

Geol. Bl. NO-Bayern	Band 23	Heft 1	Seite 20–35	Erlangen 8. VI. 1973
------------------------	---------	--------	-------------	-------------------------

**Der Wert anomaler Perisphincten (Ammonoidea)
für die Deutung der Parabelgenese**

Von Helmut Keupp, Erlangen
Mit 10 Abbildungen im Text

Analogie zu deren „Trennböden“ (Miller 1968) wird aufgezeigt. Die Bildung der perisphinctischen Parabelknoten wird aufgrund von Untersuchungen an anomalen Exemplaren als sekundär, von der Manteloberfläche gedeutet und als normales Regenerationsvermögen angesehen. Die Parabelknoten scheinen somit primär nicht dem normalen Skulpturplan anzugehören.

Einleitung

Auf Parabelrippen und -knoten wurde schon früh das Augenmerk vieler Paläontologen gerichtet. Während Quenstedt (1858, 1885–1888) über Genese und Funktion der „parabolischen Schnirkel“ noch völlig im Unklaren war, wagten erstmals Teisseyre (1883, 1889) und Nikitin (1884, 1890) eine Deutung der Parabelbildungen. So erkannte Teisseyre bereits ihren Zusammenhang mit juvenilen Mündungsrandern. Wenn er auch – wie Brinkmann (1929) und Hiltermann (1939) – die Parabellinie als Grenze einer weitgehend resorbierten Apophyse ansah und den systematischen Wert von Parabeln überschätzte, erstellte er doch eine im wesentlichen recht brauchbare Arbeitshypothese für die Genese der Parabelknoten. Aufgrund weiterer Beobachtungen an Schalenexemplaren durch Stieler (1923) erhielt jene eine Bestätigung. Die Funktion der Parabelknoten als sekundäre Ausfüllung entstandener Schalenöffnungen schien zunächst geklärt. Die Bildungsweise wurde infolge flächenhafter Kalkabscheidung des etwas vorquellenden Mantels gedeutet. Es mutet daher eigenartig an, daß Weber (1957) in Zusammenhang mit seinen Untersuchungen über Ataxioceraten die Parabelknoten und -rippen als eine Art „regellos, krankhafter Wucherungen“ aufgrund ihres „mehr gesetzlosen, isolierten Wachstums“ sieht. Heute wird den Parabeln besonders bei Malm-Perisphincten kaum mehr eine systematische Bedeutung beigemessen (vergl. Klebelsberg 1912, Hauerstein 1966, Schairer 1967), wie dies noch Quenstedt (1858, 1885–88) annahm, oder gar Teisseyre (1889), der, auf den Parabeln aufbauend, eine Gliederung der Perisphincten in Bradygerontes und Tachygerontes vorschlug. Mangold (1970) schließlich tendiert zu der Auffassung, daß die Parabeln lediglich ein Verzierungselement darstellen.

Im Folgenden soll nun als Diskussionsbeitrag erneut auf die Genese der Parabeln bei Perisphincten eingegangen werden. Die zugrundeliegenden, anomalen Ammoniten konnten bei Grabungen während des Sommers 1971 im unteren Unterkimmeridge (Zone der *Sutneria platynota* (Reinecke)) im Steinbruch von Drügendorf/Oberfranken geborgen werden.

Herrn und Frau Dünkell, Puschendorf, sei an dieser Stelle für ihre selbstlose Grabungshilfe und Herrn Dr. A. Zeiss, Erlangen für manche wertvolle Anregung gedankt.

Zusammenfassung

Anhand von anomalen Perisphincten aus dem unteren Unterkimmeridge (Zone der *Sutneria platynota* (Reinecke)) wird gezeigt, daß die Parabellinie bzw. -rippe die Folgeerscheinung eines Wachstumsstaus ist. Sie stellt einen ontogenetisch bedingten, juvenilen Mündungsrand dar. Die adulte Mündung eines Mikroconchen ist formal unabhängig von den Parabeln. Die Parabelknoten der Perisphincten sind scharf zu trennen von denen der Aspidoceraten. Eine

Die Parabellinie

Die Parabel läßt sich im allgemeinen in zwei einzelne Bestandteile gliedern, in die Parabellinie (= parabolic line), die z. T. als Parabelrippe (= parabolic rib) ausgebildet sein kann, und den Parabelknoten (= parabolic node).

