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

Artikel: Revision der Ammonitengattung Gregoryceras (Aspidoceratidae) aus dem Oxfordian (Oberer Jura) der Nordschweiz und von Süddeutschland : Taxonomie, Phylogenie, Stratigraphie
Autor: Gygi, Reinhart A.
Kapitel: 6: Ergebnisse, Diskussion und Interpretation
DOI: https://doi.org/10.5169/seals-164628

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

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

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

Download PDF: 02.07.2025

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

6. Ergebnisse, Diskussion und Interpretation

6.1 *Die Zuverlässigkeit der Zonierung und Korrelation der Profile*

Die Zonierung und die Korrelation der Profile bedürfen einer kritischen Betrachtung, bevor Aussagen über die vertikale Verbreitung und die Phylogenie der Gregoryceraten gemacht werden können. Die Grabungen in den Horizonten des unteren und mittleren Oxfordian haben wohl eine sehr grosse Anzahl Ammoniten geliefert, doch ist deren Häufigkeit in gleich alten Niveaux regional sehr unterschiedlich, was die Korrelation erschwert. In der Schellenbrücke-Schicht des Kantons Aargau sind Ammoniten sehr häufig und oft ausgezeichnet erhalten, während sie im Glaukonitsandmergel des Randen ausgesprochen selten sind. Im Randen ergaben vier Grabungen mit einer Gesamtfläche von 74,5 m^2 aus dem Glaukonitsandmergel jedoch so viele Ammoniten, dass es als erwiesen gelten darf, dass dieser wie die Schellenbrücke-Schicht hauptsächlich in die obere Cordatum-Zone zu stellen ist. Die Vertebrale-Subzone ist in beiden Regionen schlecht belegt. Gerade umgekehrt sind die Verhältnisse beim Mumienmergel und Mumienkalk des Randen beziehungsweise der tiefsten Bank der Birmenstorfer Schichten des Kantons Aargau. Die beiden Horizonte des Randen lieferten, abgesehen von wenigen Ammoniten der Vertebrale-Subzone aus dem unteren Mumienmergel, vor allem eine reiche Fauna der Antecedens-Subzone. In der tiefsten Bank der Birmenstorfer Schichten im Aargau sind Ammonitenfunde dagegen spärlich. Die in der Grabung bei Üken in dieser Bank vorkommenden Perisphinctiden sowie ein *Pachyceras (Tornquistes)* sp., das der Unterart *helvetiae kobyi* (TORNQUIST) im Sinne von CHARPY (1976, S. 94ff.) nahesteht und im Eisengraben gefunden worden ist (GYGI 1966, S. 938), lassen eine Korrelation der basalen Leitbank der Birmenstorfer Schichten mit dem Mumienkalk des Randen als gesichert erscheinen. *Tornquistes* ist bis jetzt noch aus keinen jüngeren Schichten als denen der Antecedens-Subzone bekannt geworden.

Ernsthafte Korrelationsschwierigkeiten ergeben sich erst bei den nächstjüngeren Schichten. Der 10–20 cm mächtige, zum Teil kalkige, meist aber mergelige Glaukonithorizont über dem Mumienkalk des Randen führt noch eine einigermassen zahlreiche Ammonitenfauna (vgl. Fossillisten). In der nächsthöheren mergeligen Kalkbank wurde in allen vier im Randen durchgeführten Grabungen zusammengenommen als einziger Ammonit ein *Subdiscosphinctes* sp. gefunden. Von der darüber liegenden Folge von Mergeln und mergeligen Kalkbänken in der Fazies der Effinger Schichten des Kantons Aargau, die in der Gegend von Balingen (Schwäbische Alb) Transversarius-Schicht genannt werden (SCHÄDEL 1960, S. 80), mussten zur Freilegung der fossilführenden Horizonte dieser Grabungen insgesamt mehr als 200 m^3 weggeräumt werden, davon etwa die Hälfte von Hand. In diesem beträchtlichen Gesteinsvolumen konnte kein einziger Ammonit gefunden werden. Die meisten aus den Birmenstorfer Schichten (über der basalen Leitbank) bekannten Ammonitenarten treten schon im Mumienkalk des Randen auf und können für die zeitliche Fixierung des glaukonitführenden Mergels beziehungsweise Kalkes über dem Mumienkalk im Randen nicht benützt werden. Die folgenden Arten treten in diesem Horizont erstmals auf: *Subdiscosphinctes (Subdiscosphinctes) cracoviensis*

(SIEMIRADZKI) und *Gregoryceras (Gregoryceras) pseudotransversarium* n.sp. Diese zwei Arten kommen auch in den Birmenstorfer Schichten des Kantons Aargau über der basalen Leitbank vor. Dagegen ist *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) antecedens* SALFELD bis jetzt weder im Randen über dem Mumienkalk noch im Aargau über der basalen Leitbank festgestellt worden, doch muss daran erinnert werden, dass die Perisphinctiden der Birmenstorfer Schichten erst zum Teil bearbeitet sind. Aus diesen Gründen wird im Randen die Obergrenze des Mumienkalkes mit der Obergrenze der Plicatilis-Zone gleichgesetzt (Tab. 1) und die darüber liegende Folge von sterilen Mergeln und kalkigen Bänken als das wahrscheinliche zeitliche Äquivalent der Birmenstorfer Schichten (exklusive basale Leitbank) interpretiert. Diese Schichtfolge muss nach den modernen Regeln der stratigraphischen Klassifikation (HEDBERG 1976, S. 39) den Effinger Schichten zugeordnet werden, wie dies GYGI (1969, S. 55) vorgeschlagen hat. Man kann sich fragen, ob Mumienmergel und Mumienkalk in Anlehnung an SCHALCH (1916, S. 54) als Birmenstorfer Schichten bezeichnet werden können. Im Mumienkalk kommen Kieselschwämme zwar noch vor. Die lithologische Ausbildung des Kalkes weicht aber von der basalen Leitbank der Birmenstorfer Schichten des Kantons Aargau erheblich ab, und im Aargau gibt es kein sicheres Äquivalent des Mumienmergels. Für die Benennung mit einem neuen, formellen Namen ist die vertikale und die horizontale Ausdehnung des Mumienmergels und des Mumienkalkes zu klein. Man bleibt also wohl am besten dabei, im Kanton Schaffhausen Mumienmergel und Mumienkalk als basale Leithorizonte den Effinger Schichten zuzuordnen (GYGI 1969, S. 55). Es ist denkbar, dass im Aargau zwischen der basalen Leitbank und den eigentlichen Birmenstorfer Schichten eine kleine, paläontologisch eben noch nachweisbare Schichtlücke vorhanden ist. Der im Randen über den Mumienkalk hinaus gehende *Perisphinctes (Otosphinctes) pulvinus* ENAY ist bis jetzt im Aargau in den eigentlichen Birmenstorfer Schichten über der basalen Leitbank noch nicht gefunden worden. Weil die Ammoniten in den untersten 2 m der Birmenstorfer Schichten durchwegs selten sind, darf man daraus nicht schliessen, dass diese Art dort nicht mehr vorkommt. Sedimentologische Anzeichen für die Existenz eines Sedimentationsunterbruches zwischen der basalen Leitbank und den Birmenstorfer Schichten wurden nicht beobachtet.

Weil die älteren Schichten des Oxfordian bis und mit der Plicatilis-Zone in allen Profilen stark *kondensiert* sind, muss beim Studium der Abfolge der Ammonitenfaunen abgeklärt werden, ob und in welchen Horizonten *Aufarbeitungen* vorkommen. In der Schellenbrücke-Schicht des Bergwerks Herznach (Schichten 7–8 des Profils 1 auf Tf. 11) und in den entsprechenden Horizonten 8 und 9 der grossflächigen Grabung auf dem Brunnrain bei Üken (Profil 2 auf Tf. 11) wurden keine Ammoniten gefunden, die älter als die Cordatum-Subzone sind. Dies gilt auch für die 1976 durchgeführten horizontierten Aufsammlungen an mehreren Punkten im Bergwerk selbst. In den Sammlungen des Naturhistorischen Museums Basel liegen aber mehrere Ammoniten aus älteren Horizonten vom Bergwerk Herznach, deren Material des Steinkerns von der Schellenbrücke-Schicht von blossem Auge nicht unterschieden werden kann, wie z. B. mehrere *Pavloviceras* und ein *Kosmoceras*, bei denen als Fundhorizont «Cordatus-Schichten» angegeben ist. Weil die Lamberti-Kalkbank und die Mariae-Knollenlage (Schichten 3 und 5 des Profils 1 auf Tf. 11)

