

Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae
Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft
Band: 72 (1979)
Heft: 3

Artikel: Neue Funde von Paraspidoceras (Ammonoidea) aus dem Oberen Jura von Mitteleuropa : Taxonomie, Ökologie, Stratigraphie
Autor: Gygi, Reinhart A. / Sadati, Seyed-Massoud / Zeiss, Arnold
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-164867>

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: 13.01.2026

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

Eclogae geol. Helv.	Vol. 72/3	Seiten 897-952	14 Textfiguren und 12 Tabellen	Basel, November 1979
---------------------	-----------	----------------	-----------------------------------	----------------------

Neue Funde von *Paraspidoceras* (Ammonoidea) aus dem Oberen Jura von Mitteleuropa – Taxonomie, Ökologie, Stratigraphie

Cat.

VON REINHART A. GYGI¹⁾, SEYED-MASSOUD SADATI²⁾ und ARNOLD ZEISS²⁾

ZUSAMMENFASSUNG

Mehrere Arten von *Paraspidoceras* konnten erstmals in Frankreich, in der Schweiz und in Deutschland nachgewiesen werden. Einige grosse, relativ vollständige Exemplare zeigten, dass sich die mehrmaligen Änderungen des Windungsquerschnitts während der Ontogenese bei allen *Paraspidoceras* s.str. nach einem einheitlichen Schema vollziehen. Die Abfolge der deutlich abgegrenzten Stadien in der ontogenetischen Entwicklung der Marginalknoten liess sich vollständiger verfolgen. Die Schaufel- und Spatelknoten von *Paraspidoceras* s.l. sind innerhalb der Euaspidoceratinae einzigartige Merkmale und haben eine entsprechend grosse Bedeutung für die Taxonomie. MILLER (1968) änderte die Klassifikation von *Paraspidoceras* s.str. und *Struebinia*, ohne deren marginale Knoten gründlich untersucht zu haben. Sowohl seine Artlisten für die beiden Subgenera als auch die Einstufung von *Paraspidoceras* s.str. und *Struebinia* als Untergattungen von *Clambites* sind unhaltbar. Eine neu beschriebene, nicht benannte Art von *Struebinia* bestätigt die enge Verwandtschaft der Untergattung *Struebinia* mit *Paraspidoceras* s.str. Das neue Material erlaubte eine wesentlich bessere Definition und taxonomische Abgrenzung von mehreren Arten von *Paraspidoceras* s.str. Die Revision einiger subspezifischer Zuordnungen von ZEISS (1962a) führte zu einer neuen Gruppierung der Arten von *Paraspidoceras* s.str. Daraus resultierten Anzeichen für einen Dimorphismus innerhalb dieser Untergattung. Ein besonderer Horizont mit *Paraspidoceras* wurde näher betrachtet mit dem Ziel, die wichtigsten Umweltparameter des Lebensraums der Gattung zu finden. Dazu dienten Daten über die Paläobreite des Ablagerungsraums und die Faciesbeziehungen der Schicht. Sedimentologische Beobachtungen und eine Auswertung der gesamten Makrofauna fanden Verwendung, um mehr Licht in die ökologische Stellung der Paraspidoceraten zu bringen und um Erklärungsmöglichkeiten für die Seltenheit der Gattung aufzuzeigen.

RÉSUMÉ

La présence de plusieurs espèces de *Paraspidoceras* est mise en évidence pour la première fois en France, en Suisse et en Allemagne. Les nouveaux individus grands et relativement complets permettaient de reconnaître le schéma uniforme qui commande les changements dans la section des tours pendant l'ontogénèse, et de compléter l'étude de la succession des stades ontogénétiques bien distincts des tubercules marginaux. Les *Paraspidoceras* s.l. sont les seuls Euaspidoceratinae qui produisent des tubercules en forme de pelle et de spatule. Ces tubercules sont donc particulièrement importants pour la taxinomie. MILLER (1968) arrivait à ses conclusions à la taxinomie de *Paraspidoceras* s.str. et *Struebinia* sans avoir fait une étude approfondie des tubercules marginaux. On ne peut donc ni retenir ses listes d'espèces pour les deux sous-genres, ni sa classification de *Paraspidoceras* s.str. et *Struebinia* en sous-

¹⁾ Naturhistorisches Museum, Geologische Abteilung, Augustinergasse 2, CH-4051 Basel, Schweiz.

²⁾ Universität Erlangen-Nürnberg, Institut für Paläontologie, Loewenichstrasse 28, D-8520 Erlangen, Bundesrepublik Deutschland.

genres de *Clambites*. Une nouvelle espèce de *Struebinia* décrite ici confirme la relation étroite entre les sous-genres *Struebinia* et *Paraspidoceras* s.str. Grâce au nouveau matériel la définition et la délimitation taxinomique de plusieurs espèces de *Paraspidoceras* s.str. a été précisée. La révision de quelques sous-espèces de ZEISS (1962a) a abouti à un regroupement des espèces de *Paraspidoceras* s.str. Du fait de ce regroupement apparaissaient des indications à l'existence de paires d'espèces dimorphes au sein du sous-genre *Paraspidoceras*. Une assise particulière à *Paraspidoceras* a été étudiée sommairement afin de trouver les paramètres principaux de l'habitat du genre. Des données sur la paléolatitute du bassin et sur les relations de faciès du dépôt ainsi que des observations sédimentologiques et une analyse de la macrofaune accompagnante servaient à mieux connaître la position écologique du genre, et à indiquer des possibilités pour expliquer la rareté des paraspidoceratidés.

ABSTRACT

For the first time it has been possible to establish that several species of *Paraspidoceras* not previously known to be present occur in France, Switzerland and Germany. Some large and relatively complete specimens reveal that the ontogenetic changes of the whorl section follow a uniform scheme in all *Paraspidoceras* s.str. More details can be given on the succession of discrete ontogenetic stages of the evolution of marginal tubercles. *Paraspidoceras* s.l. is the only genus within the subfamily Euaspidoceratinae forming shovel- and spatula-like tubercles. These tubercles are thus crucial taxonomic elements. MILLER (1968) made his conclusions on the systematics of *Paraspidoceras* s.str. and *Struebinia* without having studied the marginal tubercles in adequate detail. His lists of species for the two subgenera as well as his classification of *Paraspidoceras* s.str. and *Struebinia* as subgenera of *Clambites* are rejected. Morphologic characters of a new, unnamed species of *Struebinia* described here are further evidence for the close relation between *Struebinia* and *Paraspidoceras* s.str. The new material allows a better taxonomic definition and delimitation of some species of *Paraspidoceras* s.str. A revision of some subspecies published by ZEISS (1962a) has led to a rearrangement of species groups within the subgenus. Indications have been found for the existence of dimorphic species pairs within *Paraspidoceras* s.str. A particular horizon with *Paraspidoceras* is described in some detail in order to find the principal parameters of the habitat of the genus. Data on paleolatitude and facies relationships of the deposit have been worked out. Sedimentological investigations and an analysis of the macrofaunal assemblage were used to shed some light on the ecology of *Paraspidoceras*, and to give possible reasons for its rarity.

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung	898
Der geographische und stratigraphische Rahmen	899
Frühere Untersuchungen	906
Material	907
Taxonomie	908
Ergebnisse	937
Ökologie	941
Literaturverzeichnis	949

Einleitung

Alle Arten der Gattung *Paraspidoceras* sensu ZEISS (1962a) sind sehr selten. Von allen der hier behandelten Arten oder Unterarten sind nur wenige Exemplare beschrieben und abgebildet worden. Ihr Erhaltungszustand lässt in vielen Fällen zu wünschen übrig. Die hier bearbeiteten, seit der Veröffentlichung von ZEISS (1962a) teils in systematischen Grabungen, teils in horizontierten Aufsammlungen gefundenen fünfzehn Stücke sind grösstenteils wesentlich besser und vollständiger erhalten als das bisher bekannte Material. Unter ihnen sind Vertreter von vier Arten, von

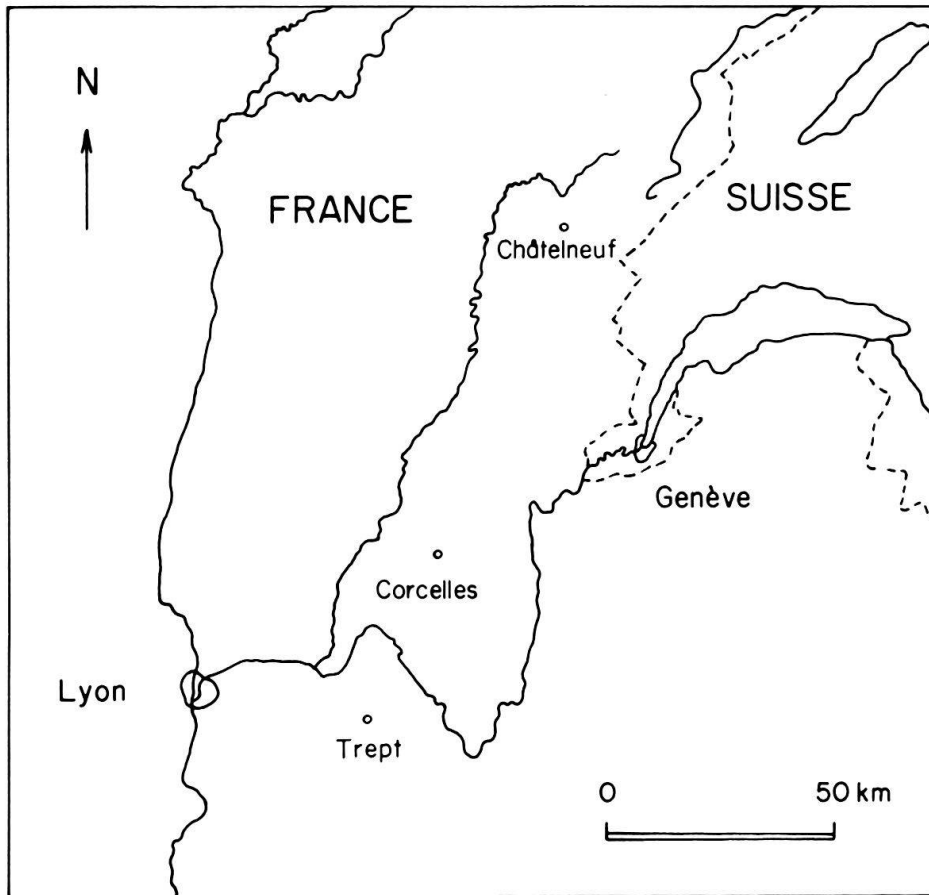


Fig. 1. Fundorte von *Paraspidoceras* in Ostfrankreich.

welchen erstmals drei in der Schweiz und je eine in Franken und im südöstlichen Frankreich nachgewiesen worden sind. Das neue, vollständiger erhaltene Material erlaubte für einige Arten eine bessere taxonomische Zuordnung, als dies einem der Autoren (ZEISS 1962a) möglich war. Die *Paraspidoceras* sind sehr weit verbreitet (ZEISS 1962a, S. 34). Deshalb kommt ihnen für Korrelationen über grosse Distanzen eine erhebliche stratigraphische Bedeutung zu, obwohl sie überall ein untergeordnetes Element der Ammonitenfauna sind. Darin gleichen sie den nur wenig häufigeren *Gregoryceras*. Nach Abschluss des Manuskripts erhielten wir die von SEYFRIED (1978) aus Südspanien angeführten *Paraspidoceras* zur Bearbeitung. Es ist vorgesehen, diese Stücke in einer späteren Arbeit ausführlich zu behandeln. Hier kann nur kurz auf sie Bezug genommen werden.

Der geographische und stratigraphische Rahmen

Die aus Südostfrankreich bearbeiteten Stücke wurden in den Couches de Birmensdorf von Trept, Dépt. Isère, von Cléon bei Corcelles, Dépt. Ain und von La Billaude bei Châtelneuf, Dépt. Jura, gefunden. Diese Schichten beschrieb ENAY (1966, S. 120, S. 169 und Fig. 47) eingehend (siehe auch GIRARDOT in DE LORIO 1904, S. 295). Ihr biostratigraphische Niveau ist die obere *Transversarium*-Zone beziehungsweise die *Parandieri*-Subzone im Sinne von ENAY (1966, S. 269).

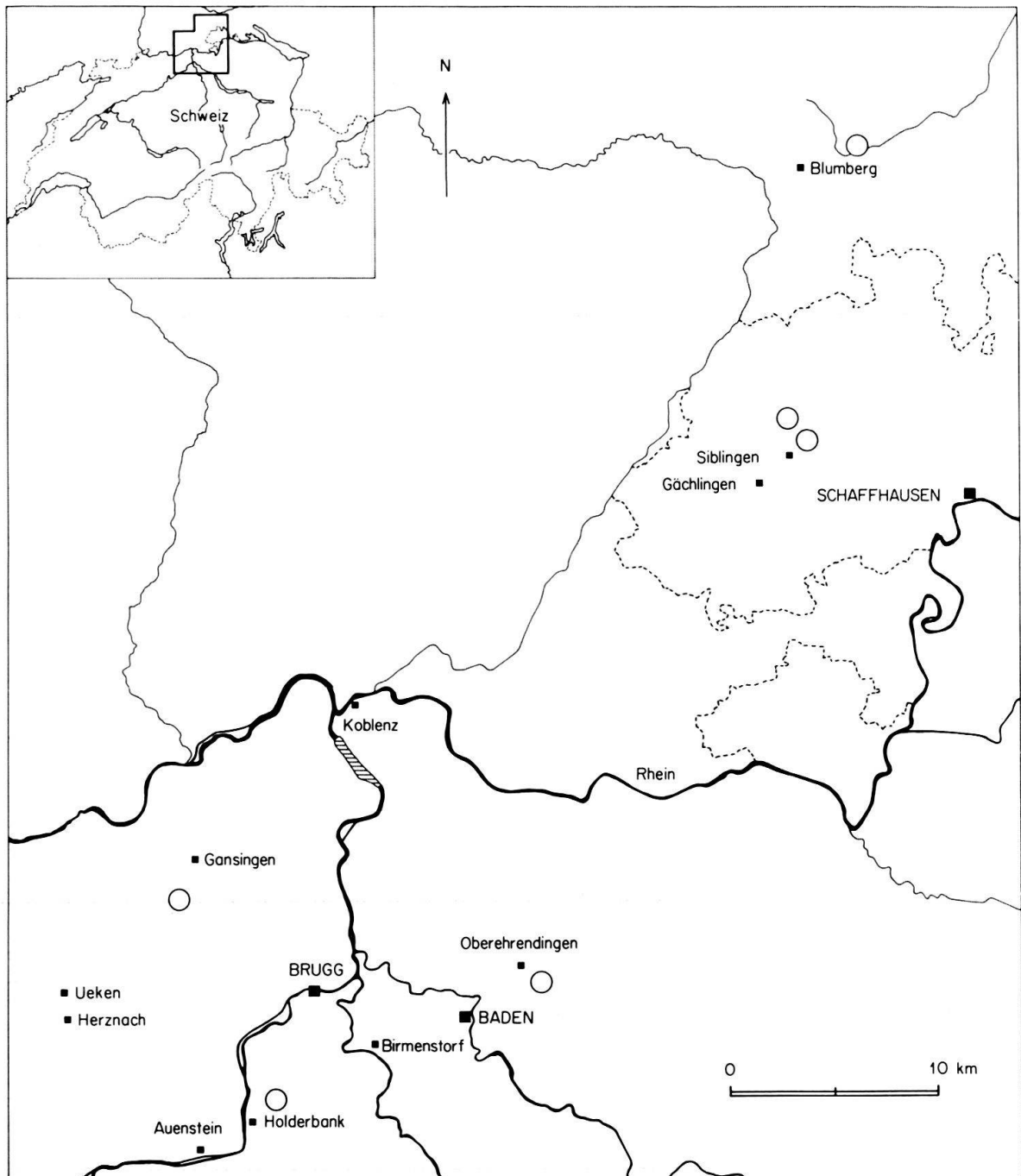


Fig. 2. Fundorte von *Paraspidoceras* in der Nordschweiz und in Süddeutschland.

Ein Teil des schweizerischen Materials stammt aus dem Mumienmergel und aus dem Mumienkalk (GYGI 1977, S. 455) des Randen im Kanton Schaffhausen. Das sind zwei charakteristische Horizonte an der Basis der dortigen Effinger Schichten (GYGI 1969, S. 55f.). Weitere Stücke wurden aus den Birnenstorfer Schichten des Aargauer Jura gegraben (Fig. 2). Die Fundschichten sind in den Grabungsprofilen Nr. 3–7 der Tafel 11 in GYGI (1977) dargestellt sowie in Figur 3 der vorliegenden Arbeit.

Der Mumienmergel und der Mumienkalk des Randen entsprechen dem Mumienschichtle und der Toucasianum-Bank von Blumberg (ZEISS 1955, S. 259 bzw. 260). Diese sind die «Transversariusbank» und deren «eng umgrenzte Auflagerungsfläche» von ZIERGIEBEL (1942, S. 18 und 29). Auf die beiden grünlichen, sehr fossilreichen Horizonte mit wenigen Spongien und eine darüber liegende Wechsellagerung von grauen, mergeligen Kalken und Mergel ohne Ammoniten übertrug SCHALCH (1908, 1909) den Namen Birmensdorfer Schichten. Später beschränkte SCHALCH (1916) seine Birmensdorfer Schichten auf den Mumienmergel und den Mumienkalk, welche auch ZEISS (1955, S. 261) und HAUERSTEIN (1966, S. 14, Abb. 2) zu den Birmenstorfer beziehungsweise Birmensdorfer Schichten stellten. STUTZ (1864, S. 38) behauptete, den Namen Birmenstorfer Schichten 1860 vorgeschlagen zu haben. Publiziert wurde der Name aber erstmals von MOESCH (1863, S. 160), der seine «Birmensdorfer Schichten» als eine Facies von hellgrauen, sehr schwammreichen Kalken mit mergeligen Zwischenlagen definierte, welche vor allem im Aargauer Jura verbreitet ist. Deren Bedeutung reicht weit über den regionalstratigraphischen Rahmen hinaus, weil OPPEL an den Birmenstorfer Schichten des Kantons Aargau seine Zone des *Ammonites transversarius* in ihrer endgültigen Form definiert hat (OPPEL & WAAGEN 1866, S. 214 und 218). GYGI (1969, S. 66) schlug für die Birmenstorfer Schichten ein lithostratigraphisches Typusprofil im Eisengraben bei Gansingen im Kanton Aargau vor. Im Jahr 1973 konnte man dieses Profil durch eine Grabung bis in die untersten Effinger Schichten hinein ergänzen (GYGI 1977, Tf. 11, Profil 3). In derselben Arbeit (S. 457) wurde gezeigt, dass der basale Leithorizont der Birmenstorfer Schichten im Aargau dem Mumienkalk des Randen zeitlich entspricht und dass darin stellenweise auch noch Ammoniten der Vertebrale- beziehungsweise der Tenuicostatum-Subzone vorkommen (S. 442). Der Mumienmergel und der Mumienkalk haben nicht nur eine andere Facies, sondern sie sind auch älter als die eigentlichen Birmenstorfer Schichten. Nach 1967 sind im Kanton Aargau zwei durchgehende Profile durch die Birmenstorfer Schichten entstanden. Das eine schlossen die Jura-Zementfabriken im Steinbruch bei Auenstein auf, und das andere schuf die Zementfabrik Holderbank im Steinbruch Chalch bei Holderbank. Im letzteren Steinbruch bei Holderbank wurden in Schicht 32 (obere Transversarium-Zone) ein *Paraspidoceras* cf. *meriani* zusammen mit einem *Gregoryceras romani* gefunden (Fig. 3).

Die Zonierung der Fundhorizonte von *Paraspidoceras* aus der Nordschweiz und von Blumberg (Südbaden, BR Deutschland) kann aufgrund der Arbeiten von ZEISS (1955, 1957), GYGI (1966), HAUERSTEIN (1966), GYGI (1977) und MARCHAND & GYGI (1977) vorgenommen werden. ZEISS (1955, S. 261, und 1957, S. 190) wies nach, dass am Stoberg bei Blumberg der ganze Glaukonitsandmergel in die Cordatum-Zone s.l. einzustufen ist und dass demnach dort Sedimente der Mariae-Zone fehlen. Eine Schichtlücke von etwas geringerem Ausmass konnten MARCHAND & GYGI (1977, S. 856) zwischen den Schichten 7a und 7b einer Grabung bei Üken (Kt. Aargau) feststellen. Der limonitisierte Horizont im Dach des Glaukonitsandmergels im Randen bildete sich an der Wende zwischen der Cordatum- und der Vertebrale-Zeit. Er hat folglich ungefähr das gleiche Alter wie die Chamosit-/Limonitkruste im Dach der Schellenbrücke-Schicht im Aargauer Jura. Der Mumienmergel entstand in der Zeit der jüngeren Vertebrale-Subzone und der älteren Antece-

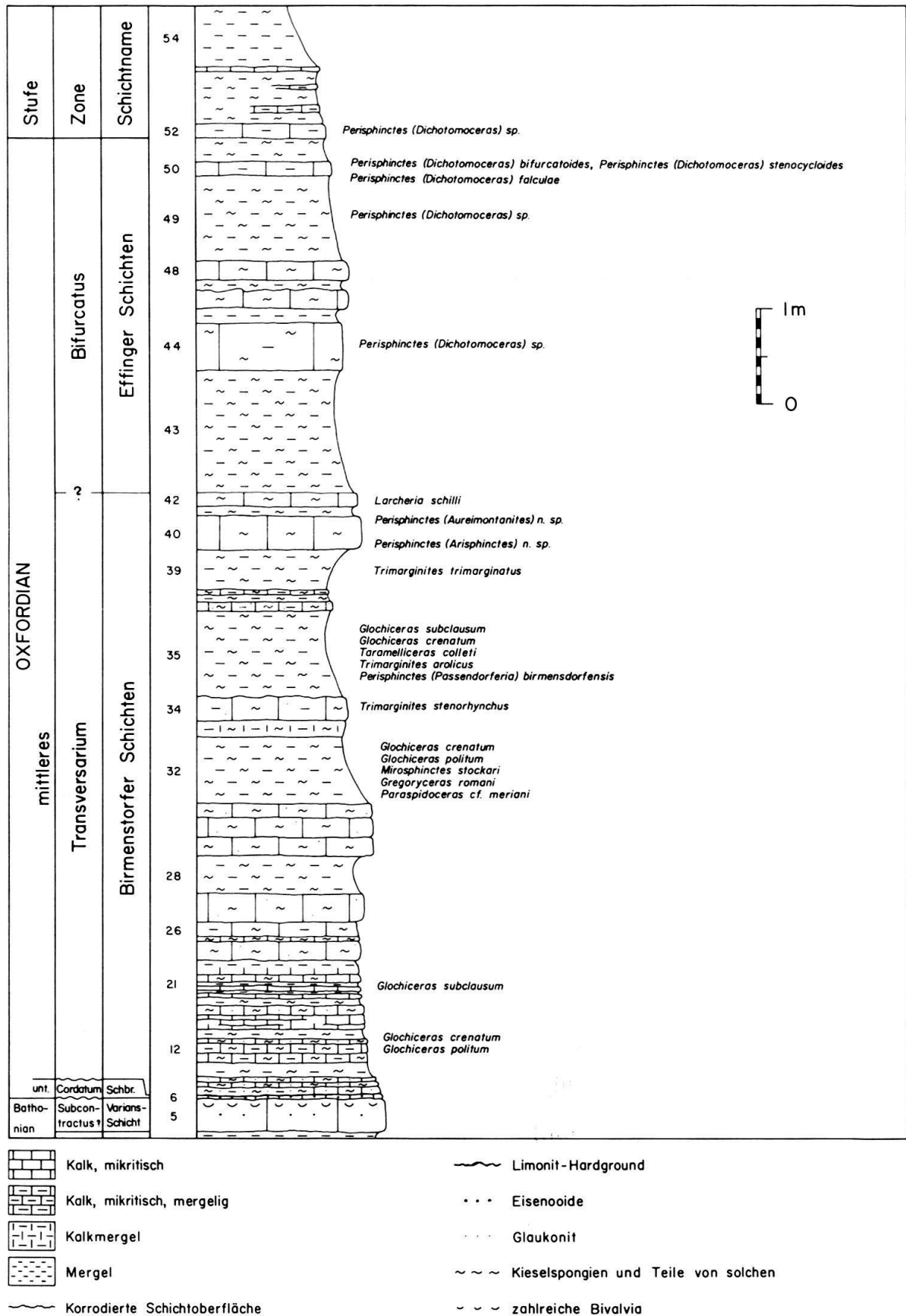


Fig. 3. Profil des Fundortes RG 276 bei Holderbank, Kt. Aargau, Schweiz.

dens-Subzone. Weil dieser Horizont stark kondensiert und lediglich 10 cm bis höchstens 15 cm mächtig ist, liegen in ihm Ammoniten aus beiden Subzonen im gleichen Niveau nebeneinander. Der Mumienkalk hat jüngeres Antecedens-Alter. Der basale Leithorizont der Birmenstorfer Schichten im Aargau umfasst einen Teil der Vertebrale- und die ganze Antecedens-Subzone. Die eigentlichen Birmenstorfer Schichten sind in die obere Transversarium-Zone beziehungsweise in die Parandieri-Subzone der französischen Autoren einzustufen (MOUTERDE et al. 1971).