Die Parabellinie verläuft meist prorsicostat gegenüber der \pm retrocostaten Normalberippung. Sie springt von der Nabelkante ausgehend, zunächst zurück und bildet auf der Windungsflanke eine seichte Bucht, die in einen zur Mündung gerichteten, unterschiedlich großen Sattel übergeht. Nahe der Externkante beschreibt sie eine schmale Bucht, die sogen. marginale Parabelbucht. Auf der Externseite zieht sie wieder stark nach vorne, um von diesem externen Vorsprung wieder spiegelbildlich zur gegenüberliegenden Nabelkante zu verlaufen.

Ist die Parabellinie auf dem inneren Flankenteil rippenartig verdickt, so spricht man von einer Parabelrippe.

Wesentliche Abweichungen im Parabelverlauf müssen wohl als anomal bzw. pathogen betrachtet werden. So bildet der *Orthosphinctes* der Abb. 1 bei den fünf deutlich verfolgbaren Parabeln der Außenwindung an Stelle des externen Vorsprungs eine rückspringende, trichterförmige Einbuchtung. Die Ausbildung der paarig angelegten Parabelbucht und etwaiger Parabelknoten ist dadurch unterbunden. Ursache für diese Anomalie scheint wohl die Folge einer ehemaligen Schalen- und Mundrandepithelverletzung zu sein. Der stark verdrückte Nabel läßt jedoch darüber keine sichere Aussage zu.

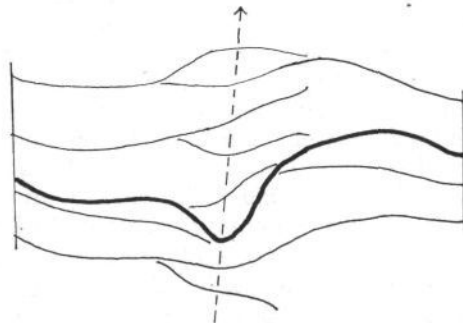


Abb. 1. Anomale Parabel eines *Orthosphinctes*. Leichte Schrägstellung durch Setzungsdruck.

Die Parabellinie läßt sich wohl nur durch einen ehemaligen Mundsaum erklären. Ein partieller Wachstumsverzug führte zur Bildung der Parabel (vergl. Teisseyre 1889, Arkell 1957, Schairer 1967). Daß es sich, zumindest bei den Perispincten, um eine Hemmung des Gehäusewachstums handelt — Miller (1968) konnte bei den Aspidoceraten keine Anhaltspunkte dafür finden —, zeigen anomale Formen recht deutlich, bei denen aus wohl unterschiedlichen Gründen nur einseitig Parabeln zur Ausbildung gelangten. So läßt sich beispielsweise bei den Exemplaren der Abb. 2 a,b erkennen, daß sich die Sekundärrippen von der Seite ohne Parabel auf der Externseite zur gegenüberliegenden Parabel zurückziehen. Die Parabelbehaftete Seite ist demnach langsamer gewachsen, als die Seite ohne Parabel. Ein entsprechendes Erscheinungsbild liegt bei lediglicher Verzögerung der Parabelanlage auf einer Seite vor (Abb. 2 c).

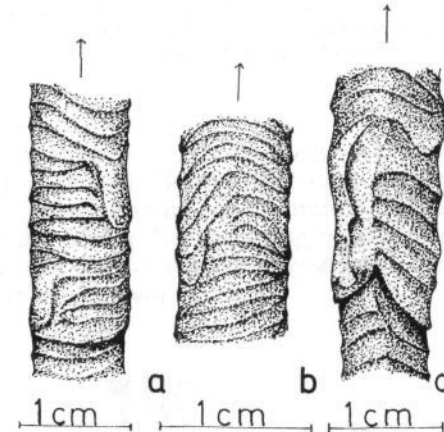


Abb. 2. Das Zurückziehen der Sekundärrippen zur einseitig ausgebildeten Parabel zeigt den Wachstumsstau an. a. *Perispinctes* (*Orthosphinctes*) *polygyratus* (Rein); b. *Ataxioceras* (*Parataxioceras*) spec.. c. Eine ledigliche, einseitige Verzögerung in der Parabelbildung zeigt analoges Zurückziehen der Rippen.

