

VERMUTETER DIMORPHISMUS BEI DER AMMONITENGATTUNG *BENUEITES*

von R. A. Reyment

Paläontologisches Institut der Universität Uppsala

(Bei der Schriftleitung eingegangen am 3. September 1970)

SUMMARY

Abstract. The mammitid ammonite genus *Benueites* occurs in the upper part of the Lower Turonian of Cameroon, Nigeria, and Morocco in West and Northwest Africa and in beds of the same age in northeastern Brazil (Sergipe sedimentary basin), Trinidad, and Colombia.

Six species of the genus are discussed here. They are *B. benueensis* Reyment, *B. spinosus* Reyment (the first species described), *B. fronterensis* sp. nov., *B. colombiensis* sp. nov., *B. reymonti* Collignon and *B. collignoni* sp. nov.

The taxonomic analysis of the material, together with a supporting morphometric treatment of quantitative, qualitative and dichotomous variables derived from the shells, gives a strong indication that *Benueites* may display a variety of dimorphism, hitherto unknown. Until similar dimorphism has been found amongst other ammonite groups, I have preferred a conservative approach and have named both possible dimorphs in the conventional manner. The suggested dimorphic pairs are *benueensis-spinosus*, *fronterensis-colombiensis* and *collignoni-reymonti*. The essential feature of the dimorphism is that one of the pair is ornamented with dense ribs which are only feebly adorned with tubercles, while the other member has much coarser ribbing, and usually three rows of tubercles, namely, umbilical, upper and lower ventrolateral, the former being mostly more numerous and stronger than the umbilical row. The ventral furrow of the first group is deep and narrow and seldom cut by ribs, whereas that of the second category is broad and shallow and frequently crossed by ribs.

The group of *Benueites* is paleobiogeographically important, because it characterizes the first, well-defined breakthrough for southernmost Atlantic ammonites to the northern sector of the South Atlantic Ocean. Other species occur in profusion, but the *Benueites* offer the easiest means of identifying the extent of the distribution of the southern Atlantic faunal elements.

INHALT

1. Abstract
2. Einleitung
3. Zur Fassung der Gattung *Benueites*
4. Zur Frage des Vorhandenseins eines Dimorphismus
5. Gestein und Vorkommen
6. Taxonomischer Teil
7. Die morphometrische Variation
8. Paläobiogeographische Betrachtungen
9. Schlusswort
10. Schrifttum

EINLEITUNG

In dieser Abhandlung wird die Ammonitengattung *Benueites* (Unterfamilie Mammitinae) ausführlich behandelt und zwar zum Teil mit Hilfe der multivariatstatistischen Methoden Hauptkoordinatenanalyse und Komponentenanalyse. Die sehr wertvollen Ergebnisse besonders des erstgenannten Verfahrens erboten weiteren Beleg für das Vorkommen eines vermuteten Dimorphismus bisher unbekannter Art bei der Gattung.

Dieser Dimorphismus zeichnet sich dadurch aus, dass die eine Form (*Forma A*) nur schwach beknotet erscheint, während die andere (*Forma B*) nicht nur drei Knotenreihen besitzt, sondern sich auch durch eine gröbere Berippungsweise auszeichnet. Das letztgenannte Kennzeichen ersten Ranges bezieht sich auf die Gestaltung der Seitenrippen. Bei der *Forma A* sind die Seitenrippen

stets zahlreich und sichelförmig gebogen; bei der Forma B dagegen sind die Rippen weniger zahlreich und können manchmal die für die Gattung typische Aussenfurche überqueren, was bei der Forma A nur selten der Fall ist. Die vorgeschlagenen Morphopaare sind: *benueensis-spinosus*, *fronterensis-colombiensis*, und *collignoni-reymenti*. Das erstangeführte Glied dieser Paare gehört zur Forma A, das zweitgenannte zur Forma B.

Die Prioritätsregel setzt fest, dass die Benennung der Forma A als Leitname gilt. Die multivariatbiometrische Analyse des Materiales deutet u. a. darauf hin, dass die in Kolumbien vorkommenden Vertreter der Gattung wahrscheinlich der Gruppe von *benueensis-spinosus* entstammen; Übergangsformen zwischen den beiden Gruppen konnten identifiziert werden.

Regionale Verbreitung der Gattung *Benueites*: Kamerun, Nigeria and Marokko im westlichen Afrika; Brasilien, Trinidad und Kolumbien in Südamerika.

Ich möchte an dieser Stelle dem Vorstand des British Museum (London) für die Möglichkeit, dieses Material studieren zu können danken. Ich danke auch der Firma Petrobrás, Brasilien, für wertvolle Hilfe im Gelände in Nord-Ost-Brasilien. Grosszügige Hilfe bei der Geländearbeit auf Trinidad, wobei die Fundstelle der im Britischen Museum befindlichen Sammlung neuentdeckt wurde, haben mir Dr. Erik Kjellesvig-Waering (Standard Oil/New Jersey) und Dr. J. Frampton (Texaco) geleistet. Allen diesen Herren spreche ich meinen aufrichtigen Dank aus. FK Jürgen Schöbel (Uppsala) danke ich für die sprachliche Bereinigung des Manuskriptes. Die photographische Behandlung des Materiales erfolgte im Paläontologischen Institut, Uppsala, ebenso die Herstellung der Zeichnungen. Für wertvolle Einsätze hierbei danke ich Herrn G. Andersson und Frau Dagmar Engström.

ZUR FASSUNG DER GATTUNG *BENUEITES*

Die Gattung *Benueites* wurde vom Verfasser (Reyment, 1954) für kleine Formen im Unterturon Nigerias aufgestellt, welche sich von den bis dahin



Abb. 1. Fundstellen für Arten der Gattung *Benueites*.

bekanntesten Vertretern der Turonammoniten völlig unterschieden.

Als wichtige Merkmale dieser Gattung wurden die folgenden Eigenschaften angeführt: das Vorhandensein einer schmalen Aussenfurche, die auf den inneren Windungen verhältnismässig regelmässig ausgebildet erscheint und auf den äusseren breiter und seichter wird; der allgemeine Habitus des Gehäuses ist komprimiert (d. h. seitlich gedrückt) und mässig evolut, wobei ungefähr ein Viertel des Durchmessers vom Nabel eingenommen wird. Dieser Charakter scheint bei sämtlichen bekannten Arten der Gattung recht konstant zu sein. Die Seitenornierung besteht aus feinen, sichelförmigen Streifen. Die Beknotung der Seiten variiert: Das Grundmuster besteht aus einer Reihe Nabelknoten und zwei Reihen Aussenknoten, welche erheblich zahlreicher als die Nabelknoten sind. Bei gewissen Arten können die Aussenknotenreihen verblasen oder sogar ganz ausbleiben. *Bemerkungen:* *Benueites* scheint einerseits mit *Mammites* Laube und Bruder und andererseits mit *Watinoceras* Warren verwandt zu sein. Es kann bisweilen schwierig sein, junge Individuen von *Mammites* von erwachsenen Vertretern der Forma B von *Benueites* zu unterscheiden — ein solches Beispiel habe ich im Material aus Trinidad gefunden. Stark verzierte *Benueites*, bei denen eine grosse Anzahl der Rippen sich über die Ventralseite fortsetzen, können auf verräterische Weise gewissen *Watinoceras*-Arten ähneln.

ZUR FRAGE DES VORHANDENSEINS EINES DIMORPHISMUS

Auf Grund dieses neuen Materiales von *Benueites* scheint es ziemlich sicher zu sein, dass bei dieser Gattung eine bei Ammoniten bisher unbeschriebene Form von Dimorphismus vorkommt. Obwohl mir das Vorhandensein eines Dimorphismus gesichert erscheint, habe ich trotzdem in diesem Zusammenhang ein konservatives Vorgehen gewählt. Folglich habe ich den beiden morphologischen Formen eigene Artnamen gegeben, aber gleichzeitig eine Prioritätsregel angegeben, welche im Falle eines einwandfrei bewiesenen Dimorphismus angewendet werden soll.

Die in dieser Arbeit vorgelegte Untersuchung deutet darauf hin, dass die Morphotypen in zwei gut getrennte Gruppen zerfallen. Die eine Gruppe kann als *Forma A* bezeichnet werden. Sie zeichnet sich dadurch aus, dass die Knotenverzierung sehr schwach entwickelt erscheint; sie kann auch manchmal ganz und gar wegbleiben; dazu lässt sich das Vorhandensein feiner, sichelförmiger Rippen fügen. Meist ist die Aussenfurche regelmässig ausgebildet.

Die Skulptur der zweiten Gruppe, die der *Forma B*, zeichnet sich durch ihre mangelnde Regelmässigkeit aus. Zwar sind die drei Knotenreihen meistens vorhanden, besonders die unterste Reihe jedoch kann ausbleiben; die Rippen sind im allgemeinen gröber und weniger regelmässig, und die Gestaltung der Aussenfurche schwankt in Bezug auf ihre Breite.

Bei der bereits bekannten und beschriebenen Ausbildung des Geschlechtsdimorphismus bei Ammoniten stimmen die als Männchen und Weibchen gedeuteten Formen im Bau ihrer Gehäuse weitgehend überein, unterscheiden sich jedoch in der Anzahl der Windungen und damit auch der Kammern. Die dadurch bedingten Grössenunterschiede führten zu den Bezeichnungen Mikroconch (= kleines Gehäuse) für das Gehäuse eines kleinen, als Männchen angesehenen Tieres, und Makroconch (= grösseres Gehäuse) für das eines grösseren, als Weibchen angenommenen. Entsprechende Verhältnisse finden sich bei den rezenten Tin-

tenfischen und Kraken, deren Weibchen erheblich schwerer und länger als die Männchen sind.

Bei erwachsenen Makroconchen weisen der gekammerte Teil des Gehäuses und die Wohnkammer unterschiedliche Skulptur auf. Als weiteres Unterscheidungsmerkmal kann die verschiedenartige Ausformung der Mundränder bei Makro- und Mikroconchen dienen.

Der vermutete Dimorphismus bei *Benueites* unterscheidet sich in allen wesentlichen Einzelheiten von dem oben angeführten; insbesondere erlaubt das in dieser Arbeit untersuchte Verhältnis keinen, dem oben angeführten ähnlichen, Vergleich mit rezenten Cephalopoden, da die erwachsenen Vertreter der beiden Formen gleich gross sind und etwa die gleiche Anzahl Kammern haben.