Das Fundprofil in der Frankenalb (Süddeutschland) liegt bei Hartmannshof, östlich Hersbruck, Mittelfranken; erstmals untersuchte es AMMERSDÖRFER (1961) genauer, ohne dass damals *Paraspidoceras* gefunden wurden. Die Angaben über die Fauna publizierten SCHULER (1965) und VON FREYBERG (1966), und auch ZEISS (1962b und 1966) wertete sie zum Teil mit aus. VON FREYBERG (1966) bezog das Profil in seine stromatometrische Gesamtaufnahme des Oxfordian der Frankenalb mit ein. Es ist heute das Leitprofil für die Bankungsfolge der Mittleren Frankenalb, die sogenannte Hartmannshofer Bankfolge. Zur paläogeographischen Situation der Mittleren Frankenalb vergleiche man ZEISS (1968b). Im Rahmen einer Übersicht über die lithostratigraphischen Einheiten bezeichnete ZEISS (1977, S. 15) diese Bankfolge als Hartmannshof-Formation. Neue Profilaufnahmen und Fossilaufsammlungen, die allerdings mehr dem Callovian gewidmet waren, führte SADATI (1977) durch. Seine beiden *Paraspidoceras* (*Paraspidoceras*) *helymense* (BaJ28755 und BaJ28756) stammen aus der Schicht 1 in Figur 5. Mit dieser teils braungelben, teils grünlichen Mergelkalkbank beginnt im Steinbruch Sebold & Söhne in Hartmannshof das Typusprofil der Hartmannshof-Formation, welche das mittlere und das obere Oxfordian umfasst (ZEISS 1977, Fig. 7). Diese Bank 1 wird durch den

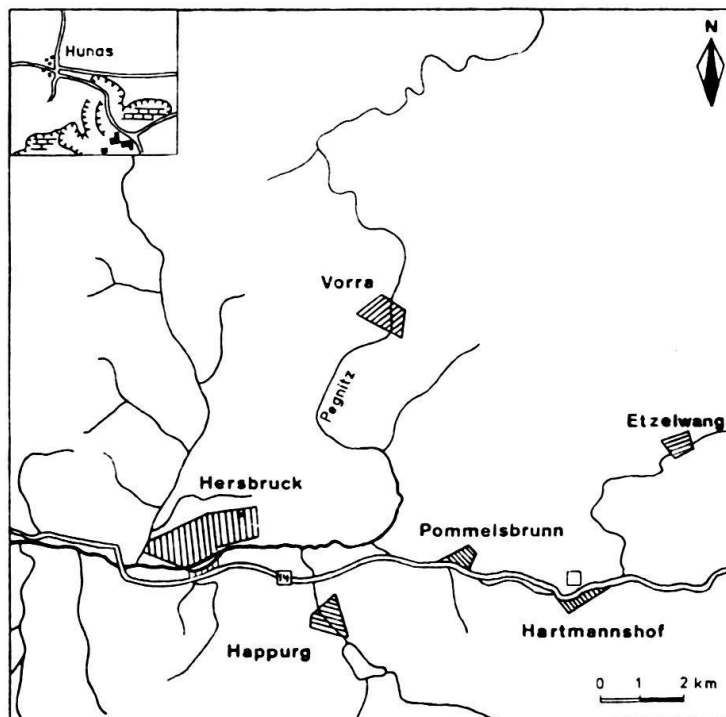


Fig. 4. Fundort von *Paraspidoceras* in Mittelfranken, BR Deutschland.

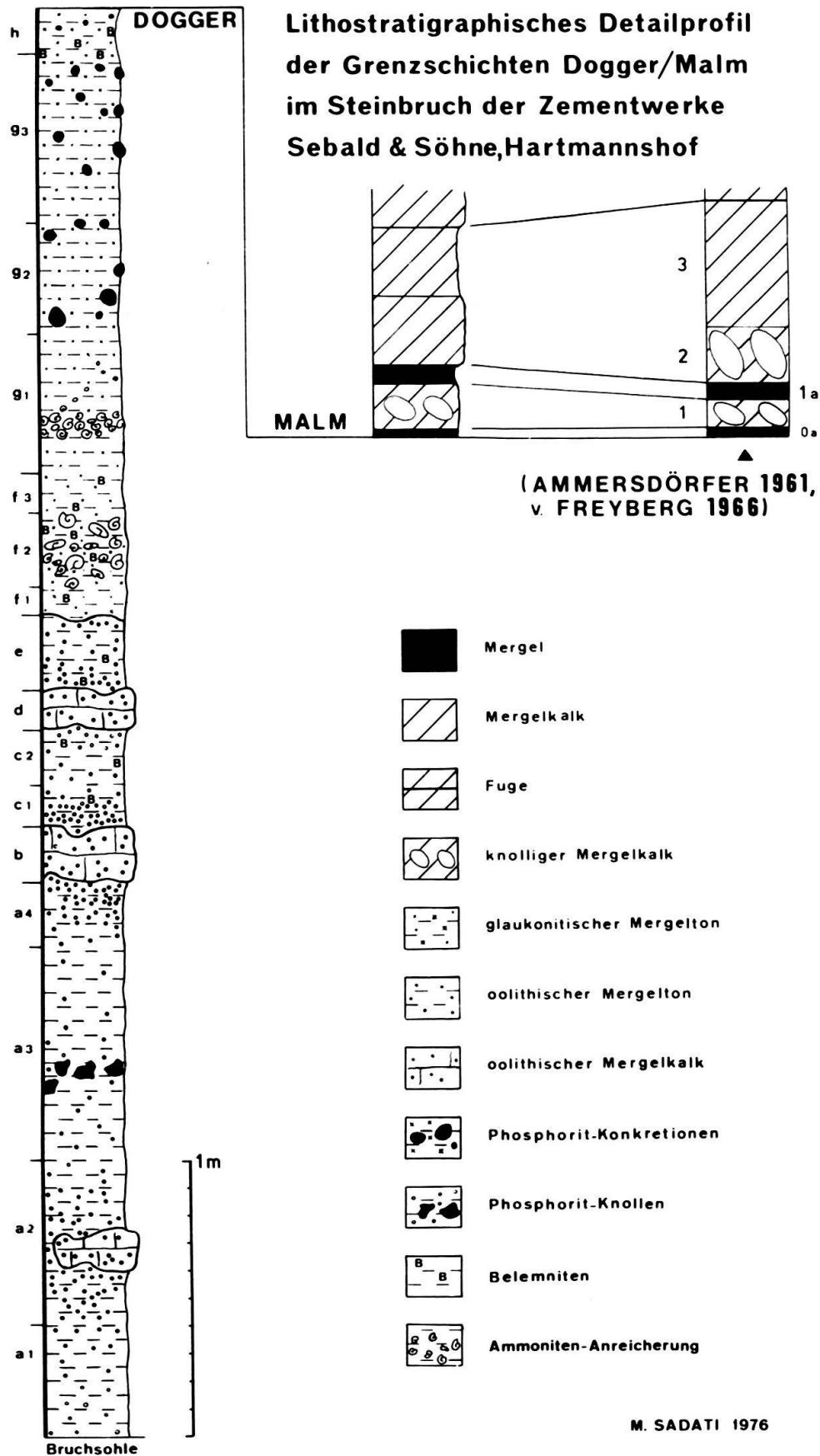


Fig. 5. Profil des Fundortes Hartmannshof, Mittelfranken, BR Deutschland.

höchstens 5 cm mächtigen Mergel *Oa* vom liegenden, dunklen «Ornatenton» getrennt, dessen oberste etwa 17 cm der Lamberti-Zone des obersten Callovian angehören (SADATI 1977, Abb. 3). Dieser Autor fand in der Bank 1 noch die folgenden, für die biostratigraphische Einstufung relevanten Ammoniten:

Perisphinctes (Arisphinctes) plicatilis (SOWERBY)

Perisphinctes (Subdiscosphinctes) mindowe (SIEMIRADZKI)

Euaspidoceras cf. *perarmatum*

Gregoryceras (Gregoryceras) cf. *riazi*

Allein schon das gehäufte Auftreten von Fossilien und die geringe Mächtigkeit der Bank 1 deuten auf Kondensation hin. *Perisphinctes (Arisphinctes) plicatilis* erlischt in der Nordschweiz vor dem Ende der Antecedens-Subzone (GYGI 1977, S. 455 und S. 513, Fig. 4). *Perisphinctes (Subdiscosphinctes) mindowe* kommt vor allem in der Parandieri-Subzone (MOUTERDE et al. 1971) vor, während *Gregoryceras (Gregoryceras) riasi* in diesen beiden Subzonen vertreten ist. Aufgrund aller bisheriger Funde stufte SADATI (1977, S. 37) die Bank in die obere Plicatilis- und in die Transversarium-Zone im Sinn von ENAY (1966) und GYGI (1977) ein. Die Mariae- und die Cordatum-Zonen sowie die Vertebrale-Subzone (untere Plicatilis-Zone) sind in diesem Profil nicht vertreten (vgl. ZEISS 1962b, S. 161).

Es ist hier nicht der Ort, näher auf die Problematik der Plicatilis- und der Transversarium-Zonen einzugehen. Die von OPPEL in OPPEL & WAAGEN (1866, S. 244f.) gegebene Definition der Transversarium-Zone ist eindeutig. Er führte eine die Zone charakterisierende Liste von Ammoniten an und schrieb, dass diese Arten in den Birmenstorfer Schichten vorkommen. OPPEL stellte fest, dass seine Birmenstorfer Schichten «auf die Eisenerze mit *Amm. Lamberti*, *cordatus* und *perarmatus*» folgen und oben von den Effinger Schichten überlagert werden (S. 245), das heisst er fasste sie gleich wie MOESCH (1863). Aus den Arbeiten von HAUERSTEIN (1966, S. 94) und GYGI (1977, Fig. 4) ist ersichtlich, dass *Gregoryceras transversarium* etwa gleichzeitig mit *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) antecessens* einsetzt. Mit diesen erscheinen auch so charakteristische Arten wie *Ochetoceras hispidum*, *Trimarginites trimarginatus*, *Taramelliceras dentostriatum*, *Euaspidoceras oegir* sowie *Gregoryceras riasi*. In der Parandieri-Subzone im Sinne von MOUTERDE et al. (1971) werden *Subdiscosphinctes* häufig, und es tritt erstmals die Untergattung *Aureimontanites* auf, während die vorher erwähnten Arten weiter vorkommen. Die Schichten mit *Gregoryceras transversarium* enthalten eine ziemlich einheitliche Fauna, die durch das fast gleichzeitige Einsetzen von zahlreichen Arten aus verschiedenen Familien charakterisiert ist. Eine ähnlich markante Veränderung in der Zusammensetzung der Ammonitenfauna tritt in Mitteleuropa erst wieder zu Beginn der Bifurcatus-Zone ein.

Die Basis einer Zone sollte so definiert sein, dass sie sich mit dem ersten Erscheinen der Index-Art deckt (vgl. Code-Committee der Stratigraphischen Kommission der DUGW 1977, S. 135, Abs. 9). Wenn man die Transversarium-Zone beibehalten will, und das ist im Interesse einer stabilen stratigraphischen Nomenklatur zu empfehlen, dann muss man die ganze Antecessens-Subzone in sie einbeziehen. Zu diesem Schluss kam schon ZEISS (1962b, S. 162) durch faunistische Vergleiche. Die

Grabungen von HAUERSTEIN (1966) und GYGI (1977) haben diese Auffassung bestätigt. Die Fundhorizonte der hier behandelten Paraspidoceraten müssen also alle in die Transversarium-Zone gestellt werden, wobei zu beachten ist, dass der Mumienmergel infolge Kondensation an seiner Basis auch noch Ammoniten der Vertebrale-Subzone enthält. Es ist also nicht auszuschliessen, dass *Paraspidoceras* aff. *berckhemeri* schon in der Vertebrale-Zeit aufgetreten ist.

Frühere Untersuchungen

D'ORBIGNY (1847, Tf. 188) hat erstmals ein *Paraspidoceras* publiziert. Zahlreiche Autoren des 19. und des 20. Jahrhunderts beschrieben weitere Arten. SPATH (1925, S. 118) schlug «für die Gruppe des *Ammonites meriani* OPPEL» den Gattungsnamen *Paraspidoceras* vor. ZEISS (1962a) gab für die Gattung eine Diagnose und diskutierte ihre Gliederung und Abgrenzung. Er stellte alle bis damals bekannten Formen zusammen, revidierte sie und beschrieb zahlreiche neue Arten sowie Unterarten. Dieser Autor gliederte die Gattung in die Untergattungen *Paraspidoceras* SPATH (1925), *Struebinia* n. g. und *Extranodites* JEANNET (1951). Er wies darauf hin, dass aus nomenklatorischen Gründen (vgl. International Code of zoological Nomenclature 1961, Art. 23ei) *Paraspidoceras* nicht als Untergattung von *Euspidoceras* behandelt werden kann, wie dies ARKELL in ARKELL et al. (1957) getan hat. ZEISS (1962a, S. 4) erachtete es wegen des begrenzten Untersuchungsmaterials als ratsam, nicht auf die genauen Beziehungen der Paraspidoceraten zu den Euspidoceraten einzugehen, und behielt *Paraspidoceras* als selbständige Gattung bei. MILLER (1968, S. 128) räumte ein, dass *Paraspidoceras* durch die interstadielle Entwicklung von Schaufelknoten zwar eine innerhalb der Euspidoceratinae klar abgegrenzte Gruppe bilde. Weil bei diesen Formen aber «zumindest über der Endwindung» paarige, etwa gleich grosse marginale und umbilikale Stachelknoten auftreten (wie bei *Euspidoceras*), glaubte MILLER, eine generische Trennung von *Euspidoceras* und *Paraspidoceras* sei nicht gerechtfertigt. Dieser Autor, dem ein sehr reiches Untersuchungsmaterial von mehr als 3000 Vertretern der Euspidoceratinae vorgelegen ist, hat sich nicht zu einer taxonomischen Revision dieses Materials entschliessen können. Trotzdem hielt er es für angebracht, *Paraspidoceras*, *Euspidoceras* und andere als Untergattungen in der Gattung *Clambites* ROLLIER zu vereinigen. Indessen gibt es Gründe für die Annahme (vgl. unten), dass es ausgewachsene Paraspidoceraten gibt, welche entgegen der Behauptung von MILLER keine umbilikale Knotenreihe entwickeln. Aus diesem Grund und wegen anderer Überlegungen, welche am Schluss unserer Arbeit dargelegt werden, wird hier *Paraspidoceras* im Sinn von ZEISS (1962a) interpretiert, das heisst als getrennte Gattung behandelt. Dies tat auch SEQUEIROS (1974), der erstmals eine Anzahl Paraspidoceraten aus Spanien beschrieb und abbildete. ENAY (1966) und DUONG (1974) machten genaue Angaben über die Fundsichten einiger Arten von *Paraspidoceras* im östlichen Frankreich. SAPUNOV (1973) beschrieb zwei Paraspidoceraten-Arten aus Algerien. GEYER in BARTHEL et al. (1966, S. 190) erwähnte ein *Paraspidoceras* aus dem subbetischen Jura der Provinz Murcia, Spanien. Auch SEYFRIED (1978) fand in dieser Gegend Paraspidoceraten.

Material

Die Stücke aus dem Französischen Jura wurden uns freundlicherweise von Herrn Professor Dr. R. Enay von Lyon zur Untersuchung überlassen, welcher die Exemplare von Trept und Cléon fand. Ein Teil des schweizerischen Materials stammt aus systematischen, grösseren Grabungen, welche R. und S. Gygi, Basel, in den Jahren 1970–1972 durchgeführt haben (vgl. GYGI 1977). Das Exemplar BaJ27680 fand Herr D. Krüger von Grenzach (BR Deutschland) in der Schicht Nr. 32 des Profils RG276 im Steinbruch Chalch bei Holderbank, Kt. Aargau (siehe Fig. 3). Herr B. Paganini von MuttENZ, Kt. Baselland, barg die Stücke BaJ27251, BaJ27769 und BaJ28169 aus den obersten Horizonten der Birmenstorfer Schichten, direkt unter dem Humus, im Eisengraben bei Gansingen, Kt. Aargau. Es sind dies mit grosser Wahrscheinlichkeit die Schichten Nr. 31 und 32 des Profils RG210 (= Profil 4, Tf. 11, in GYGI 1977). Die beiden Funde von Hartmannshof im Fränkischen Jura gelangen S.-M. Sadati während der Feldarbeiten für seine Diplomarbeit.

Kein einziges der hier beschriebenen Individuen ist mit vollständiger Wohnkammer und dem Mundsaum erhalten. An fünf Stücken ist ein Teil oder wenigstens der Anfang der Wohnkammer zu erkennen. Die übrigen Exemplare sind bis ans Ende der letzten Windung gekammerte Innenwindungen. Bei den Funden aus dem Mumienmergel und dem Mumienkalk des Randen deutet nichts darauf hin, dass sie deformiert sind. Dagegen wurden diese Steinkerne nach ihrer Bildung durch submarine Korrosion (sogenannte Subsolution) erheblich angegriffen. Rasche Auflösung der Schale nach der Einbettung und Kompaktion des die Schale erfüllenden sowie des umgebenden Kalkschlammes haben zu einer leichten Deformation von zwei Stücken geführt: *Paraspidoceras (Struebinia) cf. simplex burfordi* (BaJ25985) von Gächlingen, Kt. Schaffhausen, aus dem Mergel direkt über dem Mumienkalk (Fig. 13h–k), und von *Paraspidoceras (Struebinia) simplex helveticum* (BaJ28169) aus den obersten Birmenstorfer Schichten des Eisengraben bei Gansingen, Kt. Aargau (Fig. 13d–e). Ein postmortales Zerbrechen der Schale während der Kompaktion des Sediments nach der Einbettung konnte am *Paraspidoceras (Struebinia) n.sp.* (BaJ27769) aus den obersten Birmenstorfer Schichten des Eisengraben beobachtet werden (Fig. 13b). Der Kalkschlamm in der Wohnkammer verformte sich plastisch, war aber schon so zäh, dass sich darin Risse öffneten. Diese wurden teils mit feinkristallinem Calcit, teils mit Limonit (primär vermutlich Eisensulfid) ausgefüllt, teils blieben sie auch offen. Alle untersuchten Stücke liegen in Steinkernerhaltung vor. Rekristallisierte Reste der Schale sind an *Paraspidoceras (Paraspidoceras) aff. berkhemeri* (BaJ27746) aus dem Mumienmergel von Gächlingen vorhanden; sie zeigen feine Anwachsstreifen (Fig. 7a).

Die Sammlungen, in denen das bearbeitete Material und die Typen liegen, werden im Text mit den folgenden Abkürzungen bezeichnet:

Ba = Naturhistorisches Museum Basel

Di = Institut des Sciences de la Terre, Université de Dijon

Er = Institut für Paläontologie, Universität Erlangen–Nürnberg

Li = Kantonsmuseum Baselland, Liestal

Ly = Département des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard,
Lyon-Villeurbanne

Pa = Istituto e Museo di Geologia dell'Università di Palermo

St = Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart

Zü = Geologisches Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule
Zürich

In den Tabellen mit den Messdaten erscheinen die folgenden Abkürzungen:

Dm = Gehäusedurchmesser, auf beliebigen Stadien gemessen

Wh = Höhe der letzten Windung über der Naht

Wd = Windungsdicke, zwischen den Knoten gemessen

Nw = Nabelweite

Ph = Durchmesser des Phragmokons in Millimetern

nu = bis ans Ende gekammerte Innenwindung

Mk = Marginalknoten

n = Anzahl

Zeichen in den Synonymielisten:

* Mit dieser Stelle gilt der Artname als begründet

v Das betreffende Belegstück beziehungsweise ein Abguss davon lag zur Untersuchung vor

Taxonomie

Unterordnung *Ammonitina* HYATT 1889

Familie *Aspidoceratidae* ZITTEL 1895

Unterfamilie *Euaspidoceratinae* SPATH 1931

Gattung *Paraspidoceras* SPATH 1925

Untergattung *Paraspidoceras* s. str. SPATH 1925

Typus-Spezies: Ammonites meriani OPPEL 1863, S. 230, Tf. 65, Fig. 1a-b.

Paraspidoceras (Paraspidoceras) berckhemeri ZEISS

Fig. 6a-c und f-g

*v 1962 *Paraspidoceras (P.) berckhemeri* n. sp., ZEISS, S. 11, Tf. 1, Fig. 8, Tf. 4, Fig. 7, Abb. 3.

Holotypus. – St 19681, Original zu ZEISS (1962a, Tf. 4, Fig. 7).

Locus typicus. – Blumberg, Südbaden, BR Deutschland.