Eine formale Übereinstimmung der Parabel mit dem Endmundsaum adulter Mikroconchen besteht nur im Vorziehen oberhalb der Nabelkante und der häufigen Verbindung mit Einschnürungen. Die kleinen, apophysenähnlichen Parabellappen auf der Flanke entsprechen weder in ihrer Form, noch in ihrer topographischen Lage dem Endmundsaum (vergl. Abb. 3). Während beim microconchen End-

mundsaum i. a. die dorsale Einbuchtung gegenüber der ventralen ausgeprägter erscheint, treffen wie bei den Parabeln den umgekehrten Fall an. Diese Tatsache hat z. B. Siemiradzki (1898/99) nicht erkannt. Er folgert deshalb auf S. 73, daß sich an Hand von Parabeln eine „wertvolle Andeutung über die Gestalt des Mundsaumes auch an solchen Stücken darbietet, bei welchen derselbe nicht erhalten ist“. Wie wenig zutreffend diese Meinung ist, zeigt auch das Auftreten von Parabeln an Innenwindungen von Makroconchen mit einfachem Mundrand.

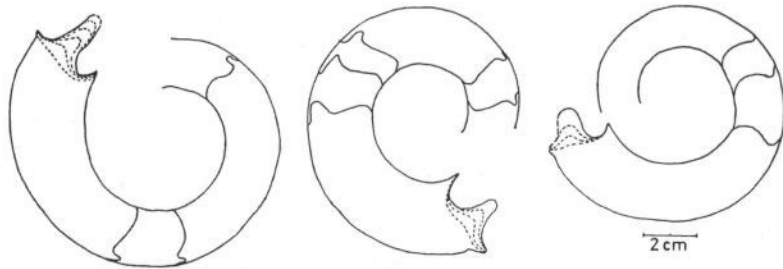


Abb. 3. Die Linienführung von Parabeln und Endmündung der Mikroconchen von *Perispinctes (Orthosph.) polygyratus* (Rein.) zeigt deutlich die gegenseitige Unabhängigkeit. In den Apophysen sind zur Verdeutlichung noch Anwachslinien eingezeichnet.

Den Formunterschied zwischen Apophyse des Endmundrandes und dem lateralen Parabellappen versuchen Teisseyre (1889), Brinkmann (1929) und Hiltermann (1939) mit teilweiser Resorption zu erklären. Diese Theorie ist wohl auszuschließen, da Resorption bei Ammoniten seit den Untersuchungen von Pompeckj (1894) weitgehend unwahrscheinlich geworden ist. Auch sprechen die Beobachtungen von Schairer (1967) und Mangold (1970) dagegen: Entweder zeichnen die nachfolgenden Rippen nach vorzeitiger Ausbildung eines Ohres dessen Umriß nach (Schairer, Taf. 2 Fig. 4), oder das ganze Ohr wird bei gleichzeitiger Gehäuseverbreiterung in die Schale eingebaut (Mangold, S. 15 Fig. 7). In keinem Falle wird das Ohr resorbiert.

Die kühne Hypothese von Michalski (1908), daß die Parabelrippe nur das Relikt einer nach außen erweiterten, einfachen Mündung sei, wobei das Tier an deren Innenseite in dieser Parabelführung den Gehäusebau fortgesetzt habe, erscheint doch recht konstruiert. Er stellte sich dabei vor, daß die ursprünglichen Mündungsränder durch mechanische Abnutzung aufgearbeitet worden seien.

Dagegen spricht aber wohl u. a. das häufige Eintauchen der Parabellinie auf der dorsalen Seite der Marginalbucht unter das Hauptrippen-Niveau. Ausgangspunkt für diese Hypothese war die Anordnung der Anwachslinien besonders vor einer Parabel. Die Parabel

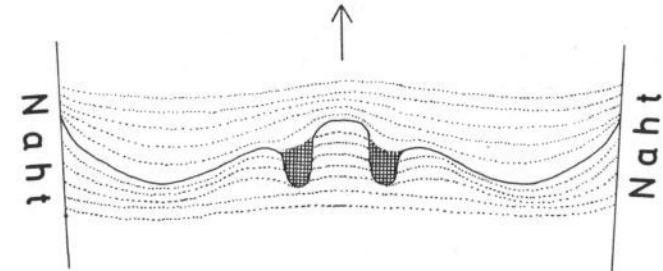


Abb. 4. Anordnung der Anwachslinien vor und nach einer Parabel (schematisiert). Die zunächst \pm geraden Anwachslinien werden durch partiellen Wachstumsverzug im Bereich der Parabelbuchten scheinbar von der Parabel geschnitten.

scheint die vorhergehenden \pm geraden Anwachslinien zu überschneiden (Abb. 4). Bei genauer Betrachtung liegt aber eine ähnliche Erscheinung beim Endmundsaum mikroconcher Gehäuse vor. Die Anwachslinien auf der letzten Einschnürung verlaufen noch einfach und wölben sich erst mit Beginn der Apophyse infolge partiellen Wachstumsstaus entsprechend vor (Abb 5).

