zwischen Enddurchmesser und Außenrippenzahl, Teilungsziffer, Außenknotenabstand und Ohrlänge. Bemerkenswert erscheint, daß die Korrelation zwischen Enddurchmesser und Bündelungsziffer bei *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* negativ ist, d. h. bei stark streuender Schalengröße ist die Bündelung relativ recht konstant und umgekehrt. Aus den Tabellen 118—120 geht hervor, daß sich die Stämme hinsichtlich der Größe der Korrelation ziemlich gleichartig verhalten, nur bei *Spinikosmoceras* liegen zwei Werte nahe an Null, denen allerdings auch zwei recht hohe gegenüberstehen.

Phylogenetische Korrelation der Variabilität zwischen verschiedenen Stämmen. Man darf weiter fragen, ob die festgestellten Schwankungen in der Variabilität nur Angelegenheiten jedes einzelnen Stammes sind oder ob sich auch hier, wie bei andern Merkmalen, eine Parallelentwicklung geltend macht, dergestalt, daß alle Entwicklungslinien zu gleicher Zeit und mit mehreren oder allen Eigenschaften stärker oder schwächer veränderlich werden. Auf Grund der Korrelationsberechnungen, deren Ergebnisse in den Tabellen 121—122 zusammengestellt sind, darf man diese Frage bis zu einem gewissen Grade bejahen. Vor allem die Variabilität der Größe und der Form der Kosmoceratschale steht über die Stammesgrenzen hinweg in recht nahem Zusammenhang. Aus Tabelle 121 ist zu ersehen, daß die Variationskoeffizienten der Enddurchmesser von *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* in positiver Korrelation stehen, ebenso die der Nabelweite, während bei der Windungshöhe keine eindeutigen Verhältnisse obwalten. Recht innig sind dagegen wieder die Beziehungen zwischen der Variabilität der Schalengröße von *Zugokosmoceras* und der der Ohrlänge von *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras*; ja es besteht auch eine gewisse Wahrscheinlichkeit dafür, daß die Ohrlänge von *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* gleichsinnigen Schwankungen der Streubreite unterliegt. Etwas verwickelter scheinen die Dinge bei den Skulpturmerkmalen zu liegen. Aus den in Tabelle 122 mitgeteilten Werten ersieht man, daß im großen und ganzen eine ziemlich enge Korrelation zwischen den Varia-

Tabelle 121.  
Die phylogenetische Korrelation zwischen der Variabilität der Schalenform und -größe verschiedener Stämme.

Korrelation zwischen:		dem Variationskoeffizienten von						
		<i>Zugokosmoceras</i>			<i>Anakosmoceras</i>			
dem Variationskoeffizienten von		Enddurchmesser	Endwindungshöhe	Endnabelweite	Enddurchmesser	Endwindungshöhe	Endnabelweite	Ohrlänge
		<i>Anakosmoceras</i>	Enddurchmesser	+ 0,16 ± 0,16				
Endwindungshöhe			+ 0,23 ± 0,22					
Endnabelweite				+ 0,29 ± 0,22				
<i>Spinikosmoceras</i> ( <i>Castor-aculeatum</i> -Zweig)	Ohrlänge	+ 0,55 ± 0,14			+ 0,47 ± 0,18			
	Enddurchmesser	+ 0,47 ± 0,19						
	Endwindungshöhe		+ 0,03 ± 0,30			- 0,14 ± 0,28		
	Endnabelweite			+ 0,39 ± 0,25			+ 0,52 ± 0,21	
	Ohrlänge	+ 0,58 ± 0,21			+ 0,35 ± 0,28			+ 0,29 ± 0,29

Tabelle 122.  
Die phylogenetische Korrelation zwischen der Variabilität der Skulptur und Schalengröße verschiedener Stämme.

Korrelation zwischen:		dem Variationskoeffizienten von																					
		<i>Zugokosmoceras</i>					<i>Anakosmoceras</i>																
		End- durch- messer	Außen- rippen- zahl	Teil- lungs- ziffer	Bünde- lungs- ziffer	Außen- knoten- abstand	End- durch- messer	Außen- rippen- zahl	Teil- lungs- ziffer	Bünde- lungs- ziffer	Außen- knoten- abstand												
dem Variations- koeffizienten von	<i>Anakosmoceras</i>	Außenrippenzahl	+ 0,14 ± 0,16	+ 0,74 ± 0,15																			
		Teilungsziffer	+ 0,09 ± 0,17		+ 0,14 ± 0,33																		
		Bündelungsziffer	+ 0,44 ± 0,28			+ 0,93 ± 0,04																	
		Außenknotenabstand	+ 0,48 ± 0,24				+ 0,63 ± 0,19																
dem Variations- koeffizienten von	<i>Spinikosmoceras</i> ( <i>Castor-aculeatum</i> - Zweig)	Außenrippenzahl	+ 0,02 ± 0,24	+ 0,08 ± 0,32							+ 0,30 ± 0,22	+ 0,60 ± 0,15											
		Teilungsziffer	- 0,20 ± 0,24		- 0,52 ± 0,23						- 0,15 ± 0,24		+ 0,17 ± 0,24										
		Bündelungsziffer	+ 0,17 ± 0,31			+ 0,96 ± 0,02					- 0,52 ± 0,24												+ 0,94 ± 0,04
		Außenknotenabstand	- 0,22 ± 0,30				- 0,22 ± 0,30					- 0,52 ± 0,23											+ 0,25 ± 0,28

tionskoeffizienten von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* einerseits und von *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* andererseits besteht, während die Beziehungen zwischen der ersten und der letzten Gruppe viel lockerer sind. Im einzelnen wäre zu bemerken, daß auch in Tabelle 122 oft recht hohe Korrelationsziffern auftreten, die teilweise als unbedingt gesichert gelten dürfen, da sie sich über die dreifachen mittleren Fehlergrenzen erheben. Sehr eng ist z. B. die Variabilität der Bündelung zeitlich gekoppelt ( $r > +0,9$ ), da ja alle Stämme in derselben Epoche Bündelrippen erwerben, die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung an Zahl und zugleich an Streuungsbreite zunehmen. Konstant positive Werte findet man ferner in den Rubriken Enddurchmesser/Außenrippenzahl und Außenrippenzahl/Außenrippenzahl. Die übrigen Merkmale bieten kein einheitliches Bild; nur eins scheint sicher, nämlich, daß außer den positiven auch negative Korrelationen der Variabilität auftreten, wie ja bereits oben vermutet wurde.

Im ganzen betrachtet kann jedenfalls kein Zweifel darüber herrschen, daß die Schwankungen der Variationskoeffizienten in verschiedenen Stämmen zeitlich parallel verlaufen, und zwar stehen sie in den meisten Fällen in positiver, selten auch in negativer Korrelation zueinander. Wenn auch die errechneten Ziffern der Tabellen 121—122 nicht sehr groß sind, so darf man wohl zum Vergleiche auf Tabelle 118—120 verweisen und daran erinnern, daß ja selbst innerhalb des gleichen Stammes bei Eigenschaften, die notwendigerweise korrelat miteinander variieren müssen, keine durchgehend höheren Werte gefunden wurden. Wir kommen also zu dem Schlusse, daß in der phylogenetischen Entwicklung eines Stammes Zeiten der Labilität und der Stabilität der Gesamtform miteinander wechseln, indem zu einer gewissen Zeit alle Exemplare nahe um den Mittelwert liegen, zu einer andern jedoch sehr stark fluktuieren, und ferner, daß diese Perioden der Festigung und der Lockerung des Typus bei mindestens dreien der Kosmoceratenstämme häufig parallel ablaufen.

Variabilität und neue Eigenschaft. In einer Reihe von Fällen hat es den Anschein, als ob ein neu auftretendes Merkmal anfangs wenig variiert, dann in eine Epoche eintritt, in der die Einzelwerte sehr stark streuen, und schließlich auf eine mittlere Variationsbreite zurückgeht. Man kann dies bei *Zugokosmoceras* beobachten, das ja das Merkmal der deutlichen Außenrippen erst in der Zeitspanne 793—855 cm erwirbt und dessen Variabilität in der Schichtgruppe 865—880 cm ein Maximum erreicht (vgl. Tabelle 123). Ähnliches findet man bei der Bündelung, vor allem

von *Spinikosmoceras*, angedeutet, die ja ab 855 cm zum erstenmal auftritt (vgl. Tabelle 124). Es hat den Anschein, als ob der Gesamtorganismus erst das richtige Verhältnis zu der neuen Eigenschaft suche und aus diesem Grunde eine Zeitlang sehr stark variiert, bis schließlich nach dessen Einfügung eine Zeit ruhiger Weiterentwicklung mit geringerer Variationsbreite erreicht wird.

Tabelle 123.

Die phylogenetische Entwicklung der Variabilität der Außenrippenzahl bei *Zugokosmoceras*.

Schichtgruppe cm	Variations- koeffizient %
793	16,2 ± 5,7
855—864	17,8 ± 1,9
865—880	20,7 ± 2,1
881—895	15,2 ± 2,4
896—920	18,6 ± 3,0
961—990	15,8 ± 2,0
1080—1093	11,2 ± 1,5
1094—1135	12,4 ± 1,4
1270—1310	16,6 ± 2,3

Tabelle 124.

Die phylogenetische Entwicklung der Variabilität der Bündelungsziffer bei *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras (aculeatum-Ast)*.