Stratum typicum. – Toucasianum-Bank.

Material. – St 19681, Holotypus, Toucasianum-Bank, untere Transversarium-Zone (obere Antecedens-Subzone), Blumberg, Südbaden, BR Deutschland. BaJ25826, Lokalität Nr. 12092a, unterer Mumienkalk, untere Transversarium-Zone (Antecedens-Subzone), Schicht 14a der Grabung RG 81 am Räckolterenbuck bei Gächlingen, Kt. Schaffhausen, Schweiz, siehe Tafel 11, Profil 6, in GYGI (1977). Leg. R. & S. Gygi. Ly, ohne Nummer, Couches de Birmensdorf, obere Transversarium-

Tabelle 1: Messdaten von *Paraspidoceras* (*Paraspidoceras*) *berckhemeri*.

Individuelle Bezeichnung des Stückes	Ph mm	Gehäusemasse, mm				in % des Dm			Mk/Umgang	
		Dm	Wh	Wd	Nw	Wh	Wd	Nw	Dm	n
St 19675, Holotypus	46	53,9	21,3	28,5	20	40	53	37	53 40	12 10
Ba J 25826	53	62	20	–	21	32	–	34	70 60 40 20	15 15 11 9
Ly, coll. R. Enay	39	54,5	20,5	27	21,2	38	50	39	60	14

Zone, Cléon bei Corcelles, Dépt. Ain, Frankreich. Original zu ENAY (1966, S. 120).
Leg. R. Enay.

Beschreibung. – Die Flanken von BaJ25826 sind bei einem Gehäusedurchmesser von weniger als 10 mm beinahe eben und parallel zur Windungsebene. Die Nabelkante und der Nabelabfall bilden zusammen eine einfache Wölbung. Bei zunehmendem Durchmesser wölben sich auch die Flanken und neigen sich gegen den Nabel. Ein Nabelabfall lässt sich nun nicht mehr von den Flanken unterscheiden: die laterale Wand der umgekehrt trapezförmigen Windungen ist von der Naht bis in die Nähe der Marginalknoten gleichförmig gewölbt. Ein erster, schwacher Marginalknoten ist am Stück BaJ25826 bei einem Durchmesser von 6 mm zu sehen. Die frühen, kegelförmigen Knoten wandeln sich rasch in Schaufeln um, welche bei einem Gehäusedurchmesser von 10 mm schon gut entwickelt sind. Die hintere Kante der asymmetrischen Schaufeln ist immer steiler als die vordere. Die Umwandlung der Schaufelknoten in Spatelknoten beginnt beim Durchmesser 35 mm und vollzieht sich rasch. Die Kanten der Spatelknoten liegen fast genau in der Spirallinie. Die Flankenskulptur von BaJ25826 besteht bis zu einem Durchmesser von 40 mm aus geraden, doppelten Flankenrippen, welche von den Knotenenden ausgehend radial gegen die Naht verlaufen. Von diesen paarigen Flankenrippen ist die hintere jeweils stärker entwickelt als die vordere. Vom Durchmesser 35 mm an erreichen sie die Naht nicht mehr, wodurch die Flanken in der Nähe der Naht glatt werden. Am Ende des letzten Umgangs sind in der Nähe der Marginalknoten nur noch einfache, schwache Wulstrippen entwickelt, welche von den Knoten ausgehend nach vorn gezogen sind und auf der Flanke auslaufen. Auf der Siphonalseite des Phragmokons sind die Knoten durch paarige, gerade Rippen mit schwachem Relief verbunden. Auf der Wohnkammer schwächen sich diese Rippen zu undeutlichen, breiten Wellen ab. Zwischen den marginalen Knotenpaaren findet man eine bis drei solcher Wellen. Bis zu einem Durchmesser von 60 mm sind die Knoten gegenüber der Wölbung der Siphonalseite in radialer Richtung aufgeworfen. Von da an setzen sie die Wölbung der Siphonalseite mehr oder weniger genau fort. Am Holotypus vollzieht sich dieser Wechsel schon bei einem Durchmesser von 40 mm. Das letzte Septum von BaJ25826 findet man bei einem Durchmesser von 49 mm. Bei diesem Stück sind die letzten Septen nicht angenähert. Von der Wohnkammer ist $\frac{1}{3}$ Umgang erhalten.

Der letzte Umgang des Stückes Ly (ohne Nummer) von Cléon ist deformiert. Die in Tabelle 1 angegebenen Gehäusemasse sind deshalb nur annähernd richtig.

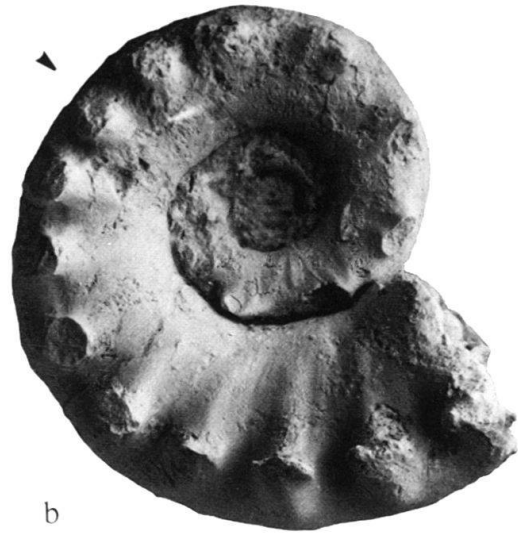
Die Flanken bilden von der Naht bis in die Nähe der Marginalknoten eine einfache Wölbung. Die Schaufelknoten haben etwas grössere Abstände voneinander als am Holotypus oder an BaJ25826. Ihre Umwandlung in schmale Spatelknoten geschieht unvermittelt beim Durchmesser 33 mm. Die Flankenskulptur ist auf dem erhaltenen Teil der inneren Windung sehr schwach. Von der Spitze der Schaufelknoten läuft je eine Rippe radial zur Naht. Zwei noch schwächere Rippen gehen vom vorderen Teil beziehungsweise vom vordersten Ende der Schaufelknoten aus. Vom Durchmesser 46 mm an kommt auf jeden Marginalknoten nur noch eine Flankenrippe. Diese Rippen verlaufen von der Knotenmitte weg zunächst gerade und sind gegenüber der Radiallinie leicht nach vorn gezogen. In der Nähe der Naht klingen sie aus, beschreiben aber dabei einen eben noch wahrnehmbaren Bogen nach vorn. Auf der Siphonalseite sind die Marginalknoten zunächst durch drei schwache Rippen verbunden. Vom Durchmesser 45 mm an findet man an deren Stelle nur noch einfache, breite Wellen, von denen aber beim Durchmesser 53 mm zwei durch eine diagonal über die Siphonalseite verlaufende Rippe verbunden sind. Die Siphonalseite ist ziemlich stark gewölbt. Die Spatelknoten sind von ihr durch einen deutlichen Knick in der Richtung zum Nabel abgesetzt. Die Spatelknoten sind sehr stark abgeplattet. Ihre schneidend scharfe Kante verläuft parallel zur Spirallinie. Die letzten Septen sind nicht angenähert. Von der Wohnkammer ist ein halber Umgang erhalten.

Diskussion und Vergleiche. – Bei *Paraspidoceras berckhemeri* scheint es sich um eine mittelgrosse Art zu handeln, deren Enddurchmesser weniger als 100 mm betragen haben dürfte. Die letzte Windung ist bei den untersuchten Stücken ziemlich einheitlich entwickelt. Die inneren Windungen weisen jedoch auf dem Schaufelknoten-Stadium erhebliche Unterschiede auf. Die Schaufelknoten von BaJ25826 sind breiter und höher als die des Holotypus und sind dichter gedrängt, denn die Anzahl Knoten pro Umgang ist beim Durchmesser 30 mm bei beiden Stücken nahezu gleich. Auch zahlreiche Spatelknoten von BaJ25826 unterscheiden sich von denen des Holotypus, indem sie aus der Wölbung der Siphonalseite leicht nach aussen gebogen sind, ohne sich aber über die Siphonalseite zu erheben. Das Stück von Cléon (Frankreich) unterscheidet sich vom Holotypus in erster Linie durch die etwas geringere Anzahl Schaufelknoten pro Umgang.

Bei *Paraspidoceras berckhemeri* erscheinen Spatelknoten mindestens einen halben Umgang früher als bei *Paraspidoceras meriani* und mindestens einen Viertelumgang früher als bei *Paraspidoceras submeriani*, bei dem es ausserdem zur Bildung

Fig. 6. Bei Stücken mit teilweise erhaltener Wohnkammer ist das Ende des Phragmokons mit einem Pfeil angegeben.

a-c = *Paraspidoceras (Paraspidoceras) berckhemeri* ZEISS, Original zu ENAY (1966, S. 120), Couches de Birmensdorf, obere Transversarium-Zone, Cléon bei Corcelles, Dépt. Ain, Frankreich, Ly ohne Nummer, coll. R. Enay, $\times 1$. d-e = *Paraspidoceras (Struebinia)* cf. *retorquens*, untere Birnenstorfer Schichten, untere Transversarium-Zone (Antecedens-Subzone), Grabung RG 51, Schicht 5, siehe GYGI (1977, Tf. 11, Profil 5), Oberehrendingen, Kt. Aargau, Schweiz, BaJ25307, leg. R. & S. Gygi, $\times 1$. f-g = *Paraspidoceras (Paraspidoceras) berckhemeri* ZEISS, unterer Mumienkalk, untere Transversarium-Zone (Antecedens-Subzone), Grabung RG 81, Schicht 14a, siehe GYGI (1977, Tf. 11, Profil 6), Gächlingen, Kt. Schaffhausen, Schweiz, BaJ25826, leg. R. & S. Gygi, $\times 1$.



Diskussion und Vergleiche. – BaJ 27746 unterscheidet sich vom Holotypus von *Paraspidoceras berckhemeri* ZEISS (1962a, S. 11) vor allem durch sein wesentlich grösseres Gehäuse und durch die schmalen Spatelknoten, welche nahezu Stachelform annehmen können. Ferner sind dick angeschwollene Flankenrippen im Bereich der Schaufelknoten beim Holotypus nicht vorhanden. Vor allem aber gibt es am Holotypus keine Spatelknoten, welche aus der Wölbung der Siphonalseite nach aussen biegen. Die Siphonalseite von BaJ 27746 ist erheblich flacher als die des Holotypus, unterscheidet sich aber auf entsprechenden Stadien nicht wesentlich von BaJ 25826.

Fig. 7c-d

* 1962 *Paraspidoceras (P.) edwardsianum colloti* n. nom., ZEISS, S. 16, Tf. 1, Fig. 16, Tf. 3, Fig. 5.

Stratum typicum. – Minéral de fer, Oxfordien.

Beschreibung. – Die Flanken der inneren Windungen sind nahezu eben und konvergieren leicht gegen den Nabel. Der Nabelabfall ist gerundet und ziemlich steil. Der umgekehrt trapezoidale Windungsquerschnitt der inneren Windungen geht beim Durchmesser 90 mm abrupt in einen normal trapezoidalen über. Von da an konvergieren die Flanken gegen die Siphonalseite. Schon die ersten, bei Durchmesser 10 mm erkennbaren Marginalknoten haben asymmetrische Schaufelform.

Tabelle 3: Messdaten von *Paraspidoceras* (*Paraspidoceras*) *colloti*.

[illegible]

Ihr Abfall nach hinten ist steiler als nach vorn. Beim Durchmesser 40 mm befindet sich der letzte Schaufelknoten. Es folgen ohne Übergang drei schmale Spatelknoten, welche in der Spirallinie rückwärts geneigt sind. Die folgenden vier Spatelknoten sind abgebrochen. Von da an findet man während eines knappen halben Umgangs Knoten, die nicht mehr in der Fortsetzung der Siphonalseite abgeplattet sind. Durch das Zusammentreffen der Flanken- und Siphonalrippen an der Knotenspitze sowie eines Kammes, der vom marginalen Flankenteil ausgehend auf der Vorderseite des Knotens schräg gegen seine Spitze verläuft, bekommen diese Knoten die Form einer unregelmässigen, dreikantigen Pyramide. Aus ihnen gehen beim Durchmesser 95 mm echte Stachelknoten hervor. Deutlich erkennbare Flankenrippen sind vom Durchmesser 15 mm an vorhanden. Diese verlaufen dort von der Spitze jedes Schaufelknotens zunächst in einem nach hinten offenen Bogen nach vorn und ziehen dann geradlinig in radialer Richtung zum Nabelabfall. Beim Durchmesser 30 mm entwickelt sich vor jeder Flankenrippe eine schwächere Parallelrippe, welche von der Hauptrippe durch eine seichte Furche getrennt ist. Schon beim Durchmesser 40 mm erreichen beide Rippen nur noch die gut gerundete Nabelkante. Bei zunehmender Gehäusegrösse wird die vordere Rippe rasch reduziert. Beim Durchmesser 55 mm beginnen die Flankenrippen über der Nabelkante einen erhabenen Knick zu bilden, der sich später zu umbilikal Knoten entwickelt. Den ersten solchen Knoten findet man beim Durchmesser 75 mm. Die Flankenrippen, welche je einen marginalen mit einem umbilikal Knoten verbinden, sind vom Marginalknoten ausgehend gegenüber dem entsprechenden Radius leicht vorgezogen. Auf der Siphonalseite sind die Knoten durch je eine sehr schwache, leicht nach vorn gebogene Rippe verbunden. Das Stück ist bis ans Ende der letzten Windung gekammert und muss also einen Enddurchmesser von mehr als rund 170 mm erreicht haben.

Diskussion und Vergleiche. – BaJ26256 ist etwas grösser als der Holotypus und wesentlich besser erhalten. Es weist gegenüber dem Typus die folgenden Unterschiede auf: Die Haupt-Flankenrippen gehen von der Spitze der Schaufelknoten aus und nicht von deren hinterem Ende. Auf der ersten Hälfte des letzten Umgangs scheinen am Holotypus sieben Marginalknoten vorhanden gewesen zu sein, soweit man dies aus den Flankenrippen ersehen kann. Auf dem gleichen Stadium zählt man an BaJ26256 zehn Knoten. Von den von ZEISS (1962a, S. 16) beobachteten Parabelrippen am Nabelabfall des Holotypus sind am Stück von Siblingen nur schwache Spuren zu finden.

Paraspidoceras colloti ist eine grosswüchsige Art, welche sich mit *Paraspidoceras helymense*, *Paraspidoceras submeriani* und *Paraspidoceras sequeirosi* vergleichen lässt. Alle vier Arten bilden auf fortgeschrittenen Wachstumsstadien eine umbilikale Knotenreihe aus, welche frühestens beim Durchmesser 75 mm, spätestens aber beim

Fig. 7. a–b = *Paraspidoceras* (*Paraspidoceras*) aff. *berckhemeri*, Mumienmergel, obere Vertebrale-Subzone oder untere Transversarium-Zone (Antecedens-Subzone), Grabung RG 81, Schicht 13, siehe GYGI (1977, Tf. 11, Profil 6), Gächlingen, Kt. Schaffhausen, Schweiz, BaJ27746, leg. R. & S. Gygi, $\times 1$. c–d = *Paraspidoceras* (*Paraspidoceras*) *colloti* ZEISS, unterer Mumienkalk, untere Transversarium-Zone (Antecedens-Subzone), Grabung RG 212, Schicht 8, siehe GYGI (1977, Tf. 11, Profil 7), Siblingen, Kt. Schaffhausen, Schweiz, BaJ26256, leg. R. & S. Gygi, $\times 1$.



a



b



c



d

Durchmesser 90 mm einsetzt, das heisst innerhalb eines ziemlich eng begrenzten Bereichs. *Paraspidoceras colloti* unterscheidet sich von den drei übrigen Arten dadurch, dass der Übergang vom umgekehrt trapezoidalen Windungsquerschnitt des Spatelknotenstadiums zum normal trapezoidalen Querschnitt des späteren Stachelknotenstadiums unvermittelt und früher erfolgt als bei den anderen vergleichbaren Arten. *Paraspidoceras helymense* hat eine viel stärker berippte Siphonal-seite.

Der Vergleich mit *Paraspidoceras edwardsianum* ist nicht ohne weiteres möglich, weil über die Definition dieser Art noch keine vollständige Klarheit herrscht. Aus dem Text von D'ORBIGNY (1847, S. 505) muss geschlossen werden, dass ihm bei der Aufstellung des Taxons nur ein einziges Stück vorlag. D'ORBIGNY gab an, dass das von ihm selbst (1847, Tf. 188) gezeichnete Exemplar aus seiner Sammlung stamme. ZEISS (1962a, S. 12 und Tf. 3, Fig. 3) stand ein ihm von Paris zugesandter Gipsabguss zur Verfügung, der als Kopie des Holotypus Nr. 3524 aus der Sammlung d'Orbigny etikettiert war. Die Herkunftsbezeichnung stimmte mit den Angaben von D'ORBIGNY überein. Es war der Abguss eines Bruchstücks, welches (ergänzt) einen Durchmesser von 117 mm und eine Nabelweite von lediglich 38% hat. D'ORBIGNY (1847, S. 505) schrieb jedoch, dass der Durchmesser 120 mm und die Nabelweite 46% betrage. An seiner Zeichnung auf Tafel 188 misst man eine Nabelweite von 45%. Andererseits ergab sich, dass Skulptur und Windungsquerschnitt des Bruchstücks bei entsprechenden Stadien mit der Zeichnung von D'ORBIGNY übereinstimmen. Es bestehen also die zwei Möglichkeiten, dass entweder D'ORBIGNY die Zeichnung auf Tafel 188 durch eine unrichtige Ergänzung des Bruchstücks Nr. 3524 aus seiner Sammlung angefertigt hat oder dass der Holotypus verloren und das Bruchstück nicht mit ihm identisch ist. Letzteres ist nach den Darlegungen von ZEISS (1962a) unwahrscheinlich. SEQUEIROS (1974, Tf. 26, Fig. 3) bildete eine weitnabelige Form ab, die er als *Paraspidoceras (Struebinia) edwardsianum* bestimmte. Die Nabelweite kommt mit 44% der Zeichnung in D'ORBIGNY (1847) sehr nahe. Schon beim Durchmesser 35 mm erscheinen jedoch erste umbilikale Verdickungen, welche sich bis zum Ende des Phragmokons beim Durchmesser 70 mm zu ausgeprägten Stachelknoten entwickeln. Am Bruchstück aus der Sammlung d'Orbigny dagegen beginnen sich die umbilikalischen Verdickungen der Flankenrippen erst am Ende der äusseren, noch vollständig gekammerten Windung zu Knoten umzubilden, also bei etwa 120 mm Durchmesser. SEQUEIROS (1974, S. 280) ordnete sein Stück KQ6/6/1 wegen der Skulptur der inneren Windungen in die Untergattung *Struebinia* ein.

Diesem Sachverhalt glauben wir am besten Rechnung zu tragen, indem wir *Paraspidoceras colloti* nicht mehr als Unterart von *Paraspidoceras edwardsianum*, sondern als eine gesonderte Art interpretieren.

Vorkommen. – Transversarium-Zone; Ardèche und Burgund (Frankreich), Nordschweiz und Süddeutschland.

Paraspidoceras (Paraspidoceras) helymense (GEMMELLARO)

Fig. 8c, 9a-b, 10a-b

- * 1874 *Aspidoceras Helymense*, Gemm., GEMMELLARO, S. 9, Tf. 1, Fig. 4.
- 1878 *Aspidoceras Elymense*, Gemm., GEMMELLARO, S. 238.

[illegible]

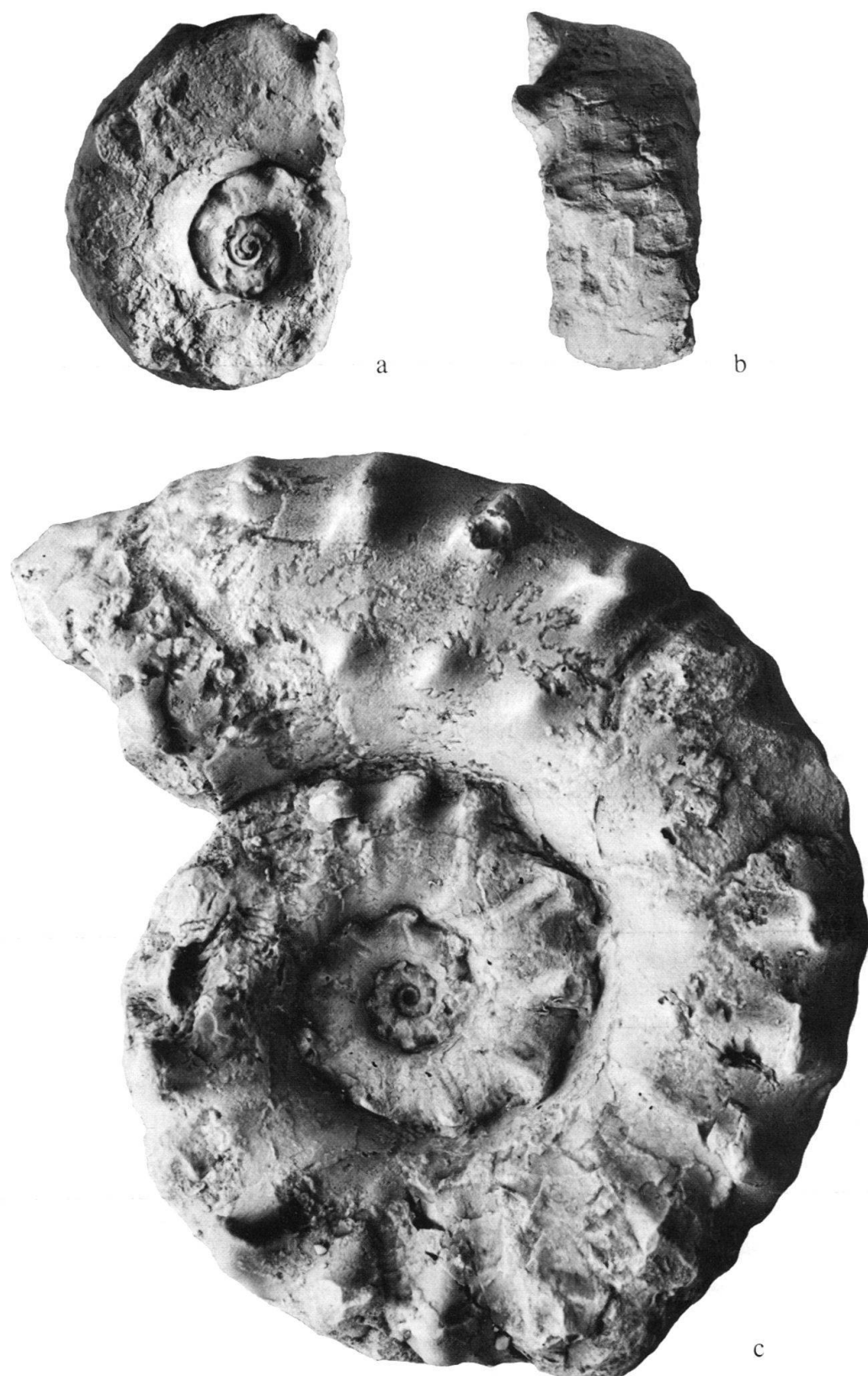
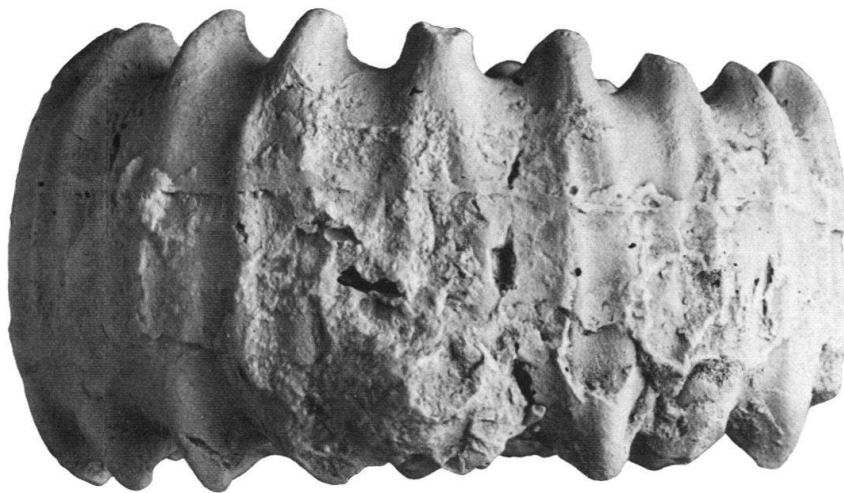


