Artbildung bei Ammoniten der Gattung *Aulacostephanus* (Oberjura)

Von BERNHARD ZIEGLER, Stuttgart

Mit 2 Abbildungen

Ein wichtiger Weg der Artbildung führt über die geographischen Rassen. Räumlich oder ökologisch isolierte Populationen unterliegen örtlich unterschiedlichen Auslese-Mechanismen. Dadurch verändert sich im Laufe der Zeit der Allelbestand, das heißt der Bestand von einander entsprechenden Erbanlagen. Die Allele treten in bestimmten Gebieten in unterschiedlicher Häufigkeit auf. Dies ermöglicht es, morphologisch unterscheidbare Varianten abzugrenzen, die man geographische Rassen oder Unterarten nennt. Schließlich entstehen auch genetische Schranken. Die freie Kreuzbarkeit der Individuen zweier solcher Rassen wird eingeschränkt oder ganz aufgehoben. Damit haben sich getrennte Arten gebildet. In der Rezent-Biologie sind diese Vorgänge gut untersucht und an vielen Beispielen belegt.

Am fossilen Material sind entscheidende Faktoren (Allelbestand, Kreuzbarkeit) nicht erkennbar. Trotzdem läßt sich zeigen, daß — wie zu erwarten ist — für Fossilien dieselben Gesetze wie für die rezenten Organismen gelten. Ein Musterbeispiel ist die Phylogenie einiger Arten der oberjurassischen Ammoniten-Gattung *Aulacostephanus*.

Die Entwicklung beginnt tief im Kimmeridgien, in der Zone des *Ataxioceras hypselocyclum* (entsprechend dem südwestdeutschen mittleren Weißjura γ). Kleinwüchsige Formen der Gattung *Rasenia* erwerben eine dichtstehende Flankenskulptur mit langen, schräg vorgeneigten Rippenstielen (Umbilikalrippen, UR) und zahlreichen, in die radiale Richtung zurückgebogenen Spaltrippen (Sekundärrippen, SR). Das Verhältnis UR zu SR kann bis zu 1:6 betragen. Die Rippen queren die Externseite ohne Unterbrechung. Diese Form, das heißt *Rasenia lepidula*, ist in Mittel- und Nordwesteuropa nachgewiesen.

An sie knüpft eine Art an, welche im unteren Teil der Zone des *Aspidoceras acanthicum* (beziehungsweise des *Aulacostephanus mutabilis*, entsprechend dem untersten Weißjura δ) erstmals auftaucht und die Gattungsmerkmale von *Aulacostephanus* — breites glattes Band oder Furche auf der Externseite — zeigt, in der Flankenskulptur jedoch noch mit *Rasenia lepidula* übereinstimmt. Sie heißt *Aulacostephanus eulepidus* und kommt ebenfalls in Mittel- und Nordwesteuropa vor.

Über eine Zwischenstufe — *Aulacostephanus peregrinus* — entwickelt sich aus ihr der *Aulacostephanus pusillus* mit immer noch kleinem Gehäu-

se, aber etwas kürzeren und weniger stark vorgeneigten Rippenstielen und gröberen, weniger zahlreichen Spaltrippen. Diese Art zeigt innerhalb ihres Verbreitungsgebietes deutliche regionale Unterschiede in der Morphologie.

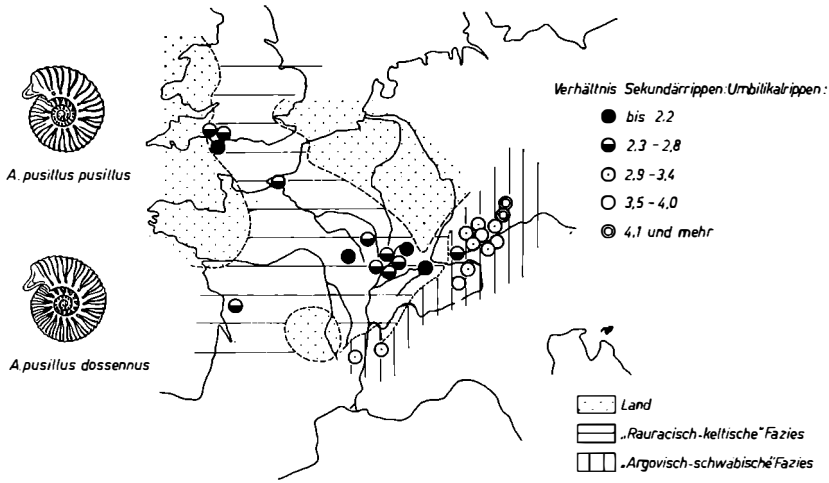

Abb. 1. Die regionale Verbreitung der Varianten der Berippung von *Aulacostephanus pusillus.*