Schichtgruppe cm	Variationskoeffizient von		
	<i>Zugokosmoceras</i> %	<i>Anakosmoceras</i> %	<i>Spinikosmoceras</i> ( <i>aculeatum-Ast</i> ) %
855—864	0,35 ± 0,04	0	2,7 ± 0,9
865—880	1,0 ± 0,1	0,7 ± 0,1	0
881—895	0,9 ± 0,1	0	0
896—920	0	0	0,5 ± 0,1
955—990	1,9 ± 0,2	4,4 ± 0,5	5,4 ± 0,8
1075—1093	3,9 ± 0,5	6,7 ± 1,0	10,0 ± 1,2
1094—1135	9,6 ± 1,1	12,5 ± 1,6	16,3 ± 1,7
1255—1310	9,2 ± 1,4	13,1 ± 1,5	12,8 ± 1,7

### 5. Die Abspaltung neuer Stammreihen.

Die Aufspaltung und Entwicklung neuer Zweige aus den alten Stämmen hat im Hinblick auf die sich daran anknüpfenden allgemeinen Probleme der Entwicklung besondere Wichtigkeit. Material für diese Frage bietet die *Anakosmoceras-Spinikosmoceras*-Gruppe, während *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras* s. str. nur aus je einer Linie zu bestehen scheinen. Zur Darstellung der Verhältnisse ist die Teilungsziffer besonders geeignet, denn es handelt sich hauptsächlich um eine divergierende Entwicklung der Berippungscharaktere,

wobei sich allerdings nicht nur die Zahlen- sondern auch die Formverhältnisse, d. h. der Rippenschwung ändern. Letzteres ist natürlich statistisch schwierig zu erfassen und daher im Folgenden lediglich durch Beschreibung und Abbildung erläutert.

Entstehung des *Spinikosmoceras*stammes (vgl. Abb. 50 u. 51). In den basalen Schichten nahe 0 cm kommen neben *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras* s. str. nur Anakosmoceraten als kleine Gehäuse mit kräftigen, gesichelten Rippen und kurzem Ohr vor. Im Laufe der Zeit wächst Schalengröße und Ohrlänge, und in der Schichtgruppe 79—135 cm erscheinen die ersten Vertreter von *Spinikosmoceras*, die in Größe, Querschnitt, Ohr und Berippung noch sehr an die gleichzeitigen Anakosmoceraten anklingen, von denen sie sich durch niedrigere Teilungsziffer und nur noch schwach gebogene, dafür aber stärker retrokostate Außenrippen unterscheiden. Eigenschaften und Auftreten machen es sehr wahrscheinlich, daß sich *Spinikosmoceras* während der Lücke 78,5 cm von *Anakosmoceras* abgezweigt hat, andernfalls hätte man eigentlich unter den Hunderten von Exemplaren aus den Schichten 0—78 cm einen Vertreter dieses Stammes finden müssen.

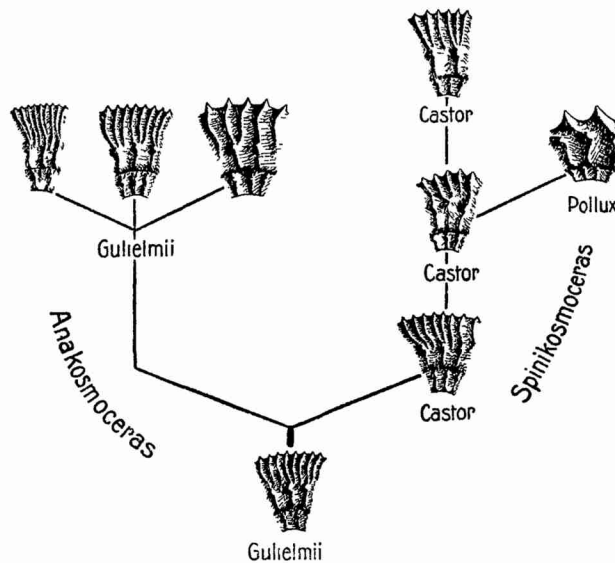


Abb. 50. Die Aufspaltung der *Anakosmoceras-Spinikosmoceras*-Gruppe in typischen Windungsausschnitten.

Aufspaltung von *Anakosmoceras* (vgl. Abb. 50 u. 51). Rippenzahl und Teilungsziffer verändern sich im *Anakosmoceras*-stamm in der Zeit nach 79 cm vorerst nicht wesentlich, sondern bleiben unter kleinen Schwankungen etwa auf der gleichen Höhe.

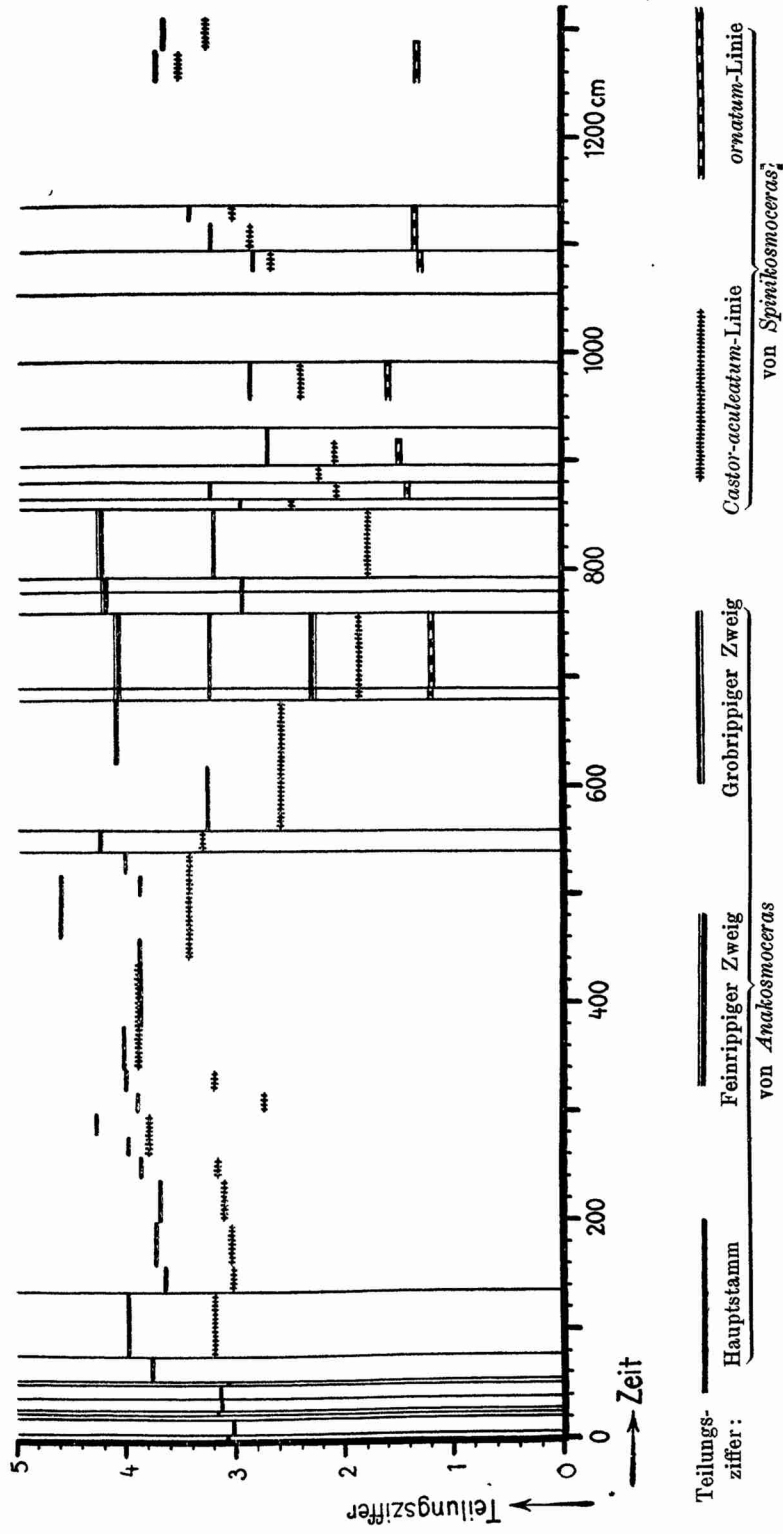


Abb. 51. Die phylogenetische Entwicklung der Teilungsziffer in der *Anakosmoeras-Spinikosmoeras*-Gruppe zur Erläuterung der Aufspaltungen (Schichtgruppenmittelwerte).



Ein beträchtlicher und rascher Anstieg nach einem ziemlich tief-  
liegenden Wert findet in der Schichtgruppe 560—680 cm statt,  
zugleich mit erheblicher Erhöhung der Variationsbreite, was ja  
bereits oben am Merkmal des Rippenabstandes beschrieben und  
graphisch dargestellt wurde (vgl. S. 151 ff. und Abb. 40). Diese Ver-  
breiterung der Variabilität ist gewissermaßen der Auftakt zur  
Aufspaltung und schafft die Basis, aus der sich nach der Lücke  
680,5 cm bereits drei getrennte Linien entwickelt haben, eine sehr  
feinrippige, die die im Horizont 560—680 cm eingeschlagene Rich-  
tung orthogenetisch fortsetzt, der Hauptstamm, der eine mittlere  
Teilungsziffer einhält, und ein sehr grobberippter Zweig mit nie-  
drigen Werten. Alle drei gehorchen der in dieser Zeit ja fast  
allgemein herrschenden Tendenz zur Durchmesserzunahme und er-  
reichen wohl gleichzeitig nahe 760 cm ein Größenmaximum (vgl.  
Tabelle 77, S. 152). Der grobrippige Ast stirbt sehr bald wieder aus,  
der feinrippige dagegen lebt etwas länger und verdichtet mit der  
Zeit seine Rippen noch stärker, erhält schließlich in seinen letzten  
Ausläufern sogar gebündelte Außenrippen, die ja sonst im allge-  
meinen erst später auftreten. Der *Anakosmoceras* Hauptstamm, der  
in der Zeit 681—854 cm, während der er von Seitensprossen be-  
gleitet war, sehr selten wurde, gewinnt nach deren Aussterben  
wieder an Häufigkeit und vergrößert in den jüngeren Schichten  
erneut langsam seine Teilungsziffer.

