

Zum Problem der Abgrenzung von *Amoeboceras alternans* (v. Buch 1831) und *Amoeboceras ovale* (Quenstedt 1849)

Von Dietmar Klieber, Stein b. Nürnberg*)

Mit 11 Abbildungen im Text

Zusammenfassung

Ein reiches Fundmaterial aus dem Mitteloxford (Hypselum-Zone) im ehemaligen großen Steinbruch südwestl. Dillberg bei Neumarkt/Opf. ermöglichte eine Untersuchung der Frage, ob die von anderen Autoren unter *Amoeboceras alternans* (v. Buch) und *A. ovale* (Quenstedt) beschriebenen Formen – wie überwiegend in der Literatur angenommen – artlich getrennt werden können. Die statistische Auswertung und ergänzende Beobachtung zeigen, daß es sich um eine Art mit erheblicher Variationsbreite handelt.

A Einleitung

Bei mehrjährigen Geländeuntersuchungen an der Nordseite des schon vor längerer Zeit stillgelegten und jetzt größtenteils verfüllten großen Steinbruchs am Dillberg südwestl. Neumarkt/Opf., die die Schwammriffazies des Oxford aufschloß, fielen mir zahlreiche *Amoeboceraten* in die Hände, die von anderen Autoren als *A. alternans* (v. Buch 1831) und *A. ovale* (Quenstedt 1849) beschrieben worden waren. Der Versuch, sie der einen oder anderen Art zuzuordnen, zeigte bald, daß auffallend viele Zwischenformen vorhanden waren.

Salfeld (1915, S. 167) bezeichnet in seiner Monographie der Gattung *Cardioceras* die feinere und dichtere Berippung und die größere Anzahl der Kielknoten als entscheidendes, bereits an verhältnismä-

*) Anschrift des Verfassers: Dietmar Klieber, D-8504 Stein, Schillerstraße 38b.

Big kleinen Umgängen erkennbares Unterscheidungsmerkmal von *A. ovale* gegenüber *A. alternans*. Auch nach Dorn (1931, S. 80), der aus der Frankenalb beide Amoeboceraten beschreibt, soll *A. ovale* leicht durch seine zahlreichen feinen Rippen von *A. alternans* zu unterscheiden sein, wenngleich er von einer Zwischenform berichtet. Enay (1962, S. 25) gibt ebenfalls die Feinheit und Dichte der Berippung und der Zähnelung des Kiels als entscheidende Unterschiede zwischen beiden Formen an. Koerner (1963, S. 344) hingegen weist auf Übergänge zwischen beiden Arten deutlich hin. Oppenheimer (1907), der von *A. alternans* 14 Exemplare aus dem Malm bei Brünn vergleicht, stellt eine starke Variabilität, vor allem bei der Art der Berippung, fest.

Das reichliche und überwiegend gut erhaltene Material gestattet den Versuch, die Variationsbreite der wichtigsten Merkmale dieser Formen zu ermitteln und die Frage zu klären, ob es sich um eine oder mehrere Arten handelt.

Besonders unterstützt hat mich hierbei Herr Prof. Dr. Zeiss, Erlangen, dem ich für wertvolle Anregungen, Hilfe bei der Beschaffung der Literatur und kritische Durchsicht des Manuskripts zu herzlichem Dank verpflichtet bin.

B Zur Stratigraphie der Fundschichten

Abb. 1 gibt die vertikale Verbreitung der untersuchten Formen (dort mit *A. alternans* *ovale* bezeichnet) sowie die übrige Ammonitenfauna wieder. Schicht 1 des 2 m mächtigen Profils liegt ca. 6 m unter der Geländeoberkante (= ca. 590 m über NN).





Die Faunenzusammensetzung, insbesondere das Auftreten von *Euaspidoceras hypselum* und *Epipeltoceras semimammatum* (sensu Enay 1962) ist charakteristisch für die von Enay (1962) beschriebene Hypselum-Zone des Mittel-Oxford des südlichen französischen Juras. Sie entspricht den basalen Lagen der Schichten mit *Epipeltoceras berrense* (Zeiss 1965) bzw. der Zone des *Epipeltoceras uhligi* (Zeiss 1977) der Frankenalb.