GESTEIN UND VORKOMMEN

TRINIDAD

Bei dem Trinidader Vorkommen handelt es sich um einen dunkelgrauen Kalkstein. Die Lage des Fundortes, die bei meinem Besuch 1970 sehr schwierig zu ermitteln war, geht aus Abb. 2 hervor. Auf den dem Museumsmaterial beigelegten Etiketten sind mehrere Fundorte (Stollmeyer Quarry, Hermitage Estate, Plaisance) angegeben. Diese Namen beziehen sich jedoch auf die gleiche Gegend, möglicherweise sogar auf den gleichen Platz. Das Vorkommen gehört eigentlich zu der eoänen San Fernando-Fmn, in der umgelagerte Kalksteinblöcke auftreten; die Lieferformation dieser Blöcke, die *Benueites* enthalten, ist jedoch auf Trinidad nirgendwo zu entdecken.

Die Kalksteinblöcke enthalten neben *Benueites*-Arten auch andere Ammoniten und kleine Pelecypoden.

Diese Fauna umfasst die folgenden Arten:

- Benueites spinosus* Reymont
- B. benueensis* Reymont
- B. reymonti* Collignon
- B. collignoni* sp. nov.
- Hoplitooides ingens* (von Koenen)
- Coilopoceras* sp.
- Mammites* sp.
- Neoptychites* sp.
- Inoceramus* sp.



GEOLOGISCHE ÜBERSICHTSKARTE DES POINTE-A-PIERRE-GEBIETES, TRINIDAD

Abb. 2. Geologische Übersichtskarte des Pointe-à-Pierre-Gebietes, Trinidad.

NIGERIA

Im Zusammenhang mit einer im Jahre 1951 begonnenen regionalpaläontologischen Untersuchung der Benue-Provinz Nigerias fand ich auf der südlichen Seite des Benue-Flusses, in der unmittelbaren Nähe des Fischerdörfleins Wadatta unweit der Bezirkstadt Makurdi, einen an Versteinerungen sehr reichen, dunklen Kalkstein. Bei der taxonomischen Untersuchung des in den Jahren 1951 und 1953 eingesammelten Materiales, welche im British Museum (Natural History), London, unter der Leitung meines verehrten Lehrers Dr. L. F. Spath erfolgte, ergab es sich, dass eine reiche Anzahl Interesse erweckender Arten vertreten waren. Unter anderem befand sich unter den Ammoniten eine Gruppe hübscher, ausgezeichnet erhaltener Individuen für die späterhin die neue Gattung *Benueites* aufgestellt wurde.

Die Zusammensetzung der Wadattafauna ist wie folgt:

- Benueites benueensis* Reymont
- B. spinosus* Reymont
- Kamerunoceras jacobsoni* Reymont
- Mammites mutabilis mutabilis* Reymont⁺
- M. m. benueensis* Reymont⁺
- Coilopoceras* ? sp.
- Hoplitoides ingens* (von Koenen)
- H. g. makurdiensis* Reymont
- H. gibbosulus gibbosulus* (von Koenen)
- H. crassicostratus* Reymont

Die beiden Unterarten von *Mammites*, mit einem (+) bezeichnet, stellen ein interessantes Paar dar und könnten eine vergleichbare dimorphe Erscheinung wie bei *Benueites* darstellen.

Wie aus der obigen Liste deutlich hervorgeht, ist das Wadattavorkommen hauptsächlich eine Vergesellschaftung von Arten der Gattungen *Mammites*, *Hoplitoides*, *Kamerunoceras* und *Benueites*, wovon die beiden letztgenannten zum erstenmal aus dieser Lokalität beschrieben worden waren. Übrigens kommen auch Gastropoden und Pelecypoden vor, sowie Fragmente von kleinen Scaphopoden und Fischen.

KOLUMBIEN

Vor einigen Jahren machte mein geschätzter Kol-

lege C. W. Wright (London) mich darauf aufmerksam, dass in Trinidad echte Vertreter der Arten *B. benueensis* und *B. spinosus* vorkommen. Später, in einer Publikation von Bürgl (1961), ist mehrmals erwähnt worden, dass in Kolumbien diese beiden Arten vorhanden sind.

Die Kolumbienfauna enthält die folgenden Arten:

- Benueites spinosus* Reymont
- B. benueensis* Reymont
- B. fronterensis* sp. nov.
- B. colombiensis* sp. nov.
- Hoplitoides* sp.
- Neoptychites* cf. *telingaeformis* Solger
- Mammites* sp.
- Inoceramus* sp.

MAROKKO

Collignon (1966) hat in einer wichtigen Abhandlung über die Kreideammoniten Marokkos (Tarfaya) die beiden Arten *spinosus* und *benueensis* angeführt, sowie eine neue Art der Gattung aufgestellt, welcher er den Namen *Benueites reymonti* gab. In dieser Arbeit sind eine Reihe ausserordentlich wichtiger Angaben gemacht worden, welche ich hier ganz kurz zusammenfasse. Die für den oberen Teil des unteren Turon Nigerias, Kameruns und Marokkos gemeinsamen Ammonitenarten sind die folgenden; die mit einem + bezeichneten Formen sind in allen Gegenden zu finden; die mit einem § angedeuteten Formen kommen im oberen unteren Turon Brasiliens und Marokkos vor:

- Watinoceras guentheri* Reymont⁺
- W. besslandi* Reymont⁺
- Kamerunoceras jacobsoni* Reymont^{+ §}
- Glebosoceras glebosum* Reymont⁺
- Mammites chouberti* Collignon[§]
- Benueites spinosus* Reymont^{+ §}
- B. benueensis* Reymont^{+ §}

Diese Angaben sind von besonderer Bedeutung für die Deutung der geographischen Verbreitung und Entwicklungsgeschichte von *Benueites*; ich werde später auf dieses Material zurückkommen.

BRASIL IEN

In der letzten Zeit haben mehrere Paläontologen

über die Kreideammoniten Brasiliens publiziert. An erster Stelle steht der erfahrenste Kenner der Kreidestratigraphie Brasiliens, Dr. Karl Beurlen (Recife/Tübingen). Wertvolle Beiträge sind auch von G. Beurlen, P. E. de Oliveira und I. M. Brito geliefert worden. Obwohl *Benueites* in dieser Literatur nicht erwähnt wird, ist sein Vorkommen durch persönliche Beobachtungen des Verfassers gesichert. Es handelt sich um zwei Stücke. Das eine davon liegt in der Sammlung des Geologischen Institutes der Universität Pernambuco, Recife (Universidade Federal de Pernambuco, Escola de Geologia) und wurde von K. Beurlen in dem Sapucarikalkstein beim Dorf Laranjeiras gesammelt (Nr. 228, ges. 12. 9. 1958). Das Stück ist nicht gut erhalten, aber konnte von Beurlen als möglicher Vertreter von *Benueites benueensis* anerkannt werden, was er mir vor mehreren Jahren brieflich mitteilte.

Das zweite Stück ist von G. Beurlen auch in der Nähe von Laranjeiras gesammelt worden und befindet sich in der paläontologischen Sammlung der Firma Petrobrás (Salvador, Bahia). Es ist ebenfalls schlecht erhalten, scheint aber ein typisches Exemplar von *Benueites spinosus* zu sein, was ich bei einem Besuch in Maceió, Brasilien, bestätigen konnte.

Die mit dem westafrikanischen Turon gemeinsamen Arten sind in Tabelle 1 aufgeführt worden.

Tabelle 1. Geographische Verbreitung gewisser in Brasilien vorkommende Turonammoniten

Art	Nigeria	Kamerun	Gabon
§ <i>Kamerunoceras jacobsoni</i> Reymont	×		
§ <i>Benueites spinosus</i> Reymont	×	×	
§ <i>Benueites benueensis</i> Reymont	×		
§ <i>Hoplitoides ingens</i> (von Koenen)	×	×	
§ <i>Neoptychites telingaeformis</i> Solger	×	×	
+ <i>Bauchioceras nigeriense</i> (Woods)	×		×
+ <i>Pachyvascoceras bartii</i> (Hyatt)	×		
+ <i>Pachyvascoceras globosum</i> Reymont	×		
+ <i>Gombeoceras gongilense</i> (Woods)	×		
+ <i>Wrightoceras wallsi</i> Reymont	×		×
§ oberes unteres Turon			
+ unteres unteres Turon			

KAMERUN

Vor einigen Jahren hatte ich dank der Freundlichkeit Dr. K. Diebels (Berlin) die Gelegenheit, Material aus älteren Sammlungen der Kameruner Kreide zu bestimmen (Reyment, 1957). Unter den vielen Formen dieser Sammlung entdeckte ich ein grosses Exemplar von *Benueites spinosus*, und zwar das grösste bisher gefundene Exemplar dieser Art.

TAXONOMISCHER TEIL

In diesem Teil der Abhandlung werde ich die Taxonomie der *Benueites*-Gruppe in konservativer und herkömmlicher Weise behandeln. Ich habe diese Behandlungsweise gewählt, da sich meines Erachtens die schwierigen Begriffe in einem einzigen Zusammenhang besser betrachten und verstehen lassen. Die in diesem Abschnitt angegebene Reihenfolge der Arten stimmt jedoch dadurch mit dem vermuteten Sexualdimorphismus überein, dass der schwach verzierte Geschlechtstypus stets als der erste Name eines Paares steht. Falls sich der vermutete Dimorphismus in der Zukunft feststellen lässt, schlage ich als Prioritätsregel vor, dass der zweite Name eines Paares ungültig wird.

A. Vermutetes Geschlechtspaar *benueensis-spinosus*

Benueites benueensis Reymont

Taf. I, Fig. 1—4; Taf. II, Fig. 1, 3, a—c, 4, 5;

Taf. IV, Fig. 4; Taf. X, Fig. 4, a—b

1954 *Benueites benueensis* sp. nov., Reymont, S. 156, Taf. 3, Fig. 2, 4.

1955 *Benueites benueensis* Reymont, Reymont, S. 58, Taf. 13, Fig. 3, 4 a, b.