Aufspaltung von *Spinikosmoceras* (vgl. Abb. 50 u. 51).  
Der *Spinikosmoceras* Stamm hat nach der Lücke 135,5 cm die Ähn-  
lichkeit mit *Anakosmoceras* fast völlig abgestreift und liegt von  
da ab in seiner typischen Form mit kräftigen, geraden, retroko-  
stalen Rippen und hochsechseckigem Querschnitt vor. Zwischen  
136 und 539 cm führt die Teilungsziffer verschiedene kleinere und  
größere Schwankungen aus, die in naher Beziehung zu denen der  
*Anakosmoceras* Kurve stehen und außerdem, wie bereits erwähnt,  
den Enddurchmesserschwankungen beider Stämme parallel gehen.  
Im ganzen bringt diese Zeit wie bei *Anakosmoceras* eine leichte  
Erhöhung der Teilungsziffer, dann aber ab 540 cm beginnt der Ab-  
stieg, der von Werten über 3 bis auf 1,8 hinabführt. Der tiefste  
Punkt, an dem also nicht einmal mehr Dichotomie herrscht, liegt  
zwischen 681 und 854 cm und ist, da der Stamm hier sehr selten  
wird, leider nicht mit voller Sicherheit anzugeben. Nahe oder  
vielleicht auch in dem Minimum spaltet sich der *ornatum*-Ast ab,  
der von der Lücke 680,5 cm ab verfolgt werden konnte und in  
analoger Weise eine orthogenetische Fortsetzung des Kurvenab-  
stiegs darstellt, wie der feinrippige *Anakosmoceras*zweig die auf-

strebende Richtung beibehält. Der *ornatum*-Ast besitzt anfangs hochovale, gerundet sechseckige Windungen, die denen von *Spinikosm. Castor* noch sehr ähneln und mit kräftigen retrokostateten Außenrippen besetzt sind. Auch Schalengröße und Ohrlänge stimmen noch nahe mit den Werten der Wurzelform überein. Allmählich aber sinkt der Durchmesser auf fast 40 mm, der Windungsquerschnitt rundet sich, die Rippen werden rudimentär und sind schließlich nur noch eben an der Basis der abnorm starken, stachelartig verlängerten Außenknoten angedeutet. Trotz der zunehmenden Kleinwüchsigkeit verlängern sich die Ohren und erreichen fast  $\frac{2}{3}$  Enddurchmesser. So entstehen schließlich ganz aberrante, fast monströse Formen, bei denen die Bündelungsmoder erst spät und nur in ganz geringem Maße Eingang findet und die auch verhältnismäßig bald, etwa um 1600 cm, aussterben. Nachdem der Stamm mit dem *ornatum*-Sproß gewissermaßen die Tendenz zur Rippenverminderung, der er ab 540 cm unterlag, abgestoßen hatte, entwickelt er sich im *aculeatum*-Ast rückläufig und strebt wieder der früheren Teilungsziffer zu, was dadurch noch beschleunigt wird, daß die Rippenbündelung hier zur üblichen Zeit einsetzt und rasch ein sehr starkes Ausmaß erreicht. Enddurchmesser und Ohrlänge nehmen langsam zu und erreichen zum Schlusse 55 bzw. 28 mm. Der *aculeatum*-Zweig von *Spinikosmoceras* lebt auch viel länger, bis etwa 2600 cm, möglicherweise deshalb, weil er im Gegensatz zum andern Ast zu einer normalen Formgebung zurückkehrt.

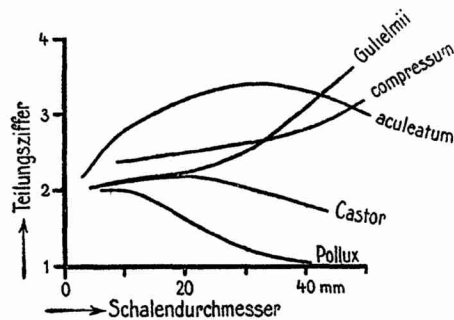


Abb. 52. Die ontogenetische Entwicklung der Teilungsziffer in der *Anakosmoceras-Spinikosmoceras*-Gruppe.

<i>Guilielmi</i>	älterer Vertreter des	}	<i>Anakosmoceras</i> stammes
<i>compressum</i>	jüngerer " "		
<i>Castor</i>	älterer " "	}	<i>Spinikosmoceras</i> stammes ( <i>aculeatum</i> -, bzw. <i>ornatum</i> -Zweig)
<i>aculeatum, Pollux</i>	jüngere " "		

Ontogenie der Teilungsziffer (vgl. Abb. 52). Ein Vergleich der phylogenetischen mit der ontogenetischen Entwicklung wird durch ein größeres Material ermöglicht, das wie bei der Bündelungsziffer verschiedenen Fundorten Mitteleuropas entstammt; die Anzahl der Exemplare und die Zuverlässigkeit der Werte ist wieder im systematischen Teil V bei den einzelnen Arten angegeben. In Abb. 52 fallen ohne weiteres zwei Kurvengruppen in die Augen: aufwärts und abwärts geschwungene. Die ersteren gehören den Formen des *Anakosmoceras*stammes an, die letzteren der Wurzel und den Zweigen von *Spinikosmoceras*. Die Teilungsziffer der beiden ältesten Arten, *Anakosm. Gulielmii* und *Spinikosm. Castor* laufen auf eine beträchtliche Strecke vereint; darin darf man wohl eine Bestätigung der oben ausgesprochenen Ansicht sehen, daß *Spinikosmoceras* ein Abkömmling des *Anakosmoceras*stammes ist und sich aus letzterem durch Reduktion der Teilungsziffer und Rippenzahl abspaltete — gerade so wie sich die ontogenetischen Kurven beider Arten im Alter trennen. Auf dem Entwicklungswege von *Spinikosm. Castor* zu *Pollux* ist die Kurve noch weiter herumgeschwenkt, d. h. *Gulielmii*, *Castor* und *Pollux* bilden Glieder einer orthogenetischen Reihe, in der sich die Tendenz zur Rippenverminderung mehr und mehr auswirkt. Wir kommen somit durch Verfolgung der Individualentwicklung zu ganz dem gleichen Schlusse, den wir aus dem phylogenetischen Diagramm Abb. 51 ziehen konnten. Der *aculeatum*-Zweig von *Spinikosmoceras* macht die Entwicklung von *Gulielmii* zu *Castor* insofern wieder rückgängig, als er zugleich mit der Bündelung wieder hohe Teilungsziffern erreicht, doch kann er sich von der ererbten Tendenz zur Abwärtsbeugung der Kurve nicht wieder frei machen, die gewissermaßen als Erinnerung an ein früheres Stadium bestehen bleibt. Im *Anakosmoceras*stamm vollziehen sich im Laufe der Zeit keine beträchtlichen Veränderungen und auch ontogenetisch ist der aufwärtige Kurvenschwung der jüngeren Art *compressum* nicht sehr von dem der älteren *Gulielmii* verschieden.

Im ganzen bieten also die ontogenetischen Kurven eine einigermaßen treue Wiedergabe des phylogenetischen Werdeganges und der stammesgeschichtlichen Verknüpfung der dargestellten Arten. Vor allem in der orthogenetischen Reihe *Gulielmii*—*Castor*—*Pollux*, die in den *ornatum*-Ast hineinführt, ist die Rekapitulation sehr ausgesprochen, ja man könnte sagen, daß die ontogenetische *Castor*-kurve bereits auf den weiteren Ablauf der phylogenetischen Entwicklung vorausweist. Bei dem *aculeatum*-Aste des *Spinikosmoceras*stammes, der die regressive Tendenz des *ornatum*-Zweiges nicht

mitmacht, sondern sich nach dessen Abspaltung in Skulptur und Schalengröße normal entwickelt und bedeutend später ausstirbt, ist die biogenetische Regel nur in geringem Maße erfüllt. Hier strebt die Teilungsziffer in der Jugend aufwärts, wie in der Stammesentwicklung ab 855 cm und erst mit zunehmendem Alter gewinnen die ererbten Einflüsse allmählich wieder die Oberhand und biegen sie herunter. Es ist von Interesse, dies mit den Vorgängen bei der Erwerbung der Bündelung zu vergleichen, wo sich *aculeatum*- und *ornatum*-Zweig gleich verhielten und beide in der Einzelentwicklung eine genaue Wiederholung der Stammesgeschichte boten.

Zum Schluß sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß alle Kurven in der Jugend gegen die Teilungsziffer 2 konvergieren; man darf daraus wohl folgern, daß die Ahnen der Kosmoceraten dichotome Rippen trugen.