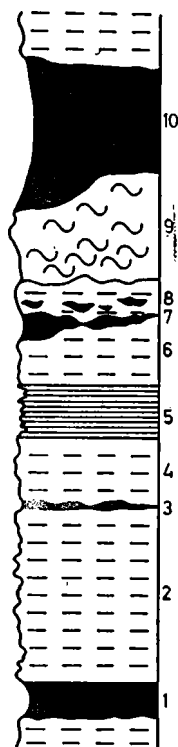
Der Steinbruch liegt auf der topographischen Karte 1:25 000 Bl. Altdorf, von der auch eine geologische Karte mit Erläuterungen vorliegt (Schmidt-Kaler, 1974). Mit der Detailstratigraphie der

Hangendes: Wechselfolge von Mergel, Mergelkalk und Schwammkalk

Ammonitenfauna:

<i>Amoeboceras alternans/ovale</i>	1,2,6,7,8,9,10
<i>Dichotomoceras</i> sp.	2,4,5,7,8
<i>Epipeltoceras semimammatum</i>	3,7,8
<i>Euaspidoceras hypselum</i>	1
<i>Euaspidoceras</i> sp.	3
<i>Glochiceras canale</i>	2,7,8
<i>Glochiceras microdomum</i>	7,8
<i>Microbiplices microbiplex</i>	7,8
<i>Ochetoceras hispidum</i>	7,8
<i>Ochetoceras canaliculatum</i>	7,8
<i>Otosphinctes latumbonatus</i>	6,7,8,10
<i>Ringsteadia</i> cf. <i>flexuoides</i>	7
<i>Taramelliceras lochense</i>	2,7,8,9,10
<i>Taramelliceras pichleri</i>	7,8
<i>Taramelliceras externnodosum</i>	10

	Schwammkalk
	Mergel
	Mergelkalk (dickplattig)
	Mergelkalk (dünnplattig)



Liegendes: Mergelkalk

Abb. 1: Profil des Aufschlusses im Mitteloxford (Hypselum-Zone) im ehemaligen großen Steinbruch südwestl. Dillberg bei Neumarkt/Opf. Nähere Erläuterungen im Text.

Oxford-Schichten in der Frankenalb haben sich insbesondere v. Freyberg, Groß und Zeiss (1966) befaßt.

C Das Untersuchungsmaterial

Die untersuchten Exemplare stammen ausschließlich aus den sehr fossilreichen Schichten 7 und 8, die ohne feste Grenze ineinander übergehen. Die hieraus erhaltenen ca. 300 Stücke waren durchwegs unregelmäßig eingebettet, vereinzelt leicht deformiert und unterschiedlich verwittert. Bei etwa der Hälfte war die Wohnkammer noch zum größten Teil erhalten. Die Beschränkung auf die im Durchschnitt insgesamt knapp 20 cm mächtigen Schichten 7 und 8 gibt einerseits die Gewähr, daß es sich um nahezu zeitgleiche Exemplare handelt. Andererseits ist der Sedimentationszeitraum lange genug, um eine Vorauslese des Untersuchungsmaterials durch kurzzeitig wirkende Faktoren (z. B. Zugrundegehens eines Schwarmes von Jungtieren) ausschließen zu können.

D Statistische Untersuchungen

Insgesamt wurden per Zufall 72 Exemplare mit einem Durchmesser von 10 bis 32,5 mm aus den 120 am besten und vollständigsten erhaltenen Stücken ausgewählt.

Vermessen wurde mit einer Schublehre, bei kleineren Stücken mikroskopisch, der größte Durchmesser (d) und die größte Nabelweite (n), sowie am vorderen Ende der Wohnkammer die Windungshöhe (h) und -breite (b). Die Anzahl der Haupttrippen (R) und der Kielknoten (K) wurde jeweils auf dem letzten Umgang ausgezählt. Auf eine Auszählung auch der Sekundärrippen konnte verzichtet werden, da sich unabhängig von der Anzahl der Haupttrippen die Mehrzahl der Rippen (einfach) spalten bzw. je eine Schaltrippe auftritt (wegen der Gestalt im einzelnen siehe unter E). Mit zunehmender Größe zeigt sich – ebenfalls unabhängig von der Dichte der Berippung – die Tendenz, daß vermehrt die Rippen einfach bleiben.