im ganzen Bergwerk lückenlos und in fast der gleichen Ausbildung vorkommen, ist es wenig wahrscheinlich, dass diese Ammoniten durch Aufarbeitung in die Schellenbrücke-Schicht gelangt sind. Es gibt aber eine Stelle (Koord. 644.930/258.370) im Kornberg-Teil des Bergwerks, wo die Knollen der Mariae-Schicht von den ebenso harten und zähen Knollen der unteren Schellenbrücke-Schicht (Schicht 7 des Profils 1 auf Tf. 11) im Handstück nicht zu unterscheiden sind. Dies erklärt die falsche Angabe der Fundschicht für die Pavloviceraten. Ein grosser Teil des Materials vom Bergwerk Herznach im Naturhistorischen Museum Basel ist auf der Abraumhalde gesammelt worden. Die eisenoolithischen Stücke des Lamberti-Kalkes und sogar der nächsttieferen Kalkbänke (sogenannte Schutzschicht der Bergleute), die sich in frischem Zustand lediglich durch ihre rotviolette Farbe von den ockerbraunen Knollen der unteren Schellenbrücke-Schicht unterscheiden, können sich auf der Halde nach längerem Lagern unter dem Einfluss der Witterung durch Wasseraufnahme und Limonitisierung des submikroskopischen Hämatits ockerbraun verfärben. So ist es vermutlich zu erklären, dass für ein *Kosmoceras* als Fundschicht «Cordatus-Schichten» angegeben ist. In der Beschreibung des Profils 2 (Üken, Grabung auf dem Brunnrain) wurde angegeben, dass in der oberen Schellenbrücke-Schicht (Nr. 9) bis mehrere Zentimeter grosse Brocken aus der unteren Schellenbrücke-Schicht (Nr. 8) aufgearbeitet vorkommen. Darauf hat bereits JEANNET (1951, S. 7, F 3) hingewiesen. Ähnlich verhält es sich im Aargauer Jura (exklusive Lägern) mit der basalen Leitbank der Birmenstorfer Schichten (Schicht 10 des Profils 2 auf Tf. 11). Diese Bank enthält fast überall im Aargau Eisenooide und im Gebiet von Herznach–Üken oder bei Dangstetten (Deutschland) nördlich von Zurzach auch bis zu 3 cm grosse Stücke der liegenden Schellenbrücke-Schicht, die von einer glänzenden Limonitrinde umgeben sind. Dass diese Eisenooide und Gesteinsbrocken aufgearbeitet sind, zeigen einige wenige Ammoniten aus der Schicht 10 der Grabung auf dem Brunnrain bei Üken, wie z. B. *Perisphinctes (Otosphinctes) paturattensis* DE LORIOL, *Campylites (Campylites) delmontanus delmontanus* (OPPEL) und *Camp. (Camp.) villersi* (ROLLIER). Der Steinkern dieser aufgearbeiteten Ammoniten besteht immer aus dem gleichen leicht mergeligen, eisenoolithischen Kalk der oberen Schellenbrücke-Schicht, weshalb sie schon im Feld leicht zu erkennen sind und zu keinen Verwechslungen führen können. Im Aargau ist also die starke Kondensation der Schellenbrücke-Schicht und der tiefsten Bank der Birmenstorfer Schichten (Plicatilis-Zone) mit Aufarbeitungen verbunden. Ammoniten aus der Schellenbrücke-Schicht wurden in der Grabung Brunnrain gelegentlich sogar noch in der Schicht 11 gefunden. Wo diese als zäher Kalk ausgebildet ist (vgl. Profil 2 auf Tf. 11), war sie beim Graben nur schwer sauber von der Schicht 10 zu trennen. Die betreffenden Ammoniten sind folglich wahrscheinlich beim Abgraben der Schicht 11 aus der liegenden Schicht 10 herausgebrochen worden. Ähnliche Probleme hatten sich stellenweise beim Trennen der Horizonte 8 und 9 der Schellenbrücke-Schicht ergeben, doch hatte das keine relevanten Folgen, weil beide Lagen der Cordatum-Subzone angehören.

In den durch Kondensation geringmächtigen, aber sehr konstant ausgebildeten Horizonten Glaukonitsandmergel, Mumienmergel und Mumienkalk des Randen (Kt. Schaffhausen) findet man keine Anzeichen für Aufarbeitungen, ausser in der Schicht 7 des Profils 7 auf Tafel 11, wo eine Kalkknolle als Kern ein Korrosionsre-

likt der liegenden Schicht 4 enthielt (vgl. oben). Angesichts einer gesamten Grabungsfläche von 74,5 m² im Gebiet des Randen darf dies wohl vernachlässigt werden. Der oxidierte oberste Teil des Glaukonitsandmergels könnte eine Omissionsfläche anzeigen. Für den Glaukonitsandmergel und den Mumienmergel ist das fast vollständige Fehlen von Aufarbeitungen erstaunlich, wenn man bedenkt, dass die Oberfläche des Grenzkalkes des Callovian durch intensive Korrosion («Subsolution») so uneben ist, dass die höchsten Höcker bis an die Schichtunterfläche des Mumienkalkes reichen können (Profil 6 auf Tf. 11).

6.2 *Taxonomische Gliederung und Dimorphismus der Gattung Gregoryceras*

116 mässig bis sehr gut erhaltene Vertreter der Gattung *Gregoryceras* aus der Nordschweiz und von Süddeutschland sowie die Durchsicht von 29 schlecht erhaltenen Exemplaren und von Bruchstücken aus diesem Gebiet bildeten die Grundlage der taxonomischen Bearbeitung der Gattung. Alle noch vorhandenen Typen der Spezies wurden zum Vergleich herangezogen. Dabei ergab sich, dass die bis jetzt beschriebenen Arten mit einer einzigen Ausnahme wahrscheinlich zu Recht bestehen. Die Kenntnisse über die bekannten Arten konnten erweitert werden, und die Beschreibung von zwei neuen Arten erwies sich als notwendig. Das bearbeitete Material wird in einer selbständigen Gattung *Gregoryceras* vereinigt, die in die Untergattungen *Pseudogregoryceras* und *Gregoryceras* aufgegliedert ist. In der Untergattung *Gregoryceras* lassen sich zwei morphologisch deutlich voneinander getrennte Artengruppen unterscheiden, nämlich *Gregoryceras tenuisculptum* n.sp., *riazi, romani* und *toucasianum* einerseits und *Gregoryceras transversarium, pseudotransversarium* n.sp. und *fouqei* andrerseits. Die phylogenetische Entwicklung verläuft in den beiden Gruppen nicht gleich (siehe unten).

Während die *Arten* der Untergattung *Pseudogregoryceras* leicht voneinander zu unterscheiden und morphologisch sowie vor allem zeitlich von den Arten der Untergattung *Gregoryceras* getrennt sind[15]), treten in der Untergattung *Gregoryceras* bei der Unterscheidung der Arten Schwierigkeiten auf. So besteht z.B. ein wichtiges Bestimmungskriterium darin, ob die Flanken über den Rippen oder zwischen den Rippen gemessen konkav sind, obwohl die Unterschiede absolut betrachtet gering sind. *Gregoryceras riazi* und *Gregoryceras toucasianum* lassen sich nur auf Grund des Winkels sicher auseinanderhalten, in dem sich die Umbilikalrippen an den umbilikalen Knoten verzweigen. Schliesslich sei an die erheblichen Schwierigkeiten erinnert, die bei der Unterscheidung früher bis mittlerer Stadien von *Gregoryceras riazi* und *Gregoryceras romani* auftreten können. Dies führt zur Frage, ob ein Teil der oben unterschiedenen Arten der Untergattung *Gregoryceras* in Wirklichkeit Unterarten oder sogar lediglich Varianten sind. Ein gleichzeitiges Auftreten von zwei Unterarten derselben Art in einer so stark kondensierten Schicht wie etwa dem

---

[15]) DUONG (1974, S. 53) bezeichnet zwar ein Stück, das in der Schicht 5b der Klus von Chabrières gefunden worden ist, als *Pseudogregoryceras iteni* (LyFSL 160166). Die Fundschicht hat nach DUONG (1974, Fig. 4a) jüngstes Transversarium-Alter. Die Umbilikalrippen dieses schlecht erhaltenen Stückes setzen spätestens bei einem Durchmesser von 16 mm ein. Es handelt sich deshalb um einen nicht näher bestimmbaren Vertreter der Untergattung *Gregoryceras*.