In Süddeutschland, der Nordschweiz und Südostfrankreich kommen Formen mit überwiegend 3- bis 4spaltigen Rippen (ssp. *dossennus),* im Schweizer Jura, dem Pariser Becken und in Südengland solche mit überwiegend 2- bis 3spaltigen Rippen (ssp. *pusillus)* vor. Die morphologische Verschiedenheit wird von unterschiedlicher Ökologie begleitet: Die dichter berippten Formen (ssp. *dossennus)* lebten in tieferem Wasser als die locker berippten Varianten (ssp. *pusillus).*

Die Unterart *Aulacostephanus pusillus pusillus* ist der Stammvater einer Artenreihe, die ursprünglich auf das Wohngebiet von *pusillus pusillus* beschränkt ist, zeitweise auch auf Osteuropa übergreift, in der Zone des *Aulacostephanus eudoxus* (entsprechend dem mittleren und oberen Weißjura δ) einsetzt und sich durch grobe, sparrige Skulptur mit zweispaltigen oder ungegabelten Rippen auszeichnet. Durch Größensteigerung entsteht zunächst der mittelgroße *Aulacostephanus undorae* und aus ihm der jüngere und noch größere sowie noch sparriger berippte *Aulacostephanus rigidus.* An *Aulacostephanus pusillus pusillus* knüpft ferner schon früh eine Seitenlinie an, deren Entstehungsort nicht bekannt ist. Bei ihr wird die Flankenskulptur abgeschwächt, bis nur noch die zu Knoten gewordenen Rippenstiele und Höcker im Marginalbereich übrigbleiben. Ihre Arten sind der englische *Aulacostephanus mammatus* und der nordrussische *Aulacostephanus volongensis.*

Von *Aulacostephanus pusillus dossennus* stammen ebenfalls zwei Arten ab. Die erste entsteht am Ende der *acanthicum*-Zone, vermutlich in der

räumlichen Isolation in Südfrankreich und/oder der Schweiz. Es handelt sich um den mittelgroßen *Aulacostephanus phorcus* mit 3- bis 4spaltigen Rippen, gerundeter Externseite und außergewöhnlich kurzer Wohnkammer, eine Art, die schon früh nachkommenlos erlischt. Erfolgreicher ist *Aulacostephanus eudoxus*, der wenig später (Basis der *eudoxus*-Zone, entsprechend dem mittleren Weißjura δ) durch Größenzunahme aus *Aulacostephanus pusillus dossennus* entsteht. Auch er ist mittelgroß und hat 3- bis 4spaltige Rippen, seine Externseite ist jedoch abgeflacht und seine Wohnkammer wesentlich länger als bei *Aulacostephanus phorcus*.

Ebenso wie bei *Aulacostephanus pusillus* sind auch bei *Aulacostephanus eudoxus* morphologische Unterschiede innerhalb des Verbreitungsgebietes der Art feststellbar. Die typische Rasse, die in Süddeutschland und der Nordschweiz verbreitet ist, aber auch in Südostfrankreich, Norddeutschland, Polen, dem Pariser Becken und vereinzelt in Südengland vorkommt, besitzt noch etwas verlängerte Rippenstiele. Bei der englischen Unterart *Aulacostephanus eudoxus elegans*[1] sind sie dagegen sehr stark verkürzt. An die Unterart *eudoxus eudoxus* schließen noch einige weitere, weniger bedeutungsvolle Varianten an. Mit *Aulacostephanus eudoxus* reißt die Entwicklung der Gattung in Mitteleuropa ab[2].

In Nordwesteuropa dagegen knüpft an *Aulacostephanus eudoxus elegans* schon sehr früh der deutlich größere *Aulacostephanus volgensis* an, dessen Rippenstiele ebenfalls extrem kurz und hakenförmig eingekrümmt sind. Er greift auch auf Osteuropa und Vorderasien über und ist der Ausgangspunkt des vermutlich in der Isolation abgespaltenen *Aulacostephanus kirghisensis* aus dem Südural mit deutlich weiterem Nabel. Auch der enger genabelte *Aulacostephanus jasonoides* aus England und Rußland dürfte auf ihn zurückgehen.