Da der hohe, schmale Kiel dieser Ammoniten der Verwitterung am ehesten Angriffspunkte bietet, konnte bei einer ganzen Reihe nur die Hälfte oder ein noch kleinerer Teil der Kielknoten des letzten Umganges zuverlässig ausgezählt werden. In diesen Fällen wurde die

ermittelte Zahl entsprechend vervielfacht. Wie Überprüfungen an vollständig erhaltenen Kielen zeigten, steigt die Anzahl der Kielknoten an dem selben Stück mit zunehmender Größe im allgemeinen nicht allzusehr, so daß diese Methode hinreichend genaue Werte lieferte. Vereinzelt Ausnahmen werden unter F beschrieben.

Bei allen 72 Stücken waren die Werte für d, n, h und R, bei 68 Exemplaren für b und bei 60 für K hinreichend genau zu ermitteln.

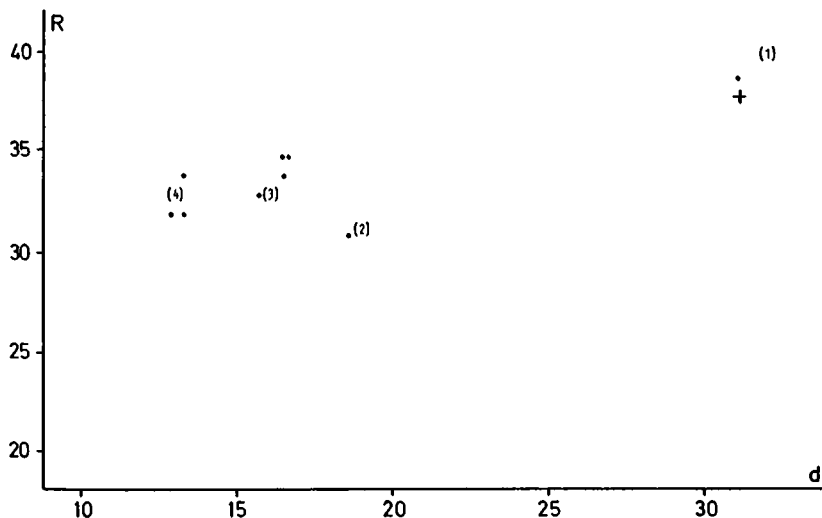


Abb. 2: R = Anzahl der Haupttrippen
d = Durchmesser in mm
Nähere Erläuterung im Text

In den Abb. 2-6 sind die Zahl der Haupttrippen und der Kielknoten auf dem äußersten Umgang, die Quotienten $\frac{h}{d}$ (= H), $\frac{n}{d}$ (= N) sowie $\frac{h}{b}$ (= Q) in Form von Streudiagrammen jeweils in Beziehung zum Durchmesser (d) gesetzt; dabei erfolgte die Auswahl und Benennung der Maße und Quotienten in Anlehnung an Schlegelmilch

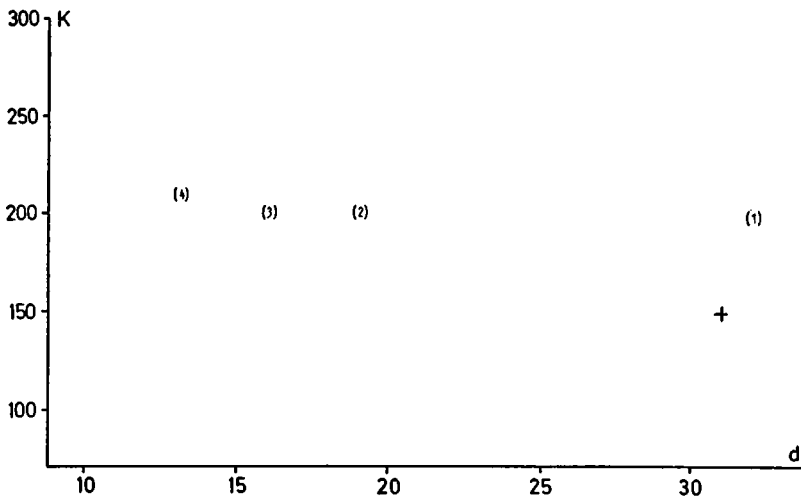


Abb. 3: K = Anzahl der Kielnoten
d = Durchmesser in mm
Nähere Erläuterung im Text

