Zeitschrift: Eclogae Geologicae Helvetiae

Herausgeber: Schweizerische Geologische Gesellschaft

Band: 92 (1999)

Heft: 3

Artikel: Zur Stratigraphie und Ammoniten-Paläontologie des Aalenian im zentralen Schweizer Jura

Autor: Christ, Hans A.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-168682

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

0012-9402/99/030451-15 $1.50 + 0.20/0
Birkhäuser Verlag, Basel, 1999

Eclogae geol. Helv. 92 (1999) 451–465

Zur Stratigraphie und Ammoniten-Paläontologie des Aalenian im zentralen Schweizer Jura

HANS A. CHRIST[1]

Key words: Swiss Jura Mountains, Aalenian, stratigraphy, biohorizons (ammonites)

ABSTRACT

Based on 8 stratigraphical sections and large collections made from them in the past (collections of the Basle Museum of Natural History) the ammonite biostratigraphy of the Aalenian of the Swiss Jura is reviewed. Most of the ammonite records have been taken from the literature, but partly they have been revised through the author's field-work.

A succession of 13 biohorizons, based on distinguishable evolutionary changes has been identified. The richest horizons are in the standard Staufensis- and Bradfordiensis-Subzones.

The phylogenetic classification of the leading group of the subfamily Leioceratinae is also briefly reviewed. It includes the genera *Leioceras, Ancolioceras, Cylicoceras* and *Staufenia*, forming two lineages probably originating in the genera *Dumortieria* and *Pleydellia* in the Upper Toarcian. The systematics of the 3 commonest and some other interesting species from the Lower and Middle Aalenian are briefly reviewed.

ZUSAMMENFASSUNG

13 Ammoniten-Biohorizonte lassen sich in den Schichten des Aalenian im Schweizer Jura verfolgen; dies wird an 8 stratigraphischen Profilen dargestellt, die die stark wechselnden Sedimentationsverhältnisse deutlich machen. Damit wird unsere Kenntnis der Detail-Stratigraphie des Aalenian verbessert. Die fossilreichsten Horizonte finden sich in den Staufensis- und Bradfordiensis-Standard-Subzonen. Das Ammoniten-Material dieser Schichten liegt im Naturhistorischen Museum Basel.

Eine paläontologische Diskussion beschreibt u.a. die 3 häufigsten Arten der Leioceratinae aus dem unteren und mittleren Aalenian des Schweizer Jura. Nebeneinander entwickeln sich 2 Linien im Rahmen der Leioceratinae, wohl vom obersten Toarcian her, mit den wichtigsten Gattungen *Leioceras, Ancolioceras, Cylicoceras* und *Staufenia*. Eine schematische Darstellung zeigt die Zusammenhänge der Gattungen im unteren und mittleren Aalenian.

1) Einleitung

Ein weiterer Schritt unserer Arbeit in den Unter-Dogger-Schichten des Schweizer Jura (vgl. Christ 1995, 2000) bringt eine vorläufige Bestandsaufnahme des Aalenian-Ammonitenmaterials, das im Naturhistorischen Museum Basel liegt, geordnet nach Biohorizonten. Als Ammoniten-Biohorizont gilt eine konkrete biostratigraphische Einheit, die Grundlage wird für die Abgrenzung der höheren Einheiten (Standard-Chronozone, -Subzone), ohne indessen regionale Eigenheiten zu verlieren. Ein grosser Teil des Materials stammt aus der Sammlung Lieb/Bodmer.

Damit sollen stratigraphische Angaben überprüft und die verschiedenen Aufschluss-Profile durch Zeitkorrelation vergleichbar gemacht werden. Nicht die detaillierte paläontologische Feinarbeit mit Taxionomie und Synonymien soll im Vordergrund stehen, sondern die Übersicht mit Hilfe des Biohorizont-Konzeptes, wie es in den vergangenen Jahren vielerorts angewendet wurde, beispielhaft etwa von Callomon & Chandler (1990) in den Schichten des «Inferior Oolite» von Süd-England, Buckman's seinerzeitigem Studienobjekt.

Einige Ammoniten-Arten des unteren und mittleren Aalenian sollen auch paläontologisch kurz diskutiert, einige weitere wenigstens im Bild vorgestellt werden.

Damit soll den vergleichbaren Arbeiten aus Süddeutschland, dem französischen Jura oder auch England ein Bericht aus dem Schweizer Jura an die Seite gestellt werden.

2) Stratigraphie, Grundlagen

8 verschiedene Profile bilden die Grundlage dieser Arbeit; ihre Lokalisierung ist aus der beigefügten Fig. 1 ersichtlich. Die Profile sind bereits in der Literatur dargestellt und mehr oder weniger genau beschrieben (vgl. Fig. 2):

[1] Naturhistorisches Museum, Augustinergasse 2, CH–4001 Basel

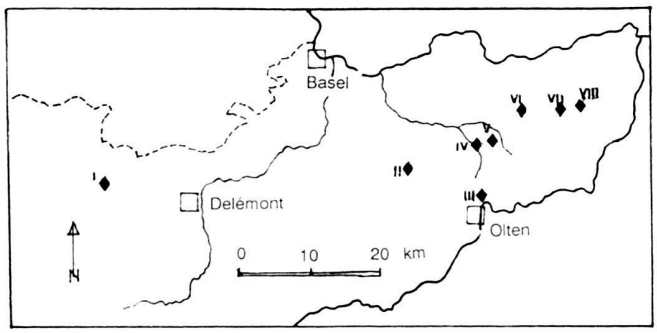


Fig. 1. Untersuchungsgebiet und Profile
Die Zahlen I–VIII bezeichnen die dargestellten Aufschlüsse

I	Sous les Roches (b.Cornol) JU	Koord. 580 300/248 750
II	Waldenburg BL	Koord. 623 400/248 100
III	Tongrube Unt. Hauenstein SO	Koord. 632 900/248 000
IV	Grütsch b. Thürnen BL	Koord. 630 350/256 500
V	Gelterkinder Flue (Süd) BL	Koord. 632 425/257 125
VI	Ghei b. Wegenstetten AG	Koord. 637 180/259 375
VII	Sespe b. Oberfrick AG	Koord. 640 500/260 250
VIII	Zeindlenmatt b. Frick AG	Koord. 645 050/262 400

I	Sous les Roches (Cornol JU)	– Lieb 1953
II	Waldenburg BL	– Hauber 1960
III	Tongrube Unt. Hauenstein SO	– Gygi & Rieber 1987
IV	Grütsch b.Thürnen BL	– Lieb 1955
V	Gelterkinder Flue BL	– Lieb 1957
VI	Ghei b.Wegenstetten AG	– Lieb 1957
VII	Sespe b.Oberfrick AG	– Gsell 1968
VIII	Zeindlenmatt b.Frick AG	– Gsell 1968

Nicht alle Aufschlüsse sind heute noch im Zustand, den sie bei der früheren Publikation aufwiesen; besonders die mergelig-tonigen Schichten sind oft verrutscht und überwachsen. Ab und zu ist auch das Museumsmaterial lückenhaft beschriftet, sodass es nicht überall mit letzter Sicherheit zugeordnet werden konnte. Meine eigenen Revisionsarbeiten in den vergangenen fünf Jahren zielten darauf, mit neuen Fossilfunden die früher angegebenen Faunenpositionen in den Profilen abzusichern, d.h. genau zu horizontieren.

Schon bei einem kurzen Blick auf die Lithologie der Profile wird deutlich, dass wir keineswegs eine überall gleichartige Sedimentation vor uns haben. Die Profile Waldenburg und Unt. Hauenstein (Faltenjura,II und III) sind stärker tonig-mergelig geprägt, ebenso die beiden Profile im Aargauer Jura um Frick (VII und VIII) während im zentralen Teil (Grütsch, Gelterkinder Flue, IV und V) Sandsteinbänke vorherrschen. Dies wird auch durch die neueren sedimentpetrographischen Untersuchungen (Burkhalter 1996) dargestellt.

3) Biostratigraphie/Faunenhorizonte

Lieb's Ausgangspunkt für seine Arbeiten über die murchisonae-Schichten des Schweizer Jura (1951) waren «4–6 sicher zu trennende Ammoniten-Horizonte», die er an verschiedenen Aufschlüssen verfolgte, – eine frühe Vorausnahme des Konzeptes der Biohorizonte. Daraus resultierte bei Lieb eine mehrfach geänderte Chronozonen- und Subzonengliederung, im Anschluss an die englischen Arbeiten von Buckman und Arkell. Es drängte sich deshalb auf, die aus der Literatur bekannten Faunenhorizonte im Aalenian des Schweizer Jura genauer zu bearbeiten und paläontologisch zu verfolgen (vgl. Christ 1995, 2000). Dies in Uebereinstimmung mit dem Vorgehen in den englischen Schichten des unteren Doggers («Inferior Oolite»); auch die französische Jura-Stratigraphie-Gruppe hat eine entsprechende Studie aus dem französischen Jura publiziert (Contini et al. 1991, 1997).

Vom Ausgangspunkt (Lieb 1951) aus sind nun im Schweizer Jura 13 Faunenhorizonte bekannt geworden, wobei längst nicht alle Faunen in den dargestellten Profilen vorhanden sind:

(Die Buchstaben hinter den Artnamen stehen für die jeweilige Häufigkeit im betreffenden Faunenhorizont: s = selten, k = kommt vor, h = häufig)

Beginnend bei der Basis der Opalinustone:

Fauna 1:	*opalinum – subglabrum*	
	Leioceras (Leioceras) opalinum (REIN.)	s
	Leioceras (Cypholioc.) subglabrum (BUCKM.)	s
	Leioceras (Cypholioc.) opaliniforme (BUCKM.)	s
	Pleydellia spp.(buckmani, leura, lotharingica)	s
	Pachylytoceras dilucidum (OPP.)	s
	Cylicoceras (Cylicoceras) sp.	s
Fauna 2:	*opalinum – lineatum*	
	Leioceras (Leioceras) opalinum (REIN.)	k
	Leioceras (Leioceras) striatum BUCKM.	k
	Leioceras (Leioceras) partitum BUCKM.	k
	Leioceras (Cypholioc.) lineatum BUCKM.	h
	Cylicoceras (Cylicoceras) undatum BUCKM.	s
	Cylicoceras (Canavarella) subcostosum (BUCKM.)	s
	Cylicoceras (Canavarella) toma (BUCKM.)	s
	Cylicoceras (Canavarella) gracile (BUCKM.)	s
	Tmetoceras scissum (BEN.)	s
Fauna 3:	*comptum und ssp.*	
	Leioceras (Cypholioc.) comptum (REIN.) u. ssp.	h
	Leioceras (Cypholioc.) lineatum BUCKM.	h
	Leioceras (Leioceras) partitum BUCKM.	k
	Cylicoceras (Canavar.) belophorum (BUCKM.)	s
	Tmetoceras scissum (BEN.)	s
Fauna 4:	*comptum – uncinatum*	
	Leioceras (Cypholioc.) comptum (REIN.) u. ssp.	h
	Leioceras (Cypholioc.) capillare (BUCKM.)	k
	Cylicoceras (Cylicoc.) uncinatum (BUCKM.)	h
	Cylicoceras (Cylicoc.) crassicostatum (RIEBER)	s
	Cylicoceras (Canavar.) paucicostata (RIEBER)	k
	Tmetoceras scissum (BEN.)	s
Fauna 5:	*sinon – opalinoides*	
	Leioceras (Cypholioc.) capillare (BUCKM.)	k
	Ancolioceras opalinoides (MAYER) u. ssp.	h
	Ancolioceras substriatum BUCKM.	h
	Cylicoceras (Cylicoc.) uncinatum (BUCKM.)	h
	?Cylicoceras (Geyeria) evertens BUCKM.	k
	?Cylicoceras (Geyeria) fasciata BUCKM.	k
	Staufenia sinon (BAYLE) u. ssp. *enodis* (HORN)	k