Mumienkalk wäre nicht erstaunlich, weil diese Kalkbank während einer Zeit von einigen zehntausend bis mehr als hunderttausend Jahren gebildet worden sein kann. Während einer so langen Zeitspanne sind Verschiebungen der Grenze zwischen dem Verbreitungsgebiet von geographischen Unterarten denkbar. Wenn z.B. *Gregoryceras riazi* und *Gregoryceras romani* Unterarten oder Varianten einer einzigen Art wären, dann müssten Übergangsformen nicht selten sein. Als solche könnten allenfalls die beiden *Gregoryceras riazi* BaJ27118 und ZüETHZGy1850 (Tf. 2, Fig. 5, und Tf. 10, Fig. 7) angesprochen werden, bei denen die externe Flankenhälfte erst von einem Durchmesser von 50–60 mm an konkav wird. An beiden Stücken ist eine ziemlich deutliche Marginalkante ausgebildet, die *Gregoryceras romani* fehlt, weshalb sie *Gregoryceras riazi* zugeordnet wurden. *Gregoryceras riazi* Mü524, das in NEUMAYR (1871, Tf. 19[9]), Fig. 2 a–b) und in der vorliegenden Arbeit (Tf. 2, Fig. 4, und Tf. 10, Fig. 9) abgebildet ist, könnte als Übergangsform zu *Gregoryceras pseudotransversarium* n.sp. gedeutet werden (vgl. oben), doch wurde gezeigt, dass dies unwahrscheinlich ist. Es konnte also keine einzige eindeutige Übergangsform zwischen den Spezies gefunden werden. Auch die übrigen Arten der Untergattung sind durch zum Teil geringe, aber doch durchwegs erkennbare morphologische Unterschiede getrennt.

Die Merkmale von *Gregoryceras tenuisculptum* n.sp. lassen deutlich erkennen, dass die mit diesem neuen Namen belegten Stücke Bindeglieder zwischen *Pseudogregoryceras iteni* und *Gregoryceras riazi* sind. Der Holotypus von *Gregoryceras tenuisculptum* n.sp. wurde vom Steinkern eines *Perisphinctes (Arisphinctes) kingstonensis* ARKELL abgetrennt. Dieser Perisphinctide kommt in England von der Vertebrale- bis in die Antecedens-Subzone vor. Das und die Entwicklungstendenzen der morphologischen Merkmale der Gattung *Gregoryceras* (siehe unten) sprechen dafür, dass *Gregoryceras tenuisculptum* n.sp. vor allem in der Vertebrale-Subzone vorkommt (Fig. 4). Eine Zuordnung der betreffenden Formen zu *Gregoryceras riazi* hätte zur Folge, dass sich die vertikale Verbreitung von *Gregoryceras riazi* über drei Subzonen erstrecken würde und dass die ohnedies grosse Variabilität der Art ein Ausmass annähme, das dem Namen *riazi* seine klar fassbare Bedeutung nehmen würde.

Bei der nachträglichen Durchsicht des reichen, teilweise mit dem Peristom erhaltenen Materials aus der Klus von Chabrières (Dépt. Basses-Alpes, Frankreich) und von Spanien, das von DUONG (1974) bearbeitet worden war, konnte die am schweizerischen und am süddeutschen Material erarbeitete Klassifikation der Gregoryceraten überprüft werden. Die gut erhaltenen Stücke jener Sammlung liessen sich mit zwei Ausnahmen (DUONG 1974, Tf. 3, Fig. 3, und Tf. 5, Fig. 1) mit Sicherheit den hier beschriebenen Arten zuordnen.

Mit der Frage des *Dimorphismus* verhält es sich bei der Gattung *Gregoryceras* ähnlich wie bei der Abgrenzung der Arten. Für die Untergattung *Pseudogregoryceras* darf angenommen werden, dass die Arten *iteni* und *tiechei* ein dimorphes Paar bilden. In der Untergattung *Gregoryceras* herrschen dagegen keine klaren Verhältnisse. Keine einzige der Arten kann einer zweiten als dimorphe Parallelreihe zugeordnet werden (vgl. CALLOMON 1963, S. 38). Dies bedeutet offenbar, dass man innerhalb der Arten nach dimorphen Paaren suchen muss. Bei den wenigen zur Verfügung stehenden erwachsenen und vermutlich beinahe vollständigen Exempla-

ren aus dem gleichen Horizont stellt man aber keine erheblichen Grössenunterschiede fest. So ist *Gregoryceras riazi* Ba J 23061 nur um einen Viertelumgang kleiner als *Gregoryceras riazi* Ba J 23062 (Tf. 4, Fig. 2, beziehungsweise Tf. 3, Fig. 3). Beide Stücke stammen aus den oberen Birmenstorfer Schichten der Grabung 3, Gansingen, Kanton Aargau. Die zwei *Gregoryceras pseudotransversarium* n.sp. Zü ETHZ Gy 1849 (Holotypus, Tf. 8, Fig. 3 a–b) und St 22899, die sehr wahrscheinlich beide aus dem Mergel direkt über dem Mumienkalk (Transversarium-Zone) des Randen beziehungsweise von Südbaden stammen (vgl. oben) und erwachsen sowie beinahe vollständig sind, sind mit Phragmokon-Durchmessern von 50 mm beziehungsweise 48 mm beinahe gleich gross. Die Interpretationen von DUONG (1974) über den Dimorphismus der Gregoryceraten von Chabrières konnten am gleich alten Material aus den oberen Birmenstorfer Schichten des Kantons Aargau nicht reproduziert werden. Einer der Gründe dafür ist der, dass im Kanton Aargau erwachsene und vollständige Gregoryceraten weniger häufig sind als in der Klus von Chabrières. Andrerseits hat DUONG die artliche Zugehörigkeit von zahlreichen Stücken nicht erkannt (vgl. Synonymielisten). Es muss festgehalten werden, dass für einen *Nachweis* der Existenz des Dimorphismus und seines Ausmasses erwachsene Gehäuse zur Verfügung stehen müssen, die vom Protokonch bis zur Mündung erhalten sind. Nach der übereinstimmenden Meinung von MAKOWSKI (1963) und LEHMANN (1966, S. 36) muss die Anzahl der Windungen bekannt sein, weil diese ein sehr konstantes Merkmal sowohl bei Mikro- als auch bei Makrokonchen ist. Weil die innersten Windungen weder beim Material von Chabrières noch bei den Funden aus der Schweiz und von Süddeutschland erhalten sind, und weil weder von schweizerischen noch von süddeutschen Vertretern der Untergattung *Gregoryceras* Peristom und Mündungsohren bekannt sind, kann die Frage nach dem Dimorphismus bei den Arten der Untergattung *Gregoryceras* vorläufig nicht beantwortet werden (vgl. LEHMANN 1966, S. 48).

6.3 *Zoogeographie*

Die Arten der Gattung *Gregoryceras* haben eine unterschiedliche geographische Verbreitung. Mit einer allgemein so seltenen Gattung wie den Gregoryceraten ist bei solchen Überlegungen allerdings Vorsicht am Platz, und diese Betrachtungen sollten nur bei den häufigen Arten angestellt werden. Das Fehlen einer seltenen Art wie *Gregoryceras toucasianum* z.B. in Nordafrika kann allein dadurch verursacht sein, dass von dort erst wenig Material bekannt ist. Das in der Schweiz und in Frankreich dominierende *Gregoryceras riazi* hat eine sehr grosse geographische Verbreitung, die bis nach Polen, Spanien, Nordafrika und Madagaskar reicht. Das in Frankreich und in der Schweiz ebenfalls häufige *Gregoryceras romani* kommt dagegen nur in einem Streifen vor, der sich von der nördlichen Tethys (Spanien) über deren nördliche Randmeere bis zur Fränkischen Alb erstreckt. *Gregoryceras riazi* und *Gregoryceras fouquei* haben in der Schweiz während der Transversarium-Zeit wahrscheinlich koexistiert (SPATH 1913, S. 578). SEQUEIROS (1974) gibt dies auch für Spanien an, doch hat seine Aussage wegen zum Teil offensichtlicher Fehlbestimmungen von *Gregoryceras riazi* (vgl. oben) nur einen bedingten Wert. In den nördlichen epikontinentalen Randmeeren der Tethys (Südostfrankreich, Jura,

Süddeutschland) ist *Gregoryceras riazi* häufig und *Gregoryceras fouquei* selten. Im Bereich der eigentlichen Tethys (im Sinne von ENAY 1972 oder BERNOULLI 1972), das heisst im südlichen Spanien, in Bulgarien oder in Sizilien, ist dagegen *Gregoryceras riazi* selten beziehungsweise nicht nachgewiesen, während dort *Gregoryceras fouquei* selbst im Vergleich zur übrigen Ammonitenfauna des betreffenden Zeitabschnittes nicht selten zu sein scheint. Dies ist wahrscheinlich durch die unterschiedlichen Lebensbedingungen in den betreffenden Meeren bedingt. Andrerseits scheint die Variante 2 von *Gregoryceras transversarium* eine geringere Abhängigkeit vom Lebensraum zu zeigen, weil sie, obwohl selten, sowohl in den nördlichen epikontinentalen Randmeeren der Tethys (Mitteleuropa) als auch in der südlichen Tethys (Sizilien) vorkommt. Diese Tatsachen deuten darauf hin, dass zumindest die häufigeren Arten der Untergattung *Gregoryceras* nicht ökologische Rassen oder, wie sich CALLOMON (1963, S. 48) ausdrückt, subjektive Komponenten von übergeordneten «genetischen» Spezies sind, sondern dass man es wahrscheinlich mit Arten im biologischen Sinn mit unterschiedlichen Anforderungen an den Lebensraum zu tun hat. In diesem Zusammenhang muss aber nochmals auf die Unsicherheit der systematischen Stellung der unter der Bezeichnung *Gregoryceras* aff. *fouquei* zusammengefassten Stücke hingewiesen werden.