#### 6. Zur Frage des Geschlechtsdimorphismus.

Hinsichtlich der Form der Endmündung lassen sich bei den Kosmoceraten zwei Gruppen unterscheiden, einmal *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras* s. str., die einen leichtgewellten, auf der Flankenmitte und extern etwas vorgezogenen Mundsaum besitzen, zweitens *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras*, die im Alter mehr oder weniger lange, paarige Ohren erhalten. Die Mündungsform stellt nicht nur ein bloßes Altersmerkmal dar, sondern steht mit der Gesamtorganisation in engem Zusammenhang, was sich darin zeigt, daß die geohrten Formen im Durchschnitt höchstens halb so groß werden wie die mit ganzrandigem Mundsaum, und ferner darin, daß bei ersteren die Skulptur (Rippen, Knoten) und zugleich auch die externe Abplattung bis zum Schlusse durchgeht, im Gegensatz zu letzteren, bei denen die letzte Windung, wenigstens bei den phylogenetisch frühen Formen, glatt wird und sich außen zurundet.

Wie steht es nun mit der oft wiederholten Behauptung (F. A. QUENSTEDT, MUNIER-CHALMAS, ROLLIER u. a.), daß wir es hier mit Geschlechtsdimorphismus zu tun hätten, wobei man zumeist geneigt ist, die kleinen geohrten Schalen als Männchen, die großen ungeohrten als Weibchen anzusprechen? Das Material ließe sich nach dieser Ansicht wie folgt gruppieren:

Männchen	Weibchen
<i>Anakosmoceras</i>	<i>Zugokosmoceras</i>
<i>Spinikosmoceras</i>	<i>Kosmoceras</i> s. str.,

womit ein großer Teil der auffälligen Korrelationen und parallelen Entwicklungstendenzen zwischen unsern „Stämmen“ eine sehr ein-

fache Erklärung fände. Einer näheren Untersuchung hält dies Schema jedoch keineswegs stand, denn es paßt nicht zur genaueren zeitlichen Verbreitung der Reihen. So tritt *Kosmoceras* früher auf als *Spinikosmoceras* und lebt anderseits viel länger, ebenso reicht *Zugokosmoceras* höher als *Anakosmoceras*, sodaß auch bei umgekehrter Gruppierung die stratigraphischen Widersprüche nicht verschwinden. Vollends aber erweisen die Aufspaltungserscheinungen die Unhaltbarkeit der Theorie, denn bei *Anakosmoceras* spalten sich zwei kurzlebige Zweige zu einer Zeit ab, während der bei *Zugokosmoceras* nicht die geringsten Anzeichen für etwas Derartiges vorliegen. Noch klarer liegen die Verhältnisse bei *Spinikosmoceras*, das sich im Gegensatz zu dem einheitlich bleibenden *Kosmoceras*stamm in den *ornatum*- und *aculeatum*-Ast teilt, sodaß in den höheren Schichten zwei Entwicklungslinien ohne Ohr dreien mit Ohr gegenüber stehen. Daraus ergibt sich der Schluß, daß die geohrten und ungeohrten Formenreihen nicht als geschlechtsdimorphe Ausbildungen eines Stammes aufzufassen sind.

#### 7. Die relative Häufigkeit der Stämme.

Aus dem Diagramm Abb. 53, das den Anteil der einzelnen Stämme und Äste an der in jeder Schichtgruppe gefundenen Gesamtzahl (= 100%) darstellt, geht hervor, daß die relative Häufigkeit der Gruppen nicht unbeträchtlichen Schwankungen unterworfen ist. *Zugokosmoceras* ist mit insgesamt etwa 60% der häufigste Stamm und wiegt vor allem in den älteren Schichten mit 75% vor, während er in den jüngeren Zeitabschnitten auf 30% heruntergeht. Statt dessen wird *Anakosmoceras* häufiger und wächst von 25 auf fast 40%. Die Abspaltung der beiden grob- und feinrippigen Äste um 700 cm beeinflusst die Häufigkeit der Gruppe als Ganzes nicht wesentlich, führt aber zu einer erheblichen Zurückdrängung des Hauptstammes, der gegenüber den Ästen vor allem um 800 cm recht selten wird und sich erst später wieder allmählich erholt. Der Anteil des *Spinikosmoceras*stammes bleibt nach seiner Abspaltung lange auf etwa 10%, erst nach der Teilung in zwei Äste wächst er erheblich und erreicht zum Schluß an 30%. Dabei ist bemerkenswert, daß der orthogenetische *ornatum*-Ast stets recht selten bleibt, während die renegante *aculeatum*-Reihe sehr häufig wird und die andern Stämme, insbesondere *Zugokosmoceras* erheblich zurückdrängt. *Kosmoceras* s. str. endlich ist während der ganzen untersuchten Zeit nur recht spärlich mit einigen Prozent vertreten und weist keine beträchtlichen Schwankungen auf. Im ganzen werden also die geohrten Stämme

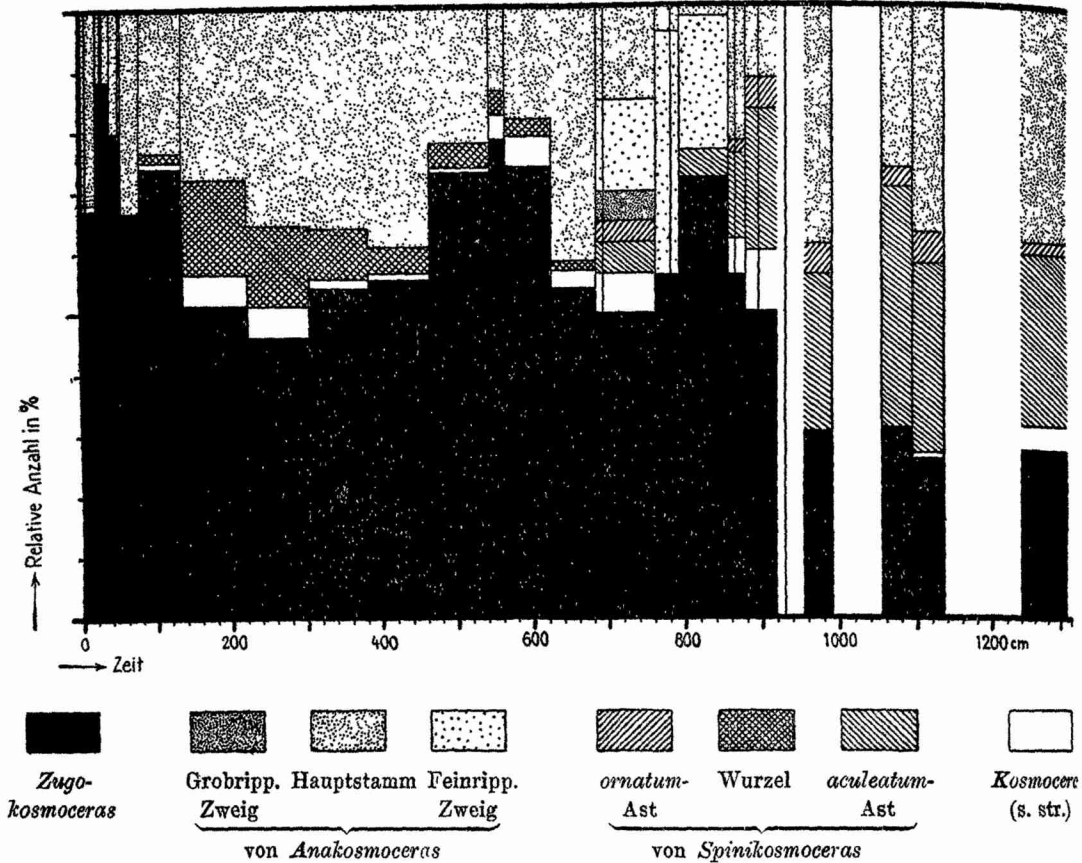


Abb. 53. Die relative Häufigkeit der Stämme der Kosmocerasen in Schichtgruppenmittelwerten, bezogen auf die Gesamtzahl = 100 %.

vom Mittel- zum unteren Obercallovien hin häufiger und wachsen von 25 auf 70% der gesamten Anzahl, während sich die Formen mit leicht geschwungenem Mundsaum entsprechend vermindern. Es sei hinzugefügt, daß diese Blüte der *Anakosmoceras-Spinikosmoceras*-Gruppe nicht von langer Dauer ist, denn im Unter-callovien überwiegen die Arten mit ganzrandigem Mundsaum durchaus und ebenso im höheren Obercallovien, wo der bis dahin seltene *Kosmoceras*stamm immer individuenreicher wird und schließlich allein überlebend bleibt.

Die Tabelle 125 enthält das gleiche Material wie Abb. 53, nur in Zahlenwerten mit mittleren Fehlern und auf enger gefaßte Schichtgruppen aufgeteilt. Neben den allgemeinen Zügen der Stammeshäufigkeit, die oben besprochen wurden, tritt hier



Tabelle 125.

Die relative Häufigkeit der Kosmoceratenstämme in Prozent der Gesamtzahl jeder Schichtgruppe.