1966 *Benueites benueensis* Reymont, Collignon, S. 38, Taf. 20, Fig. 5—7.

Gehäuseform: Die scheibenförmigen Gehäuse der Vertreter dieser Art sind klein; der Durchmesser ist meist geringer als 50 mm. Der Nabel ist etwas evolut (vgl. Taf. IV, Fig. 4) und nimmt etwa ein Viertel des Durchmessers des Gehäuses ein. Die Aussenseite ist mässig gewölbt und trägt eine regelmässige schmale Aussenfurche (Taf. I, Fig. 1 b), welche auf der letzten Windung etwas breiter

und seichter wird. Bei einem Durchmesser von 15 mm besteht das Gehäuse aus fünf Windungen (Taf. I, Fig. 2 a).

Die Berippung: Ich behandle zuerst die Berippung grösserer Individuen. Bei einem Radius von etwa 8 mm besteht die Skulptur aus feinen, meist ungeteilten Rippen. Bei einem Windungsradius von 15 mm macht sich eine Neigung zu einer Zweiteilung der Rippen mehr bemerkbar. Bei einigen Individuen unserer Sammlung können die Rippen der zuletzt entwickelten Windung gröber gestaltet erscheinen, auf der Wohnkammer tritt jedoch die normale Berippung auf (Taf. X, Fig. 4, a—b).

Hier und da kommt eine kräftigere Rippe vor, welche die allgemeine Ordnung der Berippung stört (Taf. I, Fig. 4; Taf. II, Fig. 5). Die Rippen setzen sich selten über die Ventralseite hin fort (Taf. II, Fig. 3 b).

Die Beknotung: Bei ziemlich erwachsenen Individuen kommen vereinzelt schwache Nabelknoten vor (Taf. II, Fig. 1). Querlaufende Aussenknoten sind zahlreicher als die Nabelknoten. Manchmal sind sie wegen der unansehnlichen Grösse der Aussenknoten eher als Verdickungen des Aussenteiles gewisser Rippen zu betrachten (Taf. II, Fig. 3, a—b). In den allermeisten Fällen stehen sie einander gegenüber und sitzen dicht an der Ventralfurche.

Variation der Verzierung: Wo die Aussenschicht erwachsener Individuen (zwar umkristallisiert) erhalten ist (Taf. II, Fig. 5) sieht man eine in gewissen Hinsichten andere Skulptur. Unter anderem lassen sich wellenförmige Rippen erkennen, welche an einem Nabelknoten oder einer Nabelverdickung anfangen und mit bis zu fünf normalen Rippchen versehen sind. Anwachsstreifen sind auf der äusseren Hälfte der Flanken erkennbar und liegen in den Räumen zwischen den Rippchen.

Mundsaum: Der Mundsaum eines kleinen Exemplares (Taf. IV, Fig. 4) zeigt keine Besonderheiten. Das mundsaumtragende Stück besteht aus viereinhalb Windungen (mit grösstem Durchmesser = 16 mm); einige der Rippen seines gekammerten Teiles weisen obere Aussenknoten und

seltene, schwache Nabelknoten auf. Auf der Wohnkammer des Stückes kommen keine Aussenknoten vor.

Morphologie der inneren Windungen

Bei einem Windungsradius von 6 mm besteht die Verzierung aus sehr feinen, leicht gebogenen Rippen und einer tiefen Ventralfurche. Viele dieser Rippen teilen sich auf der Seitenmitte. In diesem Stadium sind keine Knoten vorhanden. Der Nabel ist breit und hat hier einen Durchmesser von 5 mm. Die innersten Windungen eines *Benueites* lassen sich nicht spezifisch identifizieren. Stücke wie das auf Taf. I, Fig. 3, a—b abgebildete sind daher besonders wertvoll. Dieses aus Kolumbien stammende Bruchstück zeigt mit aller wünschenswerten Deutlichkeit die feine, streifenähnliche Berippung der inneren Windungen und ausserdem die typische Skulptur des erwachsenen Gehäuses. Das auf Taf. II, Fig. 4 abgebildete Stück zeigt, dass die ersten Windungen glatt, und dass die ersten Erscheinungen der Seitenverzierung schwache, breite, wellenförmige Bildungen sind. Eine Furche ist auf der Aussenseite der kleinsten Windungen nicht ausgebildet. Bei etwas grösseren Individuen treten Nabelknoten auf, welche manchmal ganz rund und mässig kräftig sind (Taf. II, Fig. 1).

Aptychus

Ein gut erhaltenes Exemplar (C25269; Durchmesser = 24 mm) trägt die Hälfte eines Doppelaptychus (Taf. II, Fig. 3 b). Der Aptychus hat eine grösste Länge von 8.5 mm. In seiner Grösse und allgemeinen Form stimmt er mit dem Windungsquerschnitt des tragenden Ammoniten ausgezeichnet überein und es scheint mir nicht allzu weit hergeholt zu sein anzunehmen, dass der Aptychus von diesem Ammoniten stammt.

Der Aptychus besitzt nicht nur feine, konzentrische Streifen, sondern auch einige schwache Radialwellen.

Vorkommen: Kamerun, Nigeria, Marokko, Brasilien, Trinidad, Kolumbien.

Sammler: F. W. Penny (1921).

Benueites spinosus Reyment

Taf. II, Fig. 2, a—b; Taf. III, Fig. 1, a—b; 2, 3, a—b, 4, a—b; Taf. IV, Fig. 1, a—c, 2, a—b, 3

1954 *Benueites spinosus* sp. nov., Reyment, S. 155, Taf. 3, Fig. 1, 1 a.

1955 *Benueites spinosus* Reyment, S. 58, Taf. 13, Fig. 2.

1957 *Benueites spinosus* Reyment, S. 58, Taf. 8, Fig. 2.

1966 *Benueites spinosus* Reyment, S. 38, Taf. 20, Fig. 4, 4 a.

Gehäuseform: Das kleine scheibenförmige Gehäuse trägt bei fortgeschrittenen Zuwachsstadien eine breite Ventralfurche. Die inneren Windungen sind mit einer Aussenfurche versehen, jedoch nicht die allerinnersten Windungen, wie es auch bei *benueensis* nicht der Fall ist. Die Nabelbreite beträgt etwa ein Viertel des Durchmessers des Gehäuses. Die Seiten sind wenig gewölbt und der Übergang zwischen Lateralseite und Ventralseite geschieht allmählich, wobei dieser Abschnitt wohlgerundet erscheint.

Die Skulptur

Die Berippung: Die Rippen grösserer Individuen überqueren manchmal die Aussenseite, bei einigen Gehäusen sogar regelmässig (Taf. II, Fig. 2 b; Taf. III, Fig. 1 b; Taf. IV, Fig. 1 b). Die Rippchen sind sichelförmig gebogen und fangen an der Nabelkante an, bisweilen jedoch direkt an einem Nabelknoten. Die Felder zwischen den Rippen tragen feine Zuwachsreifen. Wo sowohl obere als auch untere Aussenknoten vorkommen, können diese oft durch mässig starke, gerundete, vorwärts gerichtete Rippen verbunden sein (Taf. IV, Fig. 2 b).

Die Beknotung: Die Rippen bilden am Rand der Ventralvertiefung zitzenförmige bis längsgestreckte Knötchen (Taf. III, Fig. 1, a—b). Auch gerundete ventrolaterale Knoten treten bisweilen auf, diese kommen aber unregelmässig vor (Taf. III, Fig. 1 a).

Variation der Verzierung: Auf der Wohnkammer der Vertreter dieser Art geschieht eine merkbare Verblässung der Verzierung, wobei auch die normale Regelmässigkeit der Skulptur abnimmt (Taf. IV, Fig. 1, a—b). Die Länge der Wohnkammer

beträgt etwa eine halbe Windung (Taf. IV, Fig. 1 a, 1 c).

Sutur: Bei erwachsenen Individuen ist die Suturlinie derjenigen von *B. benueensis* sehr ähnlich, scheint aber, was die Anzahl der Lobenzacken betrifft, einen gewissen Unterschied aufzuweisen (Taf. IV, Fig. 1 c). Der Aussensattel besitzt eine ausgeprägte Medianvertiefung.

Morphologie der inneren Windungen

Kleine Individuen von *B. spinosus* scheinen eine dichte Berippung zu besitzen. Echte Nabelknoten fehlen ihnen (dritte Windung), aber bisweilen treten etwas verdickte Rippen auf, welche sich von der Nabelkante bis oberhalb der Seitenmitte erstrecken. Die jüngsten Windungen sind glatt (Taf. IV, Fig. 3). Im grossen und ganzen lässt sich feststellen, dass sich bis mindestens zur dritten Windung die beiden Arten dieses Morphopaars nicht trennen lassen.

Bemerkungen

Die Exemplare von *B. spinosus* aus Kolumbien haben eine Neigung, etwas breiter als diejenigen des Atlantikgebietes zu sein. Im allgemeinen lassen sich die folgenden Bemerkungen über die Gestaltung der Suturlinie von juvenilen Gehäusen dieses Morphopaars anführen. Bei einem Windungsradius von etwa 5 mm ist der Aussensattel breit und mit einem Mittenlobus versehen; der erste Seitenlobus ist ganz klein und ungezackt (Taf. X, Fig. 2 a). Der erste Seitensattel erscheint wohlgerundet und trägt einige Zacken. Der zweite Seitenlobus ist klein und seicht. Bei einem Windungsradius von 4 mm (dritte Windung) sieht man, dass der Siphonalsattel mit einem Sättelchen ausgestattet ist (Taf. X, Fig. 3, a—b).

Grobrippen kommen bisweilen bei beiden Arten dieser Gruppe vor. Das in Collignon (1966, Taf. 20, Fig. 7) abgebildete Stück zeigt typische Grobrippen wie man sie bei gewissen Spezimen aus Trinidad und aus Nigeria sieht.

Vorkommen: Nigeria, Marokko, Brasilien, Trinidad, Kolumbien.

Sammler: F. W. Penny (1921).

B. Vermutetes Geschlechtspaar
fronterensis-colombiensis

Benueites fronterensis sp. nov.

Taf. V, Fig. 1, a—b, 2, 3, a—b, 4, 5;

Taf. VI, Fig. 1, a—b, 2, a—b, 3, a—b

Derivatio Nominis: La Frontera, Kolumbien.