Fig. 8. a-b = *Paraspidoceras* (*Paraspidoceras*) cf. *meriani*, obere Birmenstorfer Schichten, obere Transversarium-Zone, Profil RG 276, Schicht 32, siehe Figur 3, Holderbank, Kt. Aargau, Schweiz, BaJ 27680, leg. et don. D. Krüger, $\times 1$. c = *Paraspidoceras* (*Paraspidoceras*) *helymense* (GEMMELLARO), tiefste Bank der Hartmannshof-Formation, untere Transversarium-Zone (Antecedens-Subzone) oder Basis der oberen Transversarium-Zone, siehe Figur 5, Schicht 1, Hartmannshof, Mittelfranken, BR Deutschland, BaJ 28755, leg. S.-M. Sadati, $\times 1$.



a



b

Fig. 9. a-b = *Paraspidoceras* (*Paraspidoceras*) *helymense* (GEMMELLARO), tiefste Bank der Hartmannshof-Formation, untere Transversarium-Zone (Antecedens-Subzone) oder Basis der oberen Transversarium-Zone, siehe Figur 5, Schicht 1, Hartmannshof, Mittelfranken, BR Deutschland, BaJ28755, leg. S.-M. Sadati, $\times 1$.

der Knotenumbildung verläuft parallel mit der Abschwächung der Flanken- und Umbilikalrippen. Bei 85 mm Durchmesser gehen oberhalb des Nabelrandes kleine Umbilikalknoten aus der Kreuzungsstelle von Parabel- mit Flankenrippen hervor. Die Form des Querschnitts ändert sich ebenfalls während der Ontogenese. Dieser besitzt auf den innersten Windungen rechteckigen bis subquadratischen Umriss, ab 42 mm Durchmesser etwa umgekehrt trapezartige und ab 85 mm Durchmesser wieder eine mehr subquadratische Form. Während des trapezartigen Stadiums ist keine Nabelkante ausgebildet, sonst ist sie abgerundet. Mit dem Einsetzen der Umbilikalknoten werden die die beiden Knotenreihen verbindenden Flankenrippen



Fig. 10. a-b = *Paraspidoceras* (*Paraspidoceras*) *helymense* (GEMMELLARO), tiefste Bank der Hartmannshof-Formation, untere Transversarium-Zone (Antecedens-Subzone) oder Basis der oberen Transversarium-Zone, siehe Figur 5, Schicht 1, Hartmannshof, Mittelfranken, BR Deutschland, BaJ28756, leg. S.-M. Sadati, $\times 0,5$.

wieder deutlicher ausgeprägt. Die breite Siphonalseite ist nach aussen gewölbt. Diese Wölbung verstärkt sich gegen das Umgangsende hin. Die Siphonalseite wird von kräftigen Bündelrippen überquert, welche jeweils gegenüberliegende Knoten miteinander verbinden. Gelegentlich tritt auch Zickzackberippung auf. Ab Windungshöhe 84 mm vollzieht sich allmählich der Übergang von den Bündel- zu Einzelrippen. Dies erfolgt durch zunehmende Auflösung der Bündel. Auf dem letzten Viertelumgang gestalten sich die Spatelknoten zu normalen radial stehenden Knoten um. Bei 124 mm Durchmesser finden wir den ersten derartigen Marginalknoten.

Am grossen Exemplar ist das Schaufelknotenstadium nicht erhalten. Bis zu einer Windungshöhe von 43 mm haben die Marginalknoten Spatelform; sie sind zusammen mit den Umbilikalknoten bis zu 107 mm Durchmesser beobachtbar. Ab Durchmesser 115 mm folgen radialstehende Knoten, bei Windungshöhe 48 mm gehen die Bündelrippen der Siphonalseite in Einzelrippen über, die ausgeprägt jeweils zwei Marginalknoten miteinander verbinden. Die Flankenrippen sind etwas abgeschwächt. Zwischen 50 mm und 58 mm Windungshöhe sind schwache Andeutungen von Parabelrippen auf der Nabelwand erkennbar. Bei den Windungshöhen 56 mm und 63 mm steht jeweils eine V-förmige Rippe auf der Flanke, die einen Umbilikalknoten mit zwei Marginalknoten verbindet. Die Siphonalrippen sind bis zum Umgangsende markant ausgebildet. Die Wohnkammer fehlt.

Diskussion und Vergleiche. – Die beiden hier beschriebenen Stücke ergänzen sich sehr gut. Ein Unterschied ergibt sich lediglich dadurch, dass am grossen Exemplar bei 115 mm Durchmesser die Umbildung der Marginalknoten ungefähr eine Viertelwindung eher einsetzt als beim kleinen. Über den Enddurchmesser lässt sich nichts aussagen, da beide Stücke bis ans Ende gekammert sind. Die Gehäusemasse lassen sich gut mit denen des Holotypus vergleichen (vgl. ZEISS 1962a, S. 13 und Tab. 3). Aber auch dem übrigen Habitus nach passen die Stücke gut zur Beschreibung und Abbildung von GEMMELLARO (1874), vgl. auch ZEISS (1962a). Das kleinere Exemplar bietet eine wertvolle Ergänzung zum Holotypus, da es die Skulptur der Innenwindungen klar zeigt. Auch das grössere erweitert die Kenntnis der Art, da es einen grösseren Durchmesser erreicht und die Ausbildung der Aussenwindung besser erkennen lässt. GEMMELLARO (1882, S. 226) wiederholte die von ihm schon 1878, Seite 238, gemachte Aussage, dass die nach 1874 an der Rocca chi parra und an der benachbarten Montagna Grande gefundenen grossen Stücke von *Paraspidoceras helymense* nicht, wie 1874 vermutet, aus der Transversarium-Zone, sondern aus den Schichten mit *Aspidoceras acanthicum* stammten. Angesichts der starken Kondensation der betreffenden Horizonte an diesen Fundstellen (WENDT 1963, Tf. 13 und 15, Fig. 1) ist die Unsicherheit von GEMMELLARO bezüglich der Fundschichten dieser Art nicht erstaunlich (vgl. dazu auch DE GREGORIO 1922, S. 10). An einem dieser Exemplare mit einem grössten Durchmesser von 354 mm nimmt der erhaltene Teil der Wohnkammer einen Drittel des letzten Umgangs ein. Das lässt auf einen Enddurchmesser von mindestens 450 mm schliessen. Damit wäre *Paraspidoceras helymense* die grösste bekannte Art der Gattung. Leider liessen sich die Ausführungen von GEMMELLARO nicht nachprüfen, weil die Originale zu seinen Publikationen gegenwärtig am Geologischen Institut der

Universität Palermo in Kisten verpackt sind und selbst zu einer Bearbeitung an Ort und Stelle nicht herausgegeben werden. Die Hauptunterschiede zu *Paraspidoceras* (*Paraspidoceras*) *edwardsianum* liegen in der viel markanteren Ausbildung der Skulptur, insbesondere der Siphonalrippen, sowie in dem Auftreten V-förmiger Flankenrippen. Diese Merkmale sowie der nun gesicherte Nachweis, dass *Paraspidoceras helymense* in vier weit voneinander entfernten Gegenden vorkommt, spricht gegen die Annahme einer geographischen Subspezies von *Paraspidoceras edwardsianum*. Wir betrachten deshalb «*helymense*» als eigene Art. Diese lässt sich eher mit *Paraspidoceras struebini* vergleichen, weil *Paraspidoceras helymense* dieselbe strenge Berippung der Siphonalseite aufweist.

Soweit aus den Abbildungen und der Beschreibung entnehmbar, ist es fraglich, ob die Stücke, welche SEQUEIROS aus Südspanien beschrieb, zum Formenkreis dieser Art gehören. Beim Exemplar KG2/11/12 sind die Schaufelknoten und ihre Abstände grösser, auch hält das Schaufelknotenstadium länger an. Ansonsten besteht gute Übereinstimmung. Ein Hauptunterschied bei allen von SEQUEIROS abgebildeten Stücken ist die Abschwächung der Siphonalrippen zwischen 100 mm und 130 mm Durchmesser. Ausserdem setzt bei ihnen die Wohnkammer früher ein. Ganz eindeutig gehört zu dieser Art ein Exemplar aus der Umgebung von Murcia, Südostspanien (Nr. D5/al der Privatsammlung Seyfried, Berlin), das wir nach Abschluss des Manuskripts zur Bearbeitung erhielten.

Vorkommen. – Transversarium-Zone; Sizilien, Andalusien (Südspanien), Ostfrankreich und Süddeutschland.

Paraspidoceras (*Paraspidoceras*) *submeriani* ZEISS

Fig. 11a–b, 12c

* v 1962 *Paraspidoceras* (*P.*) *struebini submeriani* n. subsp., ZEISS, S. 10, Tf. 1, Fig. 18, Tf. 2, Fig. 12.

Holotypus. – St 19681, Original zu ZEISS (1962a, Tf. 2, Fig. 12).

Locus typicus. – Eichberg bei Blumberg, Südbaden, BR Deutschland.

Stratum typicum. – Transversarium-Schichten.

Material. – St 19681, Holotypus, Transversarium-Schichten, Eichberg bei Blumberg, Südbaden, BR Deutschland. BaJ25515, Lokalität Nr. 13316, obere Birmensdorfer Schichten, obere Transversarium-Zone, Grabung RG 225 am Nordrand des Eisengraben bei Gansingen, Kt. Aargau, Schweiz, leg. R. & S. Gygi. Er Sammlung H. Ziergiebel, Nr. 1, Toucasianum-Bank (= Mumienkalk), untere Transversarium-Zone (Antecedens-Subzone), Blumberg, Südbaden, BR Deutschland. Ly, ohne Nummer, Couches de Birmensdorf, Zone à Transversarium, Trept, Dépt. Isère. Leg. R. Enay (cf.-Form).

Beschreibung. – Der Windungsquerschnitt und die Skulptur von BaJ25515 ändern sich im Lauf der Ontogenese erheblich. Die innersten Windungen sind sehr schlecht erhalten. Beim Durchmesser 45 mm bilden die Flanken zwischen der Naht und den Marginalknoten eine einfache Wölbung. Beim Durchmesser 40 mm steht der letzte der breiten marginalen Schaufelknoten. Dessen Abstand zum vorhergehenden Knoten ist gross. Danach erscheinen unvermittelt Spatelknoten, welche in der Richtung der Windungsachse stark gestreckt sind. Dadurch wird die Siphonal-

Tabelle 5: Messdaten von *Paraspidoceras* (*Paraspidoceras*) *submeriani*.

Individuelle Bezeichnung des Stückes	Ph mm	Gehäusemasse, mm				in % des Dm			Mk/Umgang	
		Dm	Wh	Wd	Nw	Wh	Wd	Nw	Dm	n
St 19681, Holotypus	nu	89,2	32,5	40,3	36,9	36	45	41	100 80 60 45	16 15 12 9
Ba J 25515	265	267	91	–	112	34	–	42	250 200 160 130 100	19 19 20 20 19
Ly, coll. R. Enay	?180	180	62	73	81	34	41	45		

seite der umgekehrt trapezoidalen Windung sehr breit. Die Spatelknoten sind schmal und haben einen geringen Abstand voneinander. Von ihnen gehen einfache Flankenrippen aus, welche ausklingen, bevor sie die Naht erreichen. Auf der Flankenmitte schwingen einige von ihnen bogenförmig zurück. Der Umgang mit den Spatelknoten wird von der folgenden Windung nur sehr wenig umfasst. Deshalb lässt sich dort erkennen, dass die Siphonalseite des mit Spatelknoten besetzten Umgangs ziemlich stark gewölbt sein muss. Die grösste Dicke der Windung, zwischen den Knoten gemessen, wird auf der ersten Hälfte des Umgangs mit Spatelknoten bei etwa $\frac{2}{3}$ der Windungshöhe über der Naht erreicht. Danach verlagert sich diese höchste Wölbung gegen innen. Im Bereich der letzten Spatelknoten liegt sie schon nahe bei der Flankenmitte und auf dem letzten Umgang bei etwa $\frac{1}{3}$ der Windungshöhe über der Naht. Erste Umbilikalknoten sind bei einem Durchmesser von 90 mm angedeutet. Danach erheben sich diese zu niedrigen Kegeln, welche mit den Marginalknoten durch je eine gerade Rippe verbunden sind. Die Rippen sind, ausgehend von den Marginalknoten, gegenüber dem Radius in der Richtung gegen den Nabel leicht vorgezogen. Diese einfachen Rippen fallen zunächst noch gegen den Nabel ab, doch verringert sich das Gefälle während der weiteren Entwicklung. Beim Durchmesser 115 mm ist der Wendepunkt erreicht, an dem die Rippen parallel zur Windungsebene verlaufen und wo die grösste Dicke der Windung (zwischen den Rippen gemessen) etwa in der Flankenmitte liegt. Auf dem letzten Umgang konvergieren die Rippen gegen die Siphonalseite, wodurch der Windungsquerschnitt dort normal trapezoidal wird. Beim Durchmesser 115 mm ändert sich auch die Gestalt der Knoten noch einmal. Aus den marginalen Spatelknoten werden niedrige Stachelknoten, während die Umbilikalknoten plötzlich höher werden und sich in radialer Richtung etwas in die Länge ziehen. Die Siphonalseite ist auf dem letzten Umgang ziemlich hoch gewölbt. Sie wird von schwachen, einfachen Rippen überquert, welche die marginalen Stachelknoten verbinden. Das letzte Septum befindet sich beim Durchmesser 265 mm. Die Suturlinie ist sehr schlecht erhalten. Sie erlaubt aber die Vermutung, dass die letzten beiden Septen einander leicht angenähert sind. Dies deutet darauf hin, dass das Stück ausgewachsen ist. In diesem Fall wäre ein Enddurchmesser der vollständigen Schale von etwa 400 mm zu erwarten.



a



b



Fig. 12. Bei Stücken mit teilweise erhaltener Wohnkammer ist das Ende des Phragmokons mit einem Pfeil angegeben.

a-b = *Paraspidoceras* (? *Struebinia*) sp., obere Birmenstorfer Schichten, obere Transversarium-Zone, Gansingen, Kt. Aargau, Schweiz, BaJ 27251, leg. et don. B. Paganini, $\times 1$. c = *Paraspidoceras* (*Paraspidoceras*) *submeriani* ZEISS, Mumienkalk, untere Transversarium-Zone (Antecedens-Subzone), Blumberg, Südbaden, BR Deutschland, Er Sammlung Ziergiebel Nr. 1, $\times 1$.

Fig. 11. Bei Stücken mit teilweise erhaltener Wohnkammer ist das Ende des Phragmokons mit einem Pfeil angegeben.

a-b = *Paraspidoceras* (*Paraspidoceras*) *submeriani* ZEISS, obere Birmenstorfer Schichten, obere Transversarium-Zone, Grabung RG 225, Gansingen, Kt. Aargau, Schweiz, BaJ 25515, leg. R. & S. Gygi, $\times 0,5$.

Das gut erhaltene Bruchstück aus der Sammlung Ziergiebel (Fig. 12c) zeigt auf dem inneren Windungsbruchstück Spatelknoten, welche in Form und Dichte der Anordnung mit dem Holotypus und BaJ25515 übereinstimmen. Umbilikalknoten, wie sie auf dem entsprechenden Stadium des Holotypus schon auftreten, sind an diesem Stück nicht vorhanden. Darin ist es BaJ25515 ähnlich, mit dem auch das Fragment der äusseren Windung in allen Merkmalen gut zu vergleichen ist. Es scheint, dass die Siphonalseite der inneren Windung mässig gewölbt ist und von starken, einfachen Rippen überquert wird. Die Flankenrippen sind auf dem Nabelabfall der inneren Windung bogenförmig nach vorn gezogen, bevor sie in der Nähe der Naht ausklingen. Ein grosses, aber schlecht erhaltenes Stück aus der Sammlung Enay hat einen grössten Durchmesser von 220 mm. Es ist mindestens bis zum Durchmesser 180 mm gekammert. Die Marginalknoten sind bis zum Durchmesser 20 mm klein und rundlich. Dann erscheinen Schaufelknoten, welche sich beim Durchmesser von etwa 45 mm in Spatelknoten umwandeln. Die Spatelknoten sind bis zum Durchmesser 55 mm erhalten und dann abgebrochen. Von einer Windungshöhe von 45 mm an ist eine marginale und eine umbilikale Reihe Stachelknoten entwickelt. Der Windungsquerschnitt bis einschliesslich des Spatelknotenstadiums ist umgekehrt trapezförmig. Die letzte Windung ist breitrechteckig. Die gerundete Nabelkante geht in eine steil abfallende Nabelwand über. Auf der gewölbten Siphonalseite sind keine Rippen angedeutet.

Diskussion und Vergleiche. – BaJ25515 unterscheidet sich vom Holotypus vor allem in der Grösse und darin, dass die umbilikalen Knoten wesentlich später einsetzen. Von diesen Knoten ziehen keine Rippen gegen die Naht. An beiden Stücken erfolgt jedoch der Wechsel von den Schaufel- zu den Spatelknoten abrupt und auf genau dem gleichen Stadium. Auch die Form der Knoten auf entsprechenden Stadien stimmt überein, soweit sich dies feststellen lässt. An beiden Stücken zählt man auf dem ersten halben Umgang mit Spatelknoten neun Marginalknoten.

SEQUEIROS (1974, S. 282) war der Meinung, dass *Paraspidoceras struebini* JEANNET und *Paraspidoceras struebini submeriani* ZEISS «ontogenetische Stadien derselben Spezies» seien. Der Holotypus von *Paraspidoceras submeriani* zeigt auf dem Stadium, das dem des uns vorliegenden Holotypus von *Paraspidoceras struebini* (Li G 2437) entspricht, eine deutlich gewölbte Siphonalseite mit schwachen Rippen. Die Siphonalseite von *Paraspidoceras struebini* dagegen ist eben und wird von stark ausgeprägten Rippen überquert. Diese sind am Holotypus bei einem Durchmesser unter 40 mm doppelt bis dreifach pro marginales Knotenpaar. Vom Durchmesser 40 mm an sind die Rippen zwischen den Marginalknoten einfach. Die Spatelknoten von *Paraspidoceras struebini* sind schmal und stehen in etwas geringeren Abständen voneinander als bei *Paraspidoceras submeriani*. Im Gegensatz zu *Paraspidoceras submeriani* sind die Spatelknoten von *Paraspidoceras struebini* nicht gerade, sondern etwas zurückgebogen, wie das auf Tafel 1, Figur 3, in STRÜBIN (1908) deutlich zu sehen ist. Der Hauptunterschied zwischen *Paraspidoceras struebini* und *Paraspidoceras submeriani* könnte in der Grösse ausgewachsener Stücke liegen. Anhand des uns vorliegenden Materials kann dies jedoch nicht bewiesen werden. Am Holotypus (Li G 2437) von *Paraspidoceras struebini* ist das letzte Septum bei einem Durchmesser von 60 mm angelegt, während sich das letzte Septum von *Paraspidoceras*

submeriani (BaJ25515) bei einem Durchmesser von 265 mm befindet. SEQUEIROS (1974, Tf. 27, Fig. 4 und 5) bildete ein Exemplar (KQ6/R/11) ab, welches dem von STRÜBIN (1908) abgebildeten Holotypus von *Paraspidoceras struebini* sehr ähnlich zu sein scheint. Auf Seite 282 gab SEQUEIROS an, dass die Siphonalseite eben sei und dass «das Ende des Phragmokons nicht sichtbar ist». Daraus erhellt nicht, ob das Stück bis ans Ende der letzten Windung gekammert oder ob die letzten Septen wegen schlechter Erhaltung nicht beobachtet werden können. Es ist nicht ausgeschlossen, dass der Holotypus von *Paraspidoceras struebini* ausgewachsen ist, obwohl er keine Merkmale zeigt, die das belegen. Vielleicht sind die vollständig ebene Siphonalseite und die sehr langen Spatelknoten Merkmale, welche Reife anzeigen. *Paraspidoceras struebini* würde in diesem Fall mittelgrosse Formen einschliessen und *Paraspidoceras submeriani* sehr grosswüchsige. Aus diesem Grund werden hier die beiden Taxa trotz einiger Ähnlichkeit ihrer Innenwindungen als getrennte Spezies behandelt.

Der letzte Umgang des von DE LORIO (1903, Tf. 12, Fig. 1–1a) abgebildeten *Paraspidoceras sequeiroi* n. nom. (ex *choffati*) zeigt einige Ähnlichkeit mit *Paraspidoceras submeriani* (BaJ25515). Während aber die Schaufelknoten bei *Paraspidoceras submeriani* fast symmetrisch und nicht sehr breit sind und darin denjenigen von *Paraspidoceras meriani* gleichen, sind die Schaufelknoten von *Paraspidoceras sequeiroi* sehr breit und fallen nach hinten steiler ab als nach vorn. Ihre Spitzen sind an einer geraden Linie abgeschnitten, welche tangential zur Spirallinie verläuft. Sie wandeln sich fast einen halben Umgang später in Spatelknoten um als bei *Paraspidoceras submeriani*. *Paraspidoceras colloti* unterscheidet sich von *Paraspidoceras submeriani* dadurch, dass umbilikale Knoten viel früher erscheinen. Auch die Wende von einem umgekehrt trapezoidalen Windungsquerschnitt zu einem normal trapezoidalen erfolgt bei *Paraspidoceras colloti* früher, nämlich beim Durchmesser 90 mm, als bei *Paraspidoceras submeriani* (115 mm). Bei einem Durchmesser von mehr als 120 mm kann *Paraspidoceras submeriani* von *Paraspidoceras helymense* durch das gelegentliche Vorkommen von Flankenrippen bei *Paraspidoceras helymense* unterschieden werden, die sich ausgehend von einem Umbilikalknoten V-förmig teilen. Ein weiterer Unterschied zeigt sich auf solchen fortgeschrittenen Stadien in den Rippen auf der Siphonalseite, welche bei *Paraspidoceras helymense* viel höher und breiter sind als bei *Paraspidoceras submeriani*.