Schicht- gruppe in cm:	Stamm : Gesamt- zahl	Zugokos- mocerat	Anakosmoceras			Spinikosmoceras			Kosmo- ceras s. str.
			Grobripp- Zweig	Haupt- stamm	Feinripp- Zweig	aculeatum- Zweig	Haupt- stamm	ornatum- Zweig	
0—6	26	69,3 ± 9,0		30,7 ± 9,0					
7—20	53	66,0 ± 6,5		32,0 ± 6,4					2,0 ± 1,9
21—25	15	93,5 ± 4,2		6,5 ± 4,2					—
26—27	23	82,6 ± 7,9		17,4 ± 7,9					—
28	50	96,0 ± 2,8		4,0 ± 2,8					—
29—38	85	83,6 ± 4,0		16,4 ± 4,0					—
39	100	—		—					—
40—50	99	74,7 ± 4,4		24,3 ± 4,3					1,0 ± 1,0
51—55	83	86,8 ± 3,7		13,2 ± 3,7					—
56—78	443	66,7 ± 2,1		33,3 ± 2,1					—
79—100	54	61,6 ± 6,6		35,2 ± 6,5			3,7 ± 1,9		—
101—134	90	70,0 ± 4,8		28,9 ± 4,8			1,1 ± 1,5		—
135	55	92,7 ± 3,5		3,6 ± 2,6			—		3,7 ± 2,6
136—180	85	53,0 ± 5,4		31,8 ± 5,1			11,8 ± 3,5		3,4 ± 2,0
181—220	55	49,2 ± 6,7		21,8 ± 5,6			21,8 ± 5,6		7,2 ± 3,5
221—260	149	45,6 ± 4,1		30,9 ± 3,8			16,8 ± 3,1		6,7 ± 2,0
261—300	89	47,2 ± 5,3		42,7 ± 5,2			7,9 ± 2,9		2,2 ± 1,6
301—340	101	49,5 ± 5,0		38,6 ± 4,9			11,9 ± 3,2		2,0 ± 1,4
341—380	52	63,5 ± 6,7		30,8 ± 6,4			1,9 ± 1,9		3,8 ± 2,6
381—420	29	55,2 ± 9,2		38,0 ± 9,0			3,4 ± 3,4		3,4 ± 3,4
421—460	68	55,9 ± 6,0		39,8 ± 5,9			4,3 ± 2,5		—
461—500	34	55,9 ± 8,5		29,4 ± 7,8			11,8 ± 5,5		2,9 ± 2,9
501—539	89	79,8 ± 4,2		19,1 ± 4,2			1,1 ± 1,1		—
540	115	82,6 ± 3,5		8,7 ± 2,6			3,5 ± 1,7		5,2 ± 2,1
541—559	34	64,7 ± 8,2		29,4 ± 7,8			5,9 ± 4,0		—
560	34	97,0 ± 2,9		3,0 ± 2,9			—		—
561—620	27	44,5 ± 9,6		37,0 ± 9,3			7,4 ± 5,0		11,1 ± 6,0
621—680	63	54,0 ± 6,3		41,3 ± 6,2			1,6 ± 1,6		3,1 ± 2,2
681—690	31	67,9 ± 8,4	3,2 ± 3,2	9,7 ± 5,6	3,2 ± 3,2	3,2 ± 3,2		3,2 ± 3,2	9,6 ± 5,3
691—759	55	40,0 ± 6,6	21,8 ± 5,6	18,2 ± 5,2	5,4 ± 3,1	5,5 ± 3,2		3,6 ± 2,5	5,5 ± 3,2
760—792	52	55,8 ± 6,9		3,8 ± 2,7	40,4 ± 6,8	—		—	—
793	49	77,7 ± 5,9		—	22,3 ± 5,9	—		—	—
794—854	19	57,8 ± 11,3		5,3 ± 5,1	21,1 ± 9,4	15,8 ± 8,4		—	—
855	26	96,1 ± 3,9		—	—	—		—	3,9 ± 3,9
856—864	49	51,0 ± 7,1		20,4 ± 5,8		14,3 ± 5,0		—	14,3 ± 5,0
865	69	55,1 ± 6,0		26,1 ± 5,3		14,5 ± 4,2		1,4 ± 1,4	2,9 ± 2,0
866—880	31	35,5 ± 8,6		32,2 ± 8,4		22,6 ± 7,5		9,7 ± 5,6	—
881—895	27	74,0 ± 8,4		—		7,4 ± 5,2		—	18,6 ± 7,5
896—920	55	38,2 ± 6,5		18,2 ± 5,2		30,9 ± 6,2		7,3 ± 3,6	5,4 ± 3,1
950—980	30	46,7 ± 9,0		20,0 ± 7,3		33,3 ± 8,7		—	—
981—990	69	23,2 ± 5,1		46,4 ± 6,0		21,7 ± 5,0		7,2 ± 3,2	1,5 ± 1,5
1055—1093	91	30,8 ± 4,8		26,4 ± 4,6		39,6 ± 5,1		3,2 ± 1,9	—
1094—1120	66	24,2 ± 5,3		37,9 ± 5,9		34,8 ± 5,8		1,5 ± 1,5	1,6 ± 1,6
1121—1135	100	27,0 ± 4,4		36,0 ± 4,8		28,0 ± 4,5		8,0 ± 2,8	1,0 ± 1,0
1240—1280	27	11,1 ± 6,0		40,8 ± 9,4		37,0 ± 9,3		7,4 ± 5,2	3,7 ± 3,7
1281—1310	79	32,8 ± 5,3		38,0 ± 5,5		25,4 ± 4,9		1,3 ± 1,3	2,5 ± 1,8
Insgesamt :	3035	59,4 ± 0,9		28,2 ± 0,8			9,2 ± 0,5		2,2 ± 0,3

sehr deutlich hervor, daß in den Breccienlagen regelmäßig die *Zugokosmoceras*- und *Kosmoceras*schalen angereichert sind, daß *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* dagegen sehr viel seltener als im Ton darüber und darunter vorkommen. Das gilt sowohl für Dach- als für Sohlbänke, man vergleiche etwa die Horizonte 28, 39, ferner 51—55, der die beiden Lagen 51 und 55 cm enthält, 135, 540, 560, 793, 855, 865 cm. Die wechselnde Häufigkeit der Stämme im Bruchschillpflaster und im Ton ließe sich biologisch unter der Annahme erklären, daß *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras* ausgesprochene Flachmeerbewohner waren, die sich in lebhaft bewegter See besonders wohlfühlten, während *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* mehr an geringere Strömungen angepaßt waren und daher in den Zeiten der Sedimentationsunterbrechung auswanderten, mit der erneuten Absenkung des Meeresbodens und dem Beginn der Tonsedimentation dagegen zurückkehrten. Wahrscheinlicher aber haben wir es mit einer rein postmortalen Ausleseerscheinung zu tun, derart, daß zur Zeit der Sedimentationslücken die *Anakosmoceras*- und *Spinikosmoceras*gehäuse, die ja durchweg viel kleiner sind als die Schalen von *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras*, durch die stärkeren Strömungen fortgeschwemmt und an ruhigeren Stellen eingesedimentiert wurden. In diese Annahme fügt sich recht gut unsere frühere Feststellung ein, daß in den Sohlbänken eine Wegführung bzw. Zerstörung gerade der kleinen *Zugokosmoceras*schalen stattgefunden hat (vgl. S. 50).

#### 8. Überblick über die Gesamtentwicklung der Kosmoceraten. (Vgl. Taf. V).

Die vier Stämme. Überschauen wir zum Schlusse nochmals die Entwicklung der Kosmoceraten in dem untersuchten Zeitraum, so läßt sich dieser in mehrere Perioden gliedern, die zum Teil durch Sedimentationsunterbrechungen noch schärfer voneinander abgetrennt sind.

In der ältesten Epoche, die von 0—135 cm reicht, findet ein ziemlich rasches Größenwachstum der Schalen statt, an dem sich *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Kosmoceras* s. str. beteiligen, während *Spinikosmoceras* erst um 78,5 cm durch Abspaltung aus *Anakosmoceras* entsteht und vorerst recht selten bleibt. *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras* sind einander noch recht ähnlich, da die Schlußwindung bei beiden zugerundet ist und beim ersten Stamm ganz glatt wird, während bei letzterem immerhin eine beträchtliche Verschwächung der Skulptur eintritt. Bei *Anakosmoceras* wird die Verzierung der Schale im Laufe der Zeit kräftiger, auch



verlängert sich das Ohr etwa im gleichen Maße wie die Gehäusegröße.

Die zweite Periode umfaßt die Schichten 136—854 cm und wird durch die mächtige unterbrechungsfreie Tonfolge 136—539 cm eingeleitet. Während der Lücke 135,5 cm tritt bei *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* eine beträchtliche Größenreduktion ein, von der jedoch die beiden andern Stämme, ebenso wie die Ohrlänge von *Anakosmoceras* nicht berührt werden. Zugleich mit der Verkleinerung der Schale erwirbt *Zugokosmoceras* eine neue Skulptur, die Außenknoten gehen nun bis zur Endmündung durch. In dem Komplex 136—539 cm ist die sehr enge Parallelentwicklung bemerkenswert, die sich auf alle Stämme und eine große Anzahl von Eigenschaften erstreckt, so bei *Zugokosmoceras* auf Enddurchmesser, Durchmesser, bei dem die Außenrippen verstreichen, Schalenwandstärke, bei *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* auf Enddurchmesser, Ohrlänge, Außenrippenzahl, Teilungsziffer und Wandstärke, bei *Kosmoceras* anscheinend auf den Enddurchmesser. Unter mehreren kleinen auf- und abwärtigen Schwankungen steigt die Schalengröße, wenigstens bei *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Kosmoceras* wieder ein wenig an, und diese aufstrebende Entwicklung setzt sich bis etwa 750—800 cm fort, wo alle drei Stämme, mit Sicherheit zum mindesten die beiden erstgenannten, ein Größenmaximum erreichen. Zuvor haben sich während der Lücke 680,5 cm zu gleicher Zeit drei neue Zweige abgespalten, zwei, die aus der allmählichen Verbreiterung der Variabilität von *Anakosmoceras* herausgewachsen sind und den durchlaufenden Hauptstamm zahlenmäßig ziemlich beiseite drängen, aber bald wieder nacheinander aussterben, während ein dritter Ast aus der Teilung von *Spinikosmoceras* hervorgeht. Dieser Stamm macht den Anstieg zum Enddurchmessermaximum, der auch die *Anakosmoceras*-äste und deren Ohrlänge ergreift, nicht mit, sondern bleibt während der ganzen Zeit fast gleich groß. Dagegen sinkt ab 540 cm die Rippenzahl sehr beträchtlich, bis sich schließlich eine Aufspaltung in einen orthogenetischen *ornatum*-Ast, der immer kleinwüchsiger und stacheliger wird und ziemlich früh ausstirbt, sowie einen reneganten *aculeatum*-Ast vollzieht, der größer bleibt, länger lebt und dessen Rippen sich wieder verdichten.