6.4 *Vertikale Verbreitung der Arten und Phylogenie der Gregoryceraten*

Während der Feldarbeit zur Beschaffung von neuem Material für eine Revision der gesamten Ammonitenfauna des Oxfordian der Nordschweiz wurden aus dem Anstehenden 46 Vertreter der Gattung *Gregoryceras* sowie zahlreiche Bruchstücke von solchen, zusammen mit mehr als 5000 horizontiert gesammelten Ammoniten, aus dem unteren und mittleren Oxfordian in den Kantonen Aargau und Schaffhausen gefunden. Der mit Abstand grösste Teil des Materials stammt aus Grabungen. Obwohl eine so grosse Anzahl von horizontierten Ammoniten zur Verfügung stand, traten bei der Zonierung und Korrelation der Profile zwischen den beiden Kantonsgebieten Schwierigkeiten auf, weil die obere Cordatum-Zone nur im Aargau durch eine reiche Ammonitenfauna vertreten ist, weil die Vertebrale-Subzone der unteren Plicatilis-Zone in beiden Gebieten schlecht dokumentiert ist, weil die im Randen durch sehr viele Ammoniten nachgewiesene Antecedens-Subzone im Aargau nur durch einige wenige diagnostisch verwertbare Ammoniten belegt ist und weil die im Kanton Aargau fossilreichen Schichten der Transversarium-Zone im Randen nur an der Basis Ammoniten führen, darüber aber überhaupt keine Makrofauna mehr enthalten. Die meisten Ammonitenhorizonte sind kondensiert, und teilweise kommen sogar Aufarbeitungen vor. Trotzdem dürfen die Korrelationsprobleme als gelöst bezeichnet werden, wodurch man in der Nordschweiz abgesehen von der Vertebrale-Subzone über eine reich dokumentierte Ammonitenabfolge verfügt, die sich von der oberen Cordatum-Zone bis in die untere Bifurcatus-Zone erstreckt (vgl. Tab. 1). Die Ammonitenfaunen liessen sich ohne Schwierigkeiten in das in Frankreich gültige Zonenschema einordnen.

Die neuen Funde von *Gregoryceras* aus der Nordschweiz und die Auswertung der genau horizontierten Gregoryceraten aus der Belegsammlung von HAUERSTEIN (1966) erlaubten, für die Schweiz und Süddeutschland erstmals genauere Angaben

über die vertikale Verbreitung der Arten der Gattung *Gregoryceras* zu machen (Fig. 4). Zu *Pseudogregoryceras iteni* und *Pseudogregoryceras tiechei* wurde bereits oben angemerkt, dass die Horizontangaben von JEANNET (1951) wahrscheinlich nur teilweise richtig sind. Es ist sehr unwahrscheinlich, dass *Pseudogregoryceras* im Bergwerk Herznach schon in der Schicht F 1 von JEANNET (1951) erstmals auftritt. Im Bergwerk Herznach konnten im Jahr 1976 während 8 Begehungen der neueren Stollen unter dem Kornberg, an denen jeweils 3-4 Personen teilnahmen, in dem betreffenden Horizont überhaupt keine Ammoniten gefunden werden. Die von JEANNET (1951) publizierten Pseudogregoryceraten stammen aus den älteren Stollen unter dem Hübstel. In der nur rund 150 m vom nördlichsten Stollen (Strecke IV) des Hübstel angesetzten, grossflächigen Grabung auf dem Brunnrain bei Üken konnten aus dem der Schicht F 1 entsprechenden Horizont 7b des Profils 2 auf Tafel 11 nur einige wenige Ammoniten entnommen werden. Das Material ihrer Steinkerne war anders beschaffen als das der Belegstücke von JEANNET zu *Pseudogregoryceras iteni* und *Pseudogregoryceras tiechei.* Diese Belegstücke stimmen aber nach dem Material der Steinkerne sehr gut mit den Funden aus der Schellenbrücke-Schicht der Grabung auf dem Brunnrain (Schichten 8-9 des Profils 2 auf Tf. 11) überein. In der Schellenbrücke-Schicht (Cordatum-Subzone) dieser Grabung ist denn auch der bis heute einzige mit Sicherheit horizontierte Vertreter der Untergattung gefunden worden, nämlich *Pseudogregoryceras iteni* BaJ23611. Diese Untergattung trat wahrscheinlich während der Zeit der Cordatum-Subzone erstmals auf und wurde während der frühen Vertebrale-Zeit durch die Untergattung *Gregoryceras* abgelöst.

Von dieser ist *Gregoryceras tenuisculptum* n.sp. der erste Vertreter. Das einzige horizontierte Stück, der Holotypus BaJ23064, wurde im unteren Mumienmergel bei Siblingen zusammen mit *Perisphinctes (Arisphinctes) kingstonensis* ARKELL in der gleichen Kalkknolle gefunden. Dieser Perisphinctide kommt in England nach ARKELL (1939, S. 161) und CALLOMON (1960, S. 200) in der Vertebrale- und Antecedens-Subzone der Plicatilis-Zone vor. Ebenfalls im Mumienmergel erscheinen erstmals *Gregoryceras riazi* (Tf. 1, Fig. 6) und *Gregoryceras transversarium.* Beide Arten erreichen ihre grösste Häufigkeit in der Transversarium-Zone und finden sich bis an deren obere Grenze. Die Angabe von HAUERSTEIN (1966, S. 12), dass *Gregoryceras transversarium* bereits im Mumienmergel von Blumberg (Schicht 2 des Profils 9 auf Tf. 11), das heisst spätestens in der unteren Antecedens-Subzone erstmals vorkommt, konnte bestätigt werden (Tf. 6, Fig. 3 a-b). Die Index-Art der Transversarium-Zone erscheint also schon eine ganze Subzone unter der Basis der Transversarium-Zone in der heute in Frankreich gültigen Fassung. Aus der geologischen Kartierung der Rebberge von Birmenstorf (Fig. 2) und den in der weiteren Umgebung aufgenommenen Detailprofilen geht hervor, dass der Holotypus von *Gregoryceras transversarium* aus den unteren Birmenstorfer Schichten (untere Transversarium-Zone) stammen muss. In der Typusregion der Transversarium-Zone konnte *Gregoryceras transversarium* erstmals im Anstehenden gefunden werden, nämlich in den obersten Birmenstorfer Schichten der Grabung Gansingen 3 oberhalb vom Eisengraben (Profil 3 auf Tf. 11). Von *Gregoryceras toucasianum* ist bis heute noch kein horizontiertes Exemplar bekannt, doch stammt Lo37432 (Tf. 5, Fig. 5 a-b) mit grosser Wahrscheinlichkeit aus dem Mumienkalk (obere Antecedens-Subzone). Das älteste horizontierte *Gregoryceras romani* Mü 1965

XXV 178 hat HAUERSTEIN im Mumienkalk der Eisenerzgrube bei Blumberg gefunden. Auch der Lectotypus der Art scheint Antecedens-Alter zu haben (vgl. oben). Häufig wird die Art aber erst in den oberen Birmenstorfer Schichten des Kantons Aargau. Horizontierte *Gregoryceras pseudotransversarium* n.sp. finden sich nur in der Transversarium-Zone der Kantone Aargau und Schaffhausen. Nach den Angaben von SPATH (1913, siehe oben) muss man annehmen, dass im Aargau *Gregoryceras fouquei* mit *Gregoryceras riazi* und *romani* koexistiert hat. Dasselbe wurde von SEQUEIROS (1974, z.B. S. 73) angegeben. Nach diesem Autor geht *Gregoryceras fouquei* noch bis in die Bifurcatus-Zone hinauf und scheint dort seine grösste Häufigkeit zu haben. Diese Art war also auch in den ammonitenführenden unteren Effinger Schichten des Kantons Aargau zu erwarten. In den Zementsteinbrüchen von Auenstein und Holderbank (Kanton Aargau) konnten mit einem schweren Pneulader beziehungsweise einem Bulldozer aus insgesamt etwa 40 m³ der tiefsten 20 m der Effinger Schichten, abgesehen von vielen Bruchstücken, über 100 ganze Ammoniten (vorwiegend Perisphinctiden) geborgen werden. Darunter befanden sich keine Gregoryceraten, obwohl die Fazies einiger kalkiger Bänke von derjenigen der Birmenstorfer Schichten sehr wenig abweicht (vgl. GYGI 1969, S. 66, und GYGI 1973, Abb. 3). In den mit einem Bagger in den oberen Birmenstorfer Schichten durchgeführten Grabungen Gansingen 2 und 3 (Profile 3 und 4 auf Tf. 11) betrug das Verhältnis der Gregoryceraten zu den Perisphinctiden 29:558 oder rund 1:20. Dass in den tiefsten Effinger Schichten weder bei Auenstein noch bei Holderbank Gregoryceraten gefunden worden sind, bedeutet deshalb wohl, dass die Gattung *Gregoryceras* in der Nordschweiz am Ende der Transversarium-Zeit ausgestorben ist (siehe auch ENAY 1966, S. 267).

