

**Zeitschrift:** Eclogae Geologicae Helvetiae  
**Herausgeber:** Schweizerische Geologische Gesellschaft  
**Band:** 70 (1977)  
**Heft:** 2

**Artikel:** Revision der Ammonitengattung Gregoryceras (Aspidoceratidae) aus dem Oxfordian (Oberer Jura) der Nordschweiz und von Süddeutschland : Taxonomie, Phylogenie, Stratigraphie  
**Autor:** Gygi, Reinhart A.  
**Kapitel:** 4: Die Gattung Gregoryceras in der Nordschweiz und in Süddeutschland  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-164628>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 03.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

Mumienmergel fehlt. Ein Anzeichen für das Vorhandensein des Mumienmergels fand sich im Kanton Aargau nur oberhalb der Schellenbrücke bei Küttigen (GYGI 1969, S. 97, Schicht 4), jedoch konnten dort bis heute noch keine bestimmbar Ammoniten gefunden werden. Die charakteristische grauviolette, mikritische Bank, die grüne Mergelschlieren und meistens Eisenooide führt und im ganzen Aargauer Jura als ausgesprochener Leithorizont die tiefste Lage der Birmenstorfer Schichten bildet, hat in der Grabung bei Üken (Schicht 10 des Profils 2 auf Tf. 11) *Perisphinctes* (*Dichotomosphinctes*) *antecedens* SALFELD geliefert und darf somit als Äquivalent des Mumienkalkes von Blumberg und vom Randen gelten.

Die Birmenstorfer Schichten des Kantons Aargau (Schichten 10–18 des Profils 2, Schichten 1–12 des Profils 3, Schichten 8–32 des Profils 4 und Schichten 3a–10 des Profils 5 auf Tf. 11) führen, abgesehen von diesem basalen Horizont, weder *Perisphinctes* (*Arisphinctes*) *plicatilis* (SOWERBY) noch *Perisphinctes* (*Dichotomosphinctes*) *antecedens* SALFELD, jedoch noch *Perisphinctes* (*Dichotomosphinctes*) *wartae* BUKOWSKI. Bereits im tiefsten Teil der Birmenstorfer Schichten tritt direkt über dem basalen Leithorizont erstmals *Larcheria schilli* (OPPEL) auf (Schichten 7 und 10 des Profils 5). Schicht 14 des Profils 2 lieferte *Perisphinctes* (*Perisphinctes*) *parandieri* DE LORIO. Im Gebiet von Birmenstorf–Oberehrendingen und im unteren (deutschen) Klettgau verfangen sich die Birmenstorfer Schichten seitlich mit den Effinger Schichten, indem zuerst der obere Teil und danach der tiefere nach NE in die Effinger-Fazies übergehen (vgl. oben). In GYGI (1969, S. 97 und Tab. 8) wurden Mumienmergel, Mumienkalk und – aufgrund der seltenen Funde von *Perisphinctes* (*Perisphinctes*) *parandieri* DE LORIO – auch die Birmenstorfer Schichten der Plicatilis-Zone zugewiesen, in Anlehnung an die Arbeiten von ARKELL (1935–48), ARKELL (1947) und CALLOMON (1960), obwohl schon damals bekannt war, dass die Indexform der Plicatilis-Zone sowohl in England als auch in Frankreich (vgl. ENAY 1966, S. 256) vor *Perisphinctes* (*Dichotomosphinctes*) *antecedens* SALFELD ausstirbt.

Die lithostratigraphische Gliederung und die Zonierung der Profile 1–9 anhand der oben zitierten Ammoniten nach MOUTERDE et al. (1971) ist in Tabelle 2 dargestellt.