(1976, S. 19). Aus den Abb. 2, 3 u. 6 wird ersichtlich, daß die Zahl der Rippen und der Kielknoten sowie Q leicht mit der Größe korrelieren. Signifikanz ist in allen drei Fällen (mindestens) auf dem 0,1 %-Niveau gegeben. Der Rangkorrelationskoeffizient beträgt bei Abb. 2 0,311, bei Abb. 3 0,343 und bei Abb. 6 0,368. Signifikanz und Rangkorrelationskoeffizient wurden nach Kendall auf Grund der Angaben von Campbell (1971, S. 69) berechnet. Bei den Werten N und H hingegen (Abb. 4 u. 5) ist eine Verknüpfung mit dem Größenwachstum offensichtlich nicht gegeben. In die Diagramme der Abb. 2-6 sind weiterhin die Werte der Beschreibung von Buchs zugrundeliegenden beiden Originale mit 1 und 2 eingetragen. Die mit (1) bezeichnete Stelle ergibt sich aus den Werten des Quenstedtschen Originals. Nach einer freundlichen Mitteilung Prof. Dr. Wendts, Tübingen, ist dieses Stück, das erstmals 1849 in den „Cephalopoden“, Taf. 5, Fig. 8 abgebildet wurde, dasselbe, das für die Abbildungen im „Jura“ (1858), Taf. 76, Fig. 14 und in den „Ammoniten III“ (1887/88, Taf. 91, Fig. 1, dort als „*Amm. alternans oblongus*“ bezeichnet

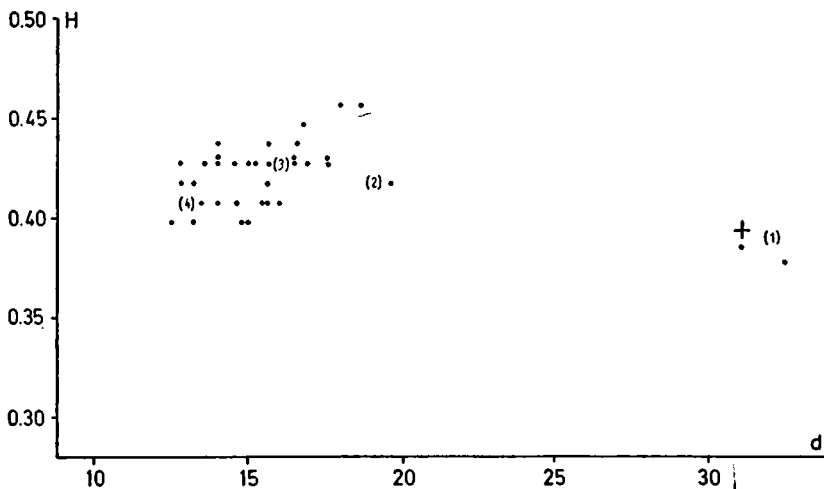


Abb. 4: H = Höhe Durchmesser
d = Durchmesser in mm
Nähere Erläuterung im Text.

net) als Vorlage diente. Den Punkten (2)–(4) liegen die Stücke der Abbildungen in dem letztgenannten Werk Quenstedts, Taf. 91, Fig. 4 (= (2)), Fig. 15 (= (3)) und Fig. 13 (= (4)) zugrunde, die Salfeld in seiner Revision (1915, S. 167) ebenfalls zu *A. ovale* zieht.

Die Abb. 2–6 zeigen, daß sich alle Werte der Originale beider Formen gut in die Streudiagramme eingliedern. Bei H, N und Q (Abb. 4–6) liegen nahezu keine Unterschiede vor. Aber auch bei der Anzahl der Rippen und Kielknoten wird evident (Abb. 2 und 3), daß die Werte der Originale weder nach oben noch nach unten aus dem allgemeinen Variationsbereich herausfallen. Daß keines dieser beiden Merkmale eine Trennung in zwei Arten ermöglicht, wird noch besonders deutlich, wenn man die 72 vermessenen Exemplare in drei Gruppen unterschiedlicher Größe aufteilt (10–17 mm; 17,1–24 mm; 24,1–32,5 mm) und innerhalb jeder Gruppe die Häufigkeit der jeweiligen Rippenzahl auf dem letzten Umgang feststellt. Es ergibt sich dann das aus Abb. 7 a–c ersichtliche Bild, das einer (angenäherten) Normalverteilung entspricht, wie sie gerade innerhalb einer Population