Nach dem Horizont 793 cm sinkt die Schalengröße von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* wieder etwas ab und bleibt in Zukunft auf ungefähr derselben Höhe. Wesentliche Veränderungen vollziehen sich nur noch auf dem Gebiete der Skulptur. Ab 855 cm ist *Zugokosmoceras* gänzlich berippt, anfangs nur locker, später

dichter, auch bei *Anakosmoceras* und beim *aculeatum*-Zweig rücken die Rippen enger zusammen und schon stellen sich die ersten Rippenbündel ein, die anfangs noch recht selten bleiben und erst von etwa 1000 cm ab in allen Stämmen und Zweigen rasch zunehmen, sodaß die jüngsten Formen sämtlicher Stämme ein ziemlich gleichförmiges Aussehen gewinnen.

Im ganzen läßt sich somit feststellen, daß der Zug der Stammesentwicklung, abgesehen von allen kleineren und größeren Schwankungen, zur Vergrößerung der Gehäuse und zur Verlängerung der Ohren führt, während hinsichtlich der Schalenverzierung die Tendenz hervortritt, glatte Windungen mit Skulptur zu bedecken, sowie die Rippen und Knoten im Laufe der Zeit zu verdichten und zu verstärken. Die einzelnen Stämme sind untereinander durch verwandtschaftliche Beziehungen und durch enge phylogenetische Korrelationen verkettet, die sich auf Schalenform und -größe, auf Ohrlänge und Skulptur, ja auch auf die Variabilität aller dieser Eigenschaften erstrecken. Die Kosmoceratenstämme bilden somit eine natürliche Einheit, die unter den gleichen Verhältnissen lebte und sich zeitlich parallel entwickelte, möge das nun darauf beruhen, daß sie von ihren Stammeltern ähnliche Erbanlagen mitbekamen, die sich im Laufe der Zeit entfalteten, oder darauf, daß sie auf gleiche Umweltsbedingungen in analoger Weise reagierten.

Die Vorfahren. Es ist verlockend, über die statistisch erarbeiteten und belegten Ergebnisse heraus den Blick auf die größeren Zusammenhänge zu richten und die Frage zu erörtern, aus welchen Formen unsere Stammlinien abzuleiten sind. Die nahe morphologische Verwandtschaft spricht dafür, daß sie auf gemeinsame Ahnen zurückgehen, und in der Tat läßt sich ja bereits im untersuchten Zeitraum verfolgen, wie sich die Entwicklungslinien nach unten hin vereinigen, denn fünf Reihen bei 1300 cm stehen nur drei bei 0 cm gegenüber, nämlich *Zugokosmoceras*, *Kosmoceras* s. str. und *Anakosmoceras*, und von diesen sind sich die beiden ersten schon so ähnlich geworden, daß ihr baldiges Zusammenlaufen sehr wahrscheinlich ist. Somit benötigen wir nur zwei Wurzeln, eine für die Gruppe *Zugokosmoceras-Kosmoceras*, die einen leicht geschwungenen Mundsaum besitzt, eine zweite für die geohrte *Anakosmoceras-Spinikosmoceras*-Gruppe; es fragt sich nur, welche der Kosmoceraten des Unter-callovien, die ja systematisch der Stammgruppe *Kepplerites* angehören, in Betracht kommen.

Als Ahnen von *Zugokosmoceras* und *Kosmoceras* s. str. darf man mit großer Wahrscheinlichkeit *Kepplerites calloviensis* an-

sehen<sup>1)</sup> (Taf. IV, Fig. 1), der in fast allen seinen Eigenschaften gewissermaßen in der rückwärtigen Verlängerung der genannten Stämme liegt: die Involution wird noch stärker, die Flankenknotten verschwinden noch früher, die Rippen sind noch feiner und zahlreicher, die Windungen sind noch geblähter, vor allem paßt die Ontogenie der Teilungsziffer mit ihrem kräftig aufwärtigen Schwung sehr gut in das Gesamtbild der *Zugokosmoceras*arten (vgl. Abb. 54).

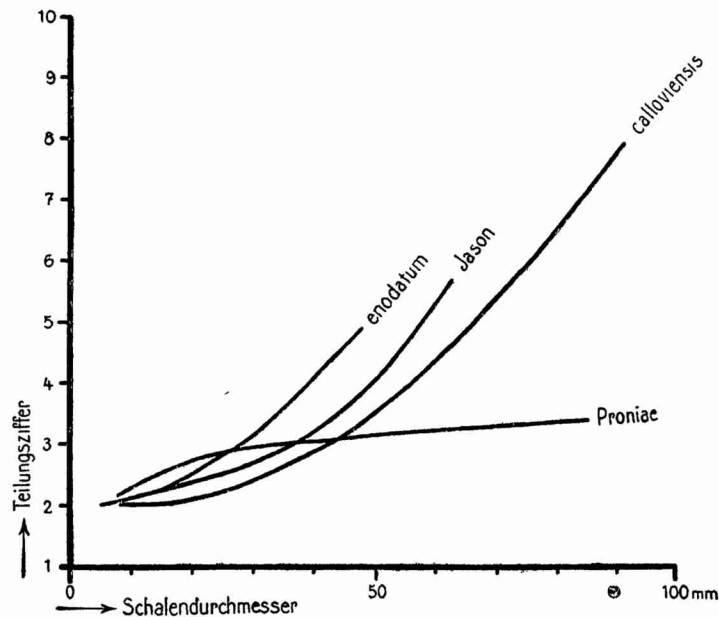


Abb. 54. Die ontogenetische Entwicklung der Teilungsziffer bei *Kepplerites calloviensis* und einigen Arten des *Zugokosmoceras*stammes.

Abweichend ist allein die Größe, denn *calloviensis* besitzt Schalen von etwa 100 bis 110 mm Durchmesser, während die ältesten *Zugokosmoceras* nur etwa 60 mm, die ältesten *Kosmoceras* etwa 70 mm messen. Doch dürfte diese Differenz kein prinzipielles Hindernis für eine stammesgeschichtliche Verbindung darstellen, denn phylogenetische Größenschwankungen sind ja mehrfach festgestellt worden.

Als Stammform von *Anakosmoceras* und damit auch von *Spinikosmoceras* kommt, da die Ohren ein sehr konstantes Merkmal darstellen, nur ein geohrter *Kepplerites* in Frage, in erster Linie wohl *quinqueplicatum* (Taf. IV, Fig. 2), doch läßt sich dies nicht mit Sicherheit sagen. Trifft unsere Annahme zu, so ist wiederum be-

1) Wofür bereits NIKITIN (1881) eingetreten ist.

merkwürdig, daß *quinqueplicatum* mit 40—50 mm Durchmesser größer ist als die ältesten Anakosmoceraten mit noch nicht 40 mm. Die parallelen Größenkurven von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* würden damit um eine neue Welle erweitert werden, die von einem Minimum zu Beginn des Mittelcallovien zu einem weiteren Maximum im Unter-callovien führt. Es sei jedoch ausdrücklich erwähnt, daß die Ahnen nur auf Grund der Formverwandtschaft erschlossen, nicht dagegen statistisch-biostratigraphisch ermittelt wurden. Auch fehlen bislang vermittelnde Typen.

Die Nachkommen. Entsprechend unsicher ist naturgemäß auch die Fortsetzung unserer Stämme in den jüngeren Teil des Obercallovien. Das gilt weniger von *Zugokosmoceras*, bei dem Schalenform und Skulptur sich nicht mehr wesentlich ändern, desto mehr aber vom *Kosmoceras*-stamm, der erst im jüngsten Callovien zur Hauptentfaltung kommt. Über dem Horizont 1300 cm verliert *Kosm. Duncani* (Taf. IV, Fig. 3) allmählich den hochrechteckigen Querschnitt und geht in Gehäuse mit gerundeten Windungen, kräftigen, spitzen Knoten und stärker gebündelten Rippen über, die als *Kosm. gemmatum* benannt sind (Taf. IV, Fig. 4). Im weiteren Verlauf der Entwicklung unterliegen Schalengröße und Querschnitt keinen beträchtlichen Wandlungen mehr, nur die Berippung wird dadurch noch mehr verdichtet, daß zu den gebündelten Außenrippen auch Innenrippenbündel hinzutreten, womit die Art *Kosm. spinosum* erreicht ist (Taf. IV, Fig. 5). Damit erhält die untere Flankenhälfte, die bislang nur wenige kräftige Rippen trug, zahlreiche eng stehende, die an Flankenknoten zusammengefaßt sind. Darüber hinaus wird auch noch der Raum zwischen den ziemlich entfernt stehenden Flankenknoten skulptiert, indem sich Innen- und Außenrippen zu durchlaufenden ungeknoteten Zwischenrippen verbinden<sup>1)</sup>, was sich in der Ontogenie von *Kosm. spinosum* sehr gut verfolgen läßt (vgl. Teil V). Im Laufe der Zeit entstehen immer mehr Bündel- und Zwischenrippen, sodaß die jüngsten Formen zahlreiche feine, engstehende Rippen und nur noch relativ wenige Knoten tragen. Daß die Arten *Kosm. Duncani*, *gemmatum* und *spinosum* in der Tat zu einem Stamme gehören, wird, abgesehen von manchen andern Kennzeichen, wie Rippenschwung, Lage der Knoten usw. auch durch die ontogenetischen Kurven der Bündelungsziffern nahegelegt, die bei allen dreien über ein Maximum laufen und damit eine Form besitzen, die sich bei keinem andern Stamme wiederfindet (vgl. Abb. 55). Im jüngeren Obercallovien scheinen sich zwei Zweig-

1) Hierfür vgl. die betr. Abbildung auf Taf. V.