Locus Typicus: Unteres Turon, La Frontera, Kolumbien.

Diagnose: Scheibenförmiges Gehäuse, leicht sichelförmige und regelmässige Rippchen; schwache, regelmässige, schräggestellte obere Aussenknoten, wenigere untere Aussenknoten, die nur auf später angelegten Windungen ausgebildet sind; eigentliche Nabelknoten fehlen bei allen Zuwachsstadien.

Gehäuseform: Das Gehäuse zeichnet sich dadurch aus, dass es scheibenförmig, mit sehr flachen Lateralseiten, erscheint. Hierdurch ist die Windungshöhe ziemlich hoch. Der Nabel ist mässig breit (Taf. VI, Fig. 2 a), doch ist sein Durchmesser etwas weniger als ein Viertel des Gehäusedurchmessers. Den ersten drei Windungen fehlt jegliche Skulptur. Die Breite der Anfangskammer beträgt 0.1 mm.

Die Berippung: Die Rippen sind fein gestaltet, zahlreich und leicht geschwungen (Taf. V, Fig. 2). Sie teilen sich manchmal, aber nicht immer, auf der Seitenmitte (Taf. V, Fig. 1 a; Taf. VI, Fig. 1 a) und kommen sogar auf verhältnismässig jungen Windungen vor (Taf. V, Fig. 3 a). Schon auf dem dritten Umgang lassen sich schwache Rippen erkennen (Taf. V, Fig. 5).

Die Beknotung: Schwache, schräggestellte obere Aussenknoten, welche eigentlich eine Verdickung des ventralen Abschlusses der Rippen ausmachen (Taf. VI, Fig. 3 b), stellen ein typisches Merkmal dieser Art dar. Diese Knotenreihe bildet daher eine gezackte Furchenkante. Untere Aussenknoten treten sehr selten auf (Taf. V, Fig. 4), und dann nur auf grösseren Stücken. Nabelknoten kommen überhaupt nicht vor. In der Nähe des Mundsaumes (Taf. V, Fig. 2) geschieht eine Verdichtung der Berippung.

Holotypus: Das in Taf. VI, Fig. 1, a—b abgebildete Stück, B. M. C76102.

Vorkommen: La Frontera, Alban, 53 km NW Bogotá, Kolumbien.

Sammler: W. Wright-Barker (1958).

Bemerkungen

Die hier beschriebene Art ähnelt am meisten *B. benueensis*, unterscheidet sich von diesem aber dadurch, dass der Windungsquerschnitt erheblich höher ist und die Aussenknoten regelmässig auftreten. Die Aussenfurche dieser Form ist schmal und regelmässig ausgebildet; sie wird nur selten von Rippen überquert. Das Material besteht fast ausschliesslich aus guten Bruchstücken; einige gut erhaltene Gehäuse sind jedoch vorhanden.

Benueites colombiensis sp. nov.

Taf. VII, Fig. 1, a—b, 2, a—c, 3, a—b

Derivatio nominis: Kolumbien — Colombia.

Locus Typicus: Unteres Turon, La Frontera, Kolumbien.

Diagnose: Mässig evolutes, scheibenförmiges Gehäuse mit ziemlich niedriger Windungshöhe. Starke, leicht gebogene, sich regelmässig teilende Rippen; obere und untere Aussenknoten auf allen Rippen vorhanden, Nabelknoten dagegen selten oder ganz fehlend; auf erwachsenen Gehäusen keine eigentliche Aussenfurche, jedoch erheblich abgeschwächte Rippen auf der Ventralseite; innere Windungen mit breiter Furche versehen.

Gehäuseform: Die Gehäuseform der inneren Windungen wird durch die ziemlich niedrige Windungshöhe dominiert, dazu kommt der Einfluss der schwach aufgeblähten Lateralseiten. Mit zunehmendem Alter werden aber die Windungen höher und die Seiten flacher. Nabel ist mässig breit (Taf. VII, Fig. 3 a), etwa ein Viertel des Gehäusedurchmessers. Die Gestaltung der Anfangswindungen ist unbekannt.

Die Berippung: Die leicht sichelförmigen, bisweilen gegabelten, Rippen sind ziemlich kräftig. Sie teilen sich im äusseren Drittel der Seitenmitte. Auf der Ventralseite werden die Rippen schwächer aber verblassen nur in einzelnen Fällen ganz. Die

Rippen werden zur Ventralseite hin allmählich breiter und größer.

Die Beknotung: Obere und untere Aussenknoten kommen auf allen Rippen vor. Nabelknoten, welche stets radialverlängert sind, sind selten und es gibt meistens nur einen oder zwei auf jeder Windung. Die Aussenknoten sind auf den mittleren Windungen spitzig ausgebildet, werden aber auf der Wohnkammer runder (Taf. VII, Fig. 2 a). Die Aussenknoten der obersten Reihe sind längsgestreckt.

Die Aussenfurche: Die Entwicklung der Aussenfurche erfordert eine Sonderbeschreibung. Sie ist auf erwachsenen Individuen breit und wird oft von Rippen überquert (Taf. VII, Fig. 1 b, 3 b), die auf der Ventralseite bedeutend schwächer werden. Jugendliche Windungen besitzen jedoch eine breite Aussenfurche, welche nur selten von Rippen überquert wird.

Bemerkungen

Eine der interessantesten Eigenschaften dieser Art ist die Variation in Bezug auf die Aussenfurche. *B. fronterensis* besitzt freilich keine Furche auf den innersten Windungen (Taf. V, Fig. 3 b), aber diese erscheint schmal und ziemlich tief eingeschnitten auf den Windungen erwachsener Tiere (Taf. V, Fig. 1 b).

B. colombiensis ähnelt *B. fronterensis* auf dieselbe Weise wie *B. spinosus*. *B. benueensis* ähnelt *B. colombiensis* ähnelt am meisten *B. spinosus*, unterscheidet sich aber durch gröbere Berippung und u. a. durch fehlende Nabelknoten.

Eine stammesgeschichtliche Verwandtschaft mit der *benueensis*-Gruppe scheint vorzuliegen. Es gibt in der kolumbianischen Sammlung dicke Individuen von *B. spinosus*, welche morphologisch etwa zwischen echten Vertretern von *spinosus* und *colombiensis* liegen.

Holotypus: Das in Taf. VII, Fig. 1, a—b abgebildete Stück, B.M. C53294.

Vorkommen: Oberes Unter-Turon, La Frontera, Alban, 53 Km NW von Bogotá, Kolumbien.

Sammler: W. Wright-Barker (1958).

C. Vermutetes Geschlechtspaar *collignoni-reymenti*

Benueites collignoni sp. nov.

Taf. III, Fig. 5, a—b

Derivatio Nominis: General M. Collignon, Grenoble, Frankreich.

Locus Typicus: Oberes Unter-Turon, Trinidad.

Diagnose: Scheibenförmiges Gehäuse mit hohem Windungsquerschnitt. Ventralfurche breit und flach. Seltene, schwache, abgerundete Nabelknoten. Keine eigentlichen Aussenknoten. Eng gestellte, sichelförmige Rippchen.

Gehäuseform: Das Gehäuse ist ausgeprägt scheibenförmig mit einem auffallend hohen Windungsquerschnitt, wozu die ausgeprägte Eindrückung der Flanken beiträgt. Der Nabel beträgt etwa ein Viertel des Gehäusedurchmessers. Die Aussenfurche ist flach, aber deutlich, und wird nur sehr selten von Rippen überquert.

Die Berippung: Das augenfälligste Merkmal der Berippung stellt die enge Stellung der ungegabelten sichelförmigen Rippen dar, von denen bei mittlerer Grösse etwa 35 auf den halben Umgang kommen (vergl. Taf. III, Fig. 5 a). Auf der Wohnkammer werden die Rippen unregelmässig; gröbere und feinere Rippchen stehen nebeneinander.

Die Beknotung: Schwache Nabelknoten kommen auf einigen Rippen der Wohnkammer vor. Von Belang ist das Fehlen von Aussenknoten, obwohl die Rippen auf der Aussenkante, wo sie vorwärts biegen, schwache Verdickungen entwickeln können.

Holotypus: Das in Taf. III, Fig. 5, a—b abgebildete Stück, B.M. C25299, Trinidad.

Vorkommen: Oberes Unter-Turon, Hermitage Estate, Trinidad.

Sammler: F. W. Perry (1921).

Benueites reymenti Collignon

Taf. VIII, Fig. 1, a—b; 2, 3, a—b, 4

1966 *Benueites reymenti* sp. nov., Collignon, S. 38, Taf. 20, Fig. 8—9.

Gehäuseform: Bei den glatten Jugendwindungen sind die Windungen ziemlich aufgebläht (Taf. VIII, Fig. 3 b). Die platte Aussenseite wird von zwei Seitenkanten begleitet. Bei erwachsenen Individuen ist der Windungsquerschnitt etwa quadratisch, aber mit flachen Seitenkanten ausgestattet (Taf. VIII, Fig. 1 b).

Die Berippung: Bei allen Zuwachsstadien, abgesehen von den allerersten Windungen, zeichnet sich diese Art durch die groben, verhältnismässig geraden Rippen aus (Taf. VIII, Fig. 3, a—b, 4). Die ersten Rippen sind meistens ungeteilt, aber schon bei einem frühen ontogenetischen Stadium kommen gegabelte Rippen, sowie Zwischenrippen vor. Die am frühesten auftretenden Rippen sind flachwellig. Auf der Aussenseite biegen sich die schwächer gewordenen Rippen stark vorwärts.

Die Beknotung: Jede Rippe von erwachsenen Gehäusen trägt obere und untere Aussenknoten. Dank der Gabelung der Rippen ist die Zahl der Aussenknoten etwas mehr als doppelt so gross wie die der Nabelknoten. Die oberen Aussenknoten sind ein wenig zugespitzt und in der Längsrichtung verlängert, wodurch sie zwei gebrochene gratartige Reihen bilden; daher ähnelt die Art einem ontogenetischen Stadium von *B. spinosus* (Taf. III, Fig. 1 b). Bei einigen, allerdings selten auftretenden, Individuen sind stachelig ausgebildete Aussenknoten zu finden (z. B., B. M. C25286).