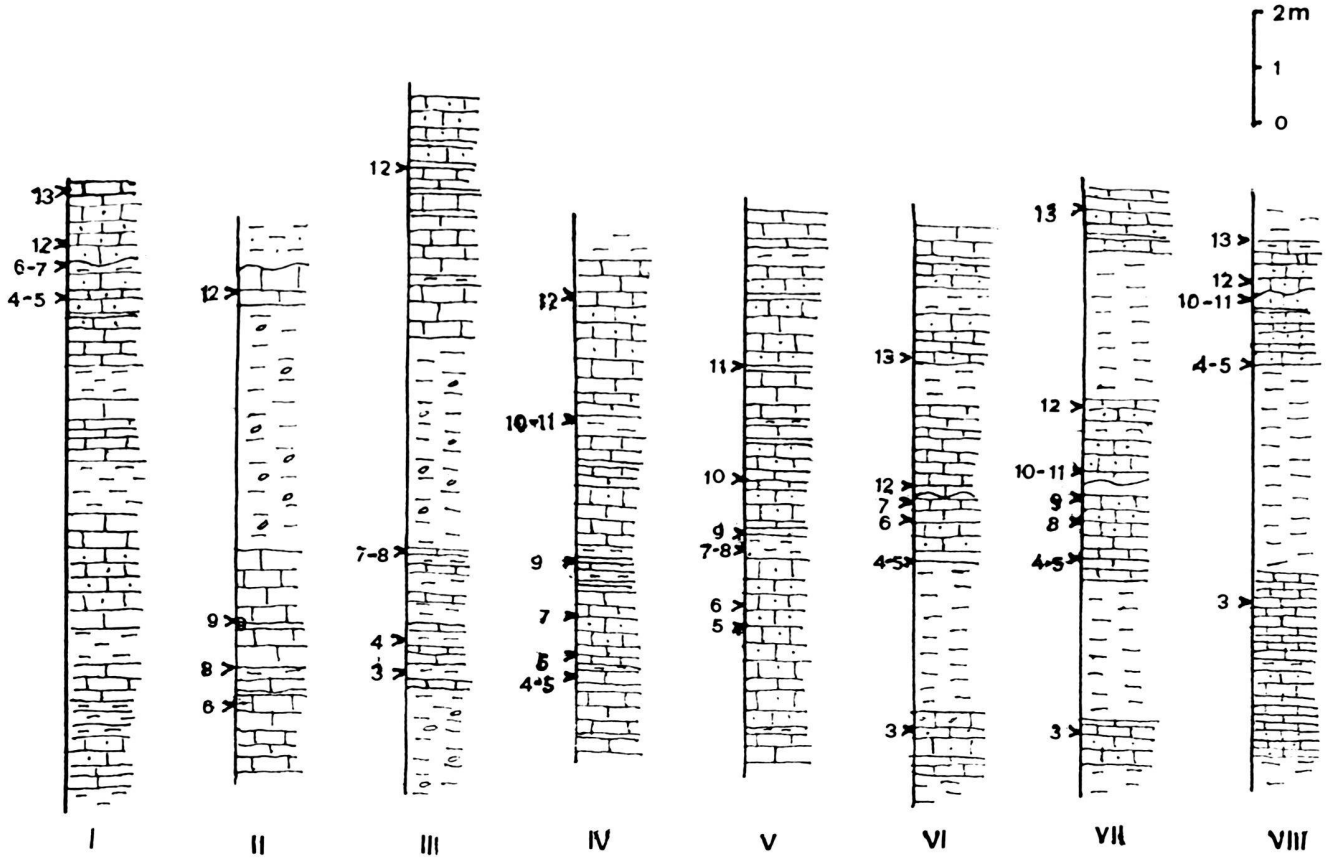


Fig. 2. Profile, Lithologie und Biohorizonte

	Ludwigia (Ludwigia) haugi (DOUV.) u. ssp.	h
	Ludwigia (Ludwigia) reicheli MAUBEUGE	s
	Ludwigia (Ludwigia) crassa HORN	s
Fauna 6:	*discoidea*	
	Staufenia sinon (BAYLE)	k
	Staufenia sehndensis (HOFFM.)	h
	Staufenia discoidea (QUENST.)	k
	Ancolioceras opalinoides (MAYER) u. ssp.	h
	Ancolioceras substriatum BUCKM.	k
	?Cylicoceras (Geyeria) evertens BUCKM.	k
	Ludwigia (Ludwigia) crassa HORN	k
	Ludwigia (Ludwigia) haugi (DOUV.) u. ssp.	h
	Ludwigia (Pseudograph.) betznauensis (MAUBEUGE)	s
Fauna 7:	*murchisonae* und Ssp.	
	Staufenia discoidea (QUENST.)	h
	Staufenia sehndensis (HOFFM.)	k
	Staufenia (m) hoffmanni CONTINI	s
	Ancolioceras subacutum (BUCKM.)	k
	Ludwigia (Ludwigia) murchisonae (SOW.) u.ssp.	h
	Ludwigia (Ludwigia) haugi obtusiformis (BUCKM.)	k
	Ludwigia (Ludwigia) pustulifera (BUCKM.)	s
	Ludwigia (Ludwigia) patellaria (BUCKM.)	k
	Ludwigia (Ludwigia) wilsoni (BUCKM.)	k
	Ludwigia (Pseudograph.) subtuberculata RIEBER	s
	Ludwigia (Pseudograph.) bullifera (BUCKM.)	s
	Ludwigia (Pseudograph.) literata (BUCKM.)	h
	Planammatoceras sp.	s
Fauna 8:	*staufensis – bradfordiensis*	
	Staufenia staufensis (OPPEL)	h
	Ludwigia (Ludwigia) murchisonae (SOW.) u.ssp.	h
	Ludwigia (Ludwigia) wilsoni (BUCKM.)	h
	Ludwigia (Ludwigia) gradata BUCKM.	k
	Ludwigia (Brasilia) bradfordiensis (BUCKM.) u.ssp.	h
	Ludwigia (?Brasilia) laevigata BUCKM.	k
	Ludwigia (Pseudograph.) literata (BUCKM.)	h
	Ancolioceras subfalcatum (BUCKM.)	h
	Planammatoceras sp.	s
Fauna 9:	*staufensis – gradata*	
	Staufenia staufensis (OPPEL)	h
	Ludwigia (Ludwigia) murchisonae (SOW.) u.ssp.	k
	Ludwigia (Ludwigia) gradata BUCKM.	h
	Ludwigia (Ludwigia) wilsoni (BUCKM.)	k
	Ludwigia (?Ludwigia) rustica (BUCKM.)	k
	Ludwigia (Brasilia) bradfordiensis (BUCKM.) u.ssp.	h
	Ludwigia (?Brasilia) laevigata BUCKM.	k
	Ludwigia (Pseudograph.) literata (BUCKM.)	k
	Ludwigia (Pseudograph.) subcornuta (BUCKM.)	h
	Ludwigia (Pseudograph.) umbilicata (BUCKM.)	h
	Ancolioceras subfalcatum (BUCKM.)	k
Fauna 10:	*bradfordiensis – umbilicata*	
	Ludwigia (Ludwigia) gradata BUCKM.	k
	Ludwigia (?Ludwigia) rustica (BUCKM.)	k
	Ludwigia (Brasilia) bradfordiensis (BUCKM.)	h
	Ludwigia (Brasilia) tutcheri (BUCKM.)	k

	Ludwigia (?Brasilia) ambigua (BUCKM.)	k
	Ludwigia (Pseudograph.) subcornuta (BUCKM.)	h
	Ludwigia (Pseudograph.) umbilicata (BUCKM.)	k
	Ludwigia (Pseudograph.) deleta (BUCKM.)	k
	Ancolioceras subfalcatum (BUCKM.)	k
Fauna 11: *gigantea – similis*		
	Ludwigia (Ludwigia) nitens (BUCKM.)	s
	Ludwigia (Brasilia) bradfordiensis (BUCKM.)	h
	Ludwigia (Brasilia) similis (BUCKM.) u. ssp.	h
	Ludwigia (Brasilia) gigantea (BUCKM.)	k
	Ludwigia (?Brasilia) ambigua (BUCKM.)	k
	Ludwigia (Pseudograph.) subcornuta (BUCKM.)	k
	Ludwigia (Pseudograph.) helvetica (HORN)	k
	Ludwigia (Pseudograph.) deleta (BUCKM.)	k
	Ludwigia (?Pseudograph.) pinguis (BUCKM.)	s
	Ancolioceras trichinum (BUCKM.)	s
	Graphoceras (Ludwigella) rude (BUCKM.)	h
	Graphoceras (Ludwigella) impolitum (BUCKM.)	k
	Graphoceras (Ludwigella) blandum (BUCKM.)	k
Fauna 12: *concavum – cornu*		
	Graphoceras (Graphoceras) cavatum (BUCKM.)	k
	Graphoceras (Graphoceras) concavum (SOW.)	h
	Graphoceras (Graphoceras) magnum (BUCKM.)	s
	Graphoceras (Graphoceras) v-scriptum BUCKM.	k
	Graphoceras (Graphoceras) decorum BUCKM.	h
	Graphoceras (Ludwigella) cornu (BUCKM.)	h
	Graphoceras (Ludwigella) arcitenens (BUCKM.)	h
	Graphoceras (Ludwigella) micrum (BUCKM.)	k
	Graphoceras (Ludwigella) rude (BUCKM.)	h
	Graphoceras (Ludwigella) blandum (BUCKM.)	k
	Graphoceras (Ludwigella) arcuatum BUCKM.	k
	Parammatoceras sp.	s
Fauna 13: *formosum – limitatum*		
	Graphoceras (Graphoceras) concavum (SOW.)	k
	Graphoceras (Graphoceras) formosum (BUCKM.)	k
	Graphoceras (Graphoceras) fallax (BUCKM.)	k
	Graphoceras (Graphoceras) pulchrum (BUCKM.)	s
	Graphoceras (Graphoceras) limitatum BUCKM.	k
	Graphoceras (Ludwigella) cornu (BUCKM.)	h
	Graphoceras (Ludwigella) tenue (BUCKM.)	k
	Euaptetoceras amplectens (BUCKM.)	s
	Eudmetoceras eudmetum BUCKM.	s

Die Lokalisierung der Faunenhorizonte ist auf der Profiltafel (Fig.2) gegeben, mit Ausnahme der Faunen 1 und 2. Fauna 1 gehört in die Basis der Opalinustone (unterste 4 m: Grabungen Etter 1990), Fauna 2 ist wenig genau horizontiert; sie stammt aus der oberen Hälfte der Opalinustone.

Untersuchte Aufschlüsse mit der Basis der Opalinustone finden sich in Fasiswald (b.Hägendorf SO), Schinznach AG und Siblingen SH. Die gesamten Opalinustone umfassen 70 bis über 100 m Mächtigkeit; die Tone werden gegen oben oft mergelig und feinsandig. Der Fossilinhalt ist karg, oft schlecht erhalten.

Fauna 3 erscheint als Uebergangshorizont: die *comptum*-Formen treten zusammen mit den letzten *lineatum*-Formen und vor den Cylicoceraten auf. Dieser Horizont ist vorhanden im Gebiet um Frick AG und auch im Profil vom Unteren Hauenstein.

Die Faunen 4 und 5 sind in der Profiltafel meist zusammengezogen, da die Fundschichten lithologisch gleich ausgebildet, dazu nur geringmächtig sind. Es handelt sich um graubraune, +- spätige, z.T. eisenschüssige Sandkalke, oft splittrig brechend. Sie bringen die letzten *comptum*-Formen (4) und die ersten Formen von *Ancolioceras, Staufenia* und *Ludwigia* (5). Ein bekannter Aufschluss dieser Schichten findet sich in der Antiklinale von Lobisei (bei Mümliswil SO).

Fauna 6 ist geprägt von den häufig auftretenden Staufenien, besonders im Profil von Sous les Roches (dort direkt unter der Schichtlücke der höheren Schichten) oder in den Profilen des zentralen Baselbieter Jura. Daneben finden sich die älteren Ludwigien s.str., aber auch noch häufige Ancolioceraten.

Fauna 7 umfasst die ersten *murchisonae*-Formen, zusammen mit häufigen Staufenien, noch ohne die *staufensis*-Form. Auch *Pseudographoceras*-Arten sind erstmals zu finden.

Die Faunen 8–11 sind recht fossilreich, auch am artenreichsten. Fauna 8 bringt erstmals die *staufensis*-Form neben häufigen Ludwigien und Brasilien; in Fauna 9 finden sich neben der *staufensis*-Form Brasilien und häufige Pseudographoceraten (m). In Fauna 10 beginnt das starke Grössenwachstum der späten Brasilien *(bradfordiensis, ambigua)*, das sich in Fauna 11 bis zu den *gigantea*- und *similis*-Formen fortsetzt. Fauna 11 ist ferner gekennzeichnet durch die letzten Ludwigien s.str. *(nitens)*, auch die letzten Ancolioceraten *(trichinum)*, gleichzeitig aber auch durch die ersten m-Formen von *Graphoceras (Ludwigella rudis* u.a.)

Die beiden jüngsten Faunenhorizonte (12 und 13) sind geprägt durch die Formen der Gattung *Graphoceras*, wobei der jüngste mit *Graphoceras limitatum* nur noch in wenigen Profilen enthalten ist.

Die französische Jura-Gruppe hat aus dem Aalenian des französischen Jura 14 Ammoniten-Biohorizonte angegeben (Contini et al. 1997), aus dem englischen Aalenian stammen 16 Biohorizonte (Callomon & Chandler 1990). Diese verschiedenen Horizonte sind in der folgenden Übersicht zusammengefasst:

Schweizer Jura	Frankreich	England
	amplectens	*acanthodes*
formosum/limitatum	*formosum*	*formosum*
concavum/cornu	*concavum*	*concavum*
	cavatum	*cavatum*
gigantea/similis	*gigantea*	*decipiens*
		gigantea
bradford./umbilicata	*bradfordiensis*	*bradford./similis*
staufensis/gradata	*murchisonae*	*bradford./baylei*
		bradford./subcornuta
staufensis/bradford.		*murchisonae*
murchisonae u. ssp.		*patellaria*
discoidea	*obtusiformis*	*obtusiformis*
sinon/opalinoides	*haugi/sinon*	*opalinoides*

comptum/uncinatum	*crassicostatum*	
comptum u. ssp.	*bifidatum*	*bifidatum*
opalinum/lineatum	*lineatum*	*lineatum*
	opalinum/ opaliniforme	
opalinum/subglabrum	*subglabrum*	*opalinum*

Genauere, detaillierte Ammoniten-Biohorizonte resultierten ferner aus dem unteren Aalenian von Wittnau (Deutschland) anhand einer Kernbohrung im Grenzbereich Toarcian/Aalenian (Ohmert 1996).

Bereits ein grober Vergleich der verschiedenen Horizonte zeigt deutliche Unterschiede: In Frankreich stammen mehr Horizonte aus dem unteren Teil des Profils, in Frankreich und England auch mehr aus dem oberen Teil des Aalenian als jeweils aus dem Schweizer Jura. Im oberen Aalenian verarmt die Fauna im Schweizer Jura rascher.

4) Standard-Chronozonengliederung / Diskussion

Der französischen Schule folgend halten wir uns hier an die 3-Teilung des Aalenian:

Ob.Aalenian Concavum-Zone: bestimmt durch Formen von Graphoceras und Subgen.

Mittl.Aalenian Bradford.- und Murchisonae-Zonen: bestimmt durch Formen von Ludwigia und Subgen.

Unt.Aalenian Opalinum-Zone: bestimmt durch Formen von Leioceras und Subgen.

Unsere Faunen lassen sich in die Standard-Zonen/Subzonen eingliedern wie folgt:

Zone	Subzone	Horizonte	wichtige Aufschlüsse
Concavum	Limitatum	13) *formosum/limitatum*	
	Concavum	12) *concavum/cornu*	Ghei AG
Bradford.	(?=Gigantea)	11) *gigantea/similis*	
	Bradford.	10) *bradford./literatum*	Gebiet um Frick
	Staufensis	9) *staufensis/gradata*	Gelterkinder Flue
		8) *staufens./bradford.*	
Murchisonae	Discoidea	7) *murchisonae & ssp.*	Gelterkinder Flue
		6) *discoid./haugi & ssp.*	Cornol. Gelterkind.
	Sinon (=Ancolioc.)	5) *sinon/opalinoides*	Lobisei
Opalinum	Comptum	4) *comptum/uncinatum*	Lobisei
		3) *comptum & ssp.*	Zeindlenmatt (Frick)
	Opalinum	2) *opalinum/lineat.*	Tongrube S Frick
		1) *opalin./subglabrum*	

Die dazugehörigen Schichtmächtigkeiten im Schweizer Jura (vgl. Fig. 2):

Concavum-Zone		4–8 m graue Mergel- und Kalklagen
Bradford-Zone	Bradford.-Subz.	4–5 m braune Kalke, sandige Mergel
	Staufens.-Subz.	2–3 m sandige Kalkbänke, Mergellagen
Murchisonae-Zone	Discoidea-Subz.	1–2 m Sandkalke, Mergellagen
	Sinon-Subz.	1–5 m Mergel, Sandkalke
Opalinum-Zone	Comptum-Subz.	2–7 m sandige, +- spätige Kalke
	Opalinum-Subz.	Um 80 m Tone (zentraler Jura)
		110–120 m Bohrungen Weiach, Riniken.

Zu den einzelnen Zonen/Subzonen:

Die konventionelle Basis des Aalenian im Schweizer Jura fällt analog zum süddeutschen Raum auf die Untergrenze der Opalinustone. Nach dem Luxemburger Kongress (1964) blieb dessen Beschluss, den Dogger mit dem ersten Auftreten der Form *opalinum* einsetzen zu lassen, für einige Zeit unangefochten. In den letzten Jahren suchte die Aalenian Working Group der International Subcommission on Jurassic Stratigraphy nach einem GSSP (Global Stratotype Sections and Points) für die Lias-Dogger Grenze. Die zwei besten Vorschläge (Wittnau/Freiburg i.B. und Fuentelsaz/Spanien) stehen sich gegenüber. Nach mündlicher Mitteilung von Dr. St. Cresta, Rom, dem Leiter der Gruppe, bevorzugt diese eindeutig das spanische Profil. Für den schweizerisch-süddeutschen Raum entsteht damit das Problem der Torulosum-Schichten, die bis anhin die Basis (tiefste (Bio-)Subzone der Opalinustone) bildeten, die nun aber in das oberste Toarcien gestellt werden müssten. Die

alte Quenstedt-Grenze mit dem Faziesumschlag von den hellen Jurensis-Mergeln (Lias zeta) zu den dunklen Opalinustonen (Dogger alfa) wäre damit überfahren.

Opalinum-Zone: Hier wurde früher oft *Tmetoceras scissum* (BEN.) als weitere Leitform dazugesetzt; noch Rieber (1963) erwähnt eine Scissum-Zone über der Opalinum-Zone, Lieb (1951ff.) zieht diese zusammen zu einer Opalinum-Scissum-Zone. In England wird noch heute die Scissum-Zone zwischen der Opalinum-Zone und den *Ancolioceras*-Schichten aufgeführt (Chandler 1996). Inzwischen hat sich aber herausgestellt, dass *scissum* eine längere Verbreitungszeit hat, noch über die Comptum-Subzone hinaus; Etter (1990) erwähnt dazu eine *Tmetoceras*-Form bereits im obersten Toarcian. Die französische Gruppe erwähnt keinerlei Ammoniten-Horizont mit *Tmetoceras scissum*.

Murchisonae-Zone: Unsere Sinon-Subzone wird von Lieb (1955, p.499) bereits als ungefähres zeitliches Aequivalent der englischen Ancolioceras-Zone Buckman's betrachtet. Der Fossilgehalt unserer Fauna 5 unterstützt diese Ansicht.

Bradfordiensis-Zone: Ob unsere Bradfordiensis-Subzone genau der französischen Gigantea-Subzone entspricht, bleibt offen; die Form *gigantea* ist zu wenig häufig im Schweizer Jura zu finden, im Gegensatz zum französischen Jura oder der südlichen schwäbischen Alb (Geislingen).

Die paläogeographischen Verhältnisse im Dogger des Schweizer Jura sind durch Etter (1990) und Burkhalter (1996) erläutert worden. So gilt der Schweizer Jura im mittleren und oberen Aalenian als Teil eines stark zergliederten Schwellenbereichs, von der Hochzone der Vogesen in Richtung des Alemannischen Landes im Süden sich erstreckend. Die landnahen Bereiche hatten wohl ein flaches Relief, also mit wenig detritischer Sediment-Schüttung. In solchen Schwellenzonen war reduzierte Sedimentation, ja Kondensation oder Omission zu erwarten.