Aus der vertikalen Verbreitung der Arten (vgl. Fossilisten, Tab. 1 und Tf. 11) und aus den Artbeschreibungen lassen sich die folgenden *ontogenetischen* und *phylogenetischen Tendenzen* ablesen: Bei den ältesten Gregoryceraten *(Pseudogregoryceras)* bleiben die inneren Windungen im Verlauf der Ontogenese lange glatt. Die Berippung ist zuerst unregelmässig und wird erst spät regelmässig. Die umbilikalen Knoten entstehen aus Parabelknoten. Die ersten Vertreter der Untergattung *Gregoryceras* haben dagegen von Anfang an eine regelmässige Berippung, und diese setzt auf früheren ontogenetischen Stadien ein als bei den Arten der Untergattung *Pseudogregoryceras.* Im Verlauf der Antecedens-Subzone verlagert sich das erste Auftreten der Umbilikalrippen sehr rasch auf immer frühere ontogenetische Stadien. Die leicht *S*-förmig geschwungenen Umbilikalrippen der Alterswindungen von *Pseudogregoryceras iteni* finden sich auch noch bei *Gregoryceras tenuisculptum* n.sp., bei frühen Vertretern von *Gregoryceras riazi* und bei *Gregoryceras toucasianum.* In der fortgeschritteneren Artengruppe des *Gregoryceras transversarium* setzen sich während der ganzen Ontogenese in einem einfachen Bogen zurückgeschwungene Rippen durch, deren Krümmung bei *Gregoryceras transversarium* und *Gregoryceras fouquei* bis zur Geradlinigkeit abnehmen kann. Bei den Vertretern der Untergattung *Gregoryceras* nimmt die Rückwärtsneigung der Umbilikalrippen im Lauf der Ontogenese ab (vgl. DUONG 1974, S. 42). Bei den jüngsten Vertretern von *Gregoryceras transversarium* der Birmenstorfer Schichten reduziert sich die Rippenneigung ontogenetisch schon verhältnismässig früh und bei den vermutlich mehrheitlich noch jüngeren *Gregoryceras fouquei* der tethyschen Faunenprovinz noch

früher. Der Wendepunkt der bei allen Gregoryceraten zuerst vorgezogenen Umbilikalrippen strebt während der Ontogenese von der Flankenmitte zum Nabelrand. Im Verlauf der Phylogenese beginnt diese Verlagerung auf immer früheren ontogenetischen Stadien. Primär- und Sekundärrippen, die auf der Linie des Sipho in einem nach vorn weit offenen *V* geknickt sind, sind ein ursprüngliches Merkmal. Man findet sie bei *Pseudogregoryceras iteni* (Tf. 1, Fig. 1b) und bei *Pseudogregoryceras tiechei* (Tf. 1, Fig. 4b). Bei *Gregoryceras tenuisculptum* n.sp. ist der Knick nur noch wenig ausgeprägt (Tf. 1, Fig. 5b). Bei den frühesten Vertretern von *Gregoryceras riazi* findet man ihn lediglich auf den innersten Windungen, z.B. denen des Lectotypus. Dieses Merkmal tritt also zuletzt in der untersten Antecedens-Subzone auf. Von da an kommen auf der Externseite ausschliesslich Rippen vor, die einen nach vorn offenen Bogen bilden. Während der jüngeren Transversarium-Zeit entwickelten sich bei *Gregoryceras riazi* und *Gregoryceras transversarium* auf der Externseite von Alterswindungen geradegestreckte Sekundärrippen (Tf. 8, Fig. 1b), die auch bei *Gregoryceras fouquei* auftreten (Tf. 9, Fig. 1b). Die Entwicklungstendenzen des Windungsquerschnittes sind weniger einheitlich. Der rundliche Querschnitt der Alterswindungen von *Gregoryceras romani* hat sich nicht direkt aus *Pseudogregoryceras iteni* entwickelt, sondern aus Varianten von *Gregoryceras riazi*, deren äussere Flankenhälfte erst auf ontogenetisch späten Stadien konkav wird. Er ist also eine jüngere Konvergenzerscheinung. Zwischen den jüngsten *Gregoryceras transversarium*, bei denen die Flanken der Alterswindung beinahe plan werden (BaJ23051, Tf. 10, Fig. 17) und den vermutlich ältesten Vertretern von *Gregoryceras fouquei* (Holotypus, Tf. 10, Fig. 21) scheint dagegen ein direkter Zusammenhang zu bestehen. Von Sizilien (WENDT 1963, vgl. Artbeschreibungen in vorliegender Arbeit) und Bulgarien (STEFANOV 1962, Tf. 2, Fig. 1b) sind jedoch Vertreter von *Gregoryceras fouquei* bekannt, auf deren Alterswindungen die innere Flankenhälfte über den Rippen gemessen konvex und die äussere Flankenhälfte konkav ist, wie dies auch von *Gregoryceras riazi* bekannt ist. Dieser Querschnitt tritt aber bei *Gregoryceras fouquei* im Verlauf der Ontogenese spät auf und ist mit der Bildung von marginalen Knoten verbunden, nachdem die Flanken auf mittleren Stadien fast eben sind. Diese Formen können darum mit *Gregoryceras riazi* nicht verwechselt werden. Auch die Entwicklungstendenzen der Endgrössen sind nicht einheitlich. Wohl sind die ältesten Gregoryceraten die kleinsten und die jüngsten *(Gregoryceras fouquei)* die grössten. Bei *Gregoryceras transversarium* kommen aber die grössten Exemplare zuerst, nämlich im Mumienmergel der ältesten Antecedens-Subzone vor, während die letzten Vertreter der Art in den oberen Birmenstorfer Schichten die kleinsten sind.

Ein *Stammbaum* der Gattung *Gregoryceras* ist wegen des spärlichen genau horizontierten Materials schwierig zu entwerfen, weshalb der Darstellung auf Figur 4 kein zu grosses Gewicht beigemessen werden sollte. Immerhin scheint es klar zu sein, dass *Pseudogregoryceras iteni* und *Pseudogregoryceras tiechei* die ersten Vertreter der Gattung sind. Diese sind wahrscheinlich frühestens an der Basis der Cordatum-Subzone aufgetreten. Der einzige mit Sicherheit aus dem Anstehenden gesammelte Vertreter der Untergattung, *Pseudogregoryceras iteni* BaJ23611, stammt aus der Schellenbrücke-Schicht von Üken (Schichten 8–9 des Profils 2 auf Tf. 11, das heisst von einer Stelle in der Grabung, an der die beiden Horizonte nicht sauber

voneinander getrennt werden konnten). DE GROSSOUVRE (1917, S. 65) glaubte zwar, Gregoryceraten schon in den tiefsten Schichten des Oxfordian nachgewiesen zu haben. Seine Abbildungen zeigen aber deutlich, dass die Berippung bei den fraglichen Stücken schon so früh einsetzt, dass es sich nur um Vertreter der Untergattung *Gregoryceras* handeln kann. Seine *Peltoceras lorioli* stammen vor allem aus den Tonmergeln des Dépt. Doubs. Wie die Untersuchungen von ENAY (1966) gezeigt haben, kann die Mergelfazies in jenem Gebiet bis in die Plicatilis-Zone reichen. DUONG (1974, S. 46) interpretiert die Arten *Gregoryceras lorioli* und *Gregoryceras marioni* denn auch als Innenwindungen von *Gregoryceras toucasianum*. Von *Pseudogregoryceras iteni* stammt *Gregoryceras tenuisculptum* n.sp. ab. Aus diesem leitete sich wahrscheinlich während der Vertebrale-Zeit anagenetisch durch zunehmendes Konvergieren der Flanken *Gregoryceras riazi* ab, von dem während der frühen Antecedens-Zeit die nahe verwandten Arten *Gregoryceras romani* und *Gregoryceras toucasianum* abzweigten. *Gregoryceras romani* hat mit *Pseudogregoryceras iteni* den fast runden Querschnitt der Endwohnkammer gemein. Wegen der