Bemerkungen

B. reymonti unterscheidet sich sehr stark von den anderen Vertretern der Gattung dadurch, dass seine Verzierung erheblich stärker ausgebildet ist. Seine Relation zu *B. collignoni* ähnelt in allen Einzelheiten derjenigen zwischen *benueensis* und *spinosus*. Collignon (1966) bildet kein Exemplar von *B. collignoni* sp. nov. ab, aber im Material aus Trinidad kommen beide Formen dieses vermuteten Morphopaars reichlich vor.

Vorkommen: Oberes Unter-Turon, Hermitage Estate, Trinidad; La Frontera, Kolumbien.

DIE MORPHOMETRISCHE VARIATION

Die in diesem Abschnitt vorgelegte morphometri-

sche Analyse der Variabilität besteht aus den folgenden Bestandteilen:

Hauptkoordinatenanalyse sämtlicher Variablen zwecks Identifizierung natürlich auftretender Gruppen innerhalb des Gesamtmaterials, wo solche Gruppen wirklich vorhanden sind.

Komponentanalyse der morphologischen Variablen, um die Verhältnisse zwischen den Dimensionen der Gehäuse festzustellen.

Die Methoden der multivariatstatistischen Analyse sind sicherlich nicht allen Lesern bekannt. In diesem Zusammenhang kann ich kaum mehr als kurze Definitionen der beiden hier verwendeten Verfahren geben und muss auf eine ausführlichere Diskussion verzichten. Eine detaillierte Behandlung der morphometrischen Analyse findet sich in Blackith and Reyment (1971), wo unter anderem auch das hier behandelte Problem Erwähnung findet.

Besprechung gewisser Streuungsdiagramme:

Durchmesser und Höhe der letzten Windungen: Das Verhältnis zwischen diesen beiden Variablen für das Paar *benueensis/spinosus* ist in Abb. 3 dargestellt worden. Eine lineare Relation scheint vorzuliegen, doch mit einer gewissen Streuungsreichweite. Dazu lässt sich beobachten, dass bei beiden Arten der Verlauf des Zuwachses etwa gleichartig erscheint. Ein vergleichbares Verhältnis für Durchmesser und Windungsdicke konnte ebenfalls mittels eines Streuungsdiagrammes bestätigt werden. Das graphische Verhältnis zwischen Durchmesser und Nabelbreite sämtlicher *Benueites* dieser Sammlung weist auf eine interessante Abhängigkeit hin, nämlich dass sich bei zunehmender Grösse eine Nichtlinearität bemerkbar macht.

Hauptkoordinatenanalyse

Die ausgewählten Merkmale gehören zwei verschiedenen Kategorien an. Die eine Gruppe besteht aus reinen Grössenmerkmalen, welche in mm gemessen wurden; die andere Gruppe dagegen umfasst Zahlen, wie Anzahl der Rippen, sowie das Vorhandensein oder die Abwesenheit von Knotenreihen.

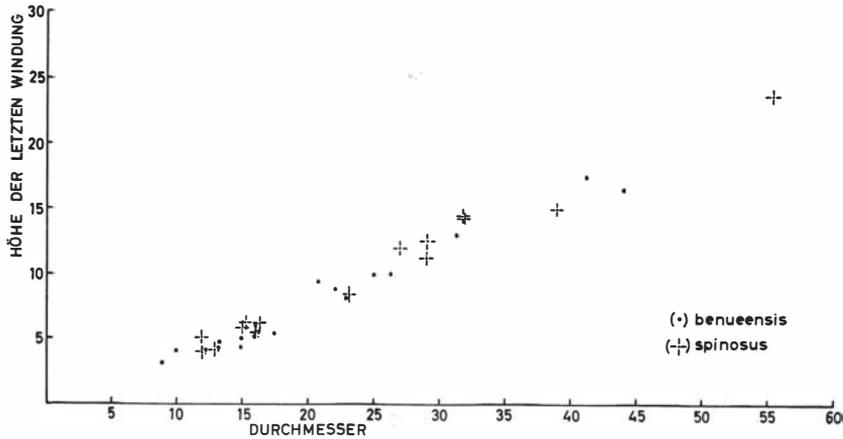


Abb. 3. Streuungsdiagramm des Verhältnisses Gehäusedurchmesser und Windungshöhe für *B. benueensis* und *B. spinosus*.

Messungen am Gesamtgehäuse

Variable	Merkmal
1	Durchmesser des Gehäuses
2	Grösste Breite des Gehäuses
3	Grösste Höhe der letzten Windung
4	Durchmesser am Anfang der letzt erhaltenen Windung
5	Grösste Nabelbreite
6	Dicke des Gehäuses am Anfang der letzten Windung
7	Grösste Breite der Ventralfurche

Übrige Merkmale

8	Anzahl der Aussenknoten auf der letzten Windung
9	Anzahl der Nabelknoten auf der letzten Windung
10	Anzahl der Rippen auf der letzten Windung; gemessen am Ventrolateralrand
11	Mit Knoten versehen oder nicht (ein qualitatives Merkmal)
12	Nabelknoten vorhanden oder nicht
13	Untere Aussenknoten vorhanden oder nicht
14	Obere Ventrolateralknoten (Aussenknoten) vorhanden oder nicht
15	Die Rippen überqueren die Aussenseite?
16	Gehäuse grösser oder kleiner als 35 mm

Die zwei ersten Koordinaten der Assoziationsmatrix sind in Abb. 4 graphisch dargestellt. Diese Koordinaten sind mit 63 % der "Gesamtvarianz" der Assoziationsmatrix gebunden, was eine befriedigende Darstellung der morphometrischen Verhältnisse erlaubt. Die Abbildung deutet auf eine sehr starke Differenzierung in zwei wohl getrennte Gruppen hin. Die eine dieser Gruppen umfasst die Arten *spinus*, *colombiensis*, und *reymonti*;

die andere die Formen *benueensis*, *fronterensis* samt juvenile Windungen. Diese Anfangswindungen entstammen den Arten *benueensis*, *reymonti* und *spinus*, soweit sie sich bestimmen lassen. Die Hauptkoordinatenanalyse zeigt auch, dass sich die ersten Windungen der verschiedenen Arten der Gattung *Benueites* morphologisch kaum voneinander trennen lassen.

Die Ergebnisse dieser Analyse unterstützen die Hypothese von zwei morphologischen Kategorien innerhalb der Gattung, nicht nur in Bezug auf die Verschiedenheiten der Skulpturdetails, sondern auch was die Dimensionen der Gehäuse anbetrifft. Schon bei der qualitativen Vorbearbeitung und taxonomischen Beschreibung des Materials liess sich eine derartige Gruppierung als mögliche und glaubwürdige Arbeitsunterlage vorstellen, aber die erforderliche Sicherheit, eine solche Aufteilung verteidigen zu können, erhält man erst bei der multivariaten Behandlung und Prüfung der diagnostischen Merkmale.

Komponentenanalyse

Die gesamte Sammlung wurde mittels Komponentenanalysen untersucht. Im ersten Falle wurden sämtliche morphologische Variablen analysiert, während im zweiten Fall die Längenvariablen ausgeschlossen waren. In beiden Fällen ist $N = 31$.

1. Sieben Variablen

Die Variablen sind signifikativ korreliert und zwar ist diese Korrelation meistens stark. Die hier be-

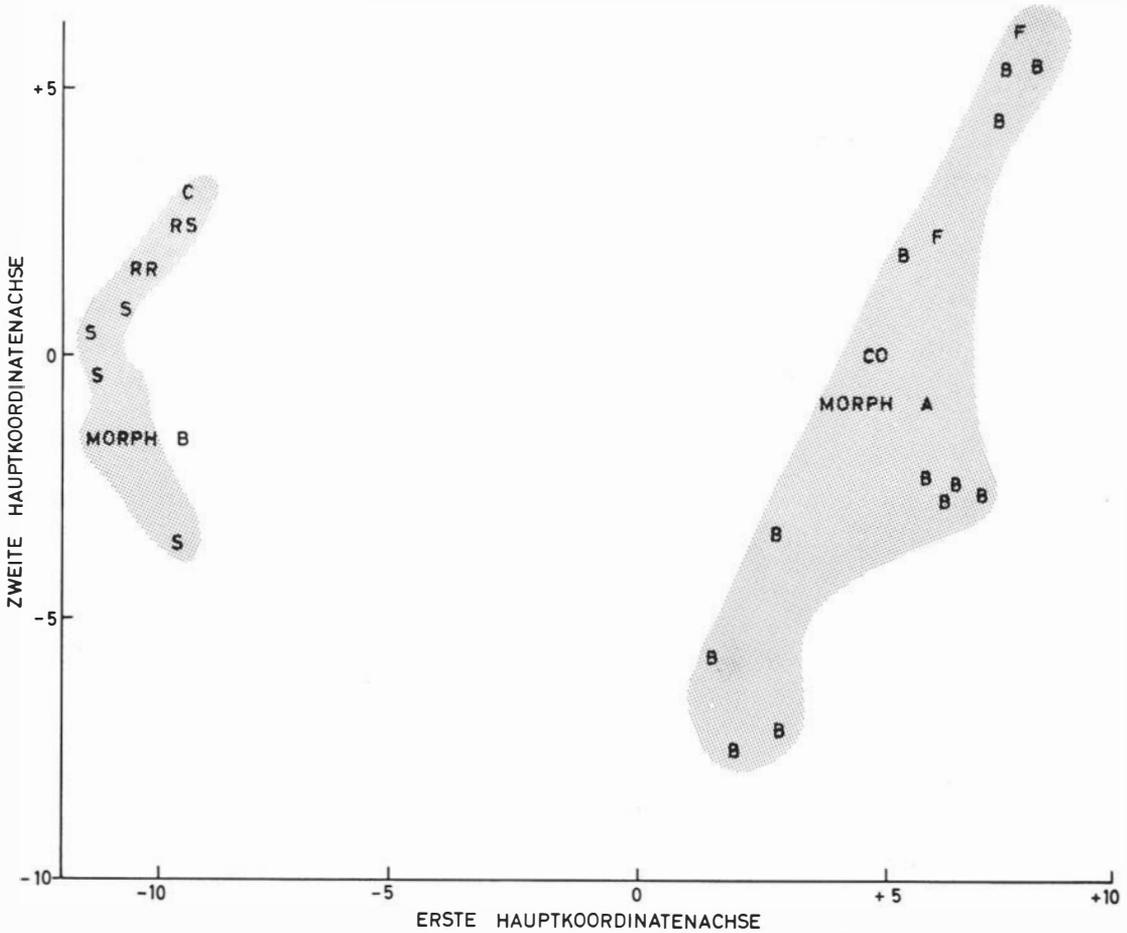


Abb. 4. Ergebnisse der Hauptkoordinatenanalyse für *benueensis* (B), *spinus* (S), *fronterensis* (F), *colom-*