Insgesamt wird aus unserer Fig. 2 deutlich, wie stark die normale Sedimentation im Schweizer Jura unterbrochen resp. aufgearbeitet werden konnte:

- Aufschluss Sous les Roches: Aufarbeitungshorizont, grosse Lücke vor *concav.*-Horiz.
- Aargauer Jura (Ghei, Zeindlenmatt): Ähnlich wie bei Sous les Roches.

Im europäischen Umkreis bleibt beachtlich, wie unterschiedlich gerade das untere Aalenian ausgeprägt sein kann:

- S-Deutschland (Rieber 1963):
  Comptum-Subzone ca 6–10 m Sandkalke, Tonmergel
  Opalinum-Subzone ca 60 m Tone, +- mergelig
- NE-Spanien (Ureta 1987): Comptum-Subzone ca 20 m Mergel und +- sandige Kalke
  Opalinum-Subzone ca 5 m Mergel und +- sandige Kalke
- Ungarn (Geczy 1967): Comptum-Subzone ca 1,5 m mergelige Kalke
  Opalinum-Subzone ca 2,5 m mergelige Kalke

5) Paläontologie

5.1) Allgemeines

Nachdem in zwei früheren Arbeiten bereits Ammoniten der Gattungen *Graphoceras* und *Ludwigia* (Christ 1995 und 2000) behandelt wurden, bleiben Angaben zu einigen Formen des unteren und tieferen Mittel-Aalenians nachzutragen.

Die Schichten des unteren Aalenians enthalten vor allem die charakteristischen Ammoniten der Leioceratinae. Deren Wurzeln gehen wohl zurück auf Dumortierien der Aalensis-Zone des oberen Toarcian. Die Verbindung bilden die von der Aalensis- bis in die Opalinum-Zone reichenden *Pleydellia*-Formen. Dabei sind im unteren Aalenian zwei Untergruppen angelegt (mündlicher Hinweis von R. B. Chandler):

- die glatten bis gestreiften Leioceraten, allenfalls bis schwach berippt:
  Gattung *Leioceras* mit Subgenera *Leioceras s.str.* (m = Mikroconch) und *Cypholioceras* (M = Makroconch);
- die deutlich berippten Leioceraten: Gattung *Cylicoceras*, mit Subgenera *Canavarella* (m), *Cylicoceras s.str.* (M) und eventuell auch *Geyeria* (M).

Von dieser zweiten Linie der Cylicoceraten zweigen dann im mittleren Aalenian sowohl *Ancolioceras* als auch die Staufenien und Ludwigien ab. Indessen erscheinen die verwandtschaftlichen Verhältnisse noch keineswegs völlig geklärt; zu wenig wissen wir zur Zeit noch von den Pleydellien. Und ob der tiefe taxionomische Schnitt zwischen *Pleydellia* (= Grammoceratinae/Hildoceratidae) und *Leioceras* (= Leioceratinae/Graphoceratidae) gerechtfertigt bleibt, ist vorerst offen. Schon Quenstedt (1886 p.446) erwähnt die Möglichkeit, *Leioceras* mit der teilweise gleichzeitig lebenden *Pleydellia* zu verwechseln. Abstammungsmässige Verbindungen drängen sich hier auf . Sie sind in Fig. 3 dargestellt und präzisieren die früheren Vorstellungen von Contini (1969, p. 83)

Der Windungsquerschnitt (WQ) und seine Entwicklung bleibt bei allen Formen der Leioceratinae ähnlich (vgl. Rieber 1963 und Spiegler 1967): Die Innenwindungen (juvenil) sind breitoval bis rund, erst allmählich setzt das später dominierende Höhenwachstum ein.

Die Lobenlinien sind mittelstark zerschlitzt; *Ancolioceras* zeigt eine gegenüber *Leioceras* verstärkte Tendenz, den Extern-Lobus (E) kürzer auszubilden als den Lateral-Lobus (L). *Cylicoceras* hat oft etwas längere Loben-Elemente und bildet den später für Ludwigien typischen breiten Sattel aus zwischen E- und L-Lobus. Bei den Staufenien werden die Lobenlinien «zurückgebildet», d.h. die einzelnen Elemente werden verkürzt, dafür vermehrt, – extrem bei der Art *Staufenia staufensis* (OPP.), der Typusart (TSp.) von *Staufenia*.

Die von Maubeuge (1950) ohne zwingenden Grund eingeführte Gattung *Costileioceras* (TSp. *Costileioceras sinon* (BAYLE)) darf als teilweise synonym mit dem prioritären *Ancolioceras* (Buckman 1899, p.47) wegfallen. Rieber (1963) hat zwar *Costileioceras* noch als Subgenus zu *Staufenia* behalten.

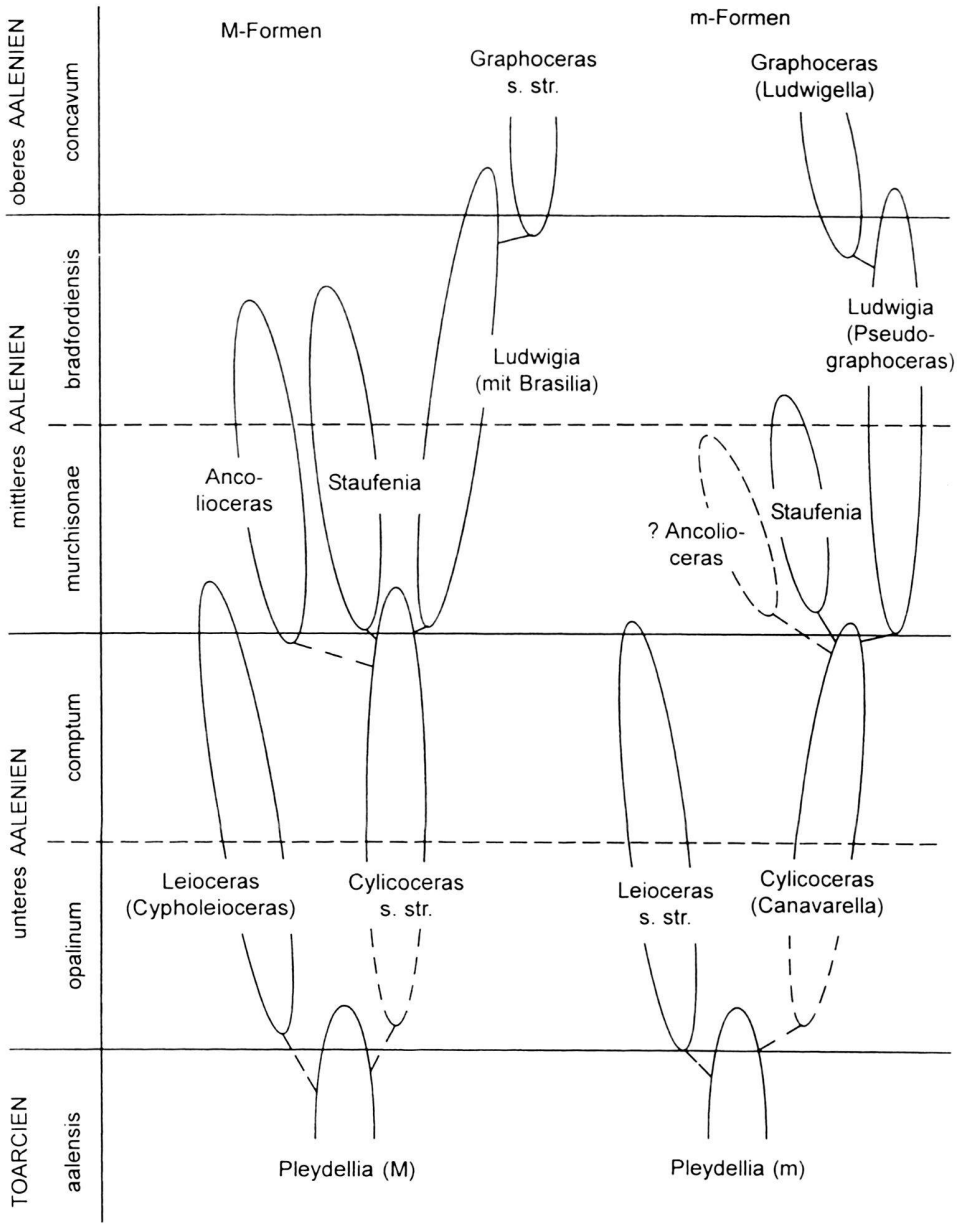


Fig. 3. Entwicklung der Graphoceratidae im unteren und mittleren Aalenian

aber ohne jegliche Erwähnung resp. Abgrenzung von *Ancolioceras*. Auch Lieb (1955 p. 495) bezeichnet das neue Genus von Maubeuge als «untunlich».

Formen von der Basis der Opalinum-Zone erscheinen kontrovers in der Literatur: *Leioceras (Cypholioceras) subglabrum* (BUCKM.), eine M-Form, wird von Buckman (1904, p.141) als *Walkeria?* bezeichnet, – diese Gattung *Walkeria* stellt Arkell (1957) im Treatise zu *Pleydellia!*

Ancolioceras (TSp.): *Lioceras substriatum* BUCKMAN 1899) hat sich zu Beginn des mittleren Aalenian aus *Cylicoceras*-Formen entwickelt; es behält den typischen oxycon zugeschärften WQ bis in die Bradfordiensis-Zone mit seiner wahrscheinlich letzten Form *Ancolioceras trichinum* (BUCKM.); diese Form hat Buckman zusammen mit andern Arten unter dem Gattungsnamen *Manselia* beschrieben, den Arkell (1957) dann zufolge des zeitlichen Vorkommens als synonym zu *Brasilia* stellte.

Makroconche und mikroconche Formen treten nebeneinander auf, taxionomisch sind sie bei *Leioceras* und *Cylicoceras* durch verschiedene Subgenera gekennzeichnet, wie dies auch bei *Ludwigia* und *Graphoceras* schon der Fall war. Indessen sind im Schweizer Jura die m-Formen seltener und kaum mit vollständig erhaltenen Apophysen gefunden. Eine Bildung von zusammen gehörigen Paaren soll also auch hier nicht er-

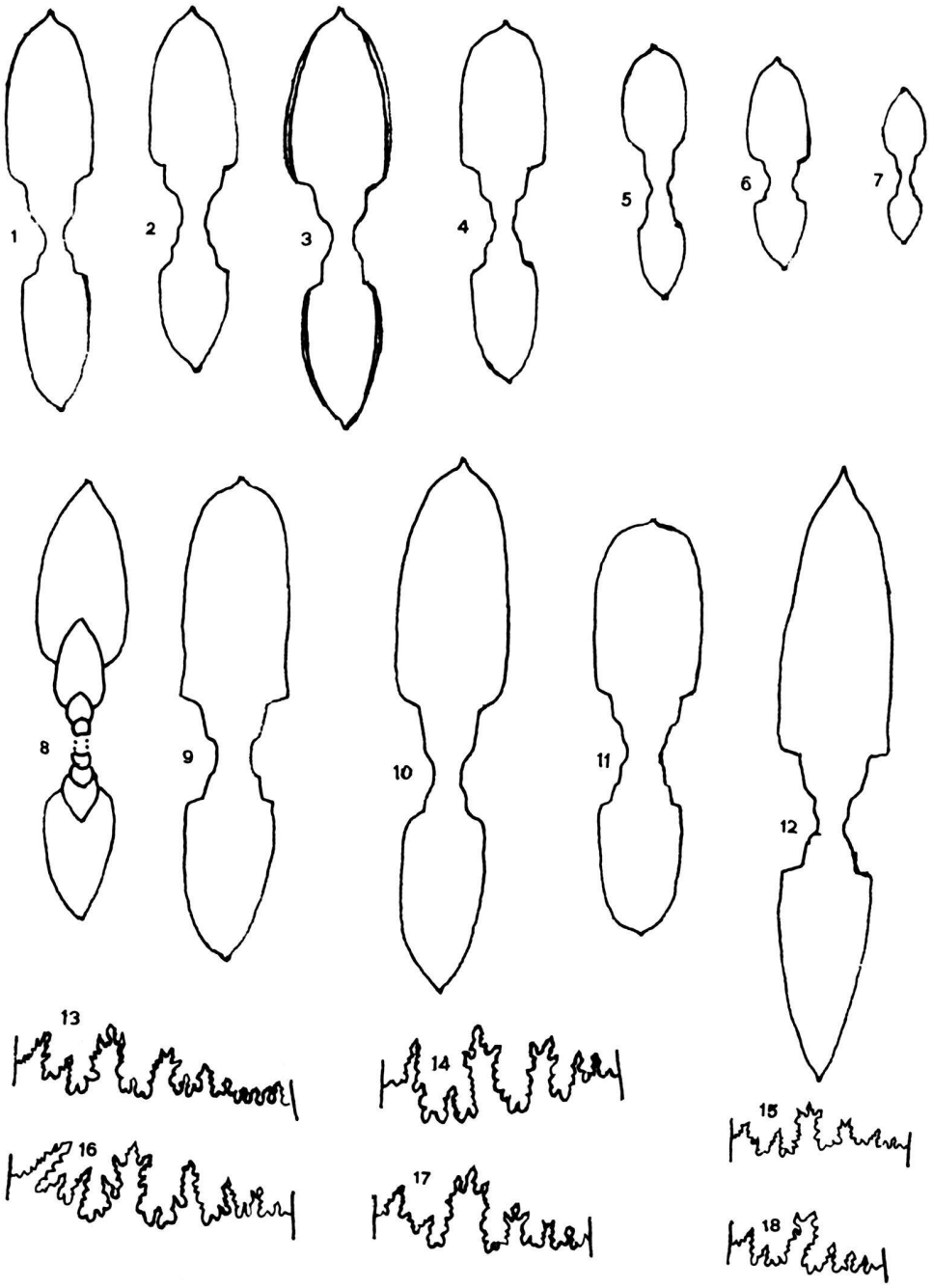


Fig. 4. Windungsquerschnitte und Lobenlinien

Windungsquerschnitte:

1: *Ancolioceras substriatum* BUCKM. J 32626 Gelterkinder Flue (Nord)
2: *Ancolioceras subacutum* (BUCKM.) J 32611 Metzenholden (Zunzgen)
3: *Cylicoceras (Cylicoceras) uncinatum* (BUCKM.) J 32617 Frickberg (Nordseite)
4: *Leioceras (Cypholioceras) comptum evolutum* CONTINI J 14610 Lobisei
5: *Cylicoceras (Canavarella) cf. belophorum* (BUCKM.) J 32615 Gugger (Niederdf)
6: *Cylicoceras (Canavarella) gracile* (BUCKM.) J 32613 Frickberg (Nordseite)
7: *Cylicoceras (Canavarella) paucicostatum* (RIEBER) J 32614 Mieseren
8: *Ancolioceras opalinoides sublaeve* (HORN) J 32621 Sous les Roches (Cornol)
9: *Leioceras (Cypholioceras) comptum comptum* (REIN.) J 32624 Zeindlenmatt
10: *Leioceras (Cypholioceras) lineatum* BUCKM. J 32610 Frickberg (Nordseite)
11: *?Cylicoceras (Geyeria) fasciata* (BUCKM.) J 32612 Gugger (Niederdorf)
12: *Staufenia discoidea* (QUENST.) J 32628 Sespen (Oberfrick)

Lobenlinien:

13: *Staufenia discoidea* (QUENST.) J 32627 Gelterkinder Flue (Nord)
14: *Cylicoceras (Cylicoceras) uncinatum* (BUCKM.) J 32616 Duntelen (Itingen)
15: *Ancolioceras substriatum* BUCKM. J 32625 Lobisei (Mümliswil)
16: *Leioceras (Cypholioceras) comptum comptum* (REIN.) J 32618 Zeindlenmatt
17: *Ancolioceras opalinoides opalinoides* (MAYER) J 32619 Gugger (Niederdorf)
18: *Ancolioceras subacutum* (BUCKM.) J 32611 Metzenholden (Zunzgen)

Alle Zeichnungen in natürlicher Grösse (1:1)

folgen. Bei der morphologischen und stratigraphischen Nachbarschaft von *Leioceras, Cylicoceras, Ancolioceras* und *Staufenia* erscheint es mir nicht angebracht, einen Schnitt in zwei Subfamilien einzulegen. Chandler (1996) bildet aus den Gattungen *Cylicoceras* und *Staufenia* die Subfamilie Staufeniinae, die zuerst von Maubeuge (1950) als monogenerische «Subfamilie Staufeniae» aufgestellt wurde. Immerhin möchte ich doch – im Gegensatz zu meiner früheren Aussage (Christ 2000, eingereicht, noch nicht gedruckt) die Unterfamilie Leioceratinae bestehen lassen, auch wenn sich die Verbreitungsepoche zeitweilig mit den Ludwigien (=Graphoceratinae) überschneidet.