#### 4. Die Gattung *Gregoryceras* in der Nordschweiz und in Süddeutschland

##### 4.1 Historischer Überblick

Die ersten Gregoryceraten wurden 1847 von D'ORBIGNY und QUENSTEDT beschrieben; jedoch wurden ihre Arten *Ammonites toucasianus* und *Ammonites transversarius* in den meisten späteren Arbeiten als Synonyme betrachtet, z. B. auch von QUENSTEDT selber (QUENSTEDT 1887, S. 829). DE RIAZ (1898, S. 54) betonte aber, dass es sich um zwei verschiedene Arten handle; indes bestimmte er zwei sichere *Gregoryceras transversarium* als *Peltoceras toucasi* (Tf. 19, Fig. 3 und 4). SALFELD (1906) beschrieb die Art *transversarium* neu und bildete den Holotypus photographisch ab. Alle übrigen Formen stellte er zu der Art «*toucasi*», darunter zwei Stücke, die zu der damals schon bekannten Art *fouquei* KILIAN gehören (SALFELD 1906, Tf. 10, Fig. 4, Tf. 12, Fig. 11). Ein *Gregoryceras toucasianum* bildete SALFELD allerdings nicht ab. Während des ersten Weltkrieges veröffentlichte DE

GROSSOUVRE (1917) eine Arbeit, in der erstmals ein *Gregoryceras toucasianum* unter dem Namen *Peltoceras toucasi* photographisch wiedergegeben wurde (Tf. 9, Fig. 8). Aus seinen Ausführungen über *Peltoceras toucasi* (S. 56) geht hervor, dass das Original zur Tafel 190 in D'ORBIGNY (1847) wahrscheinlich damals schon verloren oder sogar nie vorhanden war (siehe unten). Die Arbeit von DE GROSSOUVRE enthält gute Beschreibungen und Abbildungen. Der Autor stellte unter anderen die Arten *riazi* und *romani* auf und trug zur Klärung der Verwirrung um *toucasianum* bei. SPATH (1924, S. 18) führte «für die Gruppe des *Peltoceras transversarium* QUENSTEDT» den neuen Gattungsnamen *Gregoryceras* ein. JEANNET (1951, S. 200) stellte für die zwei neuen Arten *iteni* und *tiechei* aus der Cordatus-Schicht des Bergwerks Herznach (Schweiz) die neue Untergattung *Pseudogregoryceras* auf. ENAY (1966, S. 142, 253, vor allem aber 267) machte unter Bezugnahme auf DE GROSSOUVRE (1917) Angaben über die vertikale Verbreitung der Gregoryceraten im Südjura. GYGI (1969, S. 103) fand, dass *Gregoryceras riasi* bis in die Birmenstorfer Schichten (Transversarium-Zone) hinauf vorkommt. SEQUEIROS (1974) untersuchte Gregoryceraten aus dem subbäretischen Gebiet in Spanien. DUONG (1974) beschrieb ein reiches neues Gregoryceraten-Material aus der Klus von Chabrières (Basses-Alpes, Frankreich), unter Einbezug von Material aus Süd-Spanien.

#### 4.2 Material

Die vorliegende Untersuchung stützt sich vor allem auf selbst gesammeltes, in situ aus detailliert aufgenommenen und genau korrelierbaren Profilen entnommenes Material aus der Nordschweiz, weil nur mit solchem Klarheit über die vertikale Verbreitung der Arten gewonnen werden kann. Dieses Material ist teils am Geologischen Institut der ETHZ in Zürich, teils am Naturhistorischen Museum Basel deponiert. Von den Sammlungsstücken wurden nur solche aus öffentlichem Besitz abgebildet, die sich aufgrund des Materials des Steinkerns mit grosser Wahrscheinlichkeit bekannten Horizonten zuordnen liessen. Dies wurde durch den Umstand erleichtert, dass im Aargau (Ausnahme: Mergel mit Kalkknollen der Mariae-Zone und untere Schellenbrücke-Schicht im Bergwerk Herznach, vgl. unten), Randen und im angrenzenden Süddeutschland alle basalen Schichten des Oberjura im Handstück leicht zu erkennen sind. Die Typen der hier beschriebenen Arten sind mit einer einzigen Ausnahme (*Gregoryceras toucasianum*) noch vorhanden. Durch das freundliche Entgegenkommen der verantwortlichen Herren war es mir möglich, die Typen zu untersuchen. Es lag mir Material aus den folgenden Sammlungen zur Bearbeitung vor:

Aargauisches Museum für Natur- und Heimatkunde Aarau .....	Aa
Naturhistorisches Museum Basel .....	Ba
Muséum d'Histoire naturelle Genève .....	Ge
Ecole cantonale Porrentruy .....	Po
Geologisches Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich .....	Zü ETHZ
Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich .....	Zü PIM
Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, München .....	Mü
Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen .....	Tü
Sammlung Dr. A. Rieber, Reutlingen .....	
Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart .....	St

Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard, Lyon .....	Ly
Institut des Sciences de la Terre, Université de Dijon .....	Di
Ecole des Mines, Paris .....	Pa EM
Muséum d'Histoire naturelle, Laboratoire de Paléontologie, Paris .....	Pa MHN
British Museum (Natural History), London .....	Lo
Hunterian Museum, Glasgow .....	Gl

Unmittelbar vor dem Abschluss des Manuskriptes wurde mir von Herrn Prof. Dr. R. Enay in Lyon die Durchsicht von 53 ganzen *Gregoryceraten* und von zahlreichen Bruchstücken erlaubt, die von DUONG (1974) bearbeitet worden sind. Das Material stammt vor allem aus der Klus von Chabrières, Dépt. Basses-Alpes, Frankreich, und einige Stücke kommen von Spanien.

Die bearbeiteten Stücke sind fast alle Steinkerne. Lediglich bei zwei Exemplaren aus dem Mumienkalk ist ein Teil der Schale, zu Calcit umkristallisiert, erhalten geblieben. An rund der Hälfte des Materials ist ein Teil der Wohnkammer erhalten, die in mehreren Fällen nahezu vollständig ist. Ein unbeschädigtes Peristom konnte jedoch an keinem einzigen der 145 untersuchten *Gregoryceraten* (116 bearbeitet, 29 durchgesehen) aus der Schweiz und von Süddeutschland (abgesehen von den Bruchstücken) beobachtet werden. Phragmokon und Wohnkammer sind mit dem umgebenden Sediment erfüllt. Die innersten Windungen, vor allem der Protoconch, sind nie erhalten. Deformationen der Steinkerne durch Kompaktion des umgebenden Sedimentes sind dank der geringen Sedimentationsgeschwindigkeiten im Unteren Oberjura des Untersuchungsgebietes selten und geringfügig.

#### 4.3 *Das taxonomische Konzept der Kategorien Art, Untergattung und Gattung im Vergleich mit der Neozoologie*

Zuerst muss darauf hingewiesen werden, dass sich die vorliegende Studie auf einen geographisch ziemlich eng begrenzten Teilbereich des Verbreitungsgebietes der *Gregoryceraten* bezieht. Von dieser fast überall seltenen Gattung ist noch sehr wenig genau horizontiertes Material bekannt. Dieses stammt alles aus der nördlichen Randzone des Verbreitungsgebietes. Ein Vergleich der Arbeiten von SEQUEIRO (1974), DUONG (1974) und der vorliegenden scheint zu zeigen, dass die Bestandsaufnahme der *Gregoryceraten* noch lange nicht abgeschlossen ist (vgl. dazu auch ZEISS 1969, S. 160, und vor allem KUHN-SCHNYDER 1967, S. 294). Eine Gesamtrevision der Gattung, das heisst das Erkennen von polytypischen Biospezies mit geographischen Unterarten wird, wenn überhaupt, erst möglich sein, wenn genügend horizontiertes Material aus der tethyschen Faunenprovinz zur Verfügung steht, die vermutlich das Hauptverbreitungsgebiet der Gattung ist.