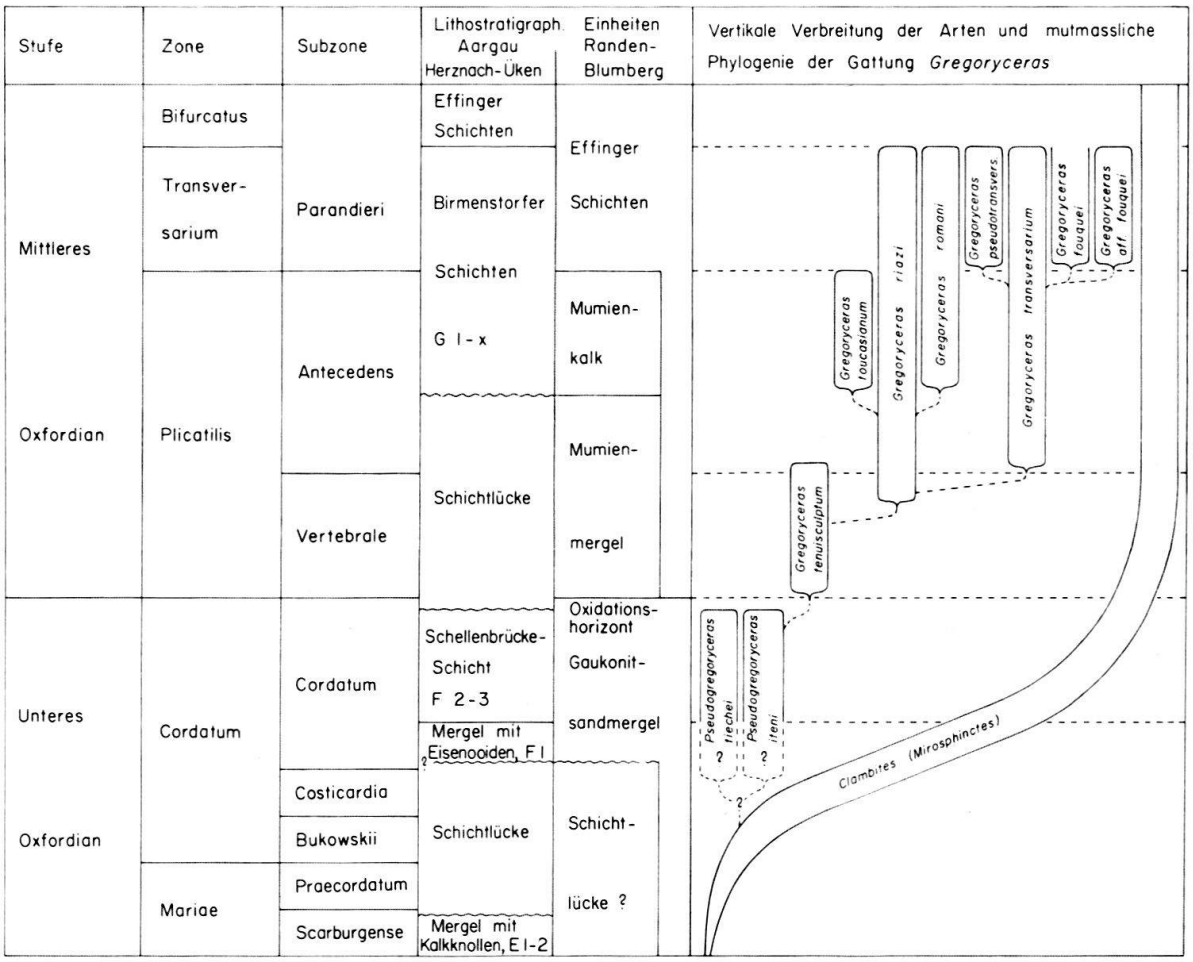

Fig. 4. Phylogenetische Interpretation der vertikalen Verbreitung der Arten der Gattung *Gregoryceras* in der Nordschweiz und in Süddeutschland. Den lithostratigraphischen Einheiten des Gebietes Herznach-Üken (Kt. Aargau) sind die Bezeichnungen von JEANNET (1951) zur Erleichterung des Vergleichs beigegeben. Zonierung nach MOUTERDE et al. (1971). Die Höhe der Felder von Schichten und Zonen steht mit der Schichtmächtigkeit beziehungsweise der Zeitdauer in keinem Zusammenhang.

zeitlichen Lücke zwischen den beiden Arten und weil es im Mumienkalk der oberen Antecedens-Subzone Varianten von *Gregoryceras riazi* gibt, die als Vorstufen zu *Gregoryceras romani* gedeutet werden können (z.B. Zü ETHZ Gy 1850, Tf. 2, Fig. 5, und Tf. 10, Fig. 7), handelt es sich dabei um einen Fall von Konvergenz. Von den frühesten Vertretern von *Gregoryceras riazi* dürfte sich *Gregoryceras transversarium* abgespaltet haben, aus dem später *Gregoryceras pseudotransversarium* n.sp. einerseits und *Gregoryceras fouquei* sowie *Gregoryceras* aff. *fouquei* andrerseits hervorgingen. Denkbar wäre auch eine Herleitung von *Gregoryceras fouquei* aus *Gregoryceras riazi*, weil bei beiden Arten Vertreter mit Flanken vorkommen, die auf der inneren Hälfte konvex und auf der äusseren Hälfte konkav sind. Dagegen spricht vor allem, dass ein solcher Querschnitt bei *Gregoryceras fouquei*, wenn überhaupt, ontogenetisch spät auftritt, nachdem die mittleren Windungen mit fast ebenen Flanken angelegt worden sind. Sekundärrippen fehlen bei *Gregoryceras fouquei* vollständig, während solche bei den jüngsten *Gregoryceras riazi* zumindest bis auf mittlere Stadien nicht selten sind. In der Transversarium-Zone gibt es lediglich bei der Variante 1 von *Gregoryceras transversarium* Stücke, die als Vorläufer von *Gregoryceras fouquei* interpretiert werden können, wie z.B. der Holotypus von *Gregoryceras transversarium* (Tf. 7, Fig. 1 a-b) und BaJ23051 (Tf. 8, Fig. 1 a-b). Bei beiden sind Sekundärrippen schon auf den inneren Windungen selten und fehlen auf dem letzten Umgang ganz. Der letzte Umgang von BaJ23051 hat beinahe ebene Flanken und eine stark abgeplattete Externseite mit geraden Rippen. Auf dem letzten halben Umgang sind die Umbilikalrippen nur noch sehr wenig zurückgeneigt. Von diesem Stück bis zum Holotypus von *Gregoryceras fouquei* (Tf. 9, Fig. 1 a-b) ist es nur noch ein kleiner Schritt.

Auf die Frage nach den *Vorfahren der Gregoryceraten* kann man auch heute noch nur mit Spekulationen antworten. Die Annahmen von SALFELD (1906, S. 88) sind mit Sicherheit nicht haltbar. Als Vorläufer seines *Peltoceras toucasi* bezeichnet er *Rursiceras reversum* (LECKENBY), eine Art des oberen Callovian, die ihrerseits von *Parawedekindia arduennensis* (D'ORBIGNY), einer Art aus dem unteren Oxfordian, abstammen soll. Auch DE GROSSOUVRE (1917, S. 65) lässt die Gattung *Gregoryceras* direkt aus *Rursiceras reversum* hervorgehen. DORN (1931, S. 75) hält eine Entwicklungsreihe *Parawedekindia arduennensis - Parawedekindia trigemina* (NEUMANN 1907, Tf. 7, Fig. 24 a-b) - *Gregoryceras toucasianum* für wahrscheinlich. Weil JEANNET (1951) gezeigt hat, dass die ersten Gregoryceraten gleichzeitig mit *Parawedekindia arduennensis* auftreten, ist heute auch diese Interpretation nicht mehr möglich. In diesem Zusammenhang muss darauf hingewiesen werden, dass SPATH (1931, S. 555) *Peltoceras trigeminum* NEUMANN und sein an derselben Stelle neu aufgestelltes *Peltoceras (Parawedekindia) pauli* (nom.nov. für *Peltoceras* aff. *toucasianum* NEUMANN) nicht in seine Gattung *Gregoryceras* einbezog. Die erste sorgfältige Diskussion über die Phylogenie der Peltoceraten findet man in PRIESER (1937). Allerdings betrachtet diese Autorin «die Entwicklung der Lobenlinie als wichtigstes, weil inneres Merkmal» (S. 127). Abgesehen davon, dass zwischen der Anlage von peripheren Septenfalten, die die Septen-Suturlinie ergeben, und von Skulpturelementen der Schale kein grundsätzlicher diagnostischer Wertunterschied erblickt werden kann (vgl. SIMPSON 1943), sind Betrachtungen über die ontogenetische Entwicklung der Septen-Suturlinie bei der Untersuchung der Abstammung der

bearbeiteten Gregoryceraten nicht möglich, weil die innersten Windungen nie erhalten sind. Es ist aber gerade die Entwicklung der Septen-Suturlinie auf den innersten Windungen, die die entscheidenden Anhaltspunkte für die Rekonstruktion von Verwandtschaftsbeziehungen grösserer Gruppen liefert. PRIESER (1937, S. 104, 129) interpretiert *Parawedekindia trigemina* (NEUMANN) als *Epipeltoceras,* das heisst als *Gregoryceras* im hier gebrauchten Sinn, lehnt aber die von DORN (1931, S. 75) vorgeschlagene Entwicklungsreihe wegen zu unterschiedlicher Entwicklung von «äusseren Merkmalen» wie Windungsquerschnitt und Skulptur der Jugendwindungen der betreffenden Arten ab (S. 129). Sie lässt die Frage offen, ob sich ihre Untergattung *Epipeltoceras* (die die heutigen Gattungen *Gregoryceras* und *Epipeltoceras* umfasste) aus *«Peltoceras* s. str.» entwickelt habe.