Einige interessante und/oder problematische Arten werden in der Folge etwas genauer betrachtet, darunter die drei häufigsten Formen aus den Aufschlüssen des Schweizer Jura:

Leioceras (Cypholioceras) comptum (REIN.) und ssp.
Ancolioceras opalinoides (MAYER) und ssp.
Staufenia discoidea (QUENSTEDT)

Dabei werden die üblichen Abkürzungen verwendet: Nw = Nabelweite, Wd = Windungsdicke, Wh = Windungshöhe, – jeweils in % des Durchmessers (Dm). WK = Wohnkammer

5.2) Beschreibung einiger Arten

Familie: Graphoceratidae BUCKMAN 1905
Subfamilie: Leioceratinae SPATH 1936
Gattung: *Leioceras* HYATT 1867 – TSp.: *Nautilus opalinus* REINECKE 1818
Untergattung: *Cypholioceras* BUCKMAN 1899 – STSp.: *C. plicatum* BUCKMAN 1899

Leioceras (Cypholioceras) comptum (REIN.) (Fig. 4, 4 ,9 + 16; Tf. 1, 2–4)
1963 *Leioceras comptum* (REIN.) – RIEBER p. 33, Tf.1, 1–8 und 14–16 dort findet sich eine ausführliche Synonymie und eine gute Art-Diskussion
1967 *Leioceras comptum* (REIN.) – SPIEGLER p. 14, Fig. 4–5
1985 *Leioceras comptum* (REIN.) – URETA p. 207, Tf. 3, 1–10

Material: mit den unten erwähnten Unterarten 210 Ex.
Mittelgrosse Formen, Dm bis über 130 mm, häufigste Art des unteren Aalenian im untersuchten Schweizer Jura.

Gehäuse flachscheibenförmig, wenig tiefer Nabel, relativ involut. Nw gleich oder weniger als 20%, Flanken abgeflacht, ventral gerundet oxycon ohne Kielabsatz. Deutliche Nabelkante und steilschräges Nabelband, das bei grösserem Dm (über 100 mm) flachschräger wird. Kiel wenig markant, besonders bei Grossformen zurücktretend. Ab und zu leichte periumbilikale Eindellung möglich. Die Skulptur ist unregelmässig: glatt bis gestreift bis leicht berippt, z.T. in verschiedenen Gehäuseabschnitten des gleichen Ex. wechselnd. Rippen/Streifen vorgeschwungen und auf der äusseren Flankenhälfte sichelförmig ausschwingend, provers kurz vor dem Kiel erlöschend. Die Rippenstiele auf inneren Windungen sind provers. Die Lobenlinie erscheint mässig stark zerschlitzt, sie zeigt relativ lange Elemente, wobei E fast gleich lang wie L wird.

Unterarten: *L. (C.) comptum evolutum* CONTINI: evolutere Form, Nw 23–26%. Contini (1969 p. 19) lokalisiert sie zusammen mit *comptum bifidatum* und den ersten Formen von *Ancolioceras*, d.h. etwas höher als *comptum s.str.* (Fig. 4, 4, Tf. 1,4).

L. (C.) comptum bifidatum BUCKMAN: Gehäuseform wie *comptum s.str*, aber mit streifwelliger Skulptur. Dazu synonym auch die Form *undulatum* BUCKMAN (Tf. 1, 3)

Weniger morphologische Eigenständigkeit haben die folgenden Arten/Unterarten, die unter der Nominat-Unterart *comptum s.str.* zusammengefasst werden:

Leioceras thompsoni BUCKMAN, *Leioceras plicatellum* BUCKMAN, *Leioceras comptum rieberi* GECZY.

Leioceras götzendorfensis (DORN) ist eher hier anzuschliessen als an *L. opalinum*, wie bei Etter (1990).

Beziehungen:

Eine Verbindung zu *Geyeria evertens* BUCKM., von der Skulptur her wohl ähnlich, liegt nicht vor; der WQ ist anders, insbesondere der Ventralbereich ist bei *Geyeria* deutlich gerundet. *Geyeria* gilt ja als -fragliche- Untergattung von *Cylicoceras*.

Vorkommen:

Comptum-Subzone des unteren Aalenian, aus dem ganzen Gebiet des untersuchten Schweizer Jura. Schlegelmilch (1985) führt bereits eine Comptum-Subzone an, ebenso Contini(1969). – In unsern Faunen 3 und 4.

Im Gegensatz zum beschränkten Verbreitungsgebiet der Staufenien (vor allem der jüngeren s.u.) sind *Leioceras comptum*-Funde nicht nur im mitteleuropäischen Epikontinentalbereich belegt, sondern auch von NE-Spanien, von Ungarn und sogar Sizilien; ein kürzlicher Augenschein im Geologischen Institut von Palermo (bisher unbearbeitetes Fossilmaterial vom Monte San Giuliano bei Erice, W-Sizilien) zeigte *Leioceras comptum*-Formen in einer mit Phylloceraten und Lytoceraten vermischten Fauna, zu der auch zwei Fragmente von *Tmetoceras scissum* (BEN.) gehörten. Schon Renz (1925) hatte auf diese Unterdogger-Fauna vom Monte San Giuliano aufmerksam gemacht, ohne indessen die *comptum*-Form zu erwähnen.

Ein weiterer häufiger Vertreter dieses Subgenus ist *Leioceras (Cypholioceras) lineatum* BUCKM., dessen WQ und Ansicht auch abgebildet wird. (Fig. 4, 10, Tf. 1, 1)

Gattung: *Ancolioceras* BUCKMAN 1899 – TSp.: *Ancolioceras substriatum* BUCKM. 1899

Ancolioceras opalinoides (MAYER) (Fig. 4, 8 + 17, Tf. 2, 1–3)
1963 *Staufenia (Costileioc.) opalinoides* (MAYER) – RIEBER p. 41, T.2, 11 + 14
Dort ausführliche Synonymie und gute Art-Diskussion
1967 *Leioceras opalinoides* (MAYER) – SPIEGLER p. 17, Tf. 1, 1a–c
1967 *Costileioceras opalinoides* (MAYER) – GECZY p. 176, Tf. 39,1 und Tf. 41,1
1969 *Ancolioceras opalinoides* (MAYER) – CONTINI p. 27, Tf. 10, 3–5
1985 *Ancolioceras opalinoides* (MAYER) – URETA p. 232, Tf. 6, 4–6
1994 *Ancolioceras opalinoides* (MAYER) – RULLEAU Tf. 20, 1–2 und 4–7, Tf. 21, 9–10

Diese Form hat bis heute für Verwirrung gesorgt, ob als *Leioceras, Costileioceras, Ancolioceras* oder gar *Staufenia* bezeichnet.

Material: 137 Ex., bis mittelgross. Unser grösstes Ex. zeigt bei ca 100 mm Dm noch eine teilweise erhaltene WK. Nw 16–21 %, Wd 17–22%; bei grösseren Ex. ist Nw grösser als Wd, bei kleineren umgekehrt, was auf die bekannte WQ-Entwicklung von breitoval (jung) über rund zu (abgeplattet) hochoval (erwachsen) hinweist. WQ hochoval zugefirstet, ohne Kielabsatz, Flanken fast parallel. Dickste Stelle im unteren

Flankendrittel, nicht direkt vor der Nabelkante, wie bei Staufenia. Die Skulptur ist unterschiedlich stark ausgeprägt, die Berippung erlischt oft auf den äusseren Umgängen, wobei die WK glatt wird. Die Rippen sind leicht geschwungen, provers bis kurz vor dem Kiel auslaufend. Keine abgeknickte Berippung wie bei *Ludwigia murchisonae*. Die Rippen spalten um Flankenmitte meist in zwei Sekundärrippen auf, zuerst erlöschen sie auf der Flanken-Innenfläche, dann auch aussen. Lobenlinie mit etwas kürzeren Elementen als bei Cypholioceras und Cylicoceras, mässig stark zerschlitzt, dabei wird der E-Lobus oft deutlich kürzer als der L-Lobus.

Unterarten: *A. opalinoides sublaeve* (HORN) – WQ wie beschrieben, aber Skulptur stark zurücktretend, fast glatt nicht erst auf der WK.

A. opalinoides costatum (HORN) – WQ wie oben, deutlich und regelmässig berippt, auch auf der WK.

Beziehungen:

Die *opalinoides*-Form ist von Schindewolf (1964, p. 329) als fragliche Zwischenform zwischen *Leioceras* und *Staufenia* bezeichnet worden. Hier soll nicht entschieden werden, ob *opalinoides* die Stammform der Staufenien darstellt, oder ob – wahrscheinlicher – *Staufenia* und *Ancolioceras* auf eine gemeinsame Stammform der Cylicoceraten zurückgehen. Weder Schindewolf noch Rieber erwähnen die Gattung *Ancolioceras*, geben also keine Abgrenzung zu «*Costileioceras*».

Die Form *opalinoides costatum*, als Subspecies von Horn (1909) zur Quenstedt-Art *acutum* eingeführt, ist wohl nicht dasselbe wie *Lioceras costatum* BUCKMAN (1888, T.7,7), das eher in Richtung *Brasilia* weist und nach Buckman auch aus höheren Schichten stammt.

Die verschiedenen Subspecies von Geczy (1967) sind meiner Ansicht nach wie folgt zuzuordnen:

Costil. opalinoides horni: zu *opalinoides sublaeve,*
Costil. opalinoides donovani: zu *Ancolioceras substriatum* (s.u.)
Costil. opalinoides krymholzi: zur Gattung *Cylicoceras* gehörig (Rippen)

Contini's Einstufung als Unterart *opalinoides subacutum* (1969, p. 28) erscheint mir fragwürdig: *subacutum* BUCKM. ist deutlich grober berippt und tritt zeitlich später auf; ich möchte deshalb *subacutum* als eigene Art belassen (Fig. 4, 2 + 18; Tf. 2, 4).

Contini (1969, p.29) scheidet ferner eine m-Form von *Ancolioceras opalinoides* aus. Der Erhaltungszustand unserer Kleinformen ist leider nicht so gut, dass entsprechende Zuweisungen zu machen wären.

Vorkommen:

In der Sinon-Subzone im gesamten untersuchten Schweizer Jura. Dies entspricht den *Ancolioceras*-Schichten Süd-Englands, wo diese Form – im Gegensatz zu den Staufenien! – häufig auftritt.Dies hat u.a. auch Contini dazu bewogen, gegen die «*Staufenia*» *opalinoides*, wie sie Rieber (1963) nannte, die Gattung *Ancolioceras* wieder aufzunehmen. In unseren Faunen 5 und 6.

Ancolioceras substriatum BUCKMAN (Fig. 4, 1 + 15; Tf. 2, 5)

1899 *Ancolioceras substriatum* BUCKMAN – Suppl. p. 48, Tf. 6, 14–16
1967 *Costileioceras opalinoides donovani* n.ssp – GECZY p.178, Tf. 40, 4, Tf. 65, 10
1996 *Leioceras (Ancolioc.) substriatum* BUCKM. – CHANDLER, p. 93, Tf. 1, 8a–b

Material: 41 Ex., mittelgross; das grösste Ex. ist bei 80 mm Dm noch gekammert.

Nw ungefähr = Wd mit 18–23%. Masse und WQ ähnlich opalinoides, aber durch die Skulptur deutlich unterschieden: flachgeschwungene, dünne Streifrippen schwach provers bis fast gerade auslaufend vor dem Kiel. Streifrippen zuerst auf der Flanken-Innenseite zurückgebildet. Nabel wenig tief mit kurzem, steilschrägem Band. Lobenlinie wie bei *Opalinoides*, L-Lobus länger als E-Lobus.

Beziehungen:

Im Gegensatz zu Contini und Ureta lege ich diese Art nicht mit *opalinoides* zusammen, auch wenn die Masse und der WQ ähnlich sind. Aus grösseren Beständen konnten die *substriatum*-Formen eindeutig ausgeschieden werden. Buckman selbst hat in den Yorkshire Type Ammonites (1928, T. 786) die Art *Ancolioceras capillare* BUCKM. als Synonym zu *substriatum* nachgereicht; indessen unterscheidet sich *capillare* durch sein früheres Auftreten (unsere Faunen 4 und 5) und einen breiteren WQ mit gerundeten Schultern. Ich folge deshalb Chandler (1996) und ordne die Art *capillare* dem Subgenus *Cypholioceras* zu.

Vorkommen:

Im ganzen untersuchten Schweizer Jura in der Sinon-Subzone. In unseren Faunen 5 und 6. Die Gattung *Ancolioceras* läuft dann mit ihren letzten Formen, von Buckman unter dem Gattungsnamen *Manselia* vereinigt, bis in die Bradfordiensis-Zone hinein. Arkell (1957) seinerseits stellt diese Gattung *Manselia* als Synonym zu *Brasilia*, was für uns hinfällig wird.

Gattung *Cylicoceras* BUCKMAN 1899 – TSp.: *Cylicoceras undatum* BUCKMAN 1899

Diese Gattung taucht früher als *Ancolioceras* auf (bereits in der Comptum-Subzone, wahrscheinlich noch vorher). Chandler (1996) sieht darin die Wurzel für die Entwicklung von *Ancolioceras, Staufenia* und *Ludwigia*. In der Praxis ist die Abgrenzung zu *Ancolioceras* (bes. *Ancolioc. opalinoides costatum*) heikel, kann indessen aufgrund der Lobenlinie mit einer gewissen Sicherheit gemacht werden. Als Untergattung stellen wir *Canavarella* BUCKM. als m-Form dazu. Das von Contini (1969) neu aufgestellte Subgenus *Costiceras* wird dadurch hinfällig. Ob *Geyeria* BUCKMAN als Subgenus (M) auch hier an-

zuschliessen ist, wie es Chandler (1996) in seiner Liste vorschlägt, möchte ich offen lassen. Sowohl von WQ als auch Skulptur her sind deutliche Unterschiede zu *Cylicoceras* festzuhalten.

Cylicoceras (Cylicoceras) uncinatum BUCKMAN (Fig. 4, 3 + 14, Tf. 2, 6)

1899 *Lioceras uncinatum* BUCKM. – Suppl. p. 36, Tf. 5, 7–11
?1899 *Lioceras uncum* BUCKMAN – Suppl. p. 37, Tf. 6, 8–10
1909 *Lioceras uncinatum* BUCKMAN – HORN p. 276, Tf. 11
1967 *Costileioceras uncinatum* (BUCKM.) – SPIEGLER p. 31, Abb. 16–17
1969 *Leioceras (Cylicoc.) uncinatum* BUCKM. – CONTINI p. 21, Tf. 9, 4
1985 *Leioceras uncinatum* BUCKMAN – URETA p. 219, Tf. 4, 7–9
1994 *Leioceras (Cylicoc.) uncinatum* BUCKM. – RULLEAU Tf. 21, 5–6

Material: 85 Ex., das grösste zeigt bei 100 mm Dm erst den Beginn der WK. Nw 21–25%

Wd 19–23%, also etwas evoluter und mit dickeren Umgängen als bei *opalinoides*.

Hochovaler WQ mit abgeflachten Flanken und gerundeten Schultern; Nabel mässig tief mit deutlicher Kante; steilschräges Nabelband. Skulptur mit scharfen, kräftigen Rippen, im unteren Flankendrittel ohne Knoten in 2–3 Sekundärrippen aufspaltend, auf der WK erst verflachend. Lobenlinie mit relativ langen, zerschlitzten Elementen, L-Lobus kaum kürzer als E-Lobus. Anlage eines breiten L-Sattels (zwischen E- und L-Lobus), der später typisch wird für die Ludwigien.