Dabei wäre zu berücksichtigen, dass eine verfeinerte Biochronologie und auf dieser beruhende genaue Zeitkorrelationen nur möglich sind, wenn leicht erkennbare paläontologische Taxa zur Verfügung stehen (vgl. CALLOMON 1963, S. 50). Von der Stratigraphie her werden also an die Fassung der paläontologischen Taxa, vor allem der Spezies, ähnliche praktische Anforderungen gestellt wie an die Definition von lithostratigraphischen Einheiten, die ohne Schwierigkeiten zu erkennen und kartierbar sein sollen. Theoretisch entfernt man sich damit weit von der heute von vielen geforderten Konzeption der paläontologischen Taxa nach den modernen

Methoden der Neozoologie. In der Praxis ist diese Entfernung jedoch meistens klein oder nicht vorhanden: MAYR (1942, S. 286) stellt fest, dass die rein morphologisch definierten Spezies von LINNAEUS zum grössten Teil bis heute gültig geblieben sind, obwohl sie später durch phylogenetische Überlegungen auf eine völlig neue Grundlage gestellt (op.cit., S. 276) und zum Teil einer genetischen Nachprüfung unterzogen worden sind (MAYR 1975, S. 116 und 168). SIMPSON (1943, S. 147 und 164–165) weist darauf hin, dass die morphologischen Spezies dazu neigen, mit genetischen Spezies gut übereinzustimmen, weil die äusseren Merkmale im gleichen Mass wie die inneren genetisch bestimmt sind. Die morphologischen Merkmale scheinen einen grossen Teil des Genotypus widerzuspiegeln und ermöglichen deshalb zuverlässige Rückschlüsse auf verwandtschaftliche Beziehungen (MAYR 1975, S. 122, siehe auch S. 168). Zu demselben Schluss gelangten SCHOPF & DUTTON (1976) bei einer Studie über rezente Bryozoen. Es sind andere Erscheinungen, die der paläontologischen Taxonomie ernsthafte Schwierigkeiten bereiten. Einerseits kennt die Neozoologie genetisch nachgewiesenermassen getrennte Spezies, die sich in den morphologischen Eigenschaften kaum oder sehr wenig unterscheiden (sibling species, MAYR 1942, S. 115 und 151). Diese sind sehr häufig (MAYR 1975, S. 169). Andererseits gibt es Arten, deren geographische Rassen (Subspezies) viel stärker voneinander abweichen als andere Spezies unter sich (MAYR 1942, S. 116). Bei marinen Tieren haben die Arten wegen des verhältnismässig gleichmässigen Lebensraumes im allgemeinen eine grössere geographische Verbreitung und sind weniger in Subspezies aufgespalten als die Arten der Landtiere (op.cit., S. 218). Marine Tiere zeigen jedoch gegenüber Landtieren eine verstärkte Neigung zur Bildung von vermutlich phänotypischen ökologischen Varianten (op.cit., S. 63 und 143).

In der Ammonitenpaläontologie ist man gegenwärtig bestrebt, die sehr grosse Zahl von Spezies-Namen zu reduzieren und argumentiert unter anderem, dass in rezenten Meeren eine bestimmte ökologische Nische jeweils nur von wenigen Spezies genutzt werden könne. Dies gilt aber nicht allgemein, wie die Untersuchungen von CRANE (1941) zeigten. Von der zentralamerikanischen Krabbe *Uca* fand er auf 50 m<sup>2</sup> Schlick des Gezeitenbereichs am pazifischen Ende des Panama-Kanals bei Balboa 15 Arten, und an anderen, vergleichbaren Lokalitäten bis zu 11 Arten (S. 149), die alle ungefähr dieselben Anforderungen an den Lebensraum stellen. Von diesem an rezenten Krabben gewonnenen Befund kann man nicht auf die mögliche Anzahl Ammoniten-Arten pro Lebensraum schliessen. Dazu ist die verwandtschaftliche, ökologische und zeitliche Distanz zu gross. Es sei aber darauf hingewiesen, dass man bei einer verwandtschaftsmässig so weit von den Krabben entfernten Tiergruppe wie den omnivoren Fischen der Korallenriffe ein ähnliches Beispiel kennt. Diese ernähren sich teilweise oder vorwiegend von Algen, die auf hartem oder sandigem Substrat wachsen. In den Gewässern von Bermuda teilen sich 11 Spezies der Scaridae, drei Arten der Acanthuridae, eine der Chaetodontidae (*Holacanthus bermudensis*) und mindestens eine Art der Gattung *Abudefduf* (Pomacentridae), also mindestens 16 auf und zwischen den Korallenriffen lebende Arten in die gleiche Nahrung (BARDACH 1959, BEEBE & TEE-VAN 1933, BÖHLKE & CHAPLIN 1970, GYSI 1975). In diesem Zusammenhang ist es auch wesentlich, dass in Tiergruppen, die sich in voller Evolution befinden, pro Gattung mit zahlreichen