handelten Variablen sind Gehäusedurchmesser (X_1), grösste Dicke des Gehäuses (X_2), grösste Höhe der letzten Windung (X_3). Durchmesser der vorletzten Windung (X_4), Nabelbreite (X_5), Dicke der vorletzten Windung (X_6), grösste Breite der Aussenfurche (X_7). Die Gleichung der ersten Komponente dieser Variablen ist:

$$Y = 0,7 X_1 + 0,2 X_2 + 0,3 X_3 + 0,5 X_4 + 0,2 X_5 + 0,1 X_6 + 0,0 X_7.$$

Aus dieser Gleichung geht deutlich hervor, dass die Aussenfurche mit den übrigen Variablen hauptsächlich unkorreliert ist. Auch in keiner der übrigen Komponenten spielt diese Variable eine irgendwie entscheidende Rolle. Diese Tatsache finde ich sehr merkwürdig.

2. Fünf Variablen

In dieser Analyse sind die beiden Durchmessermerkmale ausgelassen. Wie oben sind die Korrelationen sehr hoch, was die hohe Integration zwischen den Variablen bezeugt. Diesmal also sind die untersuchten Variablen: Dicke des Gehäuses (X_1), Höhe der letzten Windung (X_2), Breite des Nabels (X_3), Dicke der vorletzten Windung (X_4) und Dicke der vorletzten Windung (X_5). Die Gleichung der ersten Komponente dieser Variablen ist:

$$Y_1 = 0,5 X_1 + 0,7 X_2 + 0,3 X_3 + 0,3 X_4 + 0,1 X_5.$$

Diese Komponente ist mit mehr als 90 % der Gesamtvariation verbunden. Sämtliche Variablen

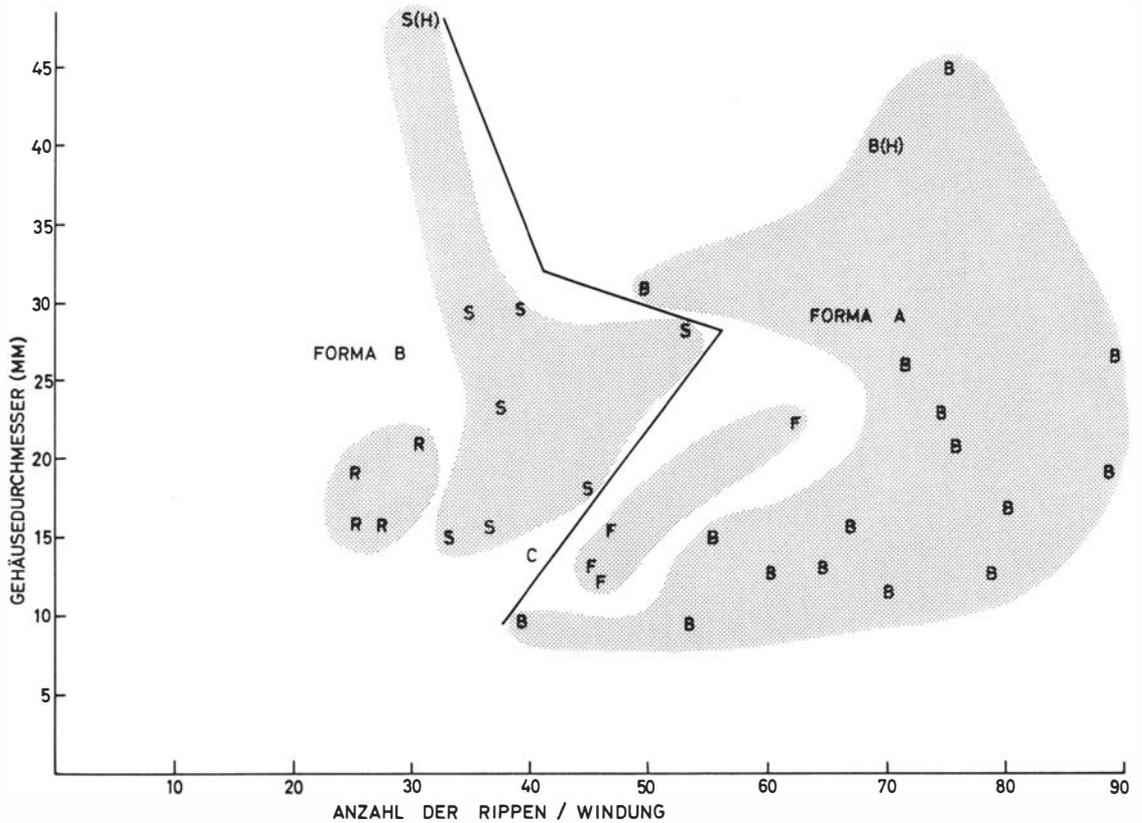


Abb. 5. Das Verhältnis zwischen Rippenzahl und Gehäusedurchmesser für *benueensis* (B), *spinus* (S), *fronterensis* (F), *colombiensis* (C) und *reymenti* (R). H = Holotypus.

sind mit der ersten Komponente stark korreliert (0,98, 0,98, 0,92, 0,96, 0,66).

Die Rippenzahl

Es ist interessant, die Rippenzahlen der sechs Arten zu vergleichen. Abb. 5 zeigt in einer graphischen Darstellung die Zahl der Rippen der letzt erhaltenen Windung als eine Funktion des Gehäusedurchmessers. Die Gruppierung der Vertreter der Forma A und derjenigen der Forma B geht sehr deutlich hervor. Dazu sieht man, dass die Individuen der verschiedenen Arten eigene Gruppen bilden. Diese Beobachtung ist von grosser Bedeutung, da sie zeigt, dass, obwohl die Koordinatenanalyse eine viel klarere und verständlichere Gruppierung der Observation ergibt, man mittels der graphischen Besichtigung der Rippenzahl eine ähnliche, wenn auch gröbere, Gruppierung erhalten kann. Unter anderem deutet das Ergebnis

darauf hin, dass der Dimorphismus mit der Be-rippung eng korreliert sein muss.

PALÄOBIOGEOGRAPHISCHE BETRACHTUNGEN

Die paläogeographische Verbreitung der Arten von *Benueites* scheint auf folgende Weise stattgefunden zu haben. Die morphometrische Analyse scheint darauf hinzudeuten, dass sich die Gattung im südlichen Bereich des südatlantischen Spaltmeeres entwickelte. Diese Vorstellung ist darauf basiert, dass das südatlantische Meer während des mittleren Teiles der Kreide gebildet worden war und zwar als Ergebnis von Driftbewegungen (Reyment, 1969). Etwa gleichzeitig war die Pernambuco-Nigeria-Barriere endgültig zugrunde gegangen und die beiden Zweige des Meeres standen in einer dauernden Verbindung — die nord-

Tabelle 2. Verzeichnis der Haupteigenschaften der vermuteten Dimorphpaare von *Benueites*.

Eigenschaft	<i>benueensis</i>	<i>benueensis-spinosus</i>	<i>fronterensis</i>	<i>fronterensis-colombiensis</i>	<i>collignoni</i>	<i>collignoni-reymeni</i>
Jugendwindungen	Die frühesten Windungen können nicht getrennt werden	Die frühesten Windungen können nicht getrennt werden	Die frühesten Windungen können nicht getrennt werden	Die frühesten Windungen können nicht getrennt werden	Die frühesten Windungen können nicht getrennt werden	Die frühesten Windungen können nicht getrennt werden
Erwachsene Berippung	feine Rippen	gröbere Berippung, Rippen manchmal geteilt	feine Rippen	gröbere Berippung, manchmal geteilt	feine Rippen	grobe Rippen, manchmal geteilt
Erwachsene Beknotung	vereinzelte Nabelknoten	vereinzelte Nabelknoten	keine Nabelknoten	Nabelknoten selten	vereinzelte Nabelknoten	vereinzelte Nabelknoten
Untere Aussen-Knoten?	sehr selten	zahlreich	sehr selten	zahlreich	keine	zahlreich
Obere Aussen-Knoten?	selten	zahlreich	zahlreich	zahlreich	keine	zahlreich
Wohnkammer	keine Aussenknoten	Schwächung	fast unveränderte Verzierung	Schwächung	Schwächung	Schwächung
Erwachsene Suturen	bei beiden Formen beinahe ident			unbekannt		unbekannt
Aussenfurche	schmal, tief, selten überquert	breit, häufig, überquert	schmal, tief, selten überquert	breit, häufig, überquert	mässig, breit, flach, nie überquert	breit, von vorwärts gebogenen schwachen Rippen überquert
Vorkommen	stets zusammen in Marokko, Kolumbien, Brasilien, Trinidad; <i>spinosus</i> nur in Kamerun		stets zusammen in Kolumbien		zusammen in Trinidad, nur <i>reymeni</i> in Marokko	

atlantischen und südatlantischen Meere wurden vereinigt. Individuen der Gruppe *benueensis-spinosus* konnten dann eine allerdings grösstenteils durch die herrschenden Strömungsverhältnisse bestimmte Migration nordwärts beginnen, teils als lebendige Tiere und zum Teil als Nekroplankton. Das eokaribische Flachmeer legte hierfür keine Hindernisse in den Weg und der nordöstliche Bereich Südamerikas konnte von *Benueites* erreicht werden. Dank einer allmählich zunehmenden geographischen Isolierung sind in jeder Migrationsgegend neue Arten der Gattung erschienen. In den zentralen Teilen von Westafrika aber ist die Gattung früh ausgestorben; weshalb lässt sich nicht ahnen.