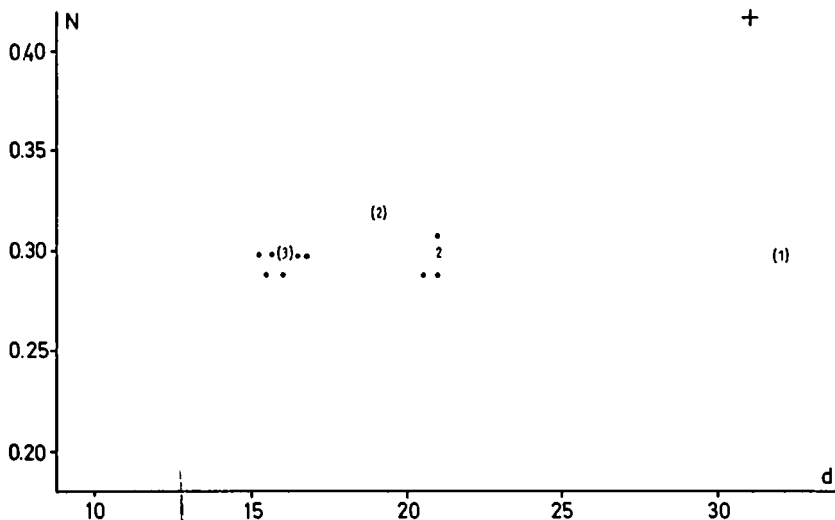


Abb. 5: N = Nabelweite Durchmesser
 d = Durchmesser in mm
 Nähere Erläuterung im Text

zu erwarten ist. Wie Abb. 8 zeigt, ist die Korrelation zwischen der Zahl der Rippen und der Kielknoten sehr ausgeprägt (Signifikanz mindestens auf dem 0,1%-Niveau; Rangkorrelationskoeffizient = 0,419). Folglich liegt auch bei der Zahl der Kielknoten – entsprechend wie bei der Berippungsdichte – etwa Normalverteilung vor.

Zur Veranschaulichung der erheblichen Variationsbreite bei der Berippungsdichte zeigt Abb. 9 gleichgroße Exemplare (ca. 17 mm Durchmesser), geordnet nach abnehmender Anzahl der Hauptrippen.

Nach Dorn (1931, S. 80 und 81) soll das Verhältnis von Windungshöhe zu -breite bei *A. ovale* größer sein als bei *A. alternans*. Bei etwa gleich großen Exemplaren ist jedoch keine derartige Korrelation zwischen Q und der Rippenzahl festzustellen (Abb. 10 a und b). Andererseits nehmen sowohl Q als auch die Rippenzahl mit der Größe leicht zu (Abb. 2 und 6). Die Feststellungen Dorns treffen also nur insoweit zu, als im Durchschnitt größere und damit oft dichter