Spezies zu rechnen ist (MAYR 1942, S. 217). Bei den Oxford-Ammoniten muss zweifellos eine hohe Evolutionsrate angenommen werden. Über den Grad der Variabilität innerhalb der Art bei den Ammoniten und über die taxonomische Behandlung der Vielfalt der Formen besteht bei den modernen Autoren noch keine Einigkeit. Im Gegenteil befinden sich die Konzepte von Spezies, Untergattung und Gattung gegenwärtig in vollem Umbruch, weshalb die für die vorliegende Arbeit gewählten Interpretationen für diese Kategorien erläutert werden müssen.

Viele neuere Autoren glauben, dass die Variabilität der Ammoniten-Spezies gross oder sogar sehr gross gewesen sei: z. B. SPATH (1938, S. 25), ARKELL (1935–48, S. 380), DIETERICH (1940, Tf. 2, Fig. 8–9), CALLOMON (1963, S. 49), RIEBER (1973), SCHAIRER (1974) und MARCHAND (in GYGI & MARCHAND 1976, S. 969), siehe auch TINTANT (1966, S. 282). Trotz seiner als Vermutung geäusserten Schlussfolgerung (S. 380), dass die tatsächlichen Spezies viel grössere Einheiten als die von ihm beschriebenen gewesen sein könnten, und obwohl er bereits an geographische Unterarten dachte, gab ARKELL (1935–48) seinen Spezies etwa den gleichen Inhalt, wie ihn seit langem beschriebene und von der Mehrheit der Autoren anerkannte Arten haben. Vermutlich im Hinblick auf das taxonomische Vorgehen von ARKELL schrieb CALLOMON (1963, S. 50), dass Namen notwendig sind, um Unterschiede (gemeint ist: innerhalb von Gross-Spezies) aufzuzeigen, und ZEISS (1969, S. 160) fügt dem bei, dass nur mit Hilfe von Namen eine Verständigung unter den Bearbeitern einer Fossilgruppe möglich sei. ZEISS (loc.cit.) vertritt den pragmatischen Standpunkt, dass das System der fossilen Tiere in erster Linie ein Ordnungsprinzip sei, mit dessen Hilfe die Vielfalt der überlieferten Formen möglichst übersichtlich gegliedert werden soll. Das Konzept der Spezies ist bei den wichtigen Arbeiten von 1935 bis um 1970 recht stabil geblieben: HÖLDER (1955), ZIEGLER (1958, 1962), GEYER (1961), ZEISS (1962, 1968), TINTANT (1963), ENAY (1966), STURANI (1966) und MANGOLD (1970). SIMPSON (1943, S. 169f.) zeigte, dass solche paläontologischen Spezies in Wirklichkeit in den meisten Fällen Subspezies sind. Die Neozoologie anerkennt als Subspezies lediglich geographisch getrennte Unterarten beziehungsweise Populationsgruppen. In einem bestimmten Gebiet kann also von einer polytypischen Art in der Regel jeweils nur eine Unterart vorkommen (MAYR 1942, S. 106). Bei einem Vergleich der Arbeiten von ARKELL (1935–48) und ENAY (1966) findet man Beispiele für diesen Sachverhalt. ENAY (1966) trug dem Rechnung, indem er innerhalb der Spezies seines Untersuchungsgebietes lediglich Formen (S. 472) beziehungsweise Morphotypen (z. B. S. 475ff.) unterschied, die er nicht benannte. HÖLDER (1955), ZEISS (1962, 1968), STURANI (1966) und MANGOLD (1970) nannten solche Formen Subspezies und belegten sie mit Namen. ZIEGLER (1962) unterschied geographisch getrennte Subspezies und schrieb diesen (1972) die in der Neozoologie gebräuchliche Bedeutung zu. TINTANT (1966, S. 285) wies darauf hin, dass bei vermutlich gleich alten, aber geographisch getrennten und morphologisch voneinander abweichenden Populationen der Nachweis nicht möglich ist, dass es sich um geographische Rassen handelt, weil genau gleiches Alter über grössere Distanzen nicht festgestellt werden kann.