Aus *Aulacostephanus volgensis* muß ferner der *Aulacostephanus autissiodorensis* abgeleitet werden. Diese Art zeichnet sich durch Riesenwuchs und Verlust der lateralen Mündungsfortsätze (Ohren) aus. Ihre inneren Windungen sind von *Aulacostephanus volgensis* nicht unterscheidbar. *Aulacostephanus autissiodorensis* ist auf die nordwest- und osteuropäischen Äquivalente des süddeutschen Weißjura ε und unter-ζ (*beckeri*-Zone) beschränkt. Mit ihm endet die Geschichte der Gattung *Aulacostephanus* auch in Nordwest- und Osteuropa.

Aulacostephanus volgensis, der schon in der *eudoxus*-Zone vorkommt, hat seine Hauptverbreitung in der Zone des *Aulacostephanus autissiodorensis*. In Nordwest- und Osteuropa treten beide Arten regelmäßig neben-

---

[1] Der von C. Barbera (1964) abgebildete und als *Aulacostephanus eudoxus elegans* bestimmte Ammonit aus dem Apennin gehört keinesfalls zu dieser Gattung. Damit sind die von C. Barbera an das vermeintliche Vorkommen von *Aulacostephanus* im Apennin geknüpften Schlußfolgerungen gegenstandslos.

[2] Das gilt auch für zwei weitere, durch *Aulacostephanus pseudomutabilis* und *Aulacostephanus quenstedti* gekennzeichnete Entwicklungslinien der Gattung, die ebenfalls die Zone des *Aulacostephanus eudoxus* nicht überdauern. Ob der von H. Hölder (1971) aus dem Weißjura ε Württembergs beschriebene Ammonit wirklich ein *Aulacostephanus* ist, erscheint mir sehr zweifelhaft.