SCHLUSSWORT

Die in dieser Arbeit vorgelegte Untersuchung deutet darauf hin, dass bei den Arten der Gattung *Benueites* zwei morphologische Gruppen vorkommen (Tabelle 2). Ich bin der Meinung, dass dieser vermutete Dimorphismus geschlechtlichen Ursprunges sein könnte und zwar aus folgenden Gründen: Die Arten kommen paarweise vor, und zwar stets so, dass das eine Mitglied des Paares grobskulptiert, das andere feinskulptiert ist. Überall wo die eine Form einer bestimmten Gruppierung vorkommt wird sie von der Ergänzung des Paares begleitet. Folglich kann man mit einer gewissen Sicherheit die Paare als untrennbar ansehen, wie es bei sexualdimorphen Gruppen normalerweise der Fall ist. Die morphometrische Analyse bestätigt das Vorhandensein eines Dimorphismus; eine Prüfung der Berippungsdichte

deutet darauf hin, dass dieses Merkmal eine Erscheinung des Dimorphismus sein könnte.

Die Untersuchung der geographischen Verbreitung des Artenkreises der Gattung stellt ein wertvolles Hilfsmittel für die Erforschung der paläoozeanographischen Entwicklung des südatlantischen Bereiches dar. Die verhältnismässig sehr weite Verbreitung der Arten von *Benueites*, von Kamerun bis Marokko und Kolumbien, deutet darauf hin, dass diese Ammoniten ohne irgendwelche Hindernisse alle Teile dieses Gebietes erreichen konnten. Dieses Verhältnis kontrastiert sehr stark mit dem während des unteren Unterjurons herrschenden, als der Migrationsweg nordwärts zum nordatlantischen Ozean abgesperrt war, obwohl eine Verbindung über Nordafrika mit der Tethys bestand.

ANGEFÜHRTE SCHRIFTEN

- Blackith, R. E. and Reyment, R. A. 1971. *Multivariate Morphometry*. Academic Press, London.
- Bürgl, H. 1961. Historia geologica de Colombia. *Revta Acad. colomb. Cienc. exact. fís. nat.*, 11, 137—191.
- Collignon, M. 1966. Les céphalopodes crétaçés du bassin côtier de Tarfaya. *Notes Mém. Serv. géol. Maroc*, 175, 148 S., 35 Taf.
- Reyment, R. A. 1954. New Turonian (Cretaceous) ammonite genera from Nigeria. *Colon. Geol. min. Resour.*, 4(2), 149—164, 4 Taf.
- 1955. The Cretaceous Ammonoidea of Southern Nigeria and the Southern Cameroons. *Bull. geol. Surv. Nigeria*, 75, 112 S., 25 Taf.
- 1957. Über einige wirbellose Fossilien aus Nigerien und Kamerun, Westafrika. *Palaeontographica*, 109 (A), 41—70, Taf. 7—11.
- 1969. Ammonite biostratigraphy, continental drift and oscillatory transgressions. *Nature*, 5215, 137—140.

TAFELERKLÄRUNGEN

Tafel I

Benueites benueensis Reymont

- 1, a—b. Hermitage Estate, Pointe-à-Pierre, Trinidad (× 5). Fig. 1 a, Seitenansicht; Fig. 1 b, Rückenansicht. B. M. C25266.
- 2, a—b. Ebendaher (× 5). Fig. 2 a, Seitenansicht; Fig. 2 b, Rückenansicht. B. M. C25299z.
- 3, a—b. La Frontera, Alban, 53 km N.W. von Bogotá, Kolumbien (× 2.5). Fig. 3 a, Seitenansicht mit inneren Windungen; Fig. 3 b, Rückenansicht. B. M. C53276.
4. Hermitage Estate, Pointe-à-Pierre, Trinidad (× 5). B. M. C25268.

Tafel II

1. *Benueites benueensis* Reymont (× 4). Hermitage Estate, Pointe-à-Pierre, Trinidad. B. M. C25265.
- 2, a—b. *Benueites spinosus* Reymont (× 5). La Frontera, Alban, 53 km NW von Bogotá, Kolumbien. Fig. 2 a, Seitenansicht eines Bruchstückes; Fig. 2 b, Rückenansicht. B. M. C53271(—75).
- 3, a—c. *Benueites benueensis* Reymont (× 3). Hermitage Estate, Pointe-à-Pierre, Trinidad. Fig. 3 a, Seitenansicht; Fig. 3 b, Seitenansicht mit Aptychus; Fig. 3 c, Rückenansicht. B. M. C25269.
4. Dieselbe Art (× 7). Ebendaher. B. M. C25302.
5. Dieselbe Art. Ebendaher (× 2,5). B. M. C25279.

Tafel III

- 1, a—b. *Benueites spinosus* Reymont (× 2,5). Hermitage Estate, Pointe-à-Pierre, Trinidad. Fig. 1 a, Seitenansicht; Fig. 1 b, Ansicht gegen die Mündung. B. M. C25271.
2. Dieselbe Art (× 2,5). Ebendaher. B. M. C25270.
- 3, a—b. Breites Individuum derselben Art. La Frontera, Alban, Kolumbien. Fig. 3 a, Seitenansicht (× 3). Fig. 3 b, Rückenansicht (× 2). B. M. C53284.
- 4, a—b. Dieselbe Art (× 5). Hermitage Estate, Pointe-à-Pierre, Trinidad. Fig. 4 a, Rückenansicht; Fig. 4 b, Seitenansicht. B. M. C25297.
- 5, a—b. *Benueites collignoni* sp. nov. Holotypus. Ebendaher. Fig. 5 a, Seitenansicht; Fig. 5 b, Rückenansicht. B. M. C25299.

Tafel IV

- 1, a—c. *Benueites spinosus* Reymont. Hermitage Estate, Pointe-à-Pierre, Trinidad. Fig. 1 a, Seitenansicht (× 3,5); Fig. 1 b, Rückenansicht (× 3); Fig. 1 c, Seitenansicht (Infrarotaufnahme) (× 3). B. M. C25264.
- 2, a—b. *Benueites spinosus* Reymont? (× 5) Ebendaher. Fig. 2 a, Seitenansicht; Fig. 2 b, Rückenansicht. B. M. C25299.
3. *Benueites spinosus* Reymont (× 5). Ebendaher. Juveniles Exemplar. B. M. C25296.
4. *Benueites benueensis* Reymont (× 5). Ebendaher. B. M. C25267.

Tafel V

Benueites fronterensis sp. nov.

- 1, a—b. La Frontera, Alban, 53 km NW von Bogotá, Kolumbien (× 5). Fig. 1 a, Seitenansicht, Fig. 1 b, Rückenansicht. B. M. C53294.
2. Hermitage Estate, Pointe-à-Pierre, Trinidad (× 5). B. M. C25299w.
- 3, a—b. La Frontera. Fig. 3 a, Seitenansicht (× 7); Fig. 3 b, Rückenansicht (× 10). B. M. C76102(a).
4. Ebendaher (× 3). B. M. C53298.
5. Ebendaher (× 10). Jungdliches Individuum. B. M. C76102(b).

Tafel VI

Benueites fronterensis sp. nov.

- 1, a—b. Holotypus. La Frontera, Alban, 53 km NW von Bogotá, Kolumbien (× 7). Fig. 1 a, Seitenansicht; Fig. 1 b, Rückenansicht. B. M. C76102(c).
- 2, a—b. Ebendaher (× 10). Fig. 2 a, Seitenansicht; Fig. 2 b, Rückenansicht. B. M. C76104(a).
- 3, a—b. Ebendaher (× 10). Fig. 3 a, Seitenansicht; Fig. 3 b, Rückenansicht. B. M. C76104(b).

Tafel VII

Benueites colombiensis sp. nov.

- 1, a—b. Holotypus. La Frontera, Alban, 53 km NW von Bogotá, Kolumbien (× 5). Fig. 1 a, Seitenansicht, Fig. 1 b, Rückenansicht. B. M. C53294a.

- 2, *a—c*. Ebendaher ($\times 5$). Fig. 2 a, Seitenansicht; Fig. 2 b, Seitenansicht eines anderen Bruchstückes dieses Exemplares; Fig. 2 c, Rückenansicht. B. M. C53288.
- 3, *a—b*. Ebendaher ($\times 7$). Fig. 3 a, Seitenansicht; Fig. 3 b, Rückenansicht. B. M. C76102(d).

Tafel VIII

- 1, *a—b*. *Benueites reymonti* Collignon. Hermitage Estate, Pointe-à-Pierre, Trinidad ($\times 5$). Fig. 1 a, Seitenansicht; Fig. 1 b, Rückenansicht. B. M. C25285.
2. Dieselbe Art. Ebendaher. Das Stück zeigt auch die inneren Windungen eines juvenilen *Benueites*. B. M. C25274.
- 3, *a—b*. Dieselbe Art ($\times 7$). Ebendaher. Fig. 3 a, Seitenansicht; Fig. 3 b, Ansicht gegen die Mündung. B. M. C25299(h).
4. Dieselbe Art ($\times 5$). Ebendaher. B. M. C25299(b).
5. *Benueites* sp. ($\times 7$). Ebendaher. B. M. C25299(c).

Tafel IX

Benueites spp. indet

1. Hermitage Estate, Trinidad ($\times 15$). B. M. C25299(d).
2. Ebendaher ($\times 7$). B. M. C25268.
3. La Frontera, Kolumbien ($\times 15$). B. M. C76104(c).
- 4, *a—b*. Hermitage Estate, Trinidad ($\times 7$). B. M. C25299(e).
- 5, *a—b*. Ebendaher ($\times 10$). B. M. C25299(x).
6. La Frontera, Kolumbien (\times). B. M. C76104(d).

Tafel X

1. *Benueites* sp. indet. Hermitage Estate, Trinidad. Juveniles Exemplar mit erhaltenem Mundsaum ($\times 7$). B. M. C25299.
- 2, *a—b*. *Benueites* sp. juv. Ebendaher. Fig. 2 a, Infrarotaufnahme ($\times 5$); Fig. 2 b ($\times 3$). B. M. C25268.
- 3, *a—c*. *Benueites* sp. juv. ($\times 10$). Ebendaher. B. M. C25299(f).
- 4, *a—b*. *Benueites benueensis* Reymont? ($\times 5$). Fig. 4 a, Seitenansicht. Fig. 4 b, Rückenansicht. B. M. C25299(g).