Beziehungen:

Die von Buckman abgetrennte *uncum*-Form, mit etwas weniger starker Berippung, wird hier als wahrscheinlich synonym dazugefügt. Kleinformen (spp. iuv.) sind schwer abzugrenzen von Ex. der Untergattung *Canavarella* (m). Die von Rieber (1963, p.40) aufgestellte Synonymie mit *Staufenia sinon* (BAYLE) soll aufgrund des andern WQ und fehlender Knoten bei *uncinatum* nicht nachvollzogen werden. Ebenso soll die evolutere Form *Cylicoceras (Cylic.) crassicostatum* (RIEBER) nicht – wie es Spiegler (1967, p. 33) vorschlägt – hier als Synonym angeschlossen werden.

Vorkommen:

Im ganzen untersuchten Schweizer Jura, Comptum-Subzone des unteren Aalenian, bis in die Sinon-Subzone reichend. In unseren Faunen 4 und 5.

Die jüngere Form *Geyerina* (= *Geyeria*) BUCKMAN 1899 ist im östlichen und mittleren Schweizer Jura auch vorhanden. Charakteristisch ist der unterschiedliche WQ: Parallele Flanken, gerundete Schultern, Kiel auf WK verschwindend, insgesamt gegen hochrechteckig tendierend. (Fig. 4, 11; Tf. 1, 5) Indessen liegen dabei auch ein paar Ex. vor, die noch Ohr-Ansätze zeigen. Ihr WQ ist deutlich verschieden von der m-Untergattung *Canavarella*, zu der diese Formen nicht einzureihen sind. Sie haben eine vereinfachte Lobenlinie und sind unregelmässig skulpiert, – Eigenschaften, die wir von der jüngeren m-Untergattung *Pseudographoceras* kennen, besonders von *Ludwigia (Pseudographoceras) helvetica* (HORN). Zahlreiche Museums-Ex. tragen – aus dem unteren Aalenian stammend – die Beschriftung *«helveticum»:* Es dürfte sich hier um eine Konvergenz handeln zur echten *helvetica*-Form Horn's, die aus der Bradfordiensis-Zone stammt.

3 Formen sollen die Mikroconche von *Cylicoceras* belegen; sie sind seltener zu finden, kaum je mit vollständig erhaltenen Apophysen:

Cylicoceras (Canavarella) cf. belophorum (BUCKM.) – Fig. 4, 5 ; Tf. 2, 8
Cylicoceras (Canavarella) gracile (BUCKM.) – Fig. 4, 6; Tf. 2, 9
Cylicoceras (Canavarella) paucicostatum (RIEBER) – Fig. 4, 7; Tf. 2, 7

Gattung: *Staufenia* POMPECKJ 1906 – TSp.: *Ammonites staufensis* OPPEL 1856

Eine subgenerische Aufspaltung entfällt, nachdem *Costileioceras* MAUBEUGE sich als überflüssig erwiesen hat.

Staufenia discoidea (QUENSTEDT) (Fig. 4, 12–13; Tf. 1, 6 + 8)

1963 *Staufenia (Stauf.) discoidea* (QU.) – RIEBER p. 44, Tf. 3, 1 + 4–5 dort ausführliche Synonymie und gute Art-Diskussion.

Material: 136 Ex., mittelgross bis gross; so zeigt ein Ex. mit Dm 180 mm erst den Beginn der WK.

Zur Artbeschreibung bleibt kaum Neues nachzutragen. Bei kleineren/juvenilen Ex. kann die Abgrenzung gegenüber den *Cylicoceras*-Stammformen noch schwierig werden, da der typische, gegen dreieckig tendierende WQ erst bei grösseren Ex. völlig eindeutig wird. Innere Umgänge sind z.T. deutlich berippt – geschwungene Rippen, gegen den Kiel zu provers –, ab 80–100 mm Dm sind die Rippen meist verschwunden, die Flanken bleiben glatt. Nw immer unter 20%; bei kleineren Ex. ist meist Wd grösser als Nw, erst ab Dm 80–100 mm werden die Formen schlanker, d.h. Nw wird grösser als Wd. Nabelkante steilschräg bis fast senkrecht, nicht aber überhängend wie bei *Staufenia staufensis*.

Beziehungen:

Maubeuge (1955) erwähnt keine Staufenien, auch bei Geczy (1967) und Gérard & Bichelonne (1940) fehlen sie aus Ungarn resp. Lothringen. Contini (1969) erwähnt seltene Ex. aus dem französischen Jura, er stellt zudem die Art *sehndensis* HOFFMANN als Unterart zu *discoidea*, was wir hier nicht nachvollziehen. Rulleau (1992) erwähnt die Gattung *Staufenia* als sehr selten aus der Gegend um Lyon. Ureta (1985) erwähnt nur wenige Ex. von *Staufenia sinon* und *Staufenia sehndensis;* die jüngeren Arten discoidea und *staufensis* scheinen in NE-Spanien zu fehlen. Analog liegen auch aus England nur sehr seltene Funde von *Staufenia sinon* vor (Chandler 1996).

Die ersten *Staufenia sinon*-Formen zeigen noch mehr Ähnlichkeit mit den Vorfahren der Cylicoceraten als mit der TSp. der Gattung, *Staufenia staufensis* (OPPEL).

Auch bei den Staufenien gibt es kleinere m-Formen, wie Contini (1969) sie beschreibt. Von unserem Material können 3

Kleinformen mit angedeuteten Ohransätzen zur neuen Art *Staufenia hoffmanni* CONTINI gestellt werden. Eine subgenerische Abspaltung der m-Formen hat sich bis jetzt nicht aufgedrängt. (Tf. 1, 7)

Vorkommen:

Discoidea-Subzone der Murchisonae-Zone. Kein ganz reiner Schnitt gegen unten, indem die ältere *Staufenia sinon* (BAYLE) ab und zu noch zusammen mit der Art *discoidea* gefunden wurde. Die oben skizzierte Verbreitung dieser Art verdeutlicht die regionale Bedeutung als Zonen-/Subzonenmarken für Mitteleuropa. Weiter südlich (gegen die Tethys) und weiter nördlich (gegen den borealen Bereich) verschwindet diese Gattung *Staufenia*. In unseren Faunen 6 und 7.

Dank

Der Leitung des Naturhistorischen Museums Basel schulde ich meinen herzlichen Dank nicht nur für den zur Verfügung stehenden Arbeitsplatz, sondern auch für mannigfache Hilfe bei der Arbeit und der Drucklegung. Insbesondere danke ich R. Panchaud für die professionelle Reinzeichnung der Fig. 2. Die schönen Fotos verdanke ich dem Museums-Fotografen Severino Dahint. Prof. Dr. J. Callomon, London, bin ich dankbar für seine konstruktive fachliche Beratung.

LITERATURVERZEICHNIS:

ARKELL, W.J. 1957: Mesozoic Ammonoidea. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L Mollusca 4, S. 80–490, Lawrence.

BLAESI, H.R. 1987: Lithostratigraphie und Korrelation der Doggersedimente in den Bohrungen Weiach, Riniken und Schafisheim. Ecl. Geol. Helv. 89, S. 415–430, Basel.

BUCKMAN, S.S. 1889–1907: A monograph of the Ammonites of the Inferior Oolite Series Paleont. Suc. S. 1–456 & I–CCLXII, Taf. 1–103 & Suppl.Taf. I–XXIV. London.

– 1909–30: Yorkshire Type ammonites, T. 1–7, Text & 790 Taf. London.

BURKHALTER, R.M. 1996: Die Passwang-Alloformation (Unteres Aalénien bis unteres Bajocien) im zentralen und nördlichen Schweizer Jura. Ecl. Geol. Helv. 89, S. 875–934, Basel.

CALLOMON, J.H. & R.B. CHANDLER 1990: Ammonite horizons of the Aalenian-Lower Bajocian in Southern England. Mem.descritt. Carta Geol. d'Italia, v. XL, S. 85–112, 4 T. Rom.

CHANDLER, R.B. 1996: The Graphoceratoid Ammonite Succession in the Aalenian and lowest Bajocian (Middle Jurassic) at Horn Park, Dorset (UK). Proceed. of Dorset Nat. Hist. and Archeol. Soc. 118, S. 85–106, 10 Taf.

CHRIST, H.A. 1995: Ammoniten der Gattung Graphoceras aus den concavum-Schichten (Aalénien) des Schweizer Jura. Mittlg.Natf.Ges. b.Basel 1, S. 43–70, 6 Taf., Liestal.

– 2000 : Ammoniten der Gattung *Ludwigia* aus den Murchisonae-Schichten (Aalénien) des Schweizer Jura. Mittlg. Natf. Ges. b. Basel 5. Eingereicht, noch nicht gedruckt.

CONTINI, D. 1969: Les Graphoceratidae du Jura Franc-Comtois. Ann. scient. de l'Université de Besançon, 3e sér. Géol. 7, S. 1–95, T. I–XXIV, Besançon.

CONTINI, D. et al. 1991: Aalénien – in 3rd Internat. Symposium on Jurassic Stratigraphy. S. 128 Poitiers.

– 1997: Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerran. Groupe franç. d'étude du Jurassique, Mém. 17. Elf Aquitaine, XIV + 422 S., 42 Taf. Pau.

ETTER, W. 1990: Paläontologische Untersuchungen im unteren Opalinuston der NW-Schweiz. Diss.Univ.Zürich, 151 S, 28 Taf., Zürich.

GECZY, B. 1967: Ammonoides jurassiques de Csernye, Mtgne. Bakony,Hongrie, part II. Geol. Hungarica, ser. palaeont., fasc. 35, S. 1–413, 65 Taf., Budapest.

GERARD, CH. & J. BICHELONNE, 1940: Les ammonites aaléniennes du minerai de fer de Lorraine. Mém. Soc. Géol. Fr., N.S. 19, No. 42, S. 1–60, Taf. 1–33, Paris.

GSELL, F.J. 1968: Geologie des Falten-und Tafeljura zwischen Aare und Wittnau und Betrachtungen zur Tektonik des Ostjura zwischen dem Untern Hauenstein im W und der Aare im E. Diss. Univ. Zürich, 138 S., Zürich.

GYGI, R.& H. RIEBER 1987: Der Jura in der Nordschweiz. Vervielfält. Exkursionsführer Jahrestagg. 1987 der Stratigr. Subkommiss. f. Jura-Stratigraphie, Basel.

HAUBER, L. 1960: Geologie des Tafel- u. Faltenjura zwischen Reigoldswil u. Eptingen. Beitr. Geol. Karte d. Schweiz N.F. 112, S. 1–71, 4 Taf., Bern.

HORN, E. 1909: Die Harpoceraten der Murchisonae-Schichten des Donau-Rhein-Zuges Mittlg. Bad. Geol. Landesanst. 4, H.1, S. 251–323, Taf. 9–16, Heidelberg.

LIEB, F. 1951: Die Ammonitenhorizonte der Murchisonae-Schichten des nordschweizerischen Juragebirges. Ecl. Geol. Helv. 44, S. 450–458, Basel.

– 1953: Neue Beiträge zur Erforschung der Ammonitenhorizonte der Murchisonae Schichten des schweiz. Juragebirges. Ecl. Geol. Helv. 46, S. 286–294, Basel.

– 1955: Die Ammonitenhorizonte der Murchisonae-Schichten im Tafeljura des oberen Baselbiets und des Aargaus W der Aare. Ecl. Geol. Helv. 48, S. 491–501, Basel.

– 1957: Die Ammonitenhorizonte des Aalénien und unteren Bajocien im Tafeljura des oberen Baselbiets u.des Aargaus. Ecl. Geol. Helv. 50, S. 568–581, Basel.

MAUBEUGE, P.L. 1950: Nouvelles recherches stratigraphiques et paléontol. sur l'Aalénien Luxembourgeois. Arch. Inst. Grand-Ducal de Lux., Sect. des Sci. nat., phys. et math. t. XIX, N.S., S. 365–397, 16 Taf., Luxembourg.

– 1955: Les ammonites aaléniennes, bajociennes et bathoniennes du Jura suisse septentrional. Schweiz. Paläont. Abh. 71, S. 1–48, 11 Taf., Basel.

OHMERT, W. u.a. 1996: Die Grenzziehung Unter-/Mitteljura (Toarcium/Aalenium). Info Geol.Landesamt Baden-Württbg. 8, S. 1–52, 4 Taf, 34 Abb., Freiburg i.B.

QUENSTEDT, F.A. 1886–87: Die Ammoniten des Schwäbischen Jura, 2, S. 441–816, Atlas Taf. 55–90, Stuttgart.

RENZ, C. 1925: Beiträge zur Cephalopodenfauna des älteren Doggers am Monte San Giuliano (Erice) bei Trapani in Westsizilien. Abh. Schweiz. Paläont. Ges. 45, S. 1–33, 2 Taf., Genf.

RIEBER, H. 1963: Ammoniten und Stratigraphie des Braunjura beta der Schwäbischen Alb. Palaeontographica A 122, S. 1–89, T. 1–8, Stuttgart.

RULLEAU, L. 1994: Les Graphoceratidae du Toarcien supérieur et de l'Aalénien de la région Lyonnaise. Centre des sci. de la terre, Univ. Cl. Bernard, S. 1–11, 27 Taf., Lyon.

SCHINDEWOLF, O.H. 1964: Studien z. Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 3, Abh.Akad.Wissensch. u.Lit., math.-natw. Klasse Jg. 1963, S. 259–432, Textfigg. Mainz.

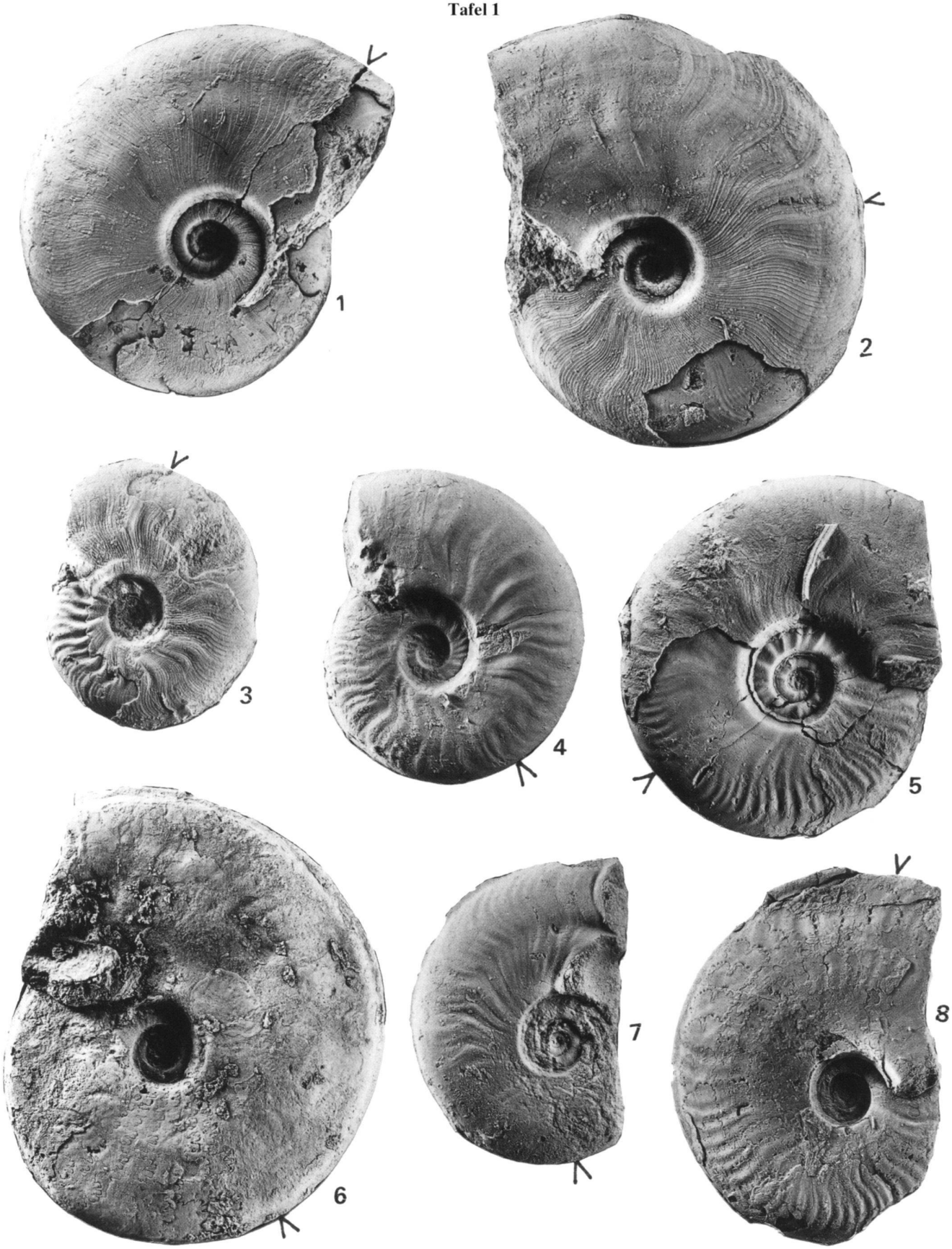
SCHLEGELMILCH, R. 1985: Die Ammoniten des süddeutschen Doggers. 284 S., 59 Taf. G. Fischer Stuttgart-New York.