Bei den ältesten Gregoryceraten sind die inneren Windungen auf ontogenetischen Stadien noch glatt, auf denen alle als Vorläufer in Frage kommenden Peltoceraten wie z. B. *Rursiceras reversum* (LECKENBY) oder *Rursiceras caprinum* SCHLOTHEIM, in QUENSTEDT 1847; jüngeres Synonym: *Ammonites torosus* OPPEL 1866, in OPPEL & WAAGEN, S. 217) bereits eine regelmässige Berippung aufweisen und wesentlich evoluter sind. Die ersten Rippen von *Pseudogregoryceras* sind ungleich kräftig, und die umbilikalen Knoten entstehen aus Parabeln. In diesen Merkmalen gleichen sie den noch schlecht bekannten *Mirosphinctes* der Mariae- und Cordatum-Zonen. Die Septen-Suturlinien von entsprechenden *Mirosphinctes* aus Frankreich und der Schweiz lassen sich, soweit sie erkennbar sind, mit denen von *Pseudogregoryceras iteni* gut vergleichen. Die Vermutung ist also nicht von der Hand zu weisen, dass sich die Gattung *Gregoryceras* während der frühen Cordatum-Zeit von *Mirosphinctes* abgespalten hat, welche MILLER (1968, S. 124ff.) als Subgenus in das Genus *Clambites* ROLLIER, 1922, der Unterfamilie Euaspidoceratinae SPATH, 1931, stellt. In seiner ausführlichen Begründung weist MILLER insbesondere darauf hin, dass der Septen-Suturlinie von *Clambites (Mirosphinctes)* der für die Perisphinctiden charakteristische Suspensivlobus fehlt. In den Tonmergeln des unteren Oxfordian der Nordschweiz gibt es nur eine einzige Art, die mit den inneren Windungen von *Pseudogregoryceras* verglichen werden kann, nämlich *Clambites (Mirosphinctes) kobyi* (DE LORIOL 1898, Tf. 6, Fig. 14, 14 a–c), der möglicherweise *Clambites (Mirosphinctes) marsyas* (BUKOWSKI 1887, Tf. 27, Fig. 2 a–b) nahesteht. Das Original zu dieser Abbildung in DE LORIOL konnte nicht mehr aufgefunden werden, doch deuten Windungsquerschnitt, Skulptur und Septen-Suturlinie der Abbildungen auf einen Vertreter der Untergattung *Mirosphinctes.* So sind diese Abbildungen bereits von HAAS (1955, S. 162) und MILLER (1968, S. 133) gedeutet worden (vgl. auch DE LORIOL 1900, Tf. 6, Fig. 8 und 9). ENAY (1966, S. 573) vergleicht *Mirosphinctes* mit *Grossouvria,* und MANGOLD (1970, S. 219) folgt ihm mit dieser Deutung. Die Feststellung von MANGOLD (1970, S. 166), dass *Grossouvria variabilis* (LAHUSEN) aus der Lamberti-Zone der letzte Vertreter dieser Gattung sei, gilt auch für die Schweiz (Herznach). Wenn man also *Gregoryceras (Pseudogregoryceras)* über *Clambites (Mirosphinctes)* von *Grossouvria* ableiten wollte, dann müssten entsprechende Übergangsformen in der Mariae-Zone erst noch gefunden werden. Das bisherige Fehlen von solchen Formen aus der in Mitteleuropa fast überall schlecht dokumentierten Mariae-Zone schliesst eine solche Herleitung jedoch nicht aus. *Grossouvria variabilis* wird übrigens von MILLER (1968, S. 133) ohne Begründung der Untergat-

tung *Mirosphinctes* zugeordnet, was hier lediglich vermerkt wird, um den Mangel an gesicherten Kenntnissen über die Beziehungen zwischen den Grossouvriinae SPATH, 1931 (= Pseudoperisphinctinae SCHINDEWOLF, 1925, pars), den Peltoceratinae SPATH, 1924, und den Euaspidoceratinae SPATH, 1931, aufzuzeigen.

Die Frage nach einer allfälligen *Weiterentwicklung der Gregoryceraten* beantwortete PRIESER (1937) dahin, dass sie die Gattungen *Gregoryceras* SPATH, 1924, und *Epipeltoceras* SPATH, 1924, in ihrer Untergattung *Epipeltoceras* zusammenfasste. ENAY (1963, S. 54) wies auf die Unhaltbarkeit dieser Gruppierung hin und schlug vor, wie ARKELL (in ARKELL et al. 1957, S. 336) *Epipeltoceras* als selbständige Gattung zu behandeln, und leitete diese von *Clambites (Mirosphinctes)* ab. Dieser gut begründeten und von ENAY (1966, S. 573ff.) bekräftigten Hypothese widerspricht MILLER (1968, S. 155ff.) mit den Argumenten, dass bei *Epipeltoceras* Parabeln nur auf Jugendwindungen und auch dort nur marginal ausgebildet sind, und dass die Gehäusespirale peltoceratoid geformt sei. Dem steht gegenüber, dass zwischen den letzten Vertretern der Untergattung *Mirosphinctes* und den frühesten *Epipeltoceras* weder eine zeitliche, geographische noch eine erhebliche morphologische Lücke besteht und dass sie sich vertikal nicht überschneiden (ENAY 1966, S. 574). Die Ableitung von *Gregoryceras* aus *Mirosphinctes* ist schwieriger zu begründen, weil von der vermutlichen Stammform *Clambites (Mirosphinctes) kobyi* weder die Morphologie noch die vertikale Verbreitung genügend genau bekannt sind (siehe auch HAAS 1955, Tf. 26, Fig. 20–47). Dass *Epipeltoceras* kaum von *Gregoryceras* abgeleitet werden kann, ist hingegen leichter zu zeigen: Die Gehäusegrösse der Gregoryceraten entwickelt sich von kleinwüchsig zu grosswüchsig, und die Skulptur sowie der Windungsquerschnitt von *Gregoryceras fouquei* oder *Gregoryceras pervinquieri*, von denen *Epipeltoceras* ausgehen müsste, stimmen auf entsprechenden ontogenetischen Stadien in keiner Weise mit den ältesten Epipeltoceraten überein (vgl. ENAY 1963, Tf. 4). Beim gegenwärtigen Stand der Kenntnisse liegt der Schluss am nächsten, dass mit dem Aussterben der letzten Vertreter der Gattung *Gregoryceras* diese Linie der Euaspidoceratinae ausgestorben ist.

6.5 *Stratigraphische Folgerungen*

Horizontierte Ammonitenfaunen aus mehreren Grabungen im unteren und mittleren Oxfordian der Nordschweiz und in Süddeutschland und die Auswertung von genau horizontiertem Sammlungsmaterial aus diesem Gebiet haben die Kenntnisse über die vertikale Verbreitung von *Gregoryceras transversarium* und der begleitenden Ammonitenfauna in der Nordschweiz und in Süddeutschland erweitert. *Gregoryceras transversarium* ist die Index-Art der Transversarium-Zone. OPPEL bezeichnete die Birmenstorfer Schichten (MOESCH 1863, S. 160) entsprechend seinem Zonen-Konzept als Synonym seiner Zone des *Ammonites transversarius*, deren Umfang er 1865 definitiv festlegte (OPPEL & WAAGEN 1866, S. 214, 218). In dieser Arbeit schrieb er auf Seite 241, dass die Zone ihre «typische Entwicklung» im Kanton Aargau und im östlichen Teil des Kantons Solothurn habe, und bezeichnete auf Seite 244 Birmensdorf (heute Birmenstorf, gelegen an der Reuss südöstlich von Brugg - nicht zu verwechseln mit Birmensdorf an der Reppisch westlich von Zürich) als «typische Lokalität». In einer früheren Arbeit (1857, S. 646) hatte OPPEL für die