Vorkommen. – Transversarium-Zone; Ostfrankreich, Nordschweiz und Süddeutschland.

Paraspidoceras (Paraspidoceras) sequeiroi n. nom.

- v 1903 *Aspidoceras Choffati* de Loriol, DE LORIO, S. 109, Tf. 12, Fig. 1.
- non 1903 *Aspidoceras Choffati* de Loriol, DE LORIO, S. 109, Tf. 13.
- 1962 *Paraspidoceras* (*P.*) cf. *edwardsianum blumbergense* n. subsp., ZEISS, S. 15, Tf. 1, Fig. 9, Tf. 4, Fig. 9–10.
- v 1968 *Clambites (Paraspidoceras) choffati* P. de LORIO, 1903, MILLER, S. 133, Tf. 5, Fig. 2.
- 1974 *Paraspidoceras (Paraspidoceras) choffati* (DE LORIO) 1903, SEQUEIROS, S. 276, Fig. II–127.

Holotypus. – Ly A.2982, Original zu DE LORIO (1903, Tf. 12, Fig. 1), und MILLER (1968, Tf. 5, Fig. 2).

Locus typicus. – La Billaude bei Châtelneuf, Dépt. Jura, Frankreich. Vgl. Kärtchen in ENAY (1966, Fig. 45).

[illegible]

dieser Form ist zudem nur das Schaufelknotenstadium bekannt und sind vor allem die Schaufeln noch nicht deutlich von der Siphonalseite abgesetzt (vgl. ZEISS 1962a, Tf. 2, Fig. 10 und Fig. 13–14, mit Tf. 4, Fig. 9–10!) und überragen diese nicht; die Aussenkante der Knoten weist nach lateral, nicht nach oben, wie bei der neuen Art. Alle übrigen Arten von *Paraspidoceras* sind durch ihre andere Knotenform deutlich von *Paraspidoceras sequeirosi* zu unterscheiden. Das Blumberger Stück hat einen etwas quadratischeren Querschnitt, dürfte aber trotzdem zu dieser Art gehören. Wenn *Paraspidoceras blumbergense* nur eine extreme Variante von *Paraspidoceras submeriani* darstellt, ist anzunehmen, dass seine Schaufelknoten ähnlich wie bei dieser Art gestaltet waren; die Länge der Schaufelknoten ist nicht von der Dicke der Skulpturelemente abhängig.

Vorkommen. – Transversarium-Zone; Ostfrankreich, Süddeutschland und Andalusien (Südspanien).

Paraspidoceras (Paraspidoceras) cf. meriani

Fig. 8a–b

Material. – BaJ27680, Lokalität Nr. 15656, obere Birmenstorfer Schichten, obere Transversarium-Zone, Schicht 32 des Profils RG 276 (vgl. Fig. 3), Steinbruch Chalch bei Holderbank, Kt. Aargau, Schweiz. Leg. et don. D. Krüger.

Beschreibung. – Die Flanken der innersten Windung sind nahezu eben und parallel zur Windungsebene. Die Nabelkante ist gerundet und verliert sich im weiteren Verlauf der Ontogenese. Rundliche Marginalknoten sind schon beim Durchmesser 6 mm vorhanden. Beim Durchmesser 9 mm beginnen sich die Knoten in der Linie der Gehäusespirale zu verbreitern und neigen sich rückwärts. Einen halben Umgang später gehen von den marginalen Schaufelknoten teils einfache, teils doppelte Flankenrippen aus. Diese laufen in radialer Richtung gegen die Naht und klingen aus, bevor sie diese erreichen. Beim Durchmesser 15 mm konvergieren die Flanken gegen den Nabel und fallen allmählich zur Naht ab. Vom Durchmesser 30 mm an erheben sich die Schaufelknoten über die leicht gewölbte Siphonalseite. Die letzten beiden Schaufelknoten sind beinahe symmetrisch und nicht sehr breit. Sie sind nur auf der rechten Seite des Gehäuses voll entwickelt. Auf der linken Seite sind sie auf dem letzten Umgang abgebrochen, aber man erkennt deutlich, dass die Schaufelknoten hier rasch kleiner werden und am Ende der Windung verschwinden. Das Stück hat also eine abnorme Skulptur. Auf der Siphonalseite sind die Knoten durch je ein Bündel von zwei bis drei schwachen Rippen verbunden. Das letzte Septum ist beim Durchmesser 45 mm angelegt. Es ist gegenüber dem vorhergehenden nicht angenähert.

Diskussion und Vergleiche. – Die inneren Windungen von BaJ27680 sind, soweit sich das feststellen lässt, mit *Paraspidoceras meriani meriani* (OPPEL 1863, S. 230, Tf. 65, Fig. 1a–b) zu vergleichen. Auf der letzten Windung sind aber beim Stück von Holderbank die Schaufelknoten erheblich schmaler und spitzer als bei *Paraspidoceras meriani meriani*, und die Flanken konvergieren weniger stark gegen den Nabel. Die Siphonalseite von *Paraspidoceras meriani meriani* ist etwas stärker gewölbt als bei BaJ27680.

Untergattung *Struebinia* ZEISS 1962

Typus-Spezies. – *Paraspidoceras (Struebinia) simplex simplex* ZEISS (1962a, S. 17, Tf. 4, Fig. 20).

Paraspidoceras (Struebinia) simplex helveticum ZEISS

Fig. 13d–e und f–g

* 1962 *Paraspidoceras (S.) simplex helveticum* n. subsp., ZEISS, S. 19, Tf. 1, Fig. 12, Tf. 4, Fig. 4–6 und 15.

Holotypus. – St 19682, Original zu ZEISS (1962a, Tf. 1, Fig. 12, Tf. 4, Fig. 15).

Locus typicus. – Füzener Steige bei Füzén, Südbaden, Süddeutschland.

Stratum typicum. – Malm alpha.

Material. – BaJ27757, Lokalität Nr. 12069, untere Birnenstorfer Schichten, untere Transversarium-Zone (Antecedens-Subzone), Schicht 6 der Grabung RG 51 im alten Zementsteinbruch bei Oberehrendingen, Kt. Aargau, Schweiz, siehe Tafel 11, Profil 5, in GYGI (1977). Leg. R. & S. Gygi. BaJ28169, obere Birnenstorfer Schichten, obere Transversarium-Zone, Eisengraben bei Gansingen, Kt. Aargau, Schweiz. Leg. B. Paganini.

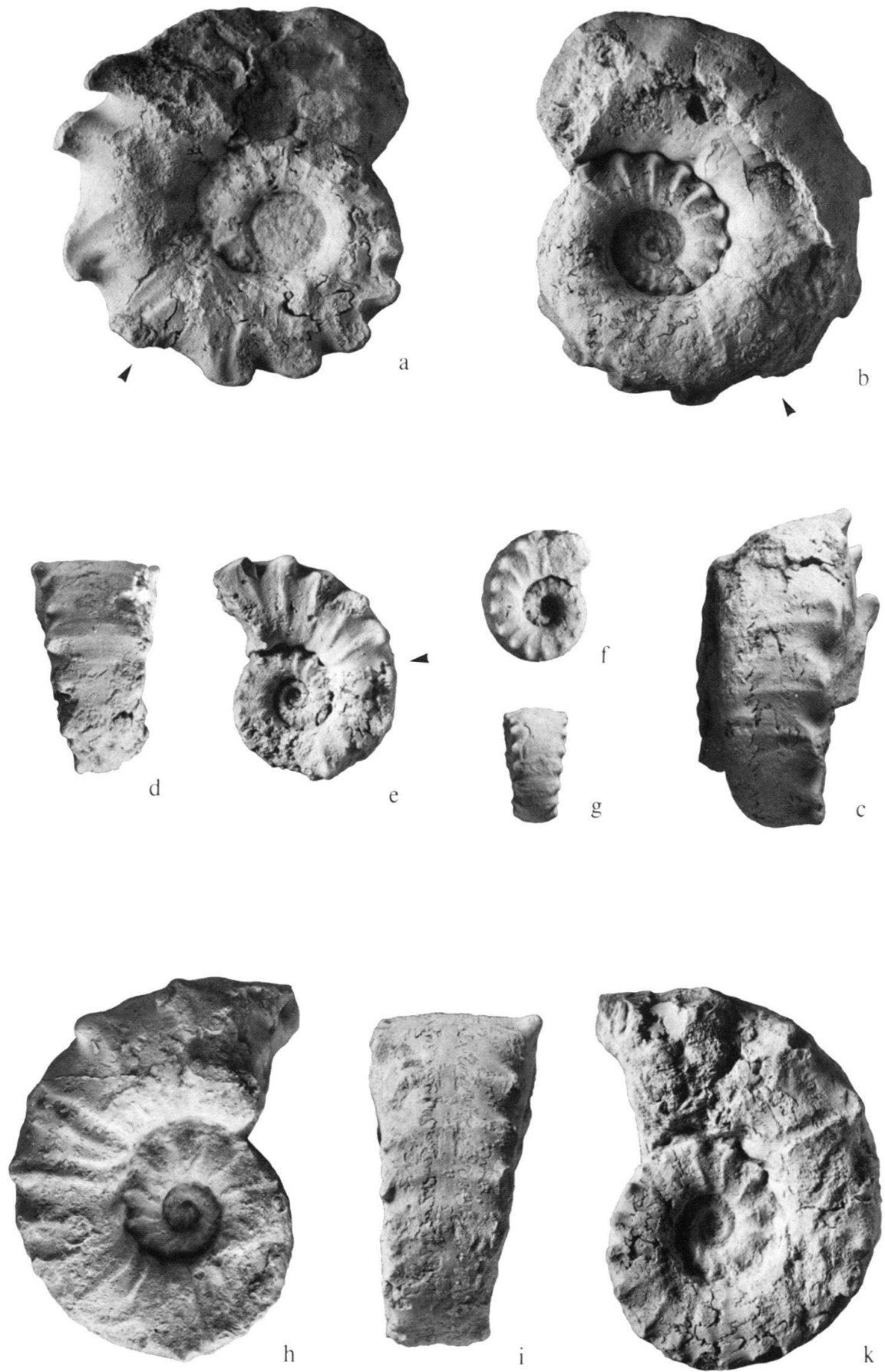
Tabelle 7: Messdaten von *Paraspidoceras (Struebinia) simplex helveticum*.

Individuelle Bezeichnung des Stückes	Ph mm	Gehäusemasse, mm				in % des Dm			Mk/Umgang	
		Dm	Wh	Wd	Nw	Wh	Wd	Nw	Dm	n
St 19682, Holotypus	nu	45,1	17,9	26,6	17,5	40	59	39		
Ba J 27757	nu?	17,3	6,6	9,4	6,1	38	54	35	17,3	15

Beschreibung. – Die Flanken des kleineren Stückes (BaJ27757) von Oberehrendingen sind beinahe eben und liegen parallel zur Windungsebene. Die Siphonalseite ist schwach gewölbt. Der Nabelabfall ist zwischen Flanke und Naht als einfache Wölbung ohne Nabelkante ausgebildet. Schon beim Durchmesser 6 mm sind kleine Marginalknoten vorhanden. Weiter innen sind die Windungen so schlecht erhalten, dass über die Skulptur nichts ausgesagt werden kann. Bis zum Durchmesser 13 mm sind die Knoten rundlich. Von da an strecken sie sich in der Spirallinie und nehmen die Form von kleinen Schaufeln an, welche zurückgeneigt sind. Die Flankenrippen

Fig. 13. Bei Stücken mit teilweise erhaltener Wohnkammer ist das Ende des Phragmokons mit einem Pfeil angegeben.

a–c = *Paraspidoceras* (? *Struebinia*) n. sp., obere Birnenstorfer Schichten, obere Transversarium-Zone, Gansingen, Kt. Aargau, Schweiz, BaJ27769, leg. et don. B. Paganini, × 1. d–e = *Paraspidoceras (Struebinia) simplex helveticum* ZEISS, obere Birnenstorfer Schichten, obere Transversarium-Zone, Gansingen, Kt. Aargau, Schweiz, BaJ28169, leg. B. Paganini, × 1. f–g = *Paraspidoceras (Struebinia) simplex helveticum* ZEISS, untere Birnenstorfer Schichten, untere Transversarium-Zone (Antecedens-Subzone), Grabung RG 51, Schicht 6, siehe GYGI (1977, Tf. 11, Profil 5), Oberehrendingen, Kt. Aargau, Schweiz, BaJ27757, leg. R. & S. Gygi, × 1. h–k = *Paraspidoceras (Struebinia)* cf. *simplex burfordi*, glaukonitischer Mergel direkt über dem Mumienkalk, obere Transversarium-Zone, Grabung RG 81, Schicht 15, siehe GYGI (1977, Tf. 11, Profil 6), Gächlingen, Kt. Schaffhausen, Schweiz, BaJ25985, leg. R. & S. Gygi, × 1.



von Gächlingen sind ein weiteres Merkmal, das der Holotypus nicht aufweist. Auch durch die nach vorn ausbiegenden Rippen auf der Siphonalseite unterscheidet sich BaJ25985 vom Holotypus, und zudem ist es ein wenig dichter berippt.

Paraspidoceras (Struebinia) cf. retorquens

Fig. 6d-e

Material. – BaJ25307, Lokalität Nr. 12068, untere Birmenstorfer Schichten, untere Transversarium-Zone (Antecedens-Subzone), Schicht 5 der Grabung RG 51 im alten Zementsteinbruch bei Oberehrendingen, Kt. Aargau, Schweiz, siehe Tafel 11, Profil 5, in GYGI (1977). Leg. R. & S. Gygi.

Beschreibung. – Die Flanken sind auf der innersten Windung eben und glatt. Eine markante, aber gerundete Nabelkante grenzt sie gegen die sehr steile Nabelwand ab. Der auf diesem Stadium rechteckige Windungsquerschnitt wird beim Durchmesser 10 mm umgekehrt trapezförmig. Die Flanken sind von da an gewölbt und gegen den Nabel geneigt. Eine Nabelkante fehlt, so dass die Flanken allmählich in den Nabelabfall übergehen. Die Siphonalseite ist am Anfang des letzten Umgangs mässig stark gewölbt und wird an dessen Ende fast eben. Erste Marginalknoten erscheinen beim Durchmesser 6 mm. Es sind stumpfe Kegel, welche sich beim Durchmesser 11 mm zu kleinen, aufrechten Stacheln erheben. Bei zunehmender Gehäusegrösse nehmen die Knoten die Form erhabener Parabeln an. Am Ende der letzten Windung werden die Knoten wieder höher, und sie formen sich zu stumpfen, zurückgeneigten Stacheln um. Breite, wellenförmige Flankenrippen entstehen beim Durchmesser 5 mm. Sie gehen von den Marginalknoten aus, verlaufen zunächst in radialer Richtung und enden, wo der steile Nabelabfall beginnt. Vom Durchmesser 13 mm an erreichen die Rippen die Naht. Von dieser steigen sie senkrecht auf und biegen beim Übergang auf die Flanken nach vorn ein. Bei der Annäherung an die Marginalknoten krümmen sich die Rippen wieder zurück und nehmen so einen S-förmigen Verlauf an. Auf der Siphonalseite ist jedes marginale Knotenpaar durch eine breite, niedrige Rippe verbunden. Das Stück ist bis ans Ende der letzten Windung gekammert.

Diskussion und Vergleiche. – Der Windungsquerschnitt von BaJ25307 ändert sich im Lauf der Ontogenese in der gleichen Weise wie beim Holotypus von *Struebinia retorquens* ZEISS (1962a, S. 20). Die beiden Stücke unterscheiden sich aber erheblich in der Berippung. Der Holotypus von *Struebinia retorquens* hat gerade, weitständige Rippen. BaJ25307 ist dagegen dichter berippt. Seine Flankenrippen sind auf dem letzten Umgang nach vorn geneigt und S-förmig geschwungen. Die parabelähnlichen Marginalknoten auf dem letzten Umgang sind ein weiteres Merkmal, das vom Holotypus abweicht; dagegen stellen die rückwärts geneigten Knotenflächen ein sehr ähnliches Skulpturmerkmal dar.

Paraspidoceras (? Struebinia) n. sp.

Fig. 13a-c

Material. – BaJ27769, Lokalität Nr. 16765, obere Birmenstorfer Schichten, obere Transversarium-Zone, Eisengraben bei Gansingen, Kt. Aargau, Schweiz. Leg. et don. B. Paganini.

Tabelle 10: Messdaten von *Paraspidoceras* (? *Struebinia*) n. sp.

Individuelle Bezeichnung des Stückes	Ph mm	Gehäusemasse, mm				in % des Dm			Mk/Umgang	
		Dm	Wh	Wd	Nw	Wh	Wd	Nw	Dm	n
Ba J 27769	40	56,5	19,2	–	17,4	34	–	31	50	16
									40	14
									30	16

Beschreibung. – Die inneren Windungen sind bis zum Durchmesser 23 mm normal entwickelt. Von da an fehlen auf der rechten Seite des Gehäuses Marginalknoten und deutliche Flankenrippen. Die inneren Windungen haben einen umgekehrt trapezförmigen Querschnitt. Der marginale, nur schwach gewölbte Teil der Flanken konvergiert gegen den Nabel. Der Nabelabfall bildet eine einfache Wölbung, in die auch der angrenzende innere Teil der Flanken einbezogen ist. Die Siphonalseite ist am Ende der normal entwickelten Innenwindungen leicht gewölbt. Vom Beginn der abnormen letzten Windung an hat die rechte Seite der Windung einen halbzyklindrischen Querschnitt. Die linke Seite ist korrodiert und erlaubt keine genauen Angaben. Beim Durchmesser 11 mm beginnt die Flankenskulptur mit umbilikalen Parabelrippen, die von der Naht ausgehend einen nach vorn offenen Bogen bilden. Auf den Flanken setzen sich diese Rippen in einem leicht nach vorn geneigten und nach hinten offenen Bogen fort. Die Rippen laufen gegen die Spitzen der Marginalknoten und biegen im Bereich dieser Knoten mit engem Krümmungsradius nach hinten aus. Diese S-förmig geschwungenen und insgesamt nach vorn geneigten Rippen strecken sich im Verlauf des nächsten halben Umgangs und richten sich auf. Am Ende der normalen Windungen sind sie gerade und verlaufen in radialer Richtung. Hier sind die umbilikalen Parabeln reduziert. Dadurch wird der Nabelabfall im Bereich der Naht glatt. Als Folge der vermuteten Verletzung, welche beim Durchmesser 23 mm die rechte Seite der Mündung beeinträchtigte, wurden auf dieser Seite der Schale keine Marginalknoten mehr ausgebildet. An die Stelle der Flankenrippen treten auf dem der Verletzung folgenden Viertelumgang schwache Rippchen, welche von der Naht ausgehend zuerst stark zurückgeneigt sind, um dann aber an der Stelle der nun fehlenden Marginalknoten scharf nach vorn umzubiegen.

Die innersten Windungen sind mindestens bis zum Durchmesser 6 mm glatt. Die anschliessende Windung ist auf beiden Seiten des Gehäuses nicht erhalten, bis beim Durchmesser 10 mm auf der rechten Gehäusesseite die Skulptur wieder zu erkennen ist. Hier sind kleine, kegelförmige Marginalknoten vorhanden, welche sich bei fortschreitendem Gehäusewachstum immer stärker zurückneigen. Nach einem halben Umgang beginnen sich diese Knoten durch Verbreiterung in der Spirallinie in kleine Schaufeln umzuwandeln. Vom Anfang des letzten Umgangs an werden die Schaufeln auf der unverletzten Seite des Gehäuses rasch breiter. Ihre Spitzen sind an einer der Gehäusespirale parallel laufenden Linie abgeschnitten. Der letzte Schaufelknoten steht beim Durchmesser 45 mm. Darauf folgen ohne Übergang zwei hohe Spatelknoten. Von den Schaufelknoten des letzten Umgangs gehen zwei bis drei Flankenrippen aus, welche am Beginn des Nabelabfalls ausklingen, soweit man das auf der schlecht erhaltenen linken Seite des Gehäuses sehen kann. Die Nabelwand des letzten Umgangs passt sich der Skulptur der vorhergehenden Windung

an, indem sie über den Marginalknoten eingefurcht ist und zwischen den Knoten in breiten Wülsten vorspringt. Auf der Siphonalseite gehen vom vorderen Teil der Schaufeln je zwei fast gerade Rippen aus, welche auf der abnormalen Seite der Windung beinahe oder ganz ausklingen. Von den Spatelknoten läuft je eine Rippe über die Siphonalseite hinweg. Diese Rippen bilden einen weiten, nach hinten offenen Bogen und verlieren sich auf der gegenüberliegenden Flanke. Das Gehäuse ist bis zum Durchmesser 40 mm gekammert. Der letzte halbe Umgang wird von der Wohnkammer eingenommen. Seine linke Flanke ist während der Kompaktion des einbettenden Sediments aus der Gehäusespirale herausgedrückt worden.

Diskussion und Vergleiche. – Es kann nicht entschieden werden, ob das Stück BaJ27769 ausgewachsen ist oder nicht, weil keine Merkmale auf Reife hinweisen. Einerseits weist das Exemplar mit den früh einsetzenden, deutlichen Flankenrippen ein Merkmal auf, das für die Untergattung *Struebinia* charakteristisch ist. Andererseits unterscheidet es sich grundlegend von allen anderen bekannten Struebinien durch die Ausbildung von grossen und breiten Schaufelknoten, welche sich in hohe Spatelknoten umwandeln, und nähert sich damit *Paraspidoceras* s.str. Wir sehen davon ab, für dieses pathologische Einzelstück mit unvollständiger Skulptur einen neuen Artnamen vorzuschlagen. Auch die subgenerische Zuordnung muss unsicher bleiben.

Paraspidoceras (? *Struebinia*) sp.

Fig. 12a-b

Material. – BaJ27251, Lokalität Nr. 13221, obere Birnenstorfer Schichten, obere Transversarium-Zone, Eisengraben bei Gansingen, Kt. Aargau, Schweiz. Leg. et don. B. Paganini.