1a



1b



2a



2b



3a

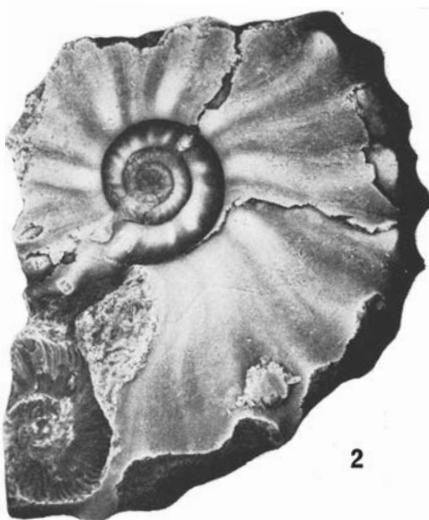
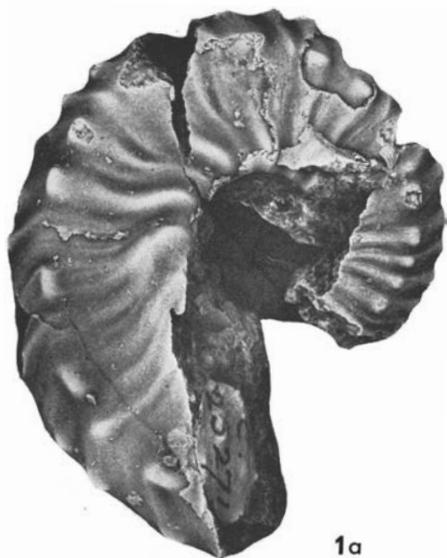


3b

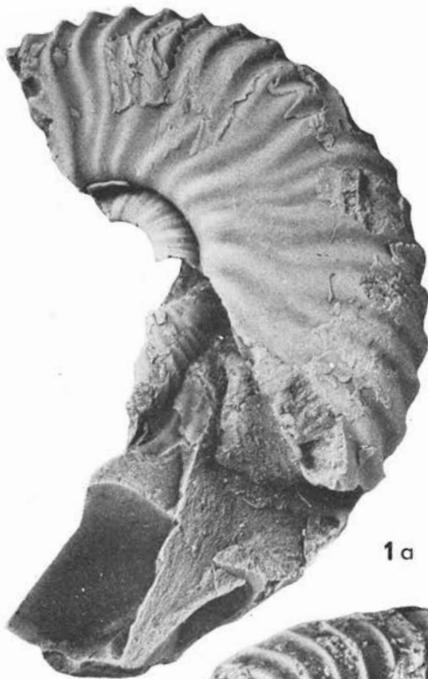


4









1a



1b



2



3a



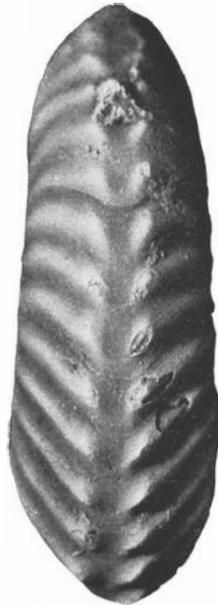
4

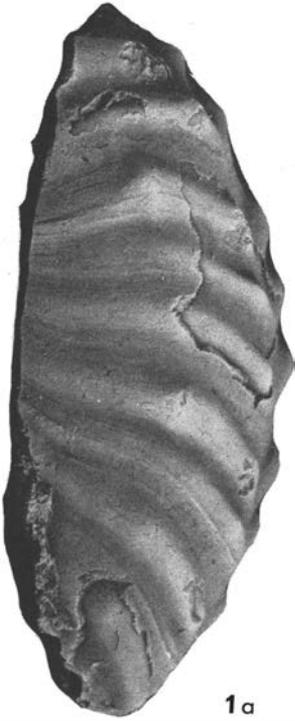


3b



5





1a



1b



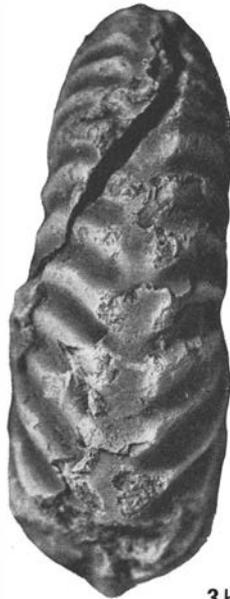
2a



2b



3a



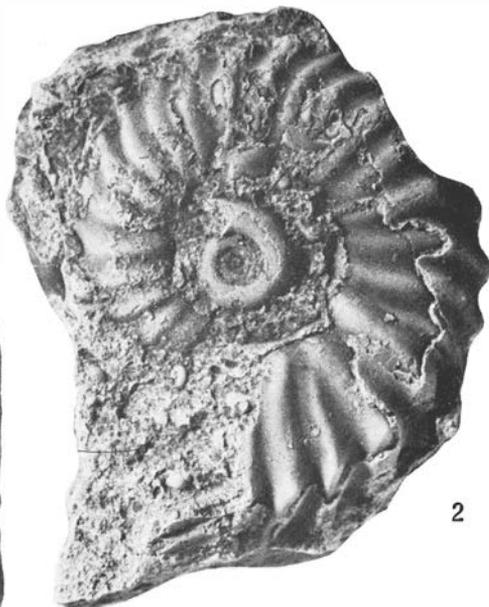
3b



2c



1a



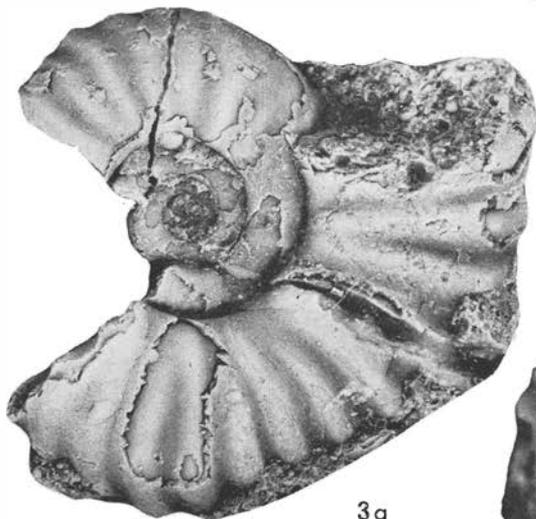
2



1b



4



3a



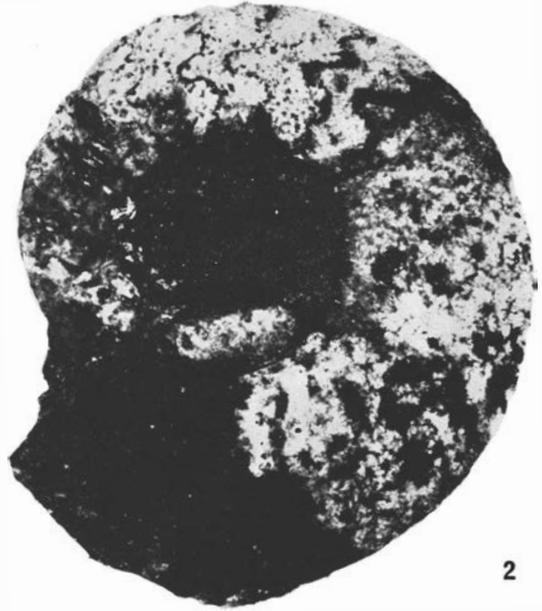
3b



5



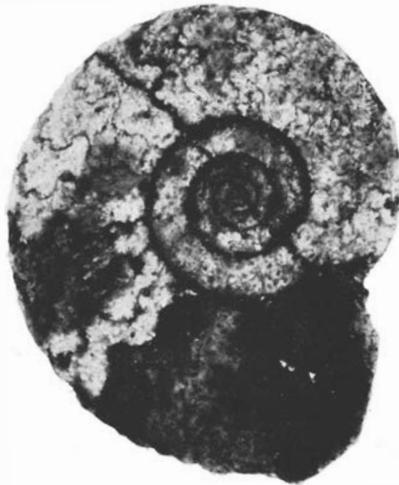
1



2



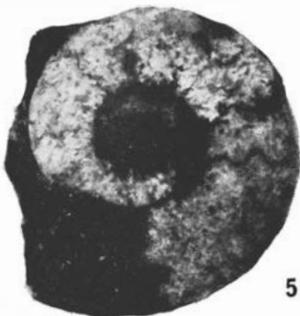
3



4a



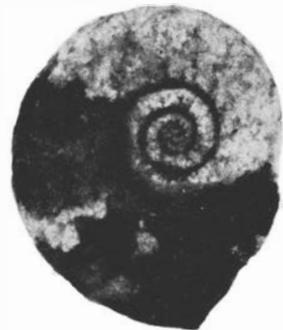
4b



5a



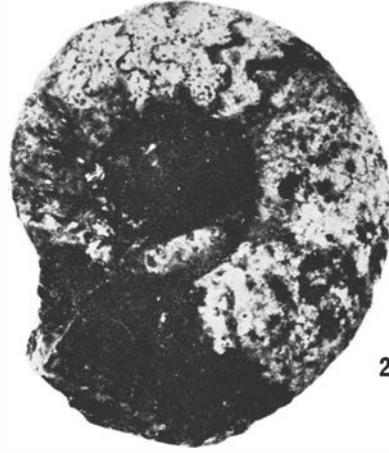
5b



6



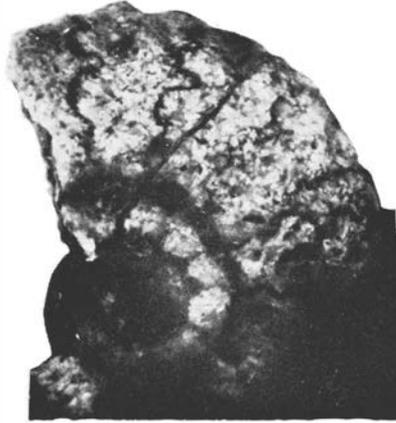
1



2a



2b



3a



3b



3c



4a



4b