Korallen-/Oolithfazies von England und der Nordwestschweiz eine «Zone des *Cidaris florigemma*» aufgestellt und diese unter dem Hinweis, dass ihre Untergrenze heterochron sei, den «Spongitenschichten» der Schwäbischen Alb und des Kantons Aargau gegenübergestellt[16]). OPPEL (1863, S. 165) definierte für die Beckenfazies mit Kieselschwämmen und Ammoniten erstmals eine «Zone des *Ammonites transversarius*», in die er die «Impressa-Thone» (Bifurcatus-Zone) einbezog. Er präzisierte aber, dass die «Birmensdorfer Spongitenschichten» die «eigentliche Region des *Amm. transversarius*» seien. Diese Zone und die Transversarium-Zone in ihrer definitiven Fassung von OPPEL & WAAGEN (1866, S. 244ff.) sind die ersten modernen Ammonitenzonen für diesen Zeitabschnitt. Eine geologische Kartierung der Umgebung von Birmenstorf im Maßstab 1:5000 und zwei Sondierschlitze (Fig. 2) in jenem Gebiet bestätigten, dass die ursprüngliche Typuslokalität der Birmenstorfer Schichten kein Aufschluss, sondern ein Rebberg war und es heute noch ist. Sie genügt den heutigen Anforderungen an eine Typuslokalität nicht mehr. Mit der Grabung Gansingen 3 (Profil 3 auf Tf. 11) in der Nähe des neuen Typusprofils im Eisengraben bei Gansingen (GYGI 1969, S. 64), die das Typusprofil nach oben bis in die untersten Effinger Schichten vervollständigte und ein *Gregoryceras transversarium* aus den obersten Birmenstorfer Schichten lieferte, konnte für die Transversarium-Zone ein Referenzprofil im Sinne von HEDBERG (1976, S. 58) geschaffen werden. Der lithostratigraphische Umfang der Birmenstorfer Schichten ist im Kanton Aargau von einem Steinbruch bei Auenstein (GYGI 1973, Abb. 3) und von mehreren Grabungen bekannt. Obwohl die aus den Grabungen gewonnene Ammonitenfauna erst teilweise bearbeitet ist, kann die biostratigraphische Stellung der Birmenstorfer Schichten angegeben werden, weil dieses Schichtglied eine grosse Anzahl von gut bekannten Ammonitenarten enthält (Tab. 1). Im Interesse einer stabilen stratigraphischen Nomenklatur sollten deshalb weitere Diskussionen über die Transversarium-Zone den Verhältnissen in der Nordschweiz Rechnung tragen. Vor allem wegen der Seltenheit der Index-Art und weil die Birmenstorfer Schichten mit einem Kondensationshorizont (Schicht 8 des Profils 4 auf Tf. 11) über einer Schichtlücke einsetzen (Tab. 1), haben nach OPPEL mehrere Autoren andere Zonen für diesen Zeitabschnitt vorgeschlagen. Die Resultate der vorliegenden Arbeit machen eine Revision der in neuerer Zeit für das rhodano-schwäbische Faziesgebiet vorgeschlagenen Zonierungen notwendig, die in einer späteren Arbeit folgen soll.

Die radiometrischen Alter, die GYGI & MCDOWELL (1970) mit der Kalium-Argon-Methode an Glaukoniten des Glaukonitsandmergels im Randen (Kt. Schaffhausen) ermittelt haben, bedürfen nach Berücksichtigung von entsprechenden Datierungen im Rahmen des Deep Sea Drilling Project ebenfalls einer Korrektur. Für den Glaukonitsandmergel, der im Randen auf Grund seiner Ammonitenfauna vor allem die Cordatum-Zone repräsentiert, bestimmten GYGI & MCDOWELL (1970, S. 117) an drei verschiedenen Lokalitäten Alter von 145 ± 3 Millionen Jahre, 145 ± 3 Millionen Jahre und 146 ± 3 Millionen Jahre. VAN HINTE (1976, S. 490 und

---

[16]) Unter den Spongitenschichten des Kantons Aargau verstand OPPEL an dieser Stelle die späteren Birmenstorfer Schichten, die er damals als zeitliches Äquivalent des Weissen Jura β, γ und teilweise δ der Schwäbischen Alb betrachtete (S. 646, vgl. S. 694). Dieser Irrtum wurde in den späteren Arbeiten von 1863 und 1866 korrigiert.

Fig. 3) gibt in seiner Kompilation für die Cordatum-Zone ein wahrscheinliches Intervall von – 148 Millionen Jahren bis – 147 Millionen Jahren an.

Verdankungen

Die Materialbeschaffung im Gelände und die Präparation der Ammoniten ermöglichten die folgenden Institutionen durch ihre finanzielle Unterstützung: Schweizerischer Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Projekt Nr. 2.211.69, Holderbank-Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Fortbildung, Stiftung für wissenschaftliche, systematische Forschungen auf dem Gebiet des Beton- und Eisenbetonbaues. Den verantwortlichen Herren spreche ich für die grosszügige Unterstützung und das mir entgegengebrachte Vertrauen meinen besten Dank aus. Die Cementfabrik Holderbank stellte während zwei Tagen und die Jura-Cementfabriken Wildegg während eines Tages in ihren Steinbrüchen je eine schwere Maschine zum Aushub von Birmenstorfer und von unteren Effinger Schichten zur Verfügung. Für diese ausserordentliche Hilfe bin ich den Herren Dr. P. Lenzin und R. Richner sehr dankbar.

Grossen Dank schulde ich allen Behörden und privaten Grundbesitzern, welche für die teilweise in Kulturland geplanten Grabungen die Bewilligungen erteilt haben. Herr Prof. Dr. H. Schaub, Direktor des Naturhistorischen Museums Basel, gab sein Einverständnis, dass aus Mitteln des Kantons im Museum eine moderne Präparierwerkstatt eingerichtet werden konnte. Während fast aller Grabungen, im Präparatorium und bei der Abfassung dieser Arbeit durfte ich stets auf die tatkräftige Hilfe meiner lieben Frau zählen. Für ihren Einsatz, der Verzicht auf vieles bedeutete, möchte ich ihr herzlich danken.

Es haben mir aus den von ihnen verwalteten Sammlungen Material oder Abgüsse zur Untersuchung anvertraut: Frau Doc. Dr. L. Malinowska, Warszawa, und die folgenden Herren: Dr. G.J. Bursch, Zürich, Prof. Dr. R. Dehm, München, Prof. Dr. R. Enay, Lyon, Dr. F. Guenat, Porrentruy, J. Haller, Aarau, Dr. M.K. Howarth, London, Dr. E. Lanterno, Genève, Dr. A. Rieber, Reutlingen, Prof. Dr. H. Rieber, Zürich, Prof. Dr. J. Roger, Paris, Dr. W.D.I. Rolfe, Glasgow, Dr. J. Sornay, Paris, Prof. Dr. H. Tintant, Dijon, Prof. Dr. J. Wendt, Tübingen, Prof. Dr. A. Zeiss, Erlangen, Prof. Dr. B. Ziegler, Stuttgart. Dafür bin ich ihnen zu grossem Dank verpflichtet. Besonders dankbar bin ich den Herren Prof. Dr. R. Enay, Lyon, Prof. Dr. H. Rieber, Zürich, Prof. Dr. R. Trümpy, Zürich, und Prof. Dr. A. Zeiss, Erlangen, für die kritische Durchsicht des Manuskriptes beziehungsweise des Untersuchungsmaterials und für ihre wertvollen Anregungen und Ratschläge. Herrn Prof. Dr. E. Kuhn-Schnyder, Zürich, danke ich für sein Interesse am Fortschreiten der Arbeiten und seine Ratschläge. Er war mir Vorbild für die Methodik bei den Grabungen und im Präparatorium. Mein herzlicher Dank gilt auch allen anderen Herren, die in der einen oder anderen Weise das Zustandekommen dieser Arbeit gefördert haben, insbesondere jenen, die mir wissenschaftlich besonders wertvolle Stücke aus ihren Sammlungen zuhanden des Naturhistorischen Museums Basel geschenkt haben. Herrn W. Suter danke ich für die Ausführung der Photoarbeiten.

LITERATURVERZEICHNIS

ARKELL, W.J. (1925-27): *The corallian rocks of Oxford, Berks and North Wilts.* - Phil. Trans. r. Soc. London (B), *216*, 67-181.

— (1946): *A revision of the Upper Oxfordian ammonites of Trept (Isère), figured by de Riaz.* - Geol. Mag. *83*/3, 129-136.

— (1947): *The geology of Oxford.* - Clarendon, Oxford.

— (1935-48): *Ammonites of the English Corallian beds.* - Monogr. palaeontogr. Soc. (London).

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.

BARDACH, J.E. (1959): *The summer standing crop of fish on a shallow Bermuda reef.* - Limnol. and Oceanogr. *4*, 77-85.

BEAUVAIS, L. (1964): *Etude stratigraphique et paléontologique des formations à madréporaires du Jurassique supérieur du Jura et de l'est du bassin de Paris.* - Mém. Soc. géol. France *100*, 1-287.