SPIEGLER, W. 1966: Graphoceratidae des Ober-Aaleniums (Jura, NW-Deutschland). Mittlg. Geol. Staatsinst. Hamburg, H. 35, S. 5–113, Taf. 1-9 Hamburg.

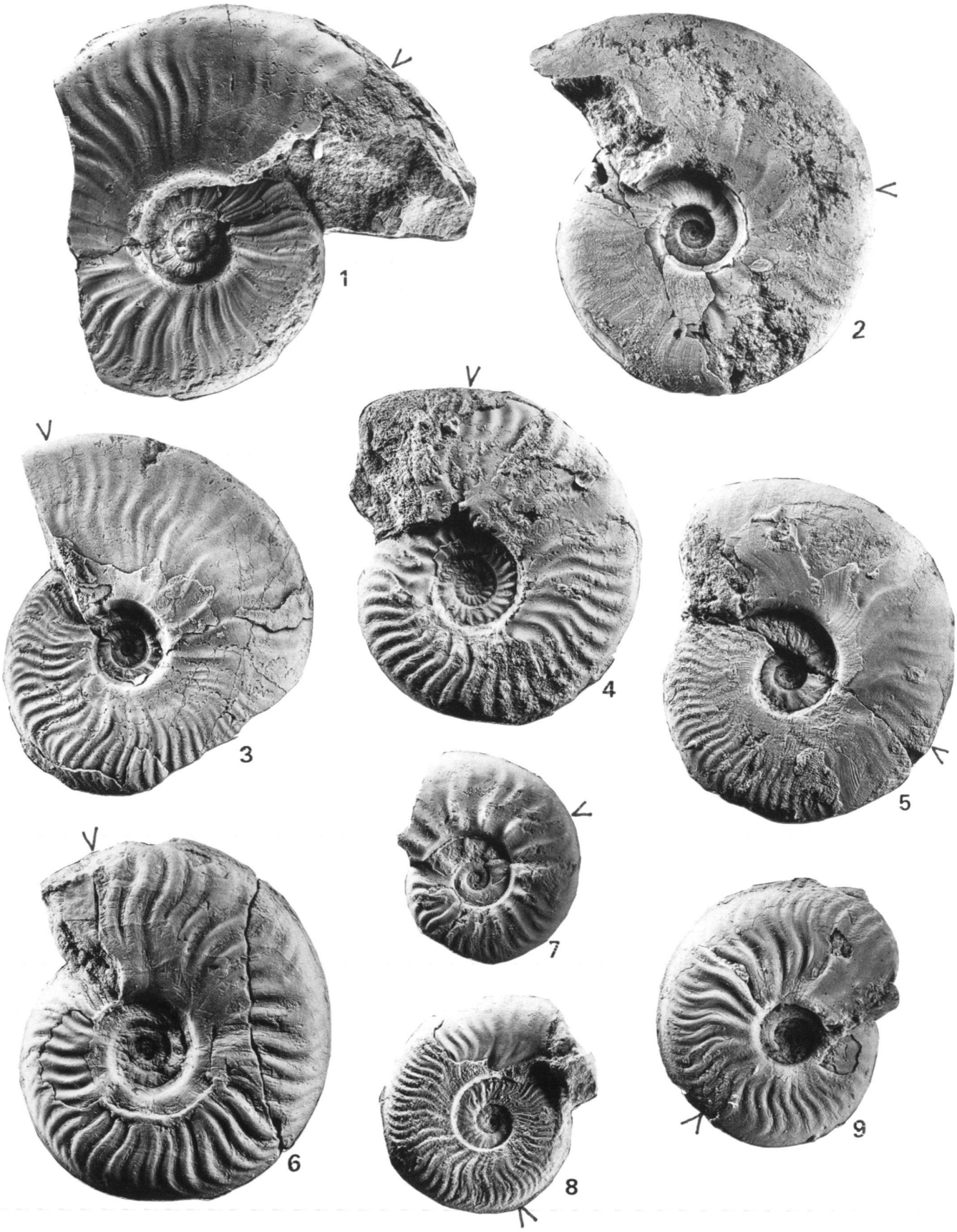
URETA GIL, S. 1985: Bioestratigrafia y Paleontologia (Ammonitina) del Aaleniense en el sector noroccidental de la Cordillera Iberica. Diss. VIII+452 S., Taf. 1–34, Madrid.

Manuskript eingegangen 26. April 1999
Revision angenommen 15. Oktober 1999

Tafel 1



Tafel 2



Tafel 1:

Fig. 1: *Leioceras (Cypholioceras) lineatum* BUCKM. J 32610 Frickberg Nord × 0,67
Fig. 2: *Leioceras (Cypholioceras) comptum sublaeve* (HORN) J 32624 Zeindlenmatt
Fig. 3: *Leioceras (Cypholioceras) comptum bifidatum* BUCKM. J 32623 Zeindlenmatt
Fig. 4: *Leioceras (Cypholioceras) comptum evolutum* CONT. J 14610 Lobisei
Fig. 5: *?Cylicoceras (Geyeria) fasciata* (BUCKM.) J 32612 Gugger (Niederdorf)
Fig. 6: *Staufenia discoidea* (QUENST.) J 28566 Hesselberg x 0,67
Fig. 7: *Staufenia hoffmanni* CONTINI (m) Ohransatz! J 32630 Gelterkinder Flue N × 1,5
Fig. 8: *Staufenia discoidea* (QUENST.) berippt J 32629 Gelterkinder Flue Süd

Wo nichts angegeben, ist die Form in natürlicher Grösse abgebildet.
Mit V ist jeweils der Beginn der WK gekennzeichnet.

Tafel 2:

Fig. 1: *Ancolioceras opalinoides opalinoides* (MAYER) J 32619 Gugger (Niederdorf)
Fig. 2: *Ancolioceras opalinoides sublaeve* (HORN) J 32620 Fluhgraben (Reigoldsw.)
Fig. 3: *Ancolioceras opalinoides costatum* (HORN) J 32622 Gugger (Niederdorf)
Fig. 4: *Ancolioceras subacutum* (BUCKM.) J 32611 Metzenholden (Zunzgen)
Fig. 5: *Ancolioceras substriatum* BUCKM. J 32626 Gelterkinder Flue Nord
Fig. 6: *Cylicoceras (Cylicoceras) uncinatum* (BUCKM.) J 32617 Frickberg Nord
Fig. 7: *Cylicoceras (Canavarella) paucicostatum* (RIEBER) J 32614 Mieseren × 1,5
Fig. 8: *Cylicoceras (Canavarella) cf. belophorum* (BUCKM.) Ohransatz J 32615 Gugger
Fig. 9: *Cylicoceras (Canavarella) gracile* (BUCKM.) J 32613 Frickberg Nord × 1,5

Wo nichts angegeben, ist die Form in natürlicher Grösse abgebildet.
Mit V ist jeweils der Beginn der WK gekennzeichnet.

0012-9402/99/030467-7 $1.50 + 0.20/0
Birkhäuser Verlag, Basel, 1999

Eclogae geol. Helv. 92 (1999) 467–473

Schuppenreste von Quastenflossern (Osteichthyes, Sarcopterygii, Actinistia) aus dem Oberen Jura von Südwest-Madagaskar

TONI BÜRGIN[1] & OTTO APPERT[2]

Key words: Coelacanth scales, Upper Jurassic, Madagascar

ZUSAMMENFASSUNG

Aus Süsswasser-Ablagerungen des Oberen Jura von Südwest-Madagaskar werden isolierte Schuppen eines kleinen Coelacanthiden beschrieben. Die Ornamentierung gleicht stark derjenigen von *Undina penicillata* MÜNSTER 1834 aus dem Oberen Jura Deutschlands. Für eine vorläufige Zuordnung dieser Coelacanthiden-Schuppen zur Gattung *Undina* MÜNSTER 1834 spricht zudem die weite Verbreitung dieses Taxons im Oberen Jura.

ABSTRACT

From nonmarine deposits of the Upper Jurassic of SW Madagascar some isolated scales of a small coelacanth are described. The ornamentation of these scales is similar to that of *Undina penicillata* MÜNSTER 1834 from the Upper Jurassic of Germany. The provisional assignment of the coelacanth scales described below to the genus *Undina* MÜNSTER 1834 is furthermore supported by the wide distribution of this taxon during the Upper Jurassic.

RESUME

Des dépôts d'eau douce du Jurassique supérieur du S.W. de Madagascar des écailles d'un petit coelacanthe sont décrites. L'ornamentation de ces écailles est proche de celle *d'Undina penicillata* MÜNSTER 1834 du Jurassique supérieur d'Allemagne. L'attribution provisoire de ces écailles d'un coelacanthe au genre *Undina* MÜNSTER 1834 est aussi soutenue par la grande distribution de ce taxon au Jurassique supérieur.

1. Einleitung

Zur Gruppe der Hohlstachler oder Coelacanthiden zählen alle Mitglieder der Unterklasse Actinistia, deren frühester bisher gefundener Vertreter aus dem Mittleren Devon stammt (Schultze 1993, Cloutier 1996, Forey 1998a). Nach gegenwärtigem Kenntnisstand waren alle devonischen Vertreter Meeresbewohner (Cloutier & Forey 1991, Forey 1998a), was auf eine marine Herkunft der ganzen Gruppe hindeutet. Die Familie Latimeriidae, zu der auch der rezente Komoren-Quastenflosser *Latimeria chalumnae* SMITH 1939 gehört, ist seit der Oberen Trias (Norian) nachgewiesen (Forey 1998a). Allerdings fehlen Fossilbelege seit Ende der Kreidezeit. Der heute noch lebende Komoren-Quastenflosser *Latimeria chalumnae* kommt in Tiefen zwischen 200 bis 700 Metern an den Lava-Steilhängen der Komoren-Inseln Grande Comore und Anjouan vor (Fricke et al. 1987, Forey 1988, 1990, Thomson 1993). Als Lebensraum der frisch geborenen Komoren-Quastenflosser postuliert Beltan (1996a) die strukturreichen Räume am Rande der Korallenriffe ("les anfractuosités des récifs coralliens"). Diese Vorstellung steht im Gegensatz zu den Vermutungen von Hans Fricke und seinen Mitarbeitern, nach denen die Kinderstube von *Latimeria* in Tiefen grösser als 700 Metern liegen soll (Fricke et al. 1987). Anlass dazu gaben ihnen Beobachtungen von vermutlich trächtigen Weibchen, die in diese Tiefe und damit ausserhalb der Reichweite des Tauchbootes entschwanden. Ein Fang an der Südwestküste von Madagaskar (Heemstra et al., 1996) und einer auf der Indonesischen Insel Sulawesi (Erdman, Caldwell & Moosa 1998, Forey 1998b) lassen vermuten, dass im Indischen Ozean noch weitere Populationen von *Latimeria* existieren. Ob es sich beim Fund in Indonesien um eine eigene, von *Latimeria chalumnae* verschiedene Art handelt, ist Gegenstand einer aktuellen Untersuchung (Erdman, Caldwell & Moosa 1998).

Von Madagaskar wurden bisher fossil nur kleinere, triassische Formen beschrieben: *Whiteia woodwardi* MOY-THO-

[1] Dr. Toni Bürgin, Naturmuseum, Museumstrasse 32, 9000 St. Gallen
[2] Dr. Otto Appert, Höchweid, 6106 Werthenstein

MAS 1935, *Whiteia tuberculata* MOY-THOMAS 1935 und *Piveteauia madagascariensis* LEHMAN 1952. *Coelacanthus madagascariensis* WOODWARD 1924 und *C. evolutus* BELTAN 1979 werden von Forey (1998a) als jüngere Synonyme von *Whiteia woodwardi* betrachtet. Sie stammen alle aus marinen Ablagerungen der Unteren Trias (Lehman 1952, Beltan 1996b).

Bei Grabungen an Fundstellen fossiler Pflanzen im Oberen Jura von Südwest-Madagaskar (Appert 1973) wurden auch isolierte Schuppen eines kleineren Coelacanthiden sowie ein kiemendeckelähnlicher Einzelknochen und eine Estherie (Crustacea) gefunden. Bei den Schuppen handelt es sich um den ersten Nachweis von Coelacanthiden-Resten aus posttriassischen Sedimenten von Madagaskar (Besairie 1971).

Diese nachfolgend beschriebenen animalischen Reste stammen aus einem Fundgebiet am Manamana-Massiv, Südwest-Madagaskar (siehe Appert 1973, Abb. 1 & 2). Sie wurden im Bereich 1 gefunden. Hier kommen die in Tabelle 1 aufgeführten Pflanzen vor.

Die unten beschriebenen animalischen Reste wurden in einer Pelit-Schicht gefunden, die sonst nur Abdrücke von Pflanzenhäcksel und wenige kleine Kohlenstückchen enthielt. Einige Fragmente stammen von Farnblättern, doch sind sie so klein, dass eine nähere Zuordnung kaum möglich ist: *Cladophlebis* cf. *ankazoaboensis*, cf. *Culcitites madagascarensis*. Es finden sich auch wenige Fragmente von schuppenartigen Blättchen (im Abdruck) einer Konifere, wohl von *Brachyphyllum*, eine Zapfenschuppe von *Araucarites* und Abdrücke von Samen. Die Fundstelle der Flora – und damit auch der animalischen Reste – wird aufgrund paläozoologischer Befunde dem Oberen Jura zugerechnet (Appert 1973, p. 5 & 6). Eine präzisere Einstufung ist zurzeit nicht möglich.

Tab. 1. Pflanzliche Reste aus oberjurassischen Ablagerungen von Südwest-Madagaskar, Manamana-Massiv, Bereich 1 (für Details siehe Appert 1973)

Pteridophyta
- Equisetales
  - Equisetaceae
    - *Equisetites ferganensis* SEWARD
- Filicales
  - Schizaeaceae
    - *Mohriopsis plastica* APPERT
    - *Ruffordia goepperti* (DUNKER) SEWARD
  - Matoniaceae
    - *Matonidium goepperti* (ETTINGHAUSEN) SCHENK
    - *Matonia mesozoica* APPERT
  - Dicksoniaceae
    - *Culcitites madagascarensis* APPERT
    - *Coniopteris manamanensis* APPERT
    - *Eboracia lobifolia* (PHILIPS) THOMAS
    - *Haydenia thyrsopteroides* SEWARD
  - Unklassifizierte Farne
    - *Onychiopsis psilotoides* (STOKES & WEBB) WARD
    - *Cladophlebis ankazoaboensis* APPERT

Coniferophyta
- Zapfenschuppen von *Araucarites* sp.
- Zweigfragmente weniger Arten

2. Material

Das nachstehend beschriebene Fossilmaterial wurde von Otto Appert am Manamana-Massiv in Südwest-Madagaskar gefun-

Tab. 2. Summarische Darstellung bisher bekannter Quastenflosser-Schuppen aus Jura, Kreide und Känozoikum.