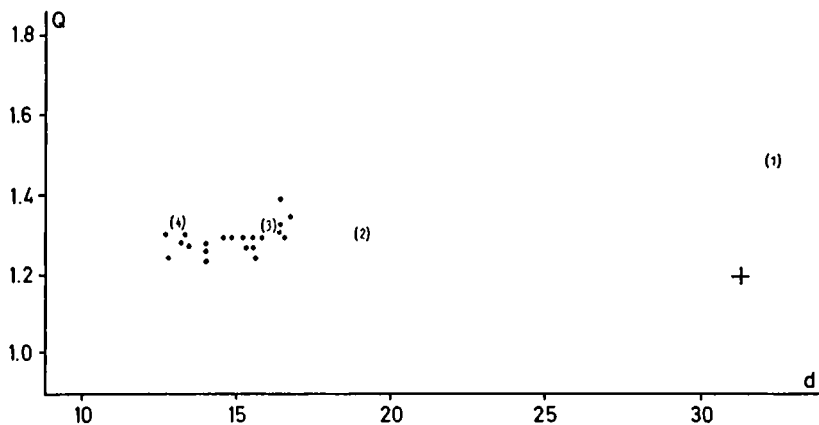


Abb. 6: Q = Höhe Breite
 d = Durchmesser in mm
 Nähere Erläuterung im Text

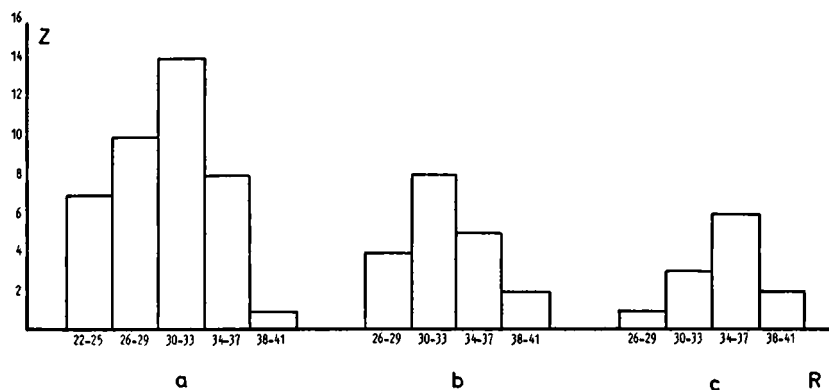


Abb. 7: Z = Anzahl der Exemplare
 R = Anzahl der Hauptrippen
 a Durchmesser 10 -17 mm; Varianz = 18,1
 b Durchmesser 17,1-24 mm; Varianz = 13,9
 c : Durchmesser 24,1-32,5 mm; Varianz = 12,0
 Nähere Erläuterung im Text

ter berippte Stücke hochmündiger sind als kleinere und damit häufig weiter berippte.

Sykes und Callomon (1979, S. 864) schlagen vor, für die der Beschreibung von *Buchs* zugrundeliegenden Originale von *A. alternans*, die verlorengegangen zu sein scheinen, als Lectotyp das von Quenstedt in den „Ammoniten III“ (1887/88) auf Taf. 91, Fig. 6 abgebildete Stück zu bestimmen. Die Werte dieses Exemplares geben in den Streudiagrammen der Abb. 2–6 die mit + bezeichneten Punkte wieder. Da dieses Stück jedoch eine außergewöhnlich große Nabelweite aufweist (Abb. 5), scheint die Wahl als Lectotyp nicht zweckmäßig; es dürfte sich gegenüber den Originalen von *Buchs* hinsichtlich der Nabelweite um eine extreme Variante handeln.

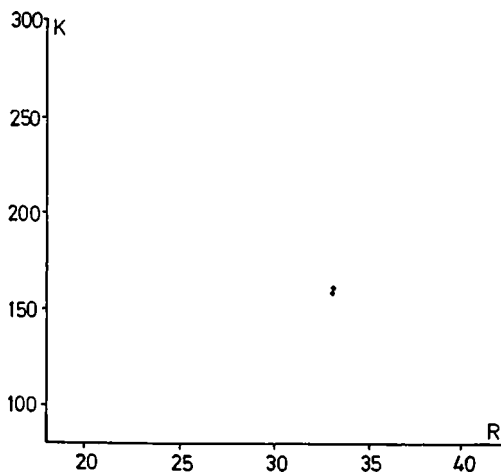


Abb. 8: K = Anzahl der Kielknoten
R = Anzahl der Hauptrippen
Nähere Erläuterung im Text