Bei den folgenden taxonomischen Ausführungen werden die Morphospezies (als Provisorium) nomenklatorisch so behandelt, als ob sie Biospezies wären, von denen jeweils nur eine einzige Subspezies bekannt ist. Diese braucht nicht besonders als

solche gekennzeichnet zu werden. Übergangsformen zwischen den Spezies gelten als extreme Varianten der einen oder anderen Spezies. Für intraspezifische Varianten, die zur gleichen Zeit im gleichen Gebiet vorkommen und nicht durch morphologische Lücken voneinander getrennt sind, muss eine geeignete Bezeichnung gefunden werden. ENAY (1966) und DUONG (1974) nennen solche Formen *Morphotypen*. Weil dieser Ausdruck jedoch von MARCHAND (in GYGI & MARCHAND 1976, S. 969) etwa im gleichen Sinn wie die hier verwendeten Spezies gebraucht wird, soll er vermieden werden, um Verwechslungen vorzubeugen. Den in der Neozoologie neutralen Ausdruck *Form* hat HÖLDER (1956) für die Kennzeichnung von aberranten Skulpturtypen herangezogen. *Mutation* (WAAGEN 1869, S. 186) fällt ausser Betracht, weil dieser Ausdruck eine genetische Aussage enthält und ausserdem von WAAGEN in einem anderen, zeitlichen Sinn gebraucht worden ist. Am wenigsten kontrovers ist wohl der Begriff *Variante*, mit dem in der Neozoologie genetisch mehr oder weniger einheitliche, morphologisch jedoch zum Teil stark voneinander abweichende Phänotypen bezeichnet werden (MAYR 1942, S. 63; 1975, S. 115–116, 135, vgl. dazu ZIEGLER 1962, S. 31, und 1972, S. 75). Wenn von einer Spezies eine genügend grosse Anzahl Individuen vorliegt, kann festgestellt werden, dass die Varianten untereinander und mit dem Typus der Art durch Übergänge verbunden sind. Im folgenden werden von relativ häufigen Arten nach Möglichkeit Varianten abgebildet, die etwa in der Mitte der Variationsbreite liegen, sowie Extremformen, um die Grenzen aufzuzeigen. Damit soll eine spätere Gesamtrevision der Gattung nach neozoologischen Gesichtspunkten erleichtert werden. Statistische Methoden waren wegen der kleinen Individuenzahlen pro Art nicht anwendbar. Wo bei einem Spezies-Paar Dimorphismus wahrscheinlich ist, wird dies bei dem betreffenden Namen vermerkt. Es würde zu weit führen, die verschiedenen in der Literatur für die Kennzeichnung von dimorphen Spezies verwendeten Bezeichnungen zu diskutieren (siehe z. B. MANGOLD 1970). Bereits von älteren Autoren und spätestens seit den Untersuchungen von MANGOLD-WIRZ (1963) weiss man, dass bei den rezenten Cephalopoden die ausgewachsenen weiblichen Tiere einer Spezies nicht immer grösser, sondern bei gewissen Arten sogar kleiner sind als die erwachsenen Männchen. Eine Zuordnung des Geschlechts zu den Gliedern dimorpher Paare bei Ammoniten ist deshalb mit wissenschaftlichen Methoden vorläufig nicht durchführbar (mögliche Ausnahme: LEHMANN 1966, Tf. 4, Fig. 6). Nach der Empfehlung von ZEISS (1969, S. 162) wird in der vorliegenden Arbeit hinter den Namen von vermuteten Makrokonchen lediglich das Zeichen (Ma.) beziehungsweise (Mi.) hinter den Namen von vermuteten Mikrokonchen gesetzt, was eine rein morphologische Aussage bedeutet. So bleiben die am untersuchten Material nicht näher nachprüfbar Vermutungen über den Dimorphismus (siehe unten) ausserhalb der formellen Nomenklatur (vgl. LEHMANN 1966, S. 48).