Taxon	Vorkommen	Ornamentierung	Quelle
Latimeria chalumnae	rezent/Komoren/m	zahlreiche feine, tropfenförmige Tuberkel	Millot & Anthony 1958
Latimeria cf. *chalumnae*	rezent/Sulawesi/m	wie *L. chalumnae*	Erdman, Caldwell & Mossa 1998
Macropoma lewesiensis	Cenoman/GB/m	zahlreiche, dichtgedrängte, tropfenförmige Tuberkel	Forey 1998a
cf. *Undina*	Malm/Madagaskar/s	zahlreiche, dichtgedrängte, tropfenförmige Tuberkel	diese Arbeit
Undina penicillata	Tithon/D/m	zahlreiche tropfenförmige Tuberkel	Lambers 1992
U. cirinensis	Tithon/D, F/m	zahlreiche sehr feine und caudale Stacheln	Lambers 1992, 1996
U. purbeckensis	Purbeck/GB/m	?	Lambers 1992
U. grandis	Tithon/F/?	?	Lambers 1992
U. willemoesi	Tithon/D/m	wenige, langgestreckte Tuberkel	Lambers 1992, 1996
Coccoderma suevicum	Tithon/D/m	5–12 parallele, langgestreckte Tuberkel	Lambers 1992
*C. bavaricum**	Tithon/D/m	?	Lambers 1992
*C. gigas**	Tithon/D/m	?	Lambers 1992
*C. substriolata**	Kimmeridge/GB/m	?	Lambers 1992
Lualabaea lerichei	Kimmeridge/Zaire/s	relativ kleine Schuppen mit starker Zentralrippe und 2–3 dünnen Längsrippen	Forey 1998a
L. henryi	Kimmeridge/Zaire/s	wie *L. lerichei*	Forey 1998a
Lybis polypterus	Tithon/D/m	zahlreiche, langgestreckte Tuberkel	Lambers 1992

* gemäss Lambers (1992) vermutlich nicht kongenerisch mit *Coccoderma*

Legende:
m = marin
s = Süsswasser
D = Deutschland
F = Frankreich
GB = Grossbritannien

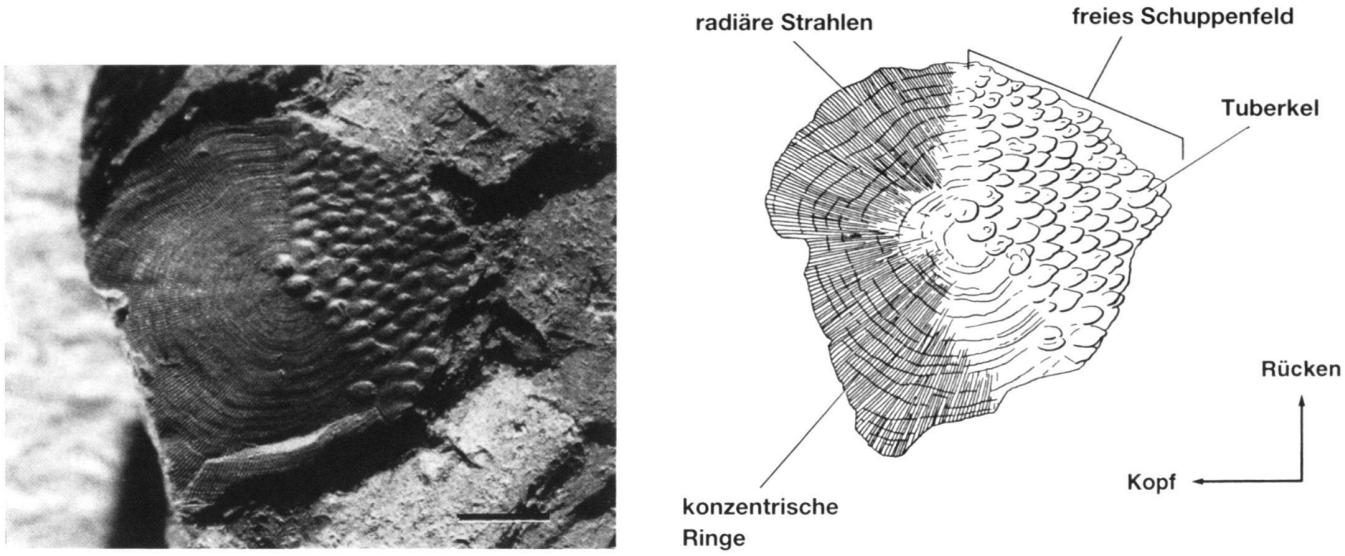


Fig. 1. Coelacanthiden-Schuppe (cf. *Undina* sp.), Exemplar-Nr. M70/2, Oberer Jura von Südwest-Madagaskar. Links: Original, Aussenseite (Alle Fotos: O. Appert). Rechts: Erläuternde Zeichnung (alle Zeichnungen: T. Bürgin). Der Massstab entspricht 1 mm.

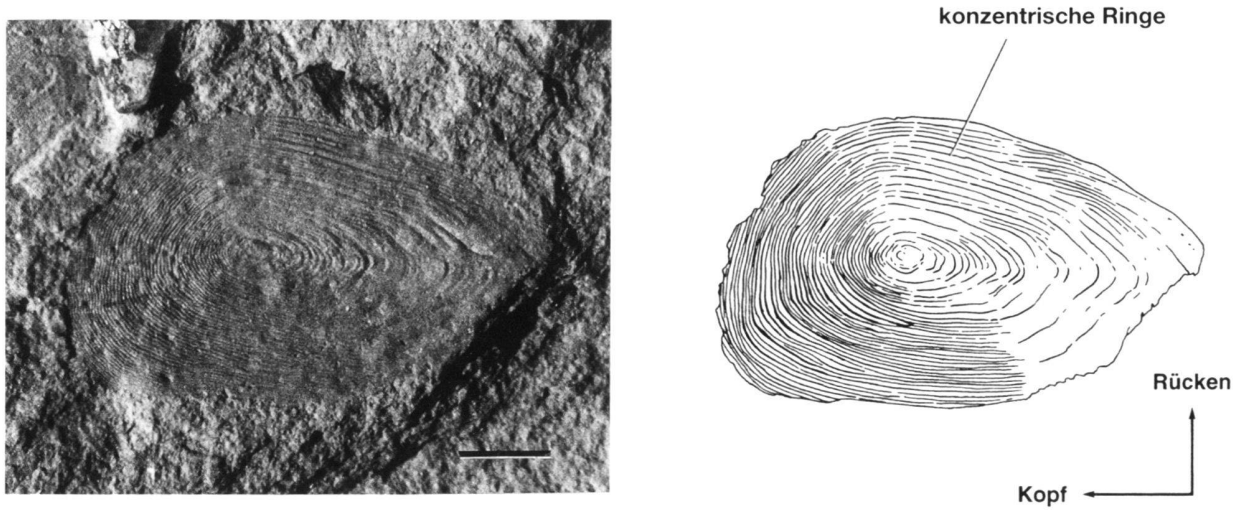


Fig. 2. Coelacanthiden-Schuppe (cf. *Undina* sp.), Exemplar-Nr. M70/4, Oberer Jura von Südwest-Madagaskar. Links: Original (Innenseite). Rechts: Erläuternde Zeichnung. Der Massstab entspricht 1 mm.

den (siehe Appert 1973) und wird am Geologischen Institut der ETH Zürich unter den Sammlungsnummern M 70/1 – 10, M 71/1 und M 72/1 aufbewahrt. Alle Funde sind als Abdrücke in feinkörnigen Ablagerungen erhalten, wobei in manchen Fällen Platte und Gegenplatte vorhanden sind.

3. Morphologische Beschreibung

Schuppen

Insgesamt wurden zehn isolierte Schuppen gefunden. Von ihnen zeigen drei die mit Tuberkeln besetzte Aussenseite (M 70/1 A & B, M 70/2, M 70/3) und sieben die glatte Innenseite (M 70/4, M 70/5, M 70/6, M 70/7 A & B, M 70/8, M 70/9, M 70/10). Die einzelnen Schuppen sind relativ klein, leicht oval, mit einer Länge zwischen 4,3 bis 6,7 mm und einer Höhe zwischen 3,3 und 5 mm. Während der Vorderrand halbkreisförmig ist, läuft der Hinterrand in eine abgerundete Spitze aus. Das freie Schuppenfeld (*sensu* Schultze 1966) auf der Aussenseite ist im Umriss rautenförmig und mit groben, tropfenförmigen Tuberkeln (Odontoden) besetzt. Diese Tuberkel sitzen dicht gedrängt und verlaufen horizontal in der Längsrichtung der Schuppe, das spitz zulaufende Ende ist caudad gerichtet (Fig. 1 & 3 links). Der am lebenden Tier wahrscheinlich über-

A B

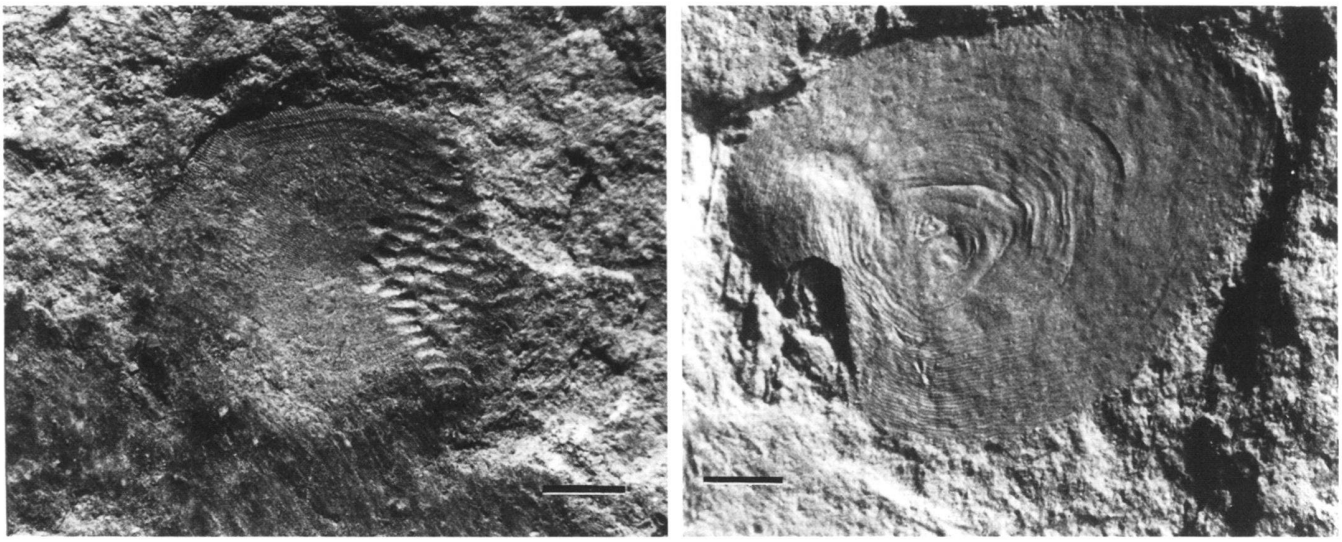


Fig. 3. Coelacanthiden-Schuppen (cf. *Undina* sp.), Oberer Jura von Südwest-Madagaskar. A: Aussenseite von Exemplar-Nr. M70/1. B: Innenseite von Exemplar-Nr. 70/5. Der Massstab entspricht 1 mm.

lappte und in einer Hauttasche sitzende Teil der Schuppen zeigt ein Muster von konzentrischen Ringen sowie feine, radiär vom Zentrum ausstrahlende Rillen. Die Ringe sind auf der flachen Innenseite zahlreicher und feiner ausgeprägt (Fig. 2 & 3 B).

Kiemendeckel-Element

Der fragliche Fossilrest ist 14,0 mm hoch und 5,5 mm breit (Fig. 4B). Er weist eine abgerundete dorsale und eine zugespitzte ventrale Seite auf. An der vermutlich zur Schnauzenspitze orientierten Seite entspringt ein kurzer Fortsatz, welcher als Artikulationsfacette gedeutet werden kann. Ob dieses Element ebenfalls zu einem Quastenflosser gehörte, ist nicht mit Sicherheit festzustellen, doch weist das Operculum bei vielen Quastenflossern eine dreieckige Form auf (Forey 1998a).

Estherie

Die zweiklappig erhaltene Estherie ist 7,5 mm lang und zeigt eine deutliche konzentrische Ornamentierung (Fig. 4A). Die nicht genauer bestimmte Estherie gehört zur Ordnung der Conchostraca (Unterklasse Branchiopoda; Klasse Crustacea). Die heutigen Vertreter leben mit Ausnahme einer Brackwasserform alle im Süsswasser.

4. Zuordnung und Vergleich

Form und Ornamentierung der hier beschriebenen Schuppen zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit derjenigen der rezenten *Latimeria chalumnae* (vgl. Millot & Anthony 1958, Millot, Anthony & Robineau 1978; Fig. 5A). Dies betrifft insbesondere die Ausbildung der tropfenförmigen Tuberkel. Hingegen ist die Grösse der hier beschriebenen Schuppen deutlich geringer als bei *Latimeria chalumnae* und die Tuberkel sind dichter angeordnet. Von *Latimeria chalumnae* ist bekannt, dass sich die Schuppen-Ornamentierung im Laufe des Wachstums verändern kann (Miller 1979). Unter den fossil bekannten Formen kommen hinsichtlich der Schuppen-Ornamentierung *Undina penicillata* aus dem Oberen Jura Deutschlands (Lambers 1992) und *Macropoma lewesiensis* MANTELL 1822 aus der Oberen Kreide Englands (Forey 1998a) dem hier beschriebenen madagassischen Material recht nahe (Fig. 5B & C). Übereinstimmend ist die dicht gedrängte Anordnung der Tuberkel. Im Unterschied zu *Latimeria* und den oben beschriebenen Schuppen sind aber die Tuberkel bei *Undina penicillata* und *Macropoma lewesiensis* stärker gestreckt. Die übrigen, aus dem Oberen Jura bekannten Arten der Gattungen *Undina* Münster 1834, *Coccoderma* QUENSTEDT 1858 und *Libys* MÜNSTER 1842 zeigen alle deutlich verschiedene Ornamentierungen auf ihren Schuppen (vgl. Saint-Seine 1949, Lambers 1992, 1996). Gegen die Zuordnung zur Gattung *Macropoma* spricht einzig, dass diese bisher nur aus der Oberen Kreide nachgewiesen wurde (Forey 1998a). Aufgrund der bisher bekannten Informationen zu isolierten oder im Verband erhaltenen Quastenflosser-Schuppen (Tab. 2) sind die vorliegenden Schuppen aus dem Oberen Jura Madagaskars deshalb vorläufig der Gattung *Undina* zuzuordnen. Dies stimmt zudem gut mit der weiten Verbreitung dieses Taxons im Oberen Jura überein (Fig. 6).

5. Diskussion

Der äussere und innere Bau der Quastenflosser-Schuppe wurde bereits mehrfach untersucht (z.B. Millot & Anthony 1958, Millot, Anthony & Robineau 1978). Obwohl die Form und Ornamentierung der Coelacanthiden-Schuppen von Ørvig (1957) vom Devon bis heute als nahezu unverändert angese-

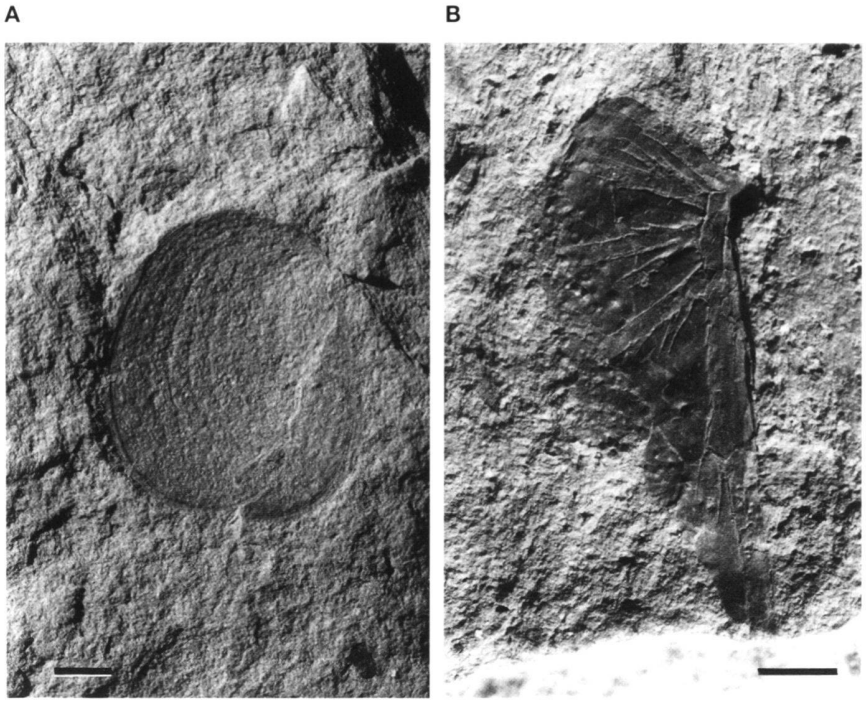


Fig. 4. A: Estherien-Schale, M 72/1, Oberer Jura von Südwest-Madagaskar. B: Kiemendeckelförmiges Element, M 71/1, Oberer Jura von Südwest-Madagaskar. Der Massstab entspricht 1 mm.