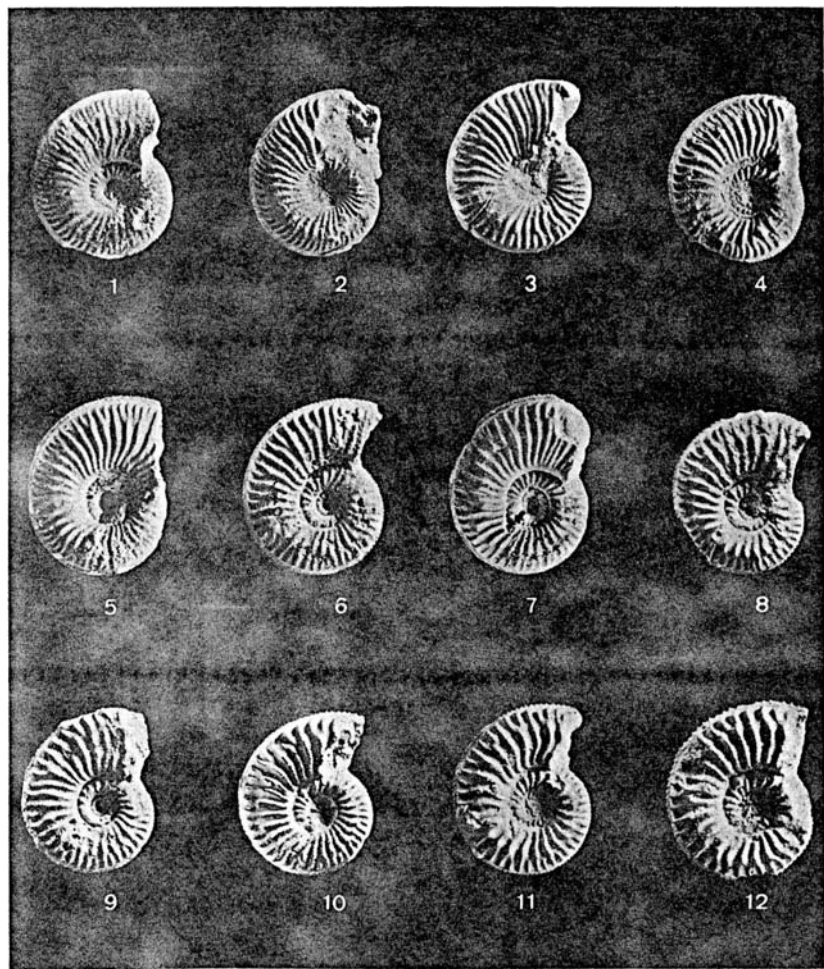


Abb. 9: 12 etwa gleichgroße Exemplare *A. alternans* nach abnehmender Rippenzahl geordnet (1,5 x).

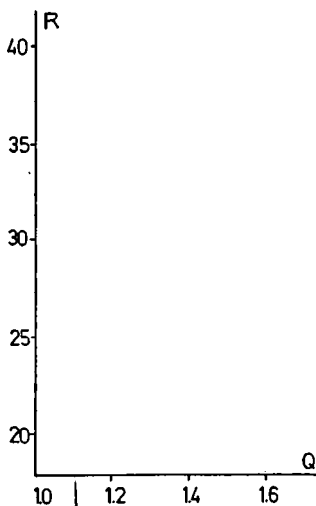


Abb. 10 a: R = Anzahl der Hauptrippen
 Q = Höhe Breite
 Durchmesser = 13–15 mm
 Nähere Erläuterung im Text

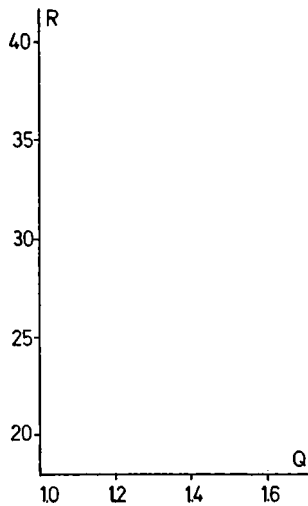


Abb. 10 b: R = Anzahl der Hauptrippen
 Q = Höhe Breite
 Durchmesser = 27–25 mm
 Nähere Erläuterung im Text

E Zusätzliche Beobachtungen

Der Windungsquerschnitt variiert von hochrechteckig bis leicht hochoval, wobei alle Übergänge vorkommen. Eine Beziehung zwischen der jeweiligen Ausprägung des Querschnitts zu anderen Merkmalen ist nicht zu erkennen.

Bei den meisten Exemplaren sind die Hauptrippen vor dem Spalt-punkt mehr oder weniger stark angeschwollen; hingegen an der Spaltstelle selbst abgeschwächt oder ganz ausgelöscht. Hierbei ist die Tendenz festzustellen, daß – bei gleich großen Exemplaren – mit zunehmend dichter Berippung einerseits die Rippenanschwellung abnimmt und andererseits der Spalt-punkt deutlicher hervortritt. Bei sehr dicht berippten Stücken führt dies teilweise zu einer fast völlig gleichmäßigen Rippenstärke auf den Flanken.

Vereinzelt konnte auch beobachtet werden, daß an der Spaltstelle ein Rippenast mehr oder weniger unverändert zur Externseite führt,

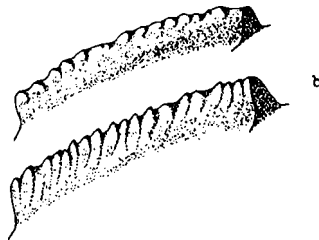


Abb. 11: Kiel von *A. alternans* (8 x); b ca. einem halben Umgang nach a. Nähere Erläuterungen im Text.

während die Basis des anderen Astes ausgelöscht ist, so daß hierdurch Schaltrippen entstehen. Das Auftreten dieser Schaltrippen scheint von der Größe und der Berippungsdichte unabhängig zu sein.