Beschreibung. – Das evolute Gehäuse ist sehr klein und schlecht erhalten. Es lassen sich nur wenige Merkmale erkennen. Die Flanken sind fast eben und nahezu parallel. Der Nabelabfall ist gerundet. Auf den Flanken setzen die Rippen, soweit sie erhalten sind, direkt über der Naht ein, schwingen im Bereich des Nabelabfalls in einem Bogen zurück und sind auf den Flanken in einem Winkel von 20 bis 30° nach vorn geneigt. Sie erreichen die Marginalknoten an deren vorderem Ende. Die Flankenrippen sind fein, aber deutlich ausgeprägt. Die ersten Marginalknoten erscheinen spätestens beim Durchmesser 7 mm. Bis zum Durchmesser von 10 mm sind sie als wenig hervortretende Kegel ausgebildet. Von da an strecken sie sich rasch in der Spirallinie und bilden bogenförmig vorspringende, scharfe Kämme, das heisst Schaufelknoten. Diese sind asymmetrisch. Einige von ihnen fallen nach vorn steiler ab als nach hinten. Der letzte gut erhaltene Knoten hat keinen runden Umriss mehr, sondern ist tangential an einer geraden Linie abgeschnitten. Auf der Siphonalseite sind die letzten beiden Knoten durch drei gerade, schwache Rippen

Tabelle 11: Messdaten von *Paraspidoceras* (? *Struebinia*) sp.

Individuelle Bezeichnung des Stückes	Ph mm	Gehäusemasse, mm				in % des Dm			Mk/Umgang	
		Dm	Wh	Wd	Nw	Wh	Wd	Nw	Dm	n
Ba J 27251	14	19,3	7,3	–	7,3	38	–	38	19,3	9

verbunden. Die letzte Septen-Suturlinie findet man beim Durchmesser 14 mm. Der Abstand der letzten Septen ist nicht reduziert. Von der Wohnkammer ist knapp $\frac{1}{3}$ Umgang erhalten. Das Stück ist sehr wahrscheinlich nicht ausgewachsen.

Diskussion und Vergleiche. – Die in ziemlich grossen Abständen angeordneten Schaufelknoten haben einige Ähnlichkeit mit Schaufelknoten an Vertretern von *Paraspidoceras* s.str. In jener Untergattung kommen jedoch nach vorn geneigte Schaufelknoten nicht vor, ebensowenig wie in der Untergattung *Struebinia*. Die Flankenrippen lassen sich mit denen von *Paraspidoceras* (*Struebinia* ?) *gosheimense* ZEISS (1962a, S. 21) auf einem weiter fortgeschrittenen Stadium vergleichen (siehe ZEISS 1962a, Tf. 4, Fig. 18). Wegen des frühen Auftretens von deutlich ausgeprägten, einfachen Flankenrippen wird BaJ27251 mit Vorbehalt *Struebinia* zugeordnet.

Ergebnisse

Morphologie

Die mit einem Stück der Wohnkammer erhaltenen Vertreter der Untergattung *Paraspidoceras* s.str. gehören zwei Gruppen an, welche sich in der Gehäusegrösse sehr stark unterscheiden. Von *Paraspidoceras berckhemeri* sind drei gut erhaltene Individuen von weit auseinanderliegenden Fundorten in Ostfrankreich, in der Nordschweiz und in Süddeutschland bekannt, bei denen der Durchmesser des Phragmokons in den engen Grenzen von 39 bis 53 mm schwankt. Dies ist ein Hinweis darauf, dass alle drei dieser Stücke erwachsen sind, obwohl an ihnen keine Reifekriterien wie Annäherung der letzten Septen oder Ausbiegen der Naht der letzten Windung aus der Gehäusespirale beobachtet werden konnten. Es ist mit der Möglichkeit zu rechnen, dass solche Reifekriterien bei *Paraspidoceras* s.str. nicht vorkommen. Bei erwachsenen und vollständigen *Paraspidoceras berckhemeri* blieb der Enddurchmesser wahrscheinlich unter 100 mm. Dagegen beträgt bei *Paraspidoceras submeriani* (BaJ25515) der Durchmesser des Phragmokons 265 mm und bei *Paraspidoceras helymense* (BaJ28756) mindestens 230 mm. Unter der Voraussetzung, dass *Paraspidoceras submeriani* (BaJ25515) ausgewachsen ist, wäre für adulte und vollständige Gehäuse dieser Art ein Enddurchmesser von etwa 400 mm zu erwarten.

Die Marginalknoten der Arten von *Paraspidoceras* s.str. durchlaufen während der Ontogenese mehrere morphologische Stadien, welche stark voneinander abweichen. Die von ZEISS (1962a, S. 36) erwähnten marginalen Parabelknoten auf frühen Wachstumsstadien von Arten aus der Cordatum-Zone konnten bei den hier untersuchten *Paraspidoceras* s.str. aus der Transversarium-Zone nicht beobachtet werden. In der Transversarium-Zone weisen alle Stücke mit gut erhaltenen Innenwindungen im Anschluss an erste, höckerförmige Knötchen gut ausgebildete Schaufelknoten auf, die sich beim weiteren Gehäusewachstum in Spatelknoten umwandeln. Zu diesem Ergebnis ist schon ZEISS (1962a, S. 33) gekommen. Wir müssen es hier wiederholen, weil MILLER (1968, S. 23, Abb. 3) das Vorkommen von Spatelknoten bei *Paraspidoceras* s.str. übersehen hat und auf Seite 24 schrieb, dass sich die Schaufelknoten direkt in Stachelknoten umwandeln. Marginale Stachelknoten erscheinen bei *Paraspidoceras* s.str. nur auf grossen Exemplaren, und an diesen

frühestens bei einem Durchmesser von 90 bis 100 mm. Zwischen dem Schaufelknoten- und dem Stachelknotenstadium treten immer Spatelknoten auf, welche auf mindestens einem halben Umgang entwickelt sind, bevor sie sich zu Stachelknoten umformen. Die Schaufel- und Spatelknoten von *Paraspidoceras* s.l. sind innerhalb der Euspidoceratinae einzigartige Merkmale und haben eine entsprechend grosse Bedeutung für die Taxonomie. Umbilikale Knoten finden sich wie die marginalen Stachelknoten nur auf grosswüchsigen Gehäusen. Sie entwickeln sich aus kleinen Verdickungen direkt zu Stachelknoten, welche frühestens beim Durchmesser 75 mm, spätestens aber beim Durchmesser 90 mm, einsetzen. Dadurch entsteht auf fortgeschrittenen Stadien von grosswüchsigen *Paraspidoceras* s.str. ähnlich wie bei *Euspidoceras* eine doppelte Reihe von Stachelknoten. Bei *Paraspidoceras berckhemeri* und *Paraspidoceras struebini* kommt es weder zur Bildung von umbilikalischen noch von marginalen Stachelknoten, weil die Vertreter dieser Arten die Gehäusegrösse nicht erreichen, bei welcher sich Stachelknoten entwickeln. In dem von ZEISS (1962a, S. 33) bearbeiteten Material befand sich kein einziges Stück, an dem die Umwandlung von Schaufel- in Spatelknoten verfolgt werden konnte. Bei den neuen Funden ist dieser Übergang an *Paraspidoceras berckhemeri* (BaJ25826) (Fig. 6g), *Paraspidoceras colloti* (BaJ26256) (Fig. 7d) und *Paraspidoceras helymense* (BaJ28755) (Fig. 8c, 9a) sehr gut zu sehen. Die Umformung Spatelknoten/Stachelknoten ist an *Paraspidoceras colloti* (BaJ26256) und an *Paraspidoceras helymense* (BaJ28755) dokumentiert.

Der Windungsquerschnitt von *Paraspidoceras* s.str. ist auf den innersten erhaltenen Windungen rechteckig oder subquadratisch. Auf dem Schaufelknotenstadium wird er umgekehrt trapezoidal und bleibt so bis ans Ende des Spatelknotenstadiums. Mit dem Erscheinen von marginalen Stachelknoten beginnen die Flanken bei *Paraspidoceras colloti* und *Paraspidoceras submeriani* gegen die Siphonalseite zu konvergieren. Damit wird der Windungsquerschnitt normal trapezoidal. Bei *Paraspidoceras helymense* (BaJ28755 und BaJ28756) verlaufen die Flanken vom Beginn des marginalen Stachelknotenstadiums an zunächst während eines halben Umgangs parallel zueinander beziehungsweise parallel zur Windungsebene. Dann erst beginnen sie leicht gegen die ziemlich hoch gewölbte Siphonalseite zu konvergieren.

Die Flankenskulptur von *Paraspidoceras* s.str. ist auf den inneren Windungen wenig ausgeprägt. Erst vom mittleren oder späten Spatelknotenstadium an werden kräftige Einzelrippen angelegt. Auf den Flanken von *Struebinia* sind dagegen schon auf frühen Stadien markante Rippen vorhanden. Dies ist neben den im allgemeinen kleinen Marginalknoten das einzige sichere Unterscheidungsmerkmal von *Struebinia* gegenüber *Paraspidoceras* s.str. Bei *Struebinia* ist die Form der Marginalknoten sehr unterschiedlich. Breite Schaufelknoten und lange Spatelknoten sind nur bei ? *Struebinia* n.sp. (Fig. 13a) ausgebildet. Bei den übrigen Struebinien kommen gut entwickelte Spatelknoten nicht vor; kleine Schaufelknoten sind dagegen häufig. Keinesfalls sind Spatelknoten ein für *Struebinia* bezeichnendes Merkmal (MILLER 1968, S. 129), welches zur Unterscheidung dieser Untergattung «von sämtlichen anderen Genera bzw. Subgenera der Euspidoceratinae» herangezogen werden kann (MILLER 1968, S. 130). Auch das neue Material erlaubt noch keine Aussagen darüber, wie gross ausgewachsene Struebinien waren. Nach SEQUEIROS (1974, S. 283 und Tf. 28, Fig. 1) könnte der Enddurchmesser recht gross gewesen sein, weil seine

fragliche *Struebinia* (KH4/R/9) bei einem Durchmesser von 83 mm noch gekamert ist. Auch beim Stück C1/a1 aus der Privatsammlung Seyfried, das auf der letzten Windung eine doppelte Knotenreihe aufweist, dürfte es sich um eine grosswüchsige *Struebinia* handeln. Diese soll an anderer Stelle eingehend bearbeitet werden. Dagegen ist es nicht ausgeschlossen, dass unsere ? *Struebinia* n.sp. ausgewachsen ist und demnach einer ziemlich kleinwüchsigen Art angehören würde.

Taxonomie

Die neuen Funde machten eine Revision von einigen subspezifischen Zuordnungen von ZEISS (1962a) notwendig. Der von ZEISS (1962a) abweichenden taxonomischen Gliederung der Untergattungen *Paraspidoceras* s.str. und *Struebinia* durch MILLER (1968, S. 133 beziehungsweise 134) kann nicht zugestimmt werden. Die von MILLER ohne Erläuterungen vorgenommenen Umstellungen von Taxa der Untergattung *Paraspidoceras* zu *Struebinia* und umgekehrt von ? *Struebinia gosheimense* zu *Paraspidoceras* s.str. sind teils durch MILLERS mangelnde Kenntnis der Gestalt und Umwandlung der Marginalknoten bei *Paraspidoceras* s.str. zu erklären (vgl. oben), teils sind sie unverständlich. Aufgrund der hier untersuchten Stücke und des von ZEISS (1962a) beschriebenen Materials lässt sich die Untergattung *Paraspidoceras* in vier Artgruppen gliedern. Diese unterscheiden sich vor allem durch die verschiedene Gestaltung der inneren Windungen auf dem Schaufel- und Spatelknotenstadium, aber auch durch die unterschiedliche Beschaffenheit der Siphonalseite. Die bedeutenden Grössenunterschiede zwischen den Arten innerhalb der Gruppen werden dadurch zum Ausdruck gebracht, dass nach den kleinen Arten die Abkürzung (Mi) für Mikroconch und nach den grossen (Ma) für Makroconch steht (vgl. ZEISS 1969, S. 162). Mikroconche entwickeln keine umbilikale Knotenreihe, und ihre Marginalknoten erreichen nur das Spatelknotenstadium. Makroconche bringen auf dem adulten Stadium ähnlich wie *Euaspidoceras* parallele Reihen von marginalen und umbilikal Stachelknoten hervor.

1. Gruppe des *Paraspidoceras meriani* (? Mi) und des *Paraspidoceras sequeirosi* (Ma).
Schaufelknotenstadium dauert lange an, Schaufelknoten sehr gross, Spatelknoten markant: *Paraspidoceras meriani meriani*, *Paraspidoceras meriani antecessens*, *Paraspidoceras sequeirosi*.
2. Gruppe des *Paraspidoceras berckhemeri* (Mi) und des *Paraspidoceras submeriani* (Ma).
Schaufelknotenstadium relativ kurz, Schaufelknoten klein, Spatelknotenstadium mit markanten Knoten lang andauernd, Siphonalseite schwach berippt: *Paraspidoceras berckhemeri*, *Paraspidoceras submeriani*, *Paraspidoceras submeriani blumbergense*, *Paraspidoceras colloti*, *Paraspidoceras siblingense*.
3. Gruppe des *Paraspidoceras struebini* (Mi) und des *Paraspidoceras helymense* (Ma).
Schaufelknotenstadium mit relativ kleinen Knoten kurz andauernd, kräftige Spatelknoten und Stachelknoten, Siphonalseite mit markanten Rippen: *Paraspidoceras struebini*, *Paraspidoceras helymense*.

4. Gruppe des *Paraspidoceras edwardsianum* (Ma).

Schau felknoten stadium nicht bekannt, vermutlich kurz, Spatelknoten kurz und schmal, Flankenskulptur auch auf der Aussenwindung nur relativ schwach ausgebildet: *Paraspidoceras edwardsianum*.

ZEISS (1962a, S. 36) betrachtete *Struebinia* als eine Formengruppe, die sich parallel zu *Paraspidoceras* s.str. entwickelt hat. *Paraspidoceras* (*Struebinia* ?) *gosheimense* und vor allem ? *Struebinia* n.sp. in der vorliegenden Arbeit (Fig. 13a) sind Formen, die morphologisch eine zwischen den beiden Untergattungen vermittelnde Stellung einnehmen. Die Behauptung von MILLER (1968, S. 130), dass *Paraspidoceras* und *Struebinia* morphologisch voneinander völlig unabhängige Parallelentwicklungen seien, ist folglich unrichtig. Wir halten es deshalb nach wie vor für angebracht, *Paraspidoceras* s.str. und *Struebinia* als nahe miteinander verwandte Untergattungen zu behandeln. MILLER (1968, S. 107) ordnete beide in die Gattung *Clambites* ein. SEQUEIROS (1974, S. 218) wandte sich dagegen, *Paraspidoceras* s.str. und *Struebinia* einer morphologisch so stark abweichenden und zudem jüngeren Gattung zuzuweisen. Weil die Ausbildung von Schau fel- und Spatelknoten in diesen beiden Untergattungen eine innerhalb der Euaspidoceratinae einmalige Merkmalskombination ist, stellen wir hier wie ZEISS (1962a) und SEQUEIROS (1974) weiterhin beide als Untergattungen in die Gattung *Paraspidoceras* s.l. Unklar ist, weshalb SEQUEIROS *Paraspidoceras struebini* und *Paraspidoceras edwardsianum* zu *Struebinia* stellte. Für die Zuordnung der ersten Form gibt er keine und für die der zweiten eine unbefriedigende Begründung, welche nur auf einer Wertung der inneren Windungen seines Exemplars KQ6/6/1 basiert.

Dimorphismus

ZEISS (1962a, S. 37) fasste *Paraspidoceras* s.str. und *Struebinia* als dimorphe Reihen auf. Die neuen, zu *Paraspidoceras* s.str. gehörenden Stücke zeigen aber, dass es vermutlich mikroconchiate beziehungsweise makroconchiate Arten *innerhalb* dieser Untergattung gibt (vgl. oben), obwohl das bis jetzt vorhandene Material noch nicht genügt, um dies zweifelsfrei zu belegen. Es mag deshalb als verfrüht erscheinen, aufgrund unseres lückenhaften Materials Überlegungen bezüglich des Dimorphismus zu machen. Dennoch halten wir dafür, jetzt schon auf mögliche dimorphe Taxa hinzuweisen, weil wegen der allgemeinen Seltenheit der Paraspidoceraten die Wahrscheinlichkeit gering ist, dass in absehbarer Zukunft erwachsene, mit dem Peristom erhaltene dimorphe Paare an einer einzigen Fundstelle in einer nichtkonsolidierten Bank gefunden werden können, wie das für einen Nachweis erforderlich wäre. Für

Paraspidoceras berckhemeri (Mi) – *Paraspidoceras submeriani* (Ma) und
Paraspidoceras struebini (Mi) – *Paraspidoceras helymense* (Ma)

ist eine dimorphe Beziehung zumindest vom morphologischen Standpunkt aus sehr wahrscheinlich. Hypothetisch ist eine solche Beziehung jedoch bei dem Paar

Paraspidoceras meriani (? Mi) – *Paraspidoceras sequeiroi* (Ma),

da von der erstgenannten Art bis heute noch kein mit der Wohnkammer erhaltenes Stück bekanntgeworden ist. Weil das neue Material alles aus der Transversarium-Zone stammt, ergibt es keine Anhaltspunkte dafür, wie sich der Dimorphismus in

der zeitlichen Dimension entwickelt hat. Immerhin bestätigen die neuen, genau horizontierten Funde die von ZEISS (1962a) gemachten Angaben über die vertikale Verbreitung der betreffenden Arten. Aber auch den Nachweis der exakten Gleichzeitigkeit von zwei dimorphen Taxa innerhalb eines bestimmten Horizonts können wir nicht erbringen. Der Mumienkalk, welcher die beiden genau horizontierten Stücke *Paraspidoceras berckhemeri* (Mi) (Ba J25826) und *Paraspidoceras submeriani* (Ma) aus der Sammlung Ziergiebel (Fig. 12c) geliefert hat, ist ein Kondensationshorizont. Es ist deshalb nicht bekannt, ob die Exemplare genau gleich alt sind oder nicht. Diese Unsicherheit sollte aber nicht überbewertet werden, weil die Schicht bei mehreren Grabungen in der Eisenerzgrube am Stoberg bei Blumberg (ZEISS 1955 und 1957, HAUERSTEIN 1966 und GYGI 1969) und bei vier Grabungen im Randen (GYGI 1966, 1969 und 1977) eine einheitliche Fauna der oberen Antecedens-Subzone ergeben hat. Die Basis des Mumienkalkes ist eine isochrone Fläche. Das wird durch zahlreiche Ammonitenarten angezeigt, die in diesem Niveau erstmals auftreten (GYGI 1977, Tab. 1). Als Beispiel sei erwähnt, dass die leicht bestimmbare Art *Cardioceras* (*Maltoniceras*) *schellwieni*, deren frühestes Auftreten im Mumienkalk ZEISS (1957, S. 192) bei Blumberg nachgewiesen hat, im Randen in drei von vier verschiedenen Grabungen mit einer gesamten Fläche von 74,5 m² immer in der unteren Hälfte des Horizonts erstmals gefunden wurde (GYGI 1977, S. 447, 449 und 450).

Die Zahl der neu gefundenen Struebinien ist so klein und ihre Erhaltung so unvollständig, dass diese Stücke weder zur taxonomischen Gliederung der Untergattung *Struebinia* noch zum Problem des Dimorphismus neue Erkenntnisse bringen. Die von SEQUEIROS (1974) unter dem Namen *Struebinia* abgebildeten spanischen Formen scheinen nicht oder nur teilweise zu diesem Subgenus zu gehören. Weil es uns nicht möglich war, Abgüsse der fraglichen Stücke zu bekommen, und weil die Originale zu DE GREGORIO (1922) als verloren gelten müssen (CHRIST 1958, S. 395), ist eine neue Aussage auch auf diesem Weg nicht möglich, es sei denn, man betrachtet die grossen «*Peltoceras transversarium casalensis*» DE GREGORIO (1922, Tf. 2, Fig. 1–2) beziehungsweise «*fouqueopsis*» (ibidem, Tf. 3, Fig. 1), deren Zugehörigkeit zu *Struebinia* allerdings nicht gesichert ist, und «*Paraspidoceras* (*Struebinia*) nov.sp. 1» SEQUEIROS (1974, Tf. 28, Fig. 1) sowie das Exemplar in der Sammlung Seyfried (vgl. oben) als Makroconche und die von ZEISS (1962a) beschriebenen Arten als Mikroconche innerhalb der Untergattung *Struebinia*.

Ökologie

Das Verbreitungsgebiet der Untergattungen *Paraspidoceras* s.str. und *Struebinia* liegt vor allem im europäischen Teil der Tethys und in deren nördlichen, epikontinentalen Randmeeren (ZEISS 1962a, S. 34, und SEQUEIROS 1974). Nach den paläokontinentalen Karten von SMITH & BRIDEN (1977, S. 33) liegt das Hauptverbreitungsgebiet der Gattung *Paraspidoceras* s.l. in Paläobreiten zwischen etwa 15°N und 35°N (siehe auch VAN DER VOO & FRENCH 1974, S. 114), wobei zu berücksichtigen ist, dass der warme Klimagürtel während der späteren Jurazeit breiter war als heute. Zur Transversarium-Zeit stiessen die hermatypischen Korallen in Europa bis nach Yorkshire vor (ARKELL 1933, S. 423), das heisst bis auf eine Paläobreite von

mehr als 40°N (nach SMITH & BRIDEN 1977). BARNARD (1973, S. 183) zog aus der Verbreitung von Landpflanzen den Schluss, dass zur Zeit des Mittleren Jura der tropisch-subtropische Klimagürtel bis zu einer Paläobreite von 40°N reichte. Der Lebensraum der Paraspidoceraten lag also im tropischen bis subtropischen Bereich.

Die Paraspidoceraten von Sizilien und Spanien wurden in teils mergeligen Knollenkalken gefunden (WENDT 1963, S. 71, SEQUEIROS 1974, S. 96, Fig. I-46). Die aus dem französischen Südjura, dem Schweizer Jura und von Südbaden (BR Deutschland) bekannten Paraspidoceraten stammen alle aus einer Facies, in der Kieselspongien den schlammigen, kalkigen oder mergeligen Meeresboden entweder flächenhaft als Biostrom besiedelten (GYGI 1969) oder kleine Bioherme bildeten (ENAY 1966, GYGI 1969, Tf. 17, Profil 32). Für die Diskussion der Paraspidoceraten-Ökologie wird der Mumienkalk der Nordschweiz und von Südbaden (GYGI 1977, S. 455) näher betrachtet, in dem sowohl der Mikroconch (*Paraspidoceras berckheimeri*) als auch der Makroconch (*Paraspidoceras submeriani*) eines dimorphen Paares gefunden worden ist (vgl. oben). Die Bank ist 0,05–0,50 m, meistens aber 0,15–0,20 m mächtig. Die Schichtober- und -unterflächen sind sehr uneben. Die mikritische Grundmasse, deren primäre Korngrösse wenige μ beträgt, hat eine fleckig-wolkige Textur von grünlich- bis bräunlichgrauer Farbe. Das Gestein besteht bis zu 50% aus Bioklasten. Diese sind teils mikritisch ohne Textur, teils ist in ihnen lückenhaft das zu Calcit umgewandelte Skelett von Kieselspongien erhalten. Ganze Spongien sind selten, doch muss man annehmen, dass sie primär häufig waren. Wegen der sehr geringen Sedimentationsgeschwindigkeit (vgl. unten) wurden wahrscheinlich die Spongien meistens nicht oder nur teilweise fossilisiert, wobei vom Kieselskelett nur ausnahmsweise Spuren erhalten blieben. Die Bioklasten sind sehr oft von konzentrisch laminierten, bis zu 2 cm dicken Kalkrinden umgeben.