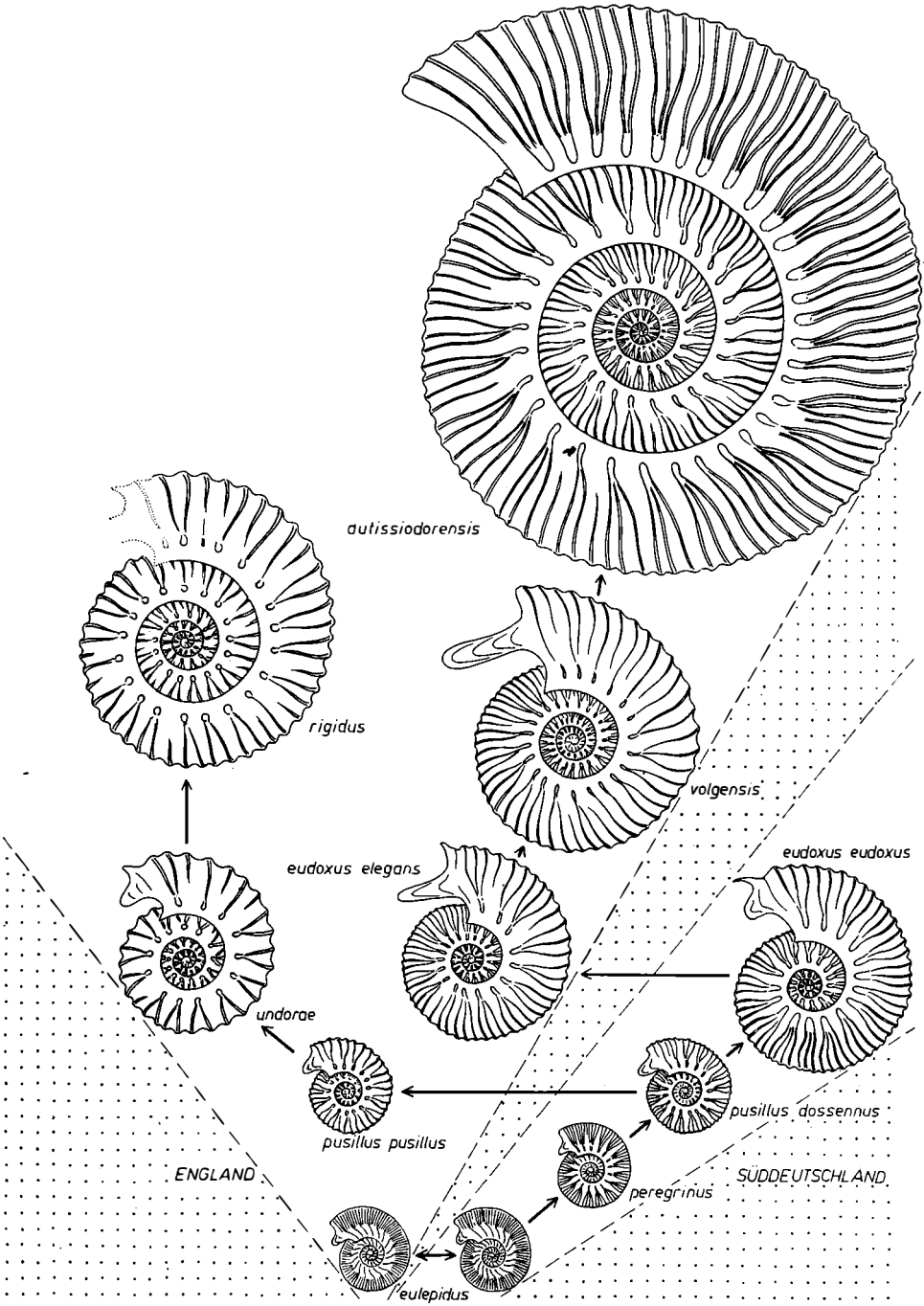

Abb. 2. Die Stammesgeschichte der von *Aulacostephanus eulepidus* abstammenden Arten.

einander auf[3]. Ein flüchtiger Beobachter würde sie — entsprechend modernen Modeströmungen in der Ammoniten-Forschung — als zusammengehörige Micro- und Macroconchs betrachten. Das teilweise unterschiedliche stratigraphische Alter und der Umstand, daß ein „Macroconch" stammesgeschichtlich aus einem „Microconch" entsteht, zeigen jedoch, daß eine Interpretation des Befundes als Sexualdimorphismus nicht statthaft ist.

Ergebnis. Im mittleren Oberjura bringen *Aulacostephanus pusillus* und *Aulacostephanus eudoxus* geographische Rassen hervor, aus denen sich parallele Stammlinien entwickeln. Wahrscheinlich spielt dieser Mechanismus der Artentstehung auch sonst eine große Rolle. Die Abfolge der Arten eines einzigen Gebietes ergibt kein zutreffendes Bild der Stammesgeschichte der Gattung. Die Entfaltung von *Aulacostephanus* wird von Trends beherrscht, deren auffallendster die Größensteigerung ist. Im Verlauf der Stammesentwicklung entstehen dabei Macroconchs aus Microconchs. Der auch bei *Aulacostephanus* nachgewiesene Dimorphismus ist deshalb hier nicht als Sexualdimorphismus deutbar.

Schrifttum

Barbera, C. (1964): Sulla presenza del genere *Aulacostephanus* Tornquist 1896 (Subord. Ammonitina) nel Giurassico di M. Terminillo (F. 139, N. O.). — Boll. Soc. paleont. ital., 3, 2, S. 212—218, Taf. 38, 4 Abb., Modena.

Callomon, J. H. (1963): Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. — Transact. Leicester lit. philosoph. soc., 57, S. 21—56, Taf. 1, 9 Abb., Leicester.

Geyer, O. F. (1961): Monographie der Perisphinctidae des unteren Unterkimeridgium (Weißer Jura γ, Badenerschichten) im süddeutschen Jura. — Palaeontographica, A, 117, S. 1—157, Taf. 1—22, 157 Abb., 107 Tab., Stuttgart.

Hölder, H. (1971): Ein *Aulacostephanus*-Verwandter im Weißen Jura Epsilon (ε_1, oberes Unter—Kimmeridgium) des Schwäbischen Jura. — Jh. geol. L. A. Baden-Württemberg, 13, S. 145—149, Taf. 13, 1 Abb., Freiburg/Br.

Ziegler, B. (1962): Die Ammoniten-Gattung *Aulacostephanus* im Oberjura (Taxionomie, Stratigraphie, Biologie). — Palaeontographica, A, 119, S. 1—172, Taf. 1—22, 85 Abb., 5 Tabell., Stuttgart.

— (1963): Some Upper Jurassic ammonites of the genus *Rasenia* from Scotland. — Palaeontology, 5, 4, S. 765—769, Taf. 111, London.

— (1967): Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura. — Geol. Rundschau, 56, S. 439—464, 20 Abb., Stuttgart.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Bernhard Ziegler,
Staatliches Museum für Naturkunde, 7000 Stuttgart 1, Schloß Rosenstein.

[3] Ausnahmen bestätigen die Regel. In Zentral- und Ostfrankreich kommt zwar *Aulacostephanus autissiodorensis*, nicht jedoch *Aulacostephanus volgensis vor.*