Für die Untergattung schlug CALLOMON (1963, S. 50) vor, Makro- beziehungsweise Mikrokonche in parallelen Untergattungen zusammenzufassen. ZEISS (1969, S. 161) machte theoretische und methodische Einwände gegen dieses Vorgehen. Ein solches ist bei den vorliegenden Gregoryceraten allein schon aus sachlichen Gründen nicht anwendbar, die unten erläutert werden. GUÉX (1973, S. 548) möchte Möglichkeiten für Verwechslungen dadurch ausschliessen, dass er Mikrokonche in Genera anstatt in Subgenera gruppiert. Dagegen lassen sich in noch stärkerem Mass

die gleichen Argumente von ZEISS wie gegen den Vorschlag von CALLOMON anführen. Spezies, Untergattung und Gattung werden deshalb in der vorliegenden Arbeit als Gruppen von morphologisch ähnlichen Individuen, Spezies beziehungsweise Untergattungen aufgefasst, denen keine Aussage bezüglich des Dimorphismus anhaftet.

#### 4.4 Morphologische Merkmale

Die hier verwendeten morphologischen Begriffe sind vor allem aus der Arbeit von ZIEGLER (1962) entnommen. Der *Windungsquerschnitt* und seine Änderung im Lauf der Ontogenese und Phylogenese sind die wichtigsten Merkmale zur Unterscheidung der Arten. Bei ausgewachsenen Gehäusen können die Flanken entweder auf der ganzen Höhe konvex, oder auf der inneren Flankenhälfte konvex und auf der äusseren Flankenhälfte konkav, oder auf der ganzen Höhe konkav sein (Tf. 10). Die *Umbilikalrippen* haben ebenfalls für die Artabgrenzung brauchbare Merkmale: Sie können S-förmig oder einfach geschwungen, geknickt oder gerade sein, wobei sich dieses Merkmal wie die Neigung der Rippen im Lauf der Ontogenese ändert. An der Nabelkante sind die Umbilikalrippen teilweise auf erhöhten Knoten verbunden, wobei sie entweder einen Bogen oder einen Winkel bilden. Die unterschiedliche Häufigkeit von dichotom in Sekundärrippen gespaltenen Umbilikalrippen ist ein Merkmal, das lediglich zur Unterscheidung von intraspezifischen Varianten herangezogen werden kann. Die *Gehäusemasse* wie der Durchmesser, die Windungshöhe, die Windungsdicke (über den Rippen gemessen), und die Nabelweite (vgl. z. B. ZIEGLER 1962, Abb. 6, oder ENAY 1966, Fig. 91) sind nicht artspezifisch. Der Durchmesser des *Phragmokons* ist bei dem vorliegenden Material sehr variabel, vermutlich weil viele Stücke nicht erwachsen sind (vgl. unten). Die *Septen-Suturlinien* scheinen innerhalb gewisser Arten recht variabel zu sein, wie z. B. bei *Gregoryceras transversarium* (Fig. 3g und 3h). Dagegen können die Suturlinien bei Vertretern verschiedener Arten ähnlich sein: Der Lectotypus von *Gregoryceras romani* (Fig. 3e) und *Gregoryceras transversarium* BaJ23051 (Fig. 3h) haben beide besonders kurze Extern- und Lateralloben, und die Suturlinien von *Gregoryceras riasi* (Fig. 3b) und *Gregoryceras transversarium* BaJ28141 (Fig. 3g) weisen keine erheblichen Unterschiede auf. Bei der Bearbeitung von weiterem Material könnte sich deshalb ergeben, dass der diagnostische Wert der Suturlinie gering ist. Zum gleichen Ergebnis führte die Auswertung der Berippungsdiagramme (vgl. DUONG 1974, S. 41), die bei gewissen Perisphinctiden diagnostisch sehr wichtig sind. Deshalb wurde hier auf ihre Wiedergabe verzichtet. Die für die Taxonomie und für das Problem des Dimorphismus sehr wichtige Frage, ob ein bestimmtes Gehäuse ausgewachsen sei, lässt sich am untersuchten Material nicht nach einheitlichen Kriterien wie Ausbiegen der Naht aus der Spirale, Modifikationen der Skulptur in der Nähe des Peristoms, Annäherung und Vereinfachung der letzten Suturen (HOWARTH 1958, S. XVIII; CALLOMON 1963, S. 25) oder Reduktion der Neigung beziehungsweise Verschwinden der Nabelwand (MANGOLD 1970, S. 14) entscheiden. Ein deutliches Ausbiegen der Naht aus der Spirale zeigen nur erwachsene *Pseudogregoryceras iteni*. Eine Annäherung der Skulptur unmittelbar vor der Mündung ist selten zu beobachten und nie deutlich ausgeprägt, und die letzten Septen-Suturen sind nur ausnahmsweise angenähert, während ihre Abstände auf