Fig. 14. Onkoide aus dem Mumienkalk.

a = Kugelförmiges Onkoid aus dem unteren Mumienkalk der Grabung RG 81, Schicht 14a, siehe GYGI (1977, Tf. 11, Profil 6), Gächlingen, Kt. Schaffhausen, Schweiz, leg. R. & S. Gygi, $\times 1$. b = Diskoidales Grossonkoid mit einem durch Korrosion teilweise zerstörten *Cardioceras* sp. als Kern und bis 1 cm dicker, konzentrisch laminierten Rinde, Anschliff. Mumienkalk der Grabung RG 88, Schicht 3, siehe GYGI (1977, Tf. 11, Profil 9), Blumberg, Südbaden, BR Deutschland, leg. R. Gygi, $\times 1$.

Diese enthalten Glaukonit und Limonit. Aus kleinen Bioklasten entstehen so kugelige Kalkknollen, deren Durchmesser bis zu 4 cm beträgt (Fig. 14a). Ammonitensteinkerne können bis zum Durchmesser von 15 cm allseitig umkrustet sein, wodurch sie zu diskoidalen Knollen (Mumien) werden (Fig. 14b). Bei grösseren Ammoniten mit bis zu mehr als 30 cm Durchmesser ist die dicke Rinde nur auf der Unterseite gut erhalten, während ihre Oberseite durch Korrosion angelöst ist. Diese Korrosionsfläche ist von einer dünnen, kalkhaltigen Limonitrinde bedeckt. In Dünnschliffen sieht man, dass viele Ammonitenschalen von endolithischen Algen angebohrt sind. Grosse Ammoniten sind schichtparallel, kleine dagegen ohne bevorzugte Orientierung eingebettet. Die Oberfläche von zahlreichen Ammonitensteinkernen ist von einer dünnen Glaukonitschicht überzogen (GYGI 1969, S. 51). Dunkelgrüne Glaukonitkörner mit einem durchschnittlichen Durchmesser von $100\ \mu$ (GYGI 1969, Tf. 4, Abb. 15) kommen sowohl in der Grundmasse als auch in den Steinkernen und Rinden von Bioklasten in einer Häufigkeit von 0,5 bis 1% vor. GYGI (1969, S. 44 und Tf. 3, Abb. 9) wies nach, dass mindestens ein Teil dieser Körner fröhdiaenetisch durch Umwandlung aus Biotit entstanden (vgl. GALLIHER 1935) und deshalb authigen ist.

Der gut erhaltene Teil der Makrofauna des Mumienkalks besteht zu 86,5% aus Ammoniten, unter denen die Perisphinctiden und Oppeliiden bei leichter Vormacht der Perisphinctiden dominieren. Die genaue Zusammensetzung der Fauna ist in Tabelle 12 dargestellt. Das von R. und S. Gygi in den Jahren 1963 und 1970/71 gesammelte Material stammt aus den fünf Grabungen RG 80, RG 207 und RG 212 bei Siblingen sowie RG 81 bei Gächlingen und RG 88 am Stoberg bei Blumberg. Bei den Grabungen wurden alle Fossilien geborgen, die einigermaßen vollständig erhalten waren, um ein möglichst genaues Bild von der Zusammensetzung der Makrofauna zu erhalten. Von den Belemniten kommen nur kleine Exemplare vor. Von diesen sind etwa ein Drittel als Rostren und die übrigen entweder als ganze Phragmokone, meistens aber nur als Teile von solchen erhalten. Wir haben noch keine Erklärung für die Erscheinung, dass in diesem Gestein von den Belemniten

Tabelle 12: *Makrofauna des Mumienkalkes aus den fünf Grabungen RG 80, RG 207 und RG 212 bei Siblingen, Kt. Schaffhausen, sowie RG 81 bei Gächlingen, Kt. Schaffhausen, und RG 88 am Stoberg bei Blumberg, Südbaden, BR Deutschland.*

Kieselspongien: Lithistida und Hexactinellida	8	0,4%	
Brachiopoda: Rhynchonellida	33	1,8%	
Terebratulacea	88	4,7%	
Bivalvia	39	2,0%	
Gastropoda	9	0,5%	
Cephalopoda: Nautilaceae	1	0,05%	
Phylloceratidae	6	0,35%	} 86,5%
Oppeliidae	728	38,9%	
Perisphinctidae	850	45,4%	
Cardioceratidae	13	0,7%	
Aspidoceratidae	22	1,2%	
Belemnnoidea (Teile)	13	0,7%	
Echinodermata: Echinoidea	55	2,9%	
Crinoidea (Teile)	7	0,4%	
Total:	1872	100%	

die zerbrechlichen Phragmokone häufiger fossilisiert wurden als die massiven Rostren. Von den Crinoiden fanden sich nur einzelne Stielglieder, von denen in der Tabelle die grösseren, unzerbrochenen Stücke einzeln gezählt wurden. Die seltenen Haifischzähne und ein Pyknodontiden-Zahn sind in der Tabelle nicht angegeben wie auch ein einzelner Korallenkelch aus der Schicht 8 der Grabung RG 212 (Profil 7 der Tafel 11 in GYGI 1977).

Die Genese von vergleichbaren Kondensationshorizonten wurde vor allem von HOLLMANN (1964), WENDT (1970) und JENKYN (1971, 1974) diskutiert (siehe auch GIZEJEWSKA & WIECZOREK 1977, S. 174). Die Hauptschwierigkeit für die Interpretation besteht darin, dass im Mumienkalk wie in den Knollenkalken Westsiziliens eine reiche Ammonitenfauna zusammen mit sehr grossen Onkoiden in einem pelitischen Sediment vorkommt. Mehrere Gründe sprechen dafür, dass der Mumienkalk unterhalb der Wellenbasis auch von starken Stürmen, aber noch innerhalb der photischen Zone, abgelagert worden ist. Die pelitische Korngrösse des Sediments zeigt, dass die normale Strömungsgeschwindigkeit des bodennahen Wassers weniger als 1 mm/sec betragen hat (HJULSTRÖM 1939, Fig. 1). Diese Geschwindigkeit hat für eine genügende Zufuhr von Nahrung für die aktiv filtrierenden Spongien und von Sauerstoff genügt. Letzteres kann daraus geschlossen werden, dass die Rinden der Onkoide viel möglicherweise primären Limonit, aber keine Eisensulfide enthalten und dass man im Dünnschliff oft Glaukonitkörner mit vermutlich diagenetisch gebildeten limonitischen Oxidationsrinden findet (vgl. GYGI 1969, S. 44, und GYGI & McDOWELL 1970, S. 115). Die schichtparallele Einbettung der grossen Ammoniten und die nicht eingeregelter Lage der kleinen sowie die Tatsache, dass eine kleine, dünnschalige *Pholadomya*-Art mit beiden Klappen gefunden wurde, spricht dafür, dass das schlammige Sediment nicht durch episodisch starke Strömungen, sondern durch Bioturbation umgelagert wurde. Dadurch erhielt die Grundmasse des Gesteins ihre fleckig-wolkige Textur. Durch Index-Ammoniten und zahlreiche andere Arten ist es erwiesen (GYGI 1977, Tab. 1), dass der durchschnittlich 15–20 cm mächtige Mumienkalk sehr langsam abgelagert worden ist, das heisst im Verlauf von mindestens einer halben Ammoniten-Subzone (vgl. GYGI 1977, Fig. 4). Obwohl es nicht möglich ist, die Dauer einer Subzone direkt anzugeben, darf man für den Zeitraum der Nettosedimentation ein Minimum von 100 000 Jahren annehmen. Bei einer derart langsamen Sedimentation muss das Wasser sehr klar gewesen sein, und die photische Zone dürfte folglich bis in besonders grosse Tiefe hinabgereicht haben. So könnten die Rinden der Onkoide als Algen-Stromatolithen gedeutet werden (GYGI 1969, S. 105), obwohl in ihnen im Dünnschliff keine Algenfilamente nachzuweisen waren. Solche Onkoide können aber nur entstehen, wenn sie periodisch umgelagert werden.

Kugelige, bis mehrere Zentimeter grosse Onkoide (Mumien, vgl. GASCHÉ 1956, S. 44) dürfen als Bildungen der Gezeitenzone gewertet werden, wenn sie entweder in einer bestimmten Schicht sehr häufig sind, wobei manchmal eine Korngrössenzunahme von *unten* nach *oben* vorkommt (inverses Grading, siehe WILSON 1975, Fig. 41–5D), oder wenn sie mit flächenhaften Stromatolithen vergesellschaftet sind, welche deutliche Fenestral-Texturen aufweisen (MOUNTJOY 1975, Fig. 44–4). Diese beiden Erscheinungen kommen im Mumienkalk nicht vor. Es muss also die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, dass die kugelförmigen Onkoide unter der

Wirkung der Schwerkraft aus dem Gezeitenbereich in tiefes Wasser gelangt sind, wie das PLAYFORD & COCKBAIN (1969, S. 1009) beschrieben haben, weil Anzeichen für starke Strömungen des Bodenwassers fehlen, welche die Onkoide eingeschwemmt haben könnten. Eine Verfrachtung durch das Eigengewicht der Onkoide auf einer geneigten Sedimentoberfläche kann man ausschliessen, da in der pelitischen Grundmasse keinerlei Strukturen auf Sedimentgleitungen hinweisen, welche in einem solchen Fall zu erwarten wären. Der Mumienkalk ist fern von Biohermen oder einer Seichtwasserplattform entstanden (GYGI 1969, Fig. 6). Auch die Bohrgänge von endolithischen Algen in Ammonitenschalen des Mumienkalkes dürfen nicht unbesehen als Indikatoren für seichtes Wasser angesehen werden, obwohl sie dies wahrscheinlich in den meisten Fällen sind (SWINCHATT 1969), denn RIEDL (1966, S. 110) fand in submarinen Höhlen, dass endolithische Cyanophyceen in der Grenzregion noch verbreitet sind, wo das übrige Pflanzenwachstum wegen der nicht mehr genügenden Lichtintensität aufhört. Demzufolge muss man im freien Wasser mit dem Vorkommen von endolithischen Algen auch in grösseren Wassertiefen rechnen (vgl. WENDT 1970, S. 445).

Die grossen, fladenförmig-diskoidalen Ammonitenonkoide des Mumienkalkes gleichen den eisenreicheren «snuff-boxes» (eine Bezeichnung englischer Steinbrucharbeiter, die in die Fachliteratur übernommen worden ist), welche GATRALL et al. (1972, Fig. 5–6) aus dem Mittleren Jura von Südengland beschrieben und abgebildet haben. Diese Autoren deuteten die Knollen als eisenhaltige Onkoide, welche sich in einige zehn Meter tiefem Wasser bildeten (S. 100), das in unregelmässigen Abständen stark bewegt war (S. 91). FÜRSICH (1971) untersuchte das Conglomérat de Bayeux an der normannischen Küste in Nordfrankreich, das den Bildungen des südenglischen Inferior Oolite gleicht, und nahm als Ursache für die Umlagerung von in einem feinkörnigen Sediment liegenden Ammonitensteinkernen einen einmaligen, ungewöhnlich heftigen Sturm an (S. 336). Nach HJULSTRÖM (1939, S. 10) muss in Bodennähe strömendes Wasser eine Geschwindigkeit von mindestens 2 m/sec haben, um isometrische Partikeln mit einem Durchmesser von 25 cm umzulagern. Für flache Ammonitenonkoide von dieser Grösse, wie sie im Mumienkalk vorkommen, wäre eine noch wesentlich höhere Mindestgeschwindigkeit zu erwarten. Katastrophale Tropenstürme gehen über ein bestimmtes Gebiet in Abständen von Jahrzehnten bis zu einem Jahrhundert hinweg. Wäre das Sediment des Mumienkalkes in Reichweite solcher Stürme gelegen, dann wäre es wegen des vermutlich sehr langen Zeitraums in der Grössenordnung von mehr als 100 000 Jahren, der für seine Bildung anzunehmen ist, wohl mehrere hundert Mal von starken Strömungen beeinflusst worden. Dabei wären freiliegende Ammonitensteinkerne zerbrochen und abgerieben worden. Dass Steinkerne frei auf der Sedimentoberfläche gelegen sein müssen, wird dadurch bewiesen, dass viele, aber nicht alle, eine onkolithische Rinde haben. Es sind jedoch an den Steinkernen keine Spuren von mechanischem Abrieb zu finden, wohl aber von zum Teil intensiver Korrosion («Subsolution» von HOLLMAN 1964), wie das Figur 14b deutlich zeigt. Es ist deshalb unwahrscheinlich, dass die Grossonkoide des Mumienkalkes durch Stürme umgelagert worden sind, obwohl dies nach den Ausführungen von KUENEN (1964, S. 228) nicht völlig auszuschliessen ist. Hingegen wäre die Umlagerung des pelitischen Sedimentes, die zur Freilegung der Steinkerne führte, am einfachsten durch

gelegentliche, starke Strömung des bodennahen Wassers zu erklären. Onkoide entstehen nur, wenn sie von Zeit zu Zeit umgelagert werden. Weil eine Umlagerung der Grossonkoide durch episodisch wellenbewegtes Bodenwasser nach den obigen Darlegungen für den Mumienkalk wenig wahrscheinlich ist, dachte GYGI (1969, S. 105) an Tiere, welche auf der Nahrungssuche solche Onkoide umgewendet haben könnten, um darunter Schutz suchende Beutetiere aufzustöbern.

Die endolithischen Algen in Ammonitenschalen beweisen, dass der Mumienkalk im photischen Bereich abgelagert worden ist. Das Wasser kann aber nicht seicht gewesen sein, denn die Einbettung kleinerer Ammoniten ohne bevorzugte Orientierung wird von vielen Autoren als Hinweis auf sehr schwach bewegtes Bodenwasser gewertet, was in einem offenmarinen Becken wie dem des Mumienkalkes eine bedeutende Wassertiefe voraussetzt. Der Glaukonit des Mumienkalkes, dessen authigene Entstehung mindestens zum Teil aus Biotit nachgewiesen ist (vgl. oben), lässt auf eine sehr geringe Sedimentationsgeschwindigkeit und vor allem auf eine erhebliche Ablagerungstiefe schliessen. CLOUD (1955, S. 490) gab einen Überblick über die Bildungsbedingungen von Glaukonit und stellte fest, dass das Mineral in kühlem, wenig turbulentem Bodenwasser entsteht. In den Tropen herrschen solche Bedingungen nur in tieferem Wasser. KUENEN (in CLOUD 1955, S. 488) wies darauf hin, dass Glaukonit im tropischen indonesischen Archipel in weniger als 55 m tiefem Wasser nicht vorkommt. PORRENGA (1967, S. 495 und Fig. 1) fand im Nigerdelta (rund 4°N) eine minimale Wassertiefe für die Glaukonitisierung von 60 bis 70 m und schrieb, dass das Mineral dort erst von einer Tiefe von 125 m an häufig wird. PORRENGA (1967) bestätigte die schon von CLOUD (1955) angenommene Temperaturabhängigkeit der Glaukonitbildung. Weil der Mumienkalk wahrscheinlich auf einer Paläobreite von mehr als 30°N entstanden ist und nur verhältnismässig wenig Glaukonit enthält, könnte in diesem Fall die Glaukonitisierung schon in einer Wassertiefe von weniger als 50–60 m stattgefunden haben. Dagegen spricht, dass mit Sicherheit in seichtem Wasser gebildeter Glaukonit im Oxfordian der Nordschweiz nie in Form von scharf begrenzten, dunkelgrünen Körnern auftritt (GYGI 1969, S. 75).

Es ist bemerkenswert, dass mehrere Autoren durch die Auswertung von Faunenvergesellschaftungen, die mit dem Mumienkalk vergleichbar sind, auf Wassertiefen derselben Grössenordnung schliessen. ZIEGLER (1967, S. 448) gab für ein ähnliches Faunenspektrum (RIEDL 1966, S. 514) wie das in unserer Tabelle 12 dargestellte eine wahrscheinliche Wassertiefe von 80 bis 100 m an. JENKYN (1971, S. 337) führt für die Knollenkalke der Tethys eine Fauna an, die sehr gut mit derjenigen des Mumienkalkes zu vergleichen ist, und vermutet einen Höchstwert für die Wassertiefe von 200 m. Für eine ähnliche Ammoniten-Vergesellschaftung aus dem Unter-Tithon von Franken (Süddeutschland) schloss ZEISS (1968a, S. 152) auf einen wahrscheinlichen bathymetrischen Bereich von etwa 40 bis 200 m. Sedimentologische und paläontologische Indizien weisen übereinstimmend darauf hin, dass der Mumienkalk in einer grösseren Wassertiefe abgelagert worden ist, welche um 100 m betragen haben mag.

Es ist schon lange bekannt, dass die Paraspidoceraten selten sind. Dank den im Randen und bei Blumberg durchgeführten systematischen Grabungen und horizontalen Aufsammlungen ist es aber erstmals möglich, darüber eine genaue quantita-

tive Aussage zu machen. Die zwei mit Sicherheit im Mumienkalk gefundenen Paraspidoceraten machen 0,12% der Ammonitenfauna aus und sind somit in diesem Horizont sehr selten. Im folgenden werden drei Möglichkeiten diskutiert, um die Seltenheit der Gattung zu erklären.

1. Die Paraspidoceraten könnten sich auf das Leben in einem besonderen Biotop spezialisiert haben. Die langen seitlichen Fortsätze vor allem der adulten Mikroconche und die damit verbundene starke Einschränkung der Beweglichkeit lässt den Schluss zu, dass diese Formen nur in besonders schwach bewegtem Wasser existieren konnten, wie das zumindest für einen Teil der heteromorphen Ammoniten des Mittleren Jura von Süddeutschland nachgewiesen werden konnte (DIETL 1978, S. 66). Die Spiroceraten sind im süddeutschen Hamiten-Ton «die weitaus häufigsten Ammoniten» (DIETL et al. 1978, S. 220). Dies ist vielleicht durch eine besonders hohe Toleranz dieser Formen gegenüber einem verminderten Sauerstoffgehalt des Wassers zu erklären. Es ist aber keine Facies bekannt, in der Paraspidoceraten besonders häufig sind oder sogar dominieren wie die Spiroceraten im süddeutschen «Hamiten-Ton». Nach unseren Kenntnissen ist die Gattung *Paraspidoceras* s. l. in allen Fundgebieten trotz unterschiedlicher Facies wenig häufig oder selten.

2. Es ist denkbar, dass sich die Paraspidoceraten nur unter speziellen, in einem gegebenen Biotop selten vorkommenden Ausnahmebedingungen behaupten konnten, wie zum Beispiel während bestimmter Stadien einer Sukzession (CLEMENTS 1916). Das Gleichgewicht eines stabilen Ökosystems kann so stark gestört werden, dass die Biozönose weitgehend vernichtet wird. Das vielleicht am besten bekannte Beispiel dafür ist die explosive Vermehrung des Seesterns *Acanthaster planci*, die um 1960 auf einzelnen Riffen des australischen Great Barrier Reef begann und sich im tropischen Pazifik während nur 16 Jahren über rund 13 500 km bis an die Küste von Panama ausbreitete. Auf den heimgesuchten Riffen frass der Seestern die Korallen auf grossen Flächen vollständig ab, womit ein Grossteil der mobilen Fauna ihrer lebensnotwendigen Umweltbedingungen beraubt war und verschwand. Nach den Resultaten von FRANKEL (1977, S. 206) ist es sehr wahrscheinlich, dass es sich dabei um eine periodische, nicht durch den Menschen verursachte Erscheinung im Abstand von mehreren Jahrhunderten handelt, deren nichtgeklärte Ursachen im Ökosystem der Riffe zu suchen sind. Nach einer solchen Katastrophe muss folglich jeweils eine Sukzession des sessilen Benthos eingesetzt haben, während der auch Nektonten und vagiles Benthos wieder zuwanderten. Während einer Sukzession werden frühe, opportunistische Arten mit wenig differenzierten Ansprüchen an die Umwelt nach und nach durch anspruchsvollere verdrängt (COLINVAUX 1973, S. 569), bis sich ein neues Gleichgewicht (Climax) der sessilen Organismen einstellt. Man kann sich vorstellen, dass während der langen Entstehungszeit des Mumienkalkes das Gleichgewicht der sessilen Flora und Fauna mehrmals gestört worden ist und dass die Paraspidoceraten verhältnismässig anspruchslose (opportunistische) Formen waren, welche nur unter den Ausnahmebedingungen einer Sukzession existieren konnten, nämlich dann, wenn die ihnen normalerweise überlegenen, anspruchsvolleren Konkurrenten noch nicht wieder zugewandert waren. Wenig häufiges Auftreten von *Paraspidoceras* während kurzer, in langen Abständen

wiederkehrender Episoden könnte ihre grosse Seltenheit in der Taphozönose des Mumienkalkes erklären. Bei dieser Überlegung wird vorausgesetzt, dass die Paraspidoceraten faciesabhängig waren (vgl. ZIEGLER 1963) und dass die im Mumienkalk überlieferte Ammonitenfauna autochthon ist.

3. Eine weitere Möglichkeit besteht darin, dass die Paraspidoceraten seltene Glieder einer stabilen Biozönose (GAUSE 1936, S. 327) waren, welche sich auf eine bestimmte Nahrung spezialisiert haben. Alle Ammonitenarten des Mumienkalkes haben sich vermutlich auf eine ähnliche, carnivore Weise ernährt (vgl. LEHMANN 1975, S. 192 und 194). DARWIN (1859, S. 127) hat darauf hingewiesen, dass in einem gegebenen Lebensraum die Konkurrenz zwischen Spezies der gleichen Gattung normalerweise härter ist als die Konkurrenz zwischen Spezies aus verschiedenen Gattungen. Die Experimente von GAUSE (1936, S. 329) ergaben, dass eine bestimmte Nische (ELTON 1927) eines Biotops auf die Dauer nur von einer einzigen Spezies eingenommen werden kann. Die mindestens 17 Arten der Gattung *Perisphinctes*, welche GYGI (1977, Tab. 1) für den Mumienkalk angab, sind mit diesen Befunden nur schwer zu vereinbaren. Die Beobachtungen von KOHN (1959) haben aber gezeigt, dass in der Natur tatsächlich mehrere Arten derselben Gattung sich in den gleichen Lebensraum teilen können, nämlich dann, wenn sich jede Art auf eine ganz bestimmte Nahrung spezialisiert und dadurch die Konkurrenz mit den anderen Arten auf ein Mass reduziert wird, welches einer jeden das Überleben sichert. Im Gezeitenbereich der Insel Kauai bei Oahu, Hawaii, fand dieser Autor sechs nah miteinander verwandte Arten der carnivoren Schnecke *Conus*, die alle mit derselben Fangmethode Jagd machen, aber nicht auf die gleichen Beutetiere. Das hat zur Folge, dass die Lebensräume der einzelnen Arten voneinander abweichen und eine Zonierung erkennen lassen. Die Lebensräume überlagern sich aber zu einem grossen Teil. Zahlreiche ähnliche Beispiele hat HUTCHINSON (1973) zusammengestellt. Der Befund über *Conus* kann nicht direkt auf die Ammoniten angewendet werden, weil bei diesen noch eine sehr grosse Unsicherheit darüber herrscht, ob biologische Arten und Gattungen überhaupt erkennbar sind. Dennoch ist die Untersuchung von KOHN für die oben gemachten Überlegungen von grosser Bedeutung, weil LEHMANN (1975, S. 194) darauf hingewiesen hat, dass die Blütezeit der Gastropoden erst nach dem Aussterben der Ammoniten einsetzte und dass die Ammoniten ökologisch wahrscheinlich die Stellung eines Teils der heutigen Gastropoden einnahmen.