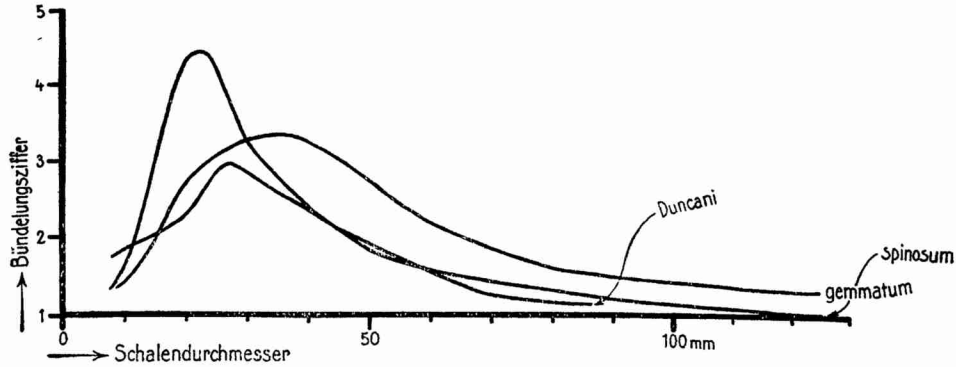


Abb. 55. Die ontogenetische Entwicklung der Bündelungsziffer bei den jüngeren Arten des *Kosmoceras*stammes.

reihen von *Kosmoceras* abzuspalten, so ein Ast, der vermutlich von *Duncani* über *Rowlstonense* zu *Duncani* var. LAH. (non Sow.) führt und ganz fein skulptiert ist, ja zum Schluß Rippen und Knoten im Alter fast völlig verliert. In ähnlicher Weise ist die Art *spoliatum* wohl als kleinwüchsiger Seitenzweig von *spinosum* anzusehen (vgl. hierüber Teil V).

Aus *Anakosmoceras* wie aus *Zugokosmoceras* entspringen keine neuen Arten mehr, die wesentlichen Veränderungen bestehen vielmehr nur noch in einer Verdichtung der Rippen und Erhöhung der Bündelungsziffer bei etwa gleichbleibender Größe. *Spinikosmoceras* dagegen besitzt wieder einiges Interesse, weniger wegen des *ornatum*-Astes, der ohne beträchtliche Formänderung bald ausstirbt, sondern wesentlich wegen des *aculeatum*-Zweiges, in dem sich ganz die gleichen Skulpturveränderungen wie bei *Kosmoceras*, aber schon bedeutend früher vollziehen. *Spinikosm. aculeatum* erhöht im Laufe der Zeit seine Bündelungsziffer mehr und mehr bis auf Werte über 3, dann aber setzt ähnlich wie beim Übergang von *gemmatum* zu *spinosum* die Entwicklung von gebündelten Innenrippen ein, zu denen gleichfalls knotenlose Zwischenrippen hinzutreten (Taf. IV, Fig. 6). So nimmt *Spinikosm. transitionis*, das zugleich mit *Kosm. gemmatum* lebt, die *spinosum*-Skulpturstufe zeitlich voraus und könnte mit letzterer Art verwechselt werden, wenn nicht Größe, Querschnitt, Ohr usw. dem vorbeugen.

### 9. Stratigraphische Verteilung der Kosmoceraten in anderen Gebieten.

Zum Schlusse sei noch kurz die Frage gestreift, inwieweit die aufgestellte stratigraphische Folge und damit auch die Phylogenie der Kosmoceraten Allgemeingültigkeit beanspruchen darf. Eine

abschließende Antwort läßt sich heute aus dem Grunde noch nicht geben, weil von keinem andern Platze so genaue und reichhaltige Aufsammlungen vorliegen wie aus Mittelengland. Noch relativ am besten ist das von mir untersuchte Profil von Popilany bekannt, dessen Fossilführung aus Tabelle 126 hervorgeht<sup>1)</sup>. Die Übereinstimmung mit Peterborough ist so gut, wie man es bei der Menge des vorliegenden Materials und der gänzlich andern

Tabelle 126.

Vergleich der stratigraphischen Verteilung der Kosmoceraten in Popilany (Litauen) und Peterborough (Mittelengland).

Profilhöhe in Popilany cm	Fossilinhalt in Popilany	Entsprechende Profilhöhe in Peterborough cm
751—765	<i>Kosm. spinosum</i>	ca. 2900
634—690	<i>Zugokosm. Proniae</i> <i>Anakosm. compressum</i> <i>Spinikosm. aculeatum, transitionis</i> <i>Kosm. Duncani, gemmatum, Rowlstonense</i>	ca. 2650
564—633	<i>Zugokosm. Proniae</i> <i>Spinikosm. aculeatum, m. f. Pollux-ornatum, ornatum</i> <i>Kosm. Duncani, m. f. Duncani-gemmatum, gemmatum</i>	ca. 1800
524—563	<i>Zugokosm. Grossouvrei, Proniae</i> <i>Spinikosm. Pollux</i> <i>Kosm. Duncani</i>	ca. 900
429—523	<i>Zugokosm. Grossouvrei, Proniae</i> <i>Spinikosm. Castor, Pollux</i> <i>Kosm. pollucinum, Duncani</i>	ca. 900
389—428	<i>Zugokosm. obductum</i>	ca. 700
254—388	<i>Zugokosm. obductum</i> <i>Spinikosm. Castor</i>	ca. 700
164—253	<i>Zugokosm. obductum</i> <i>Anakosm. Gulielmii</i> <i>Spinikosm. Castor, Pollux</i> <i>Kosm. pollucinum</i>	ca. 700
100—163	<i>Zugokosm. Jason, m. f. Jason-obductum</i> <i>Anakosm. Gulielmii</i> <i>Spinikosm. Castor</i>	ca. 150
32—99	<i>Zugokosm. Jason, m. f. Jason-obductum</i> <i>Anakosm. Gulielmii, m. f. Gulielmii-Castor</i> <i>Spinikosm. Castor</i> <i>Kosm. Hylas.</i>	ca. 100

1) die zugleich eine nomenklatorische Berichtigung früherer Darstellungen (BRINKMANN 1923, 1927) bietet.

Tabelle 127.  
Vergleichende Stratigraphie der Kosmoceraten in verschiedenen Gebieten Europas.

Stufen	Nordwest- deutschland (eigene Unter- suchungen)		Süddeutschland (insbes. nach L. REUTER 1908)		Krakau-Balin (nach K. WÓJCIK 1910)		Rjasan (nach J. LAHUSEN 1883)		Elatma, Kostroma, Rybinsk (nach S. N. NIKITIN 1881—1885)	
	Zonen	Fossilinhalt	Zonen	Fossilinhalt	Zonen	Fossilinhalt	Zonen	Fossilinhalt	Zonen	Fossilinhalt
Unter- oxford	—	—	<i>biamatum</i>	—	<i>cordatum</i>	—	<i>cordatum</i>	—	<i>cordatum</i>	<i>Kosm. spinosum</i>
	<i>Zugokosm. Promiae</i> <i>Kosm. spinosum</i>				<i>Lamberti</i>	—	<i>Lamberti</i>	<i>Kosm. Duncani</i> var.		<i>Spinikosm. aculeatum,</i> <i>" ornatum,</i> <i>" transitionis</i> <i>Kosm. Duncani,</i> <i>" spinosum</i>
Ober- callovien			<i>" ornatum"</i>	<i>Kosm. Duncani,</i> <i>" spinosum</i>		<i>Kosm. Duncani,</i> <i>" ornatum"</i>	<i>mosque- sis</i>	<i>Spinikosm. Castor,</i> <i>" Pollux,</i> <i>" ornatum,</i> <i>" aculeatum,</i> <i>" transitionis</i> <i>Kosm. Duncani,</i> <i>" gemmatum</i>	<i>Leachi</i>	<i>Zugokosm. Grossouerei,</i> <i>" enodatum</i> <i>Anakosm. " Guitelmii</i> <i>Spinikosm. Castor</i> <i>Kosm. Duncani</i> <i>Kosm. " Waldheimii</i> <i>" Tschernischevi</i>
					<i>athleta</i>			<i>Zugokosm. enodatum,</i> <i>" Jason</i> <i>Anakosm. " Guitelmii</i> <i>Spinikosm. " Pollux</i>	<i>Mila- schevici</i>	
Mittel- callovien	<i>Zugokosm. obductum</i> <i>Kosm. pollucinum</i>	<i>Anakosm. Guitelmii</i> <i>Spinikosm. Castor,</i> <i>" Pollux</i>	<i>Castor- Pollux</i>	<i>Anakosm. Guitelmii</i> <i>Spinikosm. Castor,</i> <i>" Pollux</i>		<i>Zugokosm. Jason</i> <i>Spinikosm. Castor,</i> <i>" Pollux</i>	<i>mutatus</i>			
	<i>Zugokosm. Jason</i> <i>Anakosm. Guitelmii</i>	<i>Jason</i>	<i>Jason</i>	<i>Zugokosm. enodatum,</i> <i>" Jason</i>	<i>anceps</i>			<i>Spinikosm. " Pollux</i>		
Unter- callovien	<i>Keppl. Goweri- anus</i> <i>" hexagonus</i> <i>" calloviensis</i>	<i>Keppl. Goweri- anus</i> <i>" cf. callo- viensis</i>	<i>macro- cephalus</i>	<i>Keppl. Goweri- anus</i> <i>" cf. callo- viensis</i>	<i>macro- cephalus</i>	<i>Keppl. Goweri- anus</i> <i>" callo- viensis</i>	<i>Goweri- anus</i>	<i>Keppl. Goweri- anus</i>	<i>Elatmae</i>	<i>Keppl. Goweri- anus</i> <i>" cf. callo- viensis</i>