Bereits oben wurde festgestellt, daß an denselben Exemplaren mit zunehmender Größe die Zahl der Kielknoten nur mäßig steigt. An einigen Stücken erhöht sich jedoch diese Zahl mit zunehmendem Alter rasch. Der Kiel erscheint dann in einem späteren Stadium eher fein gefältelt als geknotet. Abb. 11 zeigt zwei Partien eines so gestalteten Kiels, die etwa einen halben Umgang voneinander entfernt liegen. Aus dieser vereinzelt auftretenden feinen Fältelung erklärt sich auch, daß – wie aus Abb. 3 ersichtlich – in einzelnen Fällen 250 bis 300 Kielknoten am letzten Umgang vorkommen können.

F Ergebnis

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß zwischen den unter *A. alternans* und *A. ovale* beschriebenen Formen nicht nur alle Übergänge vorhanden sind, sondern bei den in erster Linie zur Unterscheidung herangezogenen Merkmalen der Dichte der Berippung und Anzahl der Kielknoten sogar eine (angenäherte) Normalverteilung vorliegt. Die Variationsbreite bei diesen beiden Merkmalen ist außergewöhnlich groß und macht die bisher vorgenommene Aufspaltung in zwei Arten verständlich. Das örtlich und zeitlich gleichzeitige Vorkommen unterstützt die Folgerung, beide Formen zu einer Art, nämlich *A. alternans* zu vereinigen.

Literaturverzeichnis

- Buch, L. von (1831): Réceuil des planches des petrifications remarquables. – 20 S., 8 Taf., Berlin.
- Campbell, C. (1971): Statistische Methoden für Biologie und Medizin. – 269 S., Stuttgart.
- Dorn, P. (1931): Die Ammoniten des untersten Malm der Frankenalb. II. – Palaeontographica, **74**, S. 1–92, Taf. 1–20, Stuttgart.
- Enay, R. (1962): Contribution à l'étude paléontologique de l'Oxfordien supérieur de Trept (Isère) (I). – Trav. Lab. Géol. Lyon., N. S., **8**, S. 7–81, Taf. 1–4, Lyon.
- Freyberg, B. v., J. Groß und Zeiss A. (1966): Der Faziesverband im unteren Malm Frankens. Ergebnisse der Stromatometrie. – Erl. geol. Abh., **62**, S. 1–111, Taf. 1–8, Erlangen.
- Koerner, U. (1963): Beiträge zur Stratigraphie und Ammonitenfauna der Weißjura – α/β -Grenze (Oberoxford) auf der westlichen Schwäbischen Alb. – Jh. geol. L. A. Baden-Wttbg., **6**, S. 337–404, Abb.: 39–73, Taf. 22–32, Freiburg i. Br.
- Oppenheimer, J. (1907): Der Malm der Schwedenschanze bei Brünn. – Beitr. Pal. Geol. Österr.-Ungarns, **20**, S. 221–271, Taf. 1–3, Wien.
- Quenstedt, F. A. (1849): Petrefactenkunde Deutschlands I. Cephalopoden. – Tübingen.
- : (1858): Der Jura. – Tübingen.
- : (1887/88): Die Ammoniten des schwäbischen Jura. III. Der Weiße Jura. – Stuttgart.
- Salfeld, H. (1915): Monographie der Gattung *Cardioceras* Neumayr et Uhlig. – Zeitschr. d. Dt. Geol. Ges., **67**, S. 149–204, Taf. 16–20, Berlin.
- Schlegelmilch (1976): Die Ammoniten des süddeutschen Lias. – 212 S., 52 Taf. Stuttgart, New York.
- Schmidt-Kaler (1974): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25 000. Blatt Nr. 6634 Altdorf. – München.
- Sykes, R. M. und Callmon, J. H. (1979): Boreal Upper Oxfordian. – Palaeontology, **22/4**, S. 839–903, London.
- Zeiss, A. (1965): Gliederung und Grenzen des oberen Jura in Europa. – Carp. Balk. Geol. Ass., VII. Congr., Rep., II, 1, S. 107–113, Sofia.
- : (1977): Jurassic stratigraphy of Frankonia. – Stuttgarter Beitr. zur Naturkunde, (B), **31**, S. 1–32, Stuttgart.