inneren Windungen während der Ontogenese sehr stark variieren können (vgl. unten).

#### Abkürzungen:

- Dm = Gehäusedurchmesser, auf beliebigen Stadien gemessen  
 Wh = Höhe der letzten Windung über der Naht  
 Wd = Windungsdicke, über den Rippen gemessen  
 Nw = Nabelweite  
 P = Durchmesser im Bereich des Peristoms eines vermutlich ausgewachsenen Gehäuses gemessen  
 Ph = Durchmesser des Phragmokons in Millimetern  
 Ur = Umbilikalrippen  
 nu = nucleus, das heisst bis vorn gekammerte Innenwindung  
 n = numerus, das heisst Anzahl

Für die Synonymielisten wurden aus RICHTER (1948, S. 54) die folgenden, vor die Jahreszahl gesetzten Symbole übernommen:

- \* Mit dieser Stelle gilt der Artname als begründet  
 v Das betreffende Belegstück lag zur Untersuchung vor  
 ? Die Zugehörigkeit zur Art ist fraglich

### 5. Taxonomie der Gattung *Gregoryceras*

(mit Bestimmungsschlüssel)

Familie *Aspidoceratidae* ZITTEL, 1895

Unterfamilie *Peltoceratinae* SPATH, 1924

Gattung *Gregoryceras* SPATH, 1924

*Derivatio nominis.* – SPATH (1924, S. 18) gibt nicht an, auf wen sich der Name bezieht. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass es sich um J. W. Gregory, den frühen Erforscher der Geologie Ostafrikas und Professor der Geologie an der Universität Glasgow handelt, mit dem SPATH zusammengearbeitet hat.

*Generotypus* (Typus-Spezies). – *Ammonites transversarius* QUENSTEDT, 1847, S. 199–200, Tf. 15, Fig. 12, bezeichnet durch JEANNET (1951, S. 200).

*Diagnose.* – Gehäuse involut bis stark evolut. Berippung schwach bis sehr kräftig, Querschnitt der Rippen rundlich. Umbilikalrippen vom Nabelrand ausgehend zuerst vorgezogen. Auf den Flanken biegen sie um und sind von da an bogenförmig, S-förmig oder gerade zurückgezogen, oder verlaufen radial. Umbilikalrippen teils unverbunden, teils von Knoten auf der Nabelkante zu zweien oder dreien ausgehend, mit oder ohne dichotome Spaltung in Sekundärrippen auf der äusseren Flankenhälfte. Windungsquerschnitt der Endwohnkammer rund bis trapezoidal. Länge der Endwohnkammer  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  Umgang (bei spanischem Material bis nahezu 1 Umgang). Peristom mit Ohren.