Sedimentfolge erwarten darf. Augenscheinlich sind in Popilany noch sehr viel größere Lücken als bei Peterborough vorhanden, auch Aufarbeitungen mögen hier eine Rolle spielen.

Noch ungenauer muß der Vergleich mit Nordwestdeutschland, Süddeutschland und Innerrußland ausfallen, da aus diesen Bezirken nur ganz rohe Einteilungen vorliegen. Die Tabelle 127 (S. 223) erweist zum mindesten, daß keine gröberen Unstimmigkeiten gegenüber England bestehen.

#### 10. Zusammenfassung der Ergebnisse von Teil III.

Die Kosmoceraten sind dadurch bemerkenswert, daß zwischen den einzelnen getrennt nebeneinander herlaufenden Stämmen eine Reihe von engen Beziehungen und parallelen Entwicklungstendenzen feststellbar sind.

So läuft die Kurve der Schalengröße von *Zugokosmoceras* und *Anakosmoceras* sehr streng parallel und besitzt zwei Maxima bei etwa 130 und nahe 790 cm (S. 182 ff.). Auch *Spinikosmoceras* zeigt einen ähnlichen Entwicklungsgang, aber nur während der Zeit 136—539 cm, im übrigen herrscht eher negative Korrelation (S. 186). *Kosmoceras* s. str. scheint sich ähnlich wie die beiden ersten Stämme zu entwickeln (S. 186). Gleichsinnig mit der Größe schwankt wahrscheinlich die Wandstärke der Schale (S. 188 ff.). Ob die Ursachen der Parallelentwicklung endogener oder exogener Art sind (Nahrungsmenge usw.), läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden (S. 190 ff.).

Die Ohrlänge von *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* steht in ziemlich enger phylogenetischer Korrelation (S. 192 ff.).

Die Bündelung der Außenrippen beginnt in allen Stämmen um 860 cm — abgesehen von einigen verfrühten Vorläufern beim feinrippigen *Gulielmiiast* und im *Kosmocerasstamm* — nimmt im Laufe der Zeit fast stetig zu und bildet so ein sehr gutes Beispiel paralleler Entwicklung (S. 194 ff.). Eine regelrechte Rekapitulation der Ontogenie durch die Phylogenie findet nur bei den Ästen von *Spinikosmoceras* statt, in den übrigen Fällen laufen die individuellen Entwicklungskurven über ein Maximum und senken sich später wieder, ein Zeichen dafür, daß der phylogenetische Impuls im Alter seine Wirkung auf die Schalen verliert (S. 197 f.).

Nicht nur die Eigenschaften selbst, sondern auch die Variabilität der Eigenschaften steht in phylogenetischer Korrelation. Besonders die Schalengröße und -form sowie die Ohrlänge variieren in verschiedenen Stämmen gleichzeitig stärker oder schwächer (S. 200 ff.); weniger einheitlich, aber immer noch merklich ist das



gleiche bei den Berippungseigenschaften festzustellen (S. 202 ff.). Neben der positiven scheint in manchen Fällen auch negative Korrelation zu herrschen. Da die Schwankungen der Variationskoeffizienten verschiedener Merkmale innerhalb des Stammes gleichzeitig ablaufen, so wechseln bei den Kosmoceraten Perioden der Lockerung mit Epochen der Festigung des Typus und zwar bei allen Stämmen merklich zur selben Zeit.

Die mittlere Variabilität der Eigenschaften ist bei allen Reihen von bezeichnender und ziemlich gleichbleibender Größe. Überall haben Enddurchmesser und Endwindungshöhe den kleinsten, die Nabelweite einen mittleren, die Berippungseigenschaften einen ziemlich hohen und die Ohrlänge den größten Variationskoeffizienten (S. 199).

Die Variabilität neuer Eigenschaften scheint in mehreren Fällen anfangs recht groß zu sein und später, gewissermaßen nach der Einpassung des Merkmals in den Gesamtorganismus, wieder abzunehmen (S. 205).

Die Aufspaltung von Stammreihen läßt sich in der *Anakosmoceras-Spinikosmoceras*-Gruppe vor allem an der Entwicklung der Teilungsziffer verfolgen. *Spinikosmoceras* entsteht wahrscheinlich ziemlich früh aus *Anakosmoceras* durch Rippenreduktion und -streckung (S. 207). In späterer Zeit spalten sich von *Anakosmoceras* zwei Seitenäste ab, ein grobrippiger und ein feinrippiger, die bald wieder verschwinden (S. 207). Im *Spinikosmoceras*-stamm nimmt die Teilungsziffer beträchtlich ab, bis auf dem Tiefpunkt der Kurve, gleichzeitig mit der Aufspaltung von *Anakosmoceras*, eine Teilung in zwei Äste stattfindet, den sehr grobgerippten, kleinwüchsigen und bald aussterbenden *ornatum*-Zweig und den länger lebenden, größeren *aculeatum*-Zweig, in dem die Teilungsziffer wieder steigt (S. 209). Aus der Ontogenie der Teilungsziffer lassen sich die Verwandtschaftsverhältnisse recht gut ablesen, insbesondere die nahen Beziehungen zwischen den ältesten Formen des *Anakosmoceras*- und des *Spinikosmoceras*-stammes; ferner sind die Kurven der *Anakosmoceras*-arten einerseits, der *Spinikosmoceras*-arten andererseits je unter sich recht ähnlich (S. 211).

Die oft genannte Hypothese des Geschlechtsdimorphismus der Ammoniten mit und ohne Ohr läßt sich auf die Kosmoceraten nicht anwenden, vielmehr sprechen hier die stratigraphische Verteilung und die phylogenetische Verknüpfung der Formen entschieden dagegen (S. 212).

Die relative Häufigkeit der Stämme verändert sich unter einigen Schwankungen recht erheblich. Zu Beginn sind *Zugokos-*

*moceras* und *Anakosmoceras* etwa im Verhältnis 3:1 beteiligt, in den jüngsten Schichten sind *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* (*aculeatum*-Zweig) fast gleich häufig. Der *ornatum*-Zweig und *Kosmoceras* betragen immer nur wenige % (S. 213). Im einzelnen ist auffällig, daß in den Breccienlagen die großwüchsigen Stämme (*Zugokosmoceras*, *Kosmoceras*) gegenüber den kleinen (*Anakosmoceras*, *Spinikosmoceras*) stark angereichert sind; wahrscheinlich beruht dies auf postmortaler Auslese (S. 216).

In einem Überblick sind nochmals die hauptsächlichsten Formwandlungen dargestellt, die die Kosmoceratenstämme, häufig auf parallelen Entwicklungsbahnen, durchlaufen (S. 216 ff.). Die Vorfahren der *Zugokosmoceras*-*Kosmoceras*-Gruppe sind wahrscheinlich in *Keplerites calloviensis*, die von *Anakosmoceras* und *Spinikosmoceras* in *Kepl. quinqueplicatus* zu suchen, die beide im Unter-callovien leben und alle Eigenschaften primitiver undifferenzierter Ahnenformen besitzen, nur sind sie wieder großwüchsiger als ihre Abkömmlinge im Unteren Mittelcallovien (S. 218). Im höheren Obercallovien entwickeln sich *Zugokosmoceras*, *Anakosmoceras* sowie der *ornatum*-Zweig nicht mehr sehr viel weiter, dagegen entfaltet der *aculeatum*-Zweig und vor allem *Kosmoceras* s. str. noch einen beträchtlichen Formenreichtum. Auch hier tritt wieder Parallelentwicklung auf, und zwar erwerben sowohl die Nachkommen von *Spinikosmoceras* wie die von *Kosmoceras*, erstere früher, letztere später, gebündelte Innenrippen und durchlaufende Zwischenrippen. Von *Kosmoceras*, das allmählich einen rundlichen Querschnitt erwirbt, scheinen sich auch noch zwei Seitenäste abzuspalten (S. 220).

Zum Schluß wird durch einige stratigraphische Tabellen ein Beleg dafür geliefert, daß die zeitliche Aufeinanderfolge und damit auch die Stammesgeschichte der Kosmoceraten in andern Gebieten von Mittel- und Osteuropa im ganzen die gleiche sein muß wie in Mittelengland (S. 221 ff.).