Es gibt keine Anhaltspunkte dafür, dass die Paraspidoceraten ähnlich wie die Spiroceraten Spezialisten für eine besondere Facies oder sogar ein Extrembiotop waren. Nicht völlig auszuschliessen ist die Möglichkeit, dass sie opportunistische Arten waren, welche sich nur unter Ausnahmebedingungen wie zum Beispiel während bestimmter Stadien einer Sukzession behaupten konnten. Wegen der komplizierten Form der mit langen seitlichen Fortsätzen bewehrten Gehäuse ist dies aber wenig wahrscheinlich, denn diese Gehäuseform schränkte die Beweglichkeit der Tiere stark ein und lässt eher auf eine spezialisierte Lebensweise schliessen. Hier ist allerdings zu berücksichtigen, dass die Beweglichkeit von allen Ammoniten gering gewesen sein muss und bestenfalls derjenigen von *Nautilus* entsprochen hat (vgl. LEHMANN 1975, S. 189). Auch wenn mehrere Tauchbeobachtungen eine etwas

höhere Fortbewegungsgeschwindigkeit von *Nautilus* ergeben haben als die, welche HAVEN (1972, S. 79) festgestellt hat, so liegt diese doch in jedem Fall deutlich unter der Geschwindigkeit, welche ein mit Gummiflossen ausgerüsteter Mensch unter Wasser erreicht. Man kommt zu der Frage, ob sich bei einer allgemein so geringen Beweglichkeit der Ammoniten Unterschiede in der Fortbewegungsgeschwindigkeit beim Wettbewerb zwischen den Arten überhaupt noch auswirken konnten.

Am ehesten ist anzunehmen, dass die Paraspidoceraten auf eine besondere Nahrung spezialisiert waren, welche sie im Schutz von sessilem Benthos wie zum Beispiel der Spongien suchten, indem sie sich langsam in Bodennähe bewegten. Sie waren also wahrscheinlich seltene, aber dauernd präsente Gleichgewichtsspezies (im Sinn von COLINVAUX 1973, S. 392) der Biozönose des Mumienkalkes. Dass in den Birnenstorfer Schichten juvenile Exemplare nicht ungewöhnlich sind, spricht ebenfalls dafür, dass die Paraspidoceraten Gleichgewichtsspezies waren. Ein Grund für die Seltenheit von *Paraspidoceras* ist in diesem Fall möglicherweise doch die besonders geringe Mobilität dieser Formen, welche inmitten von etwas beweglicheren Konkurrenten lebten. Dies erforderte die Anpassung an eine hochspezialisierte Nische, welche nur eine sehr geringe Populationsdichte erlaubte. Es bleibt abzuklären, ob diese Annahmen auch auf die westliche Tethys anwendbar sind.

Verdankungen

Herr Prof. Dr. R. Enay in Lyon hatte die Freundlichkeit, uns zwei von ihm gefundene Paraspidoceraten zur Untersuchung zu überlassen, und beschaffte einen Gipsabguss des Typus von *Paraspidoceras choffati*. Dank dem Entgegenkommen der Firma Sebald & Söhne in Hartmannshof (BRD) konnten in ihrem Steinbruch Fossilauflösungen durchgeführt werden. Die Herren D. Krüger, Grenzach-Wyhlen (BRD), und B. Paganini, Muttens (Schweiz), schenkten dem Naturhistorischen Museum Basel ein beziehungsweise zwei von ihnen in der Schweiz gefundene *Paraspidoceras* aus ihren Privatsammlungen. Das übrige schweizerische Material stammt aus Grabungen, welche der Schweizerische Nationalfonds, die Holderbank-Stiftung und die Stiftung für wissenschaftliche, systematische Forschungen auf dem Gebiet des Beton- und Eisenbetonbaus finanzierten. Die Herren Präparatoren Walders und Günther in Erlangen besorgten sorgfältige Präparationen und stellten ausgezeichnete Abgüsse her. Herrn W. Suter am Naturhistorischen Museum Basel verdanken wir die sehr gut gelungenen Photos.

Frau S. Gygi hat auf allen Grabungen in der Schweiz tatkräftig mitgearbeitet und präparierte die dort gefundenen Paraspidoceraten mit grosser Sachkenntnis. Sie fertigte Reinzeichnungen an und übernahm die druckfertige Reinschrift des ganzen Manuskripts. Herr C. Scherler vom Naturhistorischen Museum Basel schaffte schwer erhältliche Literatur herbei. Allen genannten Personen und Stiftungen sowie der Firma Sebald möchten wir unseren besten Dank aussprechen wie auch allen denen, die uns durch sonstige Hilfe unterstützt haben.

LITERATURVERZEICHNIS

- AMMERSDÖRFER, W. (1961): *Die Frage der Malm-Alpha/Beta-Grenze bei Hartmannshof (Fränkische Alb)*. – Unpublizierte Diplomarbeit Univ. Erlangen-Nürnberg.
- ARKELL, W.J. (1933): *The Jurassic System in Great Britain*. – Clarendon Press, Oxford.
- ARKELL, W.J., KUMMEL, B., & WRIGHT, C.W. (1957): *Mesozoic Ammonoidea*. In: MOORE, R.C. (Ed.): *Treatise on invertebrate paleontology* (part L, Mollusca/4, p. 80–437). – Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press.
- BARNARD, P.D.W. (1973): *Mesozoic forams*. In: HUGHES, N.F. (Ed.): *Organisms and continents through time* (Spec. Pap. Palaeontology 12, p. 175–187). – Palaeont. Assoc., London.

- BARTHEL, K. W., CEDIEL, F., & GEYER, O. F. (1966): *Der subbetische Jura von Cehegin (Provinz Murcia, Spanien)*. – Mitt. bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol. 6, 167–211.
- CHRIST, H. A. (1958): *Eine Ammoniten-Mischfauna des oberen Jura von West-Sizilien*. – Eclogae geol. Helv. 51, 394–401.
- (1960): *Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des Malm von Westsizilien*. – Schweiz. paläont. Abh. 77, 1–141.
- CLEMENTS, F. E. (1916): *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. – Carnegie Inst. Washington Publ. 242.
- CLOUD, P. E. (1955): *Physical limits of glauconite formation*. – Bull. amer. Assoc. Petroleum Geol. 39/4, 484–492.
- Code-Committee der Stratigraphischen Kommission der DUGW (1977): *Stratigraphische Richtlinien. Empfehlungen der Stratigraphischen Kommission der Deutschen Union der Geologischen Wissenschaften zu stratigraphischen Verfahrensweisen*. – Newsl. Stratigr. 6/3, 131–151.
- COLINVAUX, P. A. (1973): *Introduction to ecology*. – Wiley, New York.
- COLLOT, L. (1917): *Les Aspidoceras des couches à minéral de fer de la Côte d'Or*. – Bull. Soc. géol. France (4), 17/1, 3–19.
- DARWIN, C. (1859): *The origin of species by means of natural selection*. – Murray, London. Reprint: Penguin Books, Harmondsworth.
- DIETL, G. (1978): *Die heteromorphen Ammoniten des Dogger*. – Stuttgarter Beitr. Natkd. (B), 33, 1–97.
- DIETL, G., IMMEL, H., & WIEDMANN, J. (1978): *Vergleichende Untersuchungen an heteromorphen Ammoniten*. – N. Jb. Geol. Paläont. [Abh.] 157, 218–225.
- DUONG, D.-M. (1974): *L'Oxfordien moyen et supérieur à faciès grumeleux de la cluse de Chabrières (Basses Alpes): Milieu de sédimentation, biostratigraphie, paléontologie*. – Thèse Univ. Claude Bernard, Lyon.
- ELTON, C. S. (1927): *Animal ecology*. – Macmillan, New York.
- ENAY, R. (1966): *L'Oxfordien dans la moitié Sud du Jura français*. – N. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon 8/1–2, 1–624.
- FRANKEL, E. (1977): *Previous Acanthaster aggregations in the Great Barrier Reef*. – Proc. 3rd int. Coral Reef Symp. 1, 201–208.
- FREYBERG, B. VON (1966): *Der Faziesverband im Unteren Malm Frankens. Ergebnisse der Stratometrie*. – Erlanger geol. Abh. 62, 1–112.
- FÜRSICH, F. (1971): *Hartgründe und Kondensation im Dogger von Calvados*. – N. Jb. Geol. Paläont. [Abh.] 138/3, 313–342.
- GALLIHER, E. W. (1935): *Geology of glauconite*. – Bull. amer. Assoc. Petroleum Geol. 19, 1569–1601.
- GASCHE, E. (1956): *Über die Entstehung der Mumien und übrigen Kalkknollen aus dem Sequan des Berner Jura*. In: ZIEGLER, P. A.: *Zur Stratigraphie des Séquanien im zentralen Schweizer Jura* (p. 43–46). – Beitr. geol. Karte Schweiz [N.F.] 102, 37–101.
- GATRALL, M., JENKINS, H. C., & PARSONS, C. F. (1972): *Limonitic concretions from the European Jurassic, with particular reference to the "snuff-boxes" of southern England*. – Sedimentology 18, 79–103.
- GAUSE, G. F. (1936): *The principles of Biocenology*. – Quart. Rev. Biol. 11, 320–336.
- GEMMELLARO, G. G. (1874): *Memoria sui fossili della zona con Peltoceras transversarium Quenst. sp. della provincia di Palermo e di Trapani*. – Atti Accad. Sci. Lett. Arti Palermo 4, 1–11.
- (1878): *Sopra i Cefalopodi della zona inferiore degli strati con Aspidoceras acanthicum di Sicilia*. – Atti Accad. Gioenia Sci. nat. Catania (3) 12, 153–249.
- (1882): *Sopra alcune faune giuresi e Liasiche della Sicilia. Studi paleontologici*. – Lao, Palermo.
- GIRARDOT, A. (1904): *Notes stratigraphiques préliminaires sur les couches oxfordiennes supérieures aux marnes à Ammonites renggeri dans le Jura lédonien*. In: LORIOU, P. DE: *Etude sur les mollusques et brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura lédonien, troisième partie* (p. 291–298). – Mém. Soc. paléont. suisse 31, 161–303.
- GIZEJEWSKA, M., & WIECZOREK, J. (1977): *Remarks on the Callovian and Lower Oxfordian of the Zalas area (Cracow Upland, Southern Poland)*. – Bull. Acad. pol. Sci. [Sci. Terre] 24, 167–175.
- GREGORIO, A. DE (1922): *Monografia dei fossili titonici di «Casale di Sopra» (Busambra)*. – Ann. Géol. Paléont. 36, 1–28.
- GYGI, R. A. (1966): *Über das zeitliche Verhältnis zwischen der transversarium-Zone in der Schweiz und der plicatilis-Zone in England (Unt. Malm, Jura)*. – Eclogae geol. Helv. 59/2, 935–942.

- (1969): *Zur Stratigraphie der Oxford-Stufe (oberes Jura-System) der Nordschweiz und des süddeutschen Grenzgebietes.* – Beitr. geol. Karte Schweiz [N.F.] 136.
- (1977): *Revision der Ammonitengattung Gregoryceras (Aspidoceratidae) aus dem Oxfordian (Oberer Jura) der Nordschweiz und von Süddeutschland. Taxonomie, Phylogenie, Stratigraphie.* – Eclogae geol. Helv. 70/2, 435–542.
- GYGI, R.A., & McDOWELL, F.W. (1970): *Potassium-argon ages of glauconites from a biochronologically dated Upper Jurassic sequence of northern Switzerland.* – Eclogae geol. Helv. 63/1, 111–118.
- HAUERSTEIN, G. (1966): *Perisphinctes (Arisphinctes) aus der Plicatilis-Zone (Mittel-Oxfordium) von Blumberg/Südbaden (Taxonomie; Stratigraphie).* – Diss. Univ. München.
- HAVEN, N. (1972): *The ecology and behavior of Nautilus pompilius in the Philippines.* – Veliger 15/2, 75–80.
- HJULSTRÖM, F. (1939): *Transportation of detritus by moving water.* In: TRASK, T.D. (Ed.): *Recent marine sediments* (p. 5–31). – Murby, London.
- HOLLMANN, R. (1964): *Subsolutions-Fragmente.* – N. Jb. Geol. Paläont. [Abh.] 119, 22–82.
- HUTCHINSON, G.E. (1973): *The ecological theater and the evolutionary play* (4th printing). – Yale University Press, New Haven.
- International Code of Zoological Nomenclature. – Int. Trust zool. Nomenclat., London 1974.
- JEANNET, A. (1951): *Stratigraphie und Palaeontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung (I. Teil).* – Beitr. Geol. Schweiz, geotech. Ser. 13/5.
- JENKYN, H.C. (1971): *The genesis of condensed sequences in the tethyan Jurassic.* – Lethaia 4/3, 327–352.
- (1974): *Origin of red nodular limestones (Ammonitico rosso, Knollenkalke) in the mediterranean Jurassic: a diagenetic model.* In: HSÜ, K.J., & JENKYN, H.C.: *Pelagic sediments: on land and under the sea* (p. 249–271). – Spec. Publ. int. Assoc. Sedimentol. 1.
- KOHN, A.J. (1959): *The ecology of Conus in Hawaii.* – Ecol. Monogr. 29, 47–90.
- KUENEN, P.H. (1964): *Marine Geology* (5th printing). – Wiley, New York.
- LEHMANN, U. (1975): *Über Nahrung und Ernährungsweise von Ammoniten.* – Paläont. Z. 49/3, 187–195.
- LORIOU, P. DE (1903): *Etude sur les mollusques et brachiopodes de l'Oxfordien supérieur et moyen du Jura lédonien (2^e partie).* – Mém. Soc. paléont. Suisse 30, 77–160.
- MARCHAND, D., & GYGI, R.A. (1977): *L'Oxfordien inférieur d'Herznach (canton d'Argovie, Suisse). Précisions paléontologiques et stratigraphiques.* – C.R. Acad. Sci. (Paris) (D), 285, 853–856.
- MILLER, A. (1968): *Die Subfamilie Euaspidoceratinae Spath (Ammonoidea). Morphologie, Taxonomie, Stratigraphie, Phylogenie.* – Diss. Univ. Tübingen.
- MOESCH, C. (1863): *Vorläufiger Bericht über die Ergebnisse der im Sommer 1862 ausgeführten Untersuchungen im Weissen Jura der Kantone Solothurn und Bern.* – Verh. schweiz. natf. Ges. 46 (Luzern), 156–168.
- MOUNTJOY, E.W. (1975): *Intratidal and supratidal deposits within isolated Upper Devonian Buildups, Alberta.* In: GINSBURG, R.N. (Ed.): *Tidal deposits* (p. 387–395). – Springer, New York.
- MOUTERDE, R., ENAY, R., CARIOU, E., MATTEI, J., RIOULT, M., THIERRY, J., & TINTANT, H. (1971): *Les zones du Jurassique en France.* – C.R. Soc. géol. France 1971/6, 1–27.
- OPPEL, A. (1862/63): *Über jurassische Cephalopoden.* – Palaeont. Mitt. Mus. k. bayer. Staat 1/3, 127–266.
- OPPEL, A., & WAAGEN, W. (1866): *Über die Zone des Ammonites transversarius.* – Geognost.-paläont. Beitr. 1/2, 207–318.
- ORBIGNY, A. D' (1842–1851): *Paléontologie française. Terrains oolithiques ou jurassiques. I. Céphalopodes.* – Cosson, Paris.
- PLAYFORD, P.E., & COCKBAIN, A.E. (1969): *Algal stromatolites: Deepwater forms in the Devonian of Western Australia.* – Science 165/3897, 1008–1010.
- PORRENGA, D.H. (1967): *Glauconite and Chamosite as depth indicators in the marine environment.* – Marine Geol. 5, 495–501.
- RIEDL, R. (1966): *Biologie der Meereshöhlen.* – Parey, Hamburg.
- SADATI, S.-M. (1977): *Stratigraphische Detailaufnahmen der Grenzsichten Mittlerer/Oberer Jura im Steinbruch Sebald & Söhne, Hartmannshof/Mfr.* – Unpublizierte Diplomarbeit Univ. Erlangen-Nürnberg. Erscheint gekürzt in: Geol. Bl. NO-Bayern 30, 1980.
- SAPUNOV, I.G. (1973): *Ammonites de l'Oxfordien de la partie occidentale des Hauts Plateaux (Algérie).* – Publ. Serv. géol. Algérie [n.s.], Bull. 44, 101–137.
- SCHALCH, F. (1908): *Geologische Specialkarte des Grossherzogtums Baden. Erläuterungen zu Blatt Blumberg (Nr. 133).* – Winter, Heidelberg.

- (1909): *Geologische Spezialkarte des Grossherzogtums Baden. Erläuterungen zu Blatt Geisingen (Nr. 121)*. – Winter, Heidelberg.
- (1916): *Geologische Spezialkarte des Grossherzogtums Baden. Erläuterungen zu Blatt Wiech-Schaffhausen (Nr. 145)*. – Winter, Heidelberg.
- SCHULER, G. (1965): *Die Malm Alpha/Beta-Grenze i. S. Quenstedts in der Mittleren Frankenalb*. – Geol. Bl. Nordost-Bayern 15, 1–21.
- SEQUEIROS, L. (1974): *Paleobiogeografia del Calloviense y Oxfordiense en el sector central de la Zona Subbetica. I.: Bioestratigrafia. II.: Estudio paleontologico: Los Ammonites*. – Tes. doct. Univ. Granada 65.
- SEYFRIED, H. (1978): *Der subbetische Jura von Murcia (Südost-Spanien)*. – Geol. Jb. (B), 29, 3–201.
- SMITH, A. G., & BRIDEN, J. C. (1977): *Mesozoic and Cenozoic paleocontinental maps*. – Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- SPATH, L. F. (1925): *Ammonites and Aptychi*. – Monogr. Hunt. Mus. Glasgow 1, 111–164.
- STRÜBIN, K. (1908): *Geologische und palaeontologische Mitteilungen aus dem Basler Jura. 2. Über Ammonites (Aspidoceras) Meriani, Oppel*. – Verh. natf. Ges. Basel 19, 117–119.
- STUTZ, U. (1864): *Über die Lägern, sammt einem Anhang über den Böllert und die Lochen*. – Njbl. natf. Ges. Zürich 66, 1–40.
- SWINCHATT, J. P. (1969): *Algal boring: A possible depth indicator in carbonate rocks and sediments*. – Bull. geol. Soc. Amer. 80, 1391–1396.
- VOO, R. VAN DER, & FRENCH, R. B. (1974): *Apparent polar wandering for the Atlantic-bordering continents: Late Carboniferous to Eocene*. – Earth-Sci. Rev. 10, 99–119.
- WENDT, J. (1963): *Stratigraphisch-paläontologische Untersuchungen im Dogger Westsiziliens*. – Boll. Soc. paleont. ital. 2/1, 57–145.
- (1970): *Stratigraphische Kondensation in triadischen und jurassischen Cephalopodenkalken der Tethys*. – N. Jb. Geol. Paläont. [Mh.] 1970/7, 433–448.
- WILSON, R. C. L. (1975): *Some examples of shoaling deposits from the Upper Jurassic of Portugal*. In: GINSBURG, R. N. (Ed.): *Tidal deposits* (p. 363–371). – Springer, New York.
- ZEISS, A. (1955): *Zur Stratigraphie des Calloviens und Unter-Oxfordien bei Blumberg (Südbaden)*. – Jh. geol. Landesamt Bad.-Württemb. 1, 239–266.
- (1957): *Die ersten Cardioceras-Faunen aus dem oberen Unter-Oxfordien Süddeutschlands und einige Bemerkungen zur Dogger/Malm-Grenze*. – Geol. Jb. 73, 183–204.
- (1962a): *Die Ammonitengattung Paraspidoceras L. F. Spath*. – Erlanger geol. Abh. 41, 1–40.
- (1962b): *Revision einiger Ammoniten aus dem untersten Malm der Frankenalb nebst Bemerkungen zur Stratigraphie des Malm a in Franken*. – Geol. Bl. Nordost-Bayern 12, 160–164.
- (1966): *Biostratigraphische Auswertung von Ammonitenaufsammlungen im Profil des Malm a und β am Feuerstein bei Ebermannstadt/Ofr.* In: FREYBERG, B. VON: *Der Faziesverband im Unteren Malm Frankens. Ergebnisse der Stratometrie*. – Erlanger geol. Abh. 62, 104–111.
- (1968a): *Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter-Tithon der südlichen Frankenalb*. – Bayer. Akad. Wiss., math.-natw. Kl. [N.F.] 132, 1–190.
- (1968b): *Über Stratigraphie und Faziesräume des Malm der Frankenalb*. – Jber. Mitt. oberh. geol. Ver. [N.F.] 50, 101–114.
- (1969): *Dimorphismus bei Ammoniten des Unter-Tithon. Mit einigen allgemeinen Bemerkungen zum Dimorphismus-Problem*. In: WESTERMANN, G. E. G. (Ed.): *Sexual dimorphism in fossil Metazoa and taxonomic implications* (I.U.G.S. (A), 1, p. 155–164). – Schweizerbart, Stuttgart.
- (1977): *Jurassic stratigraphy of Franconia*. – Stuttgarter Beitr. Natk. (B) 31, 1–32.
- ZIEGLER, B. (1963): *Ammoniten als Faziesfossilien*. – Paläont. Z. 37, 96–102.
- (1967): *Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura*. – Geol. Rdsch. 56, 439–464.
- ZIERGIEBEL, H. (1942): *Die montangeologischen Verhältnisse der Brauneisenerz-Lagerstätten (Unter- und Mittelcallovium) von Blumberg und Umgebung (Baden)*. – Unpubl. Mskr., aufbewahrt im Geologischen Landesamt Baden-Württemberg, Freiburg i. Br.

NACHTRAG

Nach Redaktionsschluss erhielten wir noch Kenntnis von der folgenden Arbeit:

- SEQUEIROS, L. (1979): *Growth stages of Paraspidoceras (Paraspidoceras) helymense (Gemmellaro, 1875) (Ammonitina, Aspidoceratidae) from the Oxfordian of Spain*. – Acta geol. pol. 29/2, 187–194.