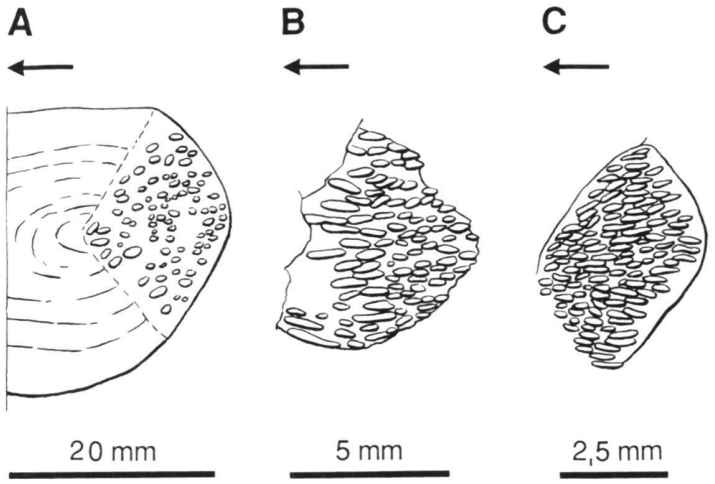


Fig. 5. A: Isolierte Flanken-Schuppe von *Latimeria chalumnae* (aus Forey 1998a, Fig. 11.9B), B: Flanken-Schuppe von *Macropoma lewesiensis* (aus Forey 1998a, Fig. 11.12A), C: Flanken-Schuppe von *Undina penicillata* (aus Lambers 1992, Fig. 4B). B und C zeigen nur das freie Schuppenfeld. Die Pfeile weisen in Kopfrichtung.

hen wird, zeigen sich doch bestimmte, taxontypische Unterschiede. Aus dem Oberen Jura sind bisher vier Coelacanthiden-Gattungen bekannt: *Coccoderma, Lualabaea* SAINT-SEINE 1955, *Undina* und *Libys* (Cloutier & Forey 1991, Forey 1998a). In der phylogenetischen Analyse werden *Libys* und *Undina* näher zu *Latimeria* gestellt (Cloutier & Forey 1991, Forey 1998a). Beide Gattungen sind mit mehreren Arten aus dem Tithon, Purbeck und Kimmeridge von Deutschland, Frankreich und England bekannt (Cloutier & Forey 1991, Forey 1998a). Die Familie Latimeriidae selber ist seit dem Unteren Jura bekannt (Schultze 1993). Die hier beschriebenen Schuppen können aufgrund der äusserlichen Ornamentierung und der bisher bekannten stratigraphischen Verbreitung der Gattung *Undina* zugeschrieben werden. In ihrer Ausprägung passen sie gut in die Entwicklungstrends der Coelacanthiden-Schuppen wie sie von Schaeffer (1952) beschrieben wurden. Die Schwierigkeit bei der Zuordnung von isolierten Schuppen zu einem bestimmten Taxon hängt mit einer gewissen Modifikation der Ornamentierung im Laufe des Wachstums (Miller 1979) und einem seit Mitte des Karbons recht langsamen, konservativen Evolutionstempo in der Schuppenornamentierung (Ørvig 1957) zusammen.

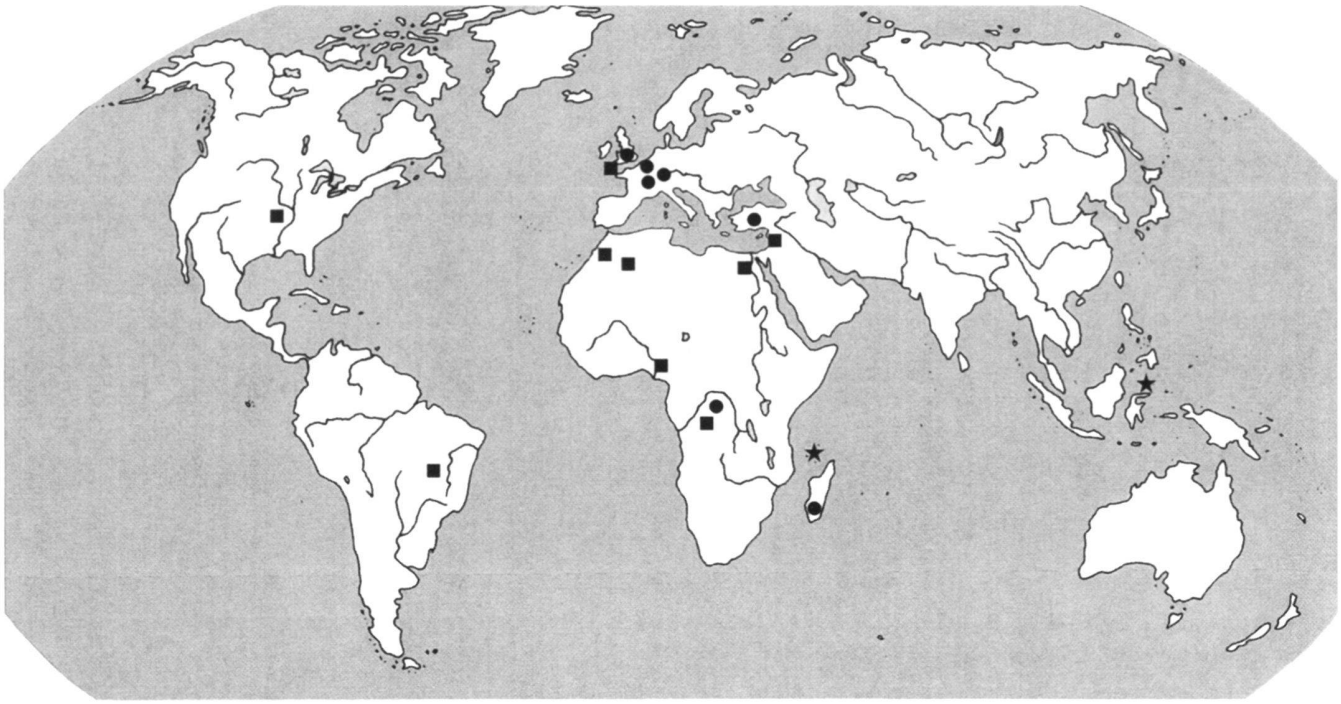


Fig. 6. Verbreitung der bisher bekannten oberjurassischen (Punkte), kreidezeitlichen (Quadrate) und heutigen (Sterne) Coelacanthiden.

Beltan (1996a) diskutierte die Möglichkeit, dass die rezente *Latimeria chalumnae* aus einer der triassischen Formen von Madagaskar entstanden sein könnte. Mit dem hier aufgezeigten Nachweis von *Undina*-ähnlichen Schuppen aus dem Oberen Jura von Madagaskar verkürzt sich diese Lücke im Fossilbeleg um nahezu 100 Millionen Jahre.

Fossile Coelacanthiden sind vor allem aus dem Erdaltertum und im Erdmittelalter bekannt (Forey 1998a, Fig. 9.9). Känozoische Belege fehlen gänzlich (Maisey 1996). Eine mögliche Erklärung hierfür könnte sein, dass nach dem Massenaussterben an der Kreide/Tertiär-Grenze die noch überlebenden Quastenflosser-Taxa in marine Tiefsee-Habitate wechselten, die für die Fossilisierung denkbar schlechte Voraussetzungen liefern (Norman 1939). Die Umgebung Madagaskars könnte am Ende der Kreidezeit und während des Tertiärs ein Rückzugsgebiet für Quastenflosser gewesen sein, von dessen Küsten aus sich die Populationen auf den Komoren und auf Sulawesi entwickelten. Interessant sind in dieser Hinsicht neuere Studien zur paläogeographischen Entwicklung Madagaskars am Ende der Kreidezeit (Krause & Hartman 1996, Gottfried & Krause 1998). Diese zeigen, dass sich Madagaskar zusammen mit dem Indischen Subkontinent im Oberen Jura von der Antarktis und Australien löste und nach Nordosten driftete. Die Trennung vom Indischen Subkontinent erfolgte erst in der Oberen Kreide, womit diese beiden Areale lange Zeit eine gemeinsame biogeographische Region bildeten (Sampson et al. 1996, Fig. 3).

Danksagung

Die Autoren danken Michael D. Gottfried, Michigan, für wertvolle Hinweise zur fossilen Fischfauna von Madagaskar und Heinz Furrer, Paläontologisches Institut und Museum der Universität Zürich, für die aufmerksame Durchsicht des Manuskriptes. Norbert Micklich, Hessisches Landesmuseum in Darmstadt, und Hans-Peter Schutze, Humboldt-Museum in Berlin, danken wir für die kritische und konstruktive Beurteilung des Manuskriptes.

LITERATUR

APPERT, O. 1973: Die Pteridophyten aus dem Oberen Jura des Manamana in Südwest-Madagaskar. – Schweiz. Paläont. Abh. 94, 1–62, Fig. 1–51, Taf. 1–90.

BELTAN, L. 1996a: Quelle est l'origine et en quel lieu se produit la parturition du coelacanth actuel: *Latimeria chalumnae* Smith, 1940 (Pisces Sarcopterygii)?. – Biogéographie de Madagascar 1996, 411–422.

– 1996b: Overview of systematic, paleobiology, and palecology of Triassic fishes of northwestern Madagaskar. In: ARRATIA, G. & VIOHL, G. (eds.): Mesozoic Fishes – Systematics and Palecology, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 497–500.

BESAIRIE, H. 1971: Géologie de Madagascar 1. Les terrains sédimentaires. Ann. Géol. Madagascar, 35, 1–463.

CASIER, E. 1965: Poissons fossils de la serie du Kwango (Congo). – Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Tervuren, Sci. Géol. 50, 1–64.

CLOUTIER, R. & FOREY P. L. 1991: Diversity of extinct and living actinistian fishes (Sarcopterygii). In: MUSICK, J. A., BRUTON, M. N. & BALON, E. K. (eds.): The biology of *Latimeria chalumnae* and evolution of coelacanths. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

CLOUTIER, R. 1996: The primitive actinistian *Miguashaia bureaui* Schultze (Sarcopterygii). In SCHULTZE, H.-P. & CLOUTIER, R. (eds.): Devonian Fishes and Plants of Miguasha, Quebec, Canada, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 227–247.

ERDMAN, M. V., CALDWELL, R. L. & MOOSA, M. K. (1998): Indonesian 'king of the sea' discovered. – Nature 395, 335.

FOREY P. L. 1981: The coelacanth *Rhabdoderma* in the Carboniferous of the British Isles. – Paleontology 24(1), 203–229.

– 1988: Golden jubilee for the coelacanth *Latimeria chalumnae*. – Nature 336, 727–732.

– 1990: The coelacanth fish: progress and prospects. – Sci. Progress Oxford 74, 53–67.

– 1998a: History of the Coelacanth Fishes. Chapman & Hall, London.

– 1998b: A home from home for coelacanths. – Nature 395, 319–320.

FRICKE, H., REINICKE, O., HOFER, H. & NACHTIGALL, W. 1987: Locomotion of the coelacanth, *Latimeria chalumnae* in its natural environment. – Nature, 329, 331–333.

FRICKE, H. & HISSMANN, K. 1992: Locomotion, fin coordination and body form of the living coelacanth *Latimeria chalumnae*. – Env. Biol. Fish. 34, 329–356.

GOTTFRIED, M. D. & KRAUSE, D. W. 1998: First record of gars (Lepisosteidae, Actinoperygii) on Madagascar: Late Cretaceous remains from the Mahajanga basin. – J. Vert. Paleontol. 18(2), 275–279.

HEEMSTRA, P., FREEMAN, A. L. J., HENSLEY, D. A. & RABESANDRATANA, H. D. 1996: First authentic capture of a coelacanth, *Latimeria chalumnae* (Pisces: Latimeriidae), of Madagascar. – S. Afr. J. Sci. 92, 150–151.

KRAUSE, D. W. & HARTMAN, J. H. 1996: Late Cretaceous vertebrates from Madagascar and their implications for biogeographic relationships with the Indian subcontinenet. – Geol. Soc. India, memoir 37, 135–154.

LAMBERS, P. H. 1992: On the Ichthyofauna of the Solnhofen Lithographic Limestone (Upper Jurassic, Germany), Doct. thesis Rijksuniversiteit Groningen, Niederlande.

– 1996: A redescription of the coelacanth *Macropoma willemoesii* VETTER from the lithographic limestone of Solnhofen (Upper Jurassic, Germany). In: ARRATIA, G. & VIOHL, G. (eds.) Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology, Dr. Friedrich Pfeil, München, 395–407.

LEHMAN, J. P. 1952: Etude complementaire des poissons de l'Eotrias de Madagascar. – K. svensk. Vetens. Akad. Handl., (4), 2, 1–201.

MAISEY, J. G. 1986: Coelacanths from the Lower Cretaceous of Brazil. – Amer. Mus. Novitates, no. 2866, 1–30.

MILLER, W. A. 1979: Observations on the structure of mineralized tissues of the coelacanth, including the scales and their associated odontodes. In: MCCOSKER, J. E. & LAGIOS, M. D. (eds.) The Biology and Physiology of the Living Coelacanth. – Occ. Pap. Cal. Acad. Sci. 134, 68–78.

MILLOT, J. & ANTHONY, J. 1958: Anatomie de *Latimeria chalumnae*. Tome 1, Squelette et muscles. CNRS Paris.

MILLOT, J., ANTHONY, J. & ROBINEAU, D. 1978: Anatomie de *Latimeria chalumnae*. Tome 3, Appareil digestif, appareil respiratoire, appareil urogénital, glands endocrines, appareil circulatoire, téguments, écailles, conclusions générales. CNRS Paris.

NORMAN, J. R. 1939: A living Coelacanth from South Africa: a fish belived to have been long extinct. – Proc. Linn. Soc. Lond. 151st Session (1938–9), part 3, 142–145.

ØRVIG, T. 1957: Remarks on the vertebrate fauna of the Lower Upper Devonian of Escuminac Bay, P. Q., Canada, with special reference to the Porolepiform Crossopterygians. – Ark. Zool. Ser 2, 10(6), 367– 426.

SAINT-SEINE, P. DE 1949: Les poissons des Calcaires lithographiques de Cerin (Ain). – Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon, fasc. II, Lyon.

SAMPSON, S. D., KRAUSE, D. W., DODSON, P. & FORSTER, C. A. 1996: The premaxilla of *Majungasaurus* (Dinosauria: Theropoda) with implications for Gondwanan paleobiogeography. – J. Vert. Pal. 16(4), 601–605.

SCHAEFFER, B. 1952: The Triassic Coelacanth fish *Diplurus*, with obeservations on the evolution of the coelacanthini. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 99 (2), 25–78.

SCHULTZE, H.-P. 1966: Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid- zu Rundschuppe). – N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 126(3), 232–314.

– 1993: Osteichthyes: Sarcopterygii. In: BENTON, M. J. (ed.) The Fossil Record 2, Chapman & Hall, London.

THOMSON, K. S. 1993: Der Quastenflosser: Ein lebendes Fossil und seine Entdeckung. Birkhäuser, Basel.

Manuskript eingegangen 24. Juni 1999
Revidierte Fassung angenommen 21. September 1999