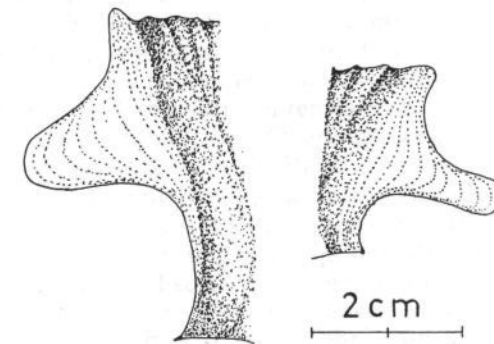


Abb. 5. Endmündungen zweier Perispinctien. Die geraden Anwachslinien der letzten Einschnürung werden erst mit Beginn der Apophyse nach vorne gewölbt durch partiellen Wachstumsverzug im Marginal- und Dorsalbereich.

Es stellt sich nun die Frage nach der Regelmäßigkeit des Auftretens von Parabeln, einerseits innerhalb einer systematischen Einheit, und andererseits am Individuum selbst. In beiden Fällen lassen sich Unregelmäßigkeiten in starkem Maße — von wenigen Ausnahmen, bes. im Dogger, abgesehen — feststellen. So finden sich nicht bei allen Gattungen und Arten innerhalb der Malm-Perisphincten Parabelbildungen, ja sogar bei ein und derselben Art können sie einmal auftreten und ein andermal fehlen. Hauerstein (1966) und Schairer (1967) maßen den Parabeln deshalb im Oxford bzw. Kimmeridge keine systematische Bedeutung bei.

Auch die Folge der Parabeln an einem Gehäuse erscheint weitgehend willkürlich, so daß auf einer Windung mitunter nur ein bis zwei, auf einer anderen jedoch bis zu zehn Parabeln auftreten. Es besteht keine Abhängigkeit von der Lage auf dem Phragmokon oder der Wohnkammer. Bei den durchschnittlich um 10 cm messenden Mikroconchen finden sich meist bis kurz vor dem Endmundsaum Parabeln, während sie bei größeren Mikroconchen und bei Makroconchen maximal bis zu einem Durchmesser von 12 cm gefunden werden können. Eine wohl klare Abhängigkeit von der Gehäusegröße und somit vom Lebensalter.

Zusammenfassend lassen sich bisher drei wesentliche Schlußfolgerungen ziehen:

1. Parabellinien bzw. -rippen sind infolge ihrer Abhängigkeit vom Gehäusedurchmesser ontogenetisch bedingte (Mangold 1970, S. 13, Schairer 1967, S. 27, Teisseyre 1889), juvenile Mündungsänder, die einen \pm langen Wachstumsstau anzeigen (vergl. Teisseyre 1889, Schairer 1967, Arkell 1957). Die Ursache für den Wachstumsstau muß wohl vorerst, da nur Spekulationen zugrundegelegt werden können, ungeklärt bleiben. Bei den kleinen Callovien-Perisphinctiden (*Grossouvria* u. a.) scheint eine Beziehung zwischen Parabel und Septeneinbau zu bestehen, da der Parabelabstand unter Berücksichtigung der Wohnkammerlänge etwa dem Septenabstand entspricht (Teisseyre 1883).
2. Das unregelmäßige Auftreten der Parabellinie scheint für eine Bildung nach individuellen Bedürfnissen zu sprechen (Schairer 1967).
3. Bei den Perisphincten treten an einem Individuum verschiedene Mündungstypen auf:
 - a) Die einfache Mündung während der Wachstumsphasen,
 - b) die Parabelmündung, und
 - c) die Endmündung mikroconcher Gehäuse. In Verbindung mit allen drei Typen können Einschnürungen auftreten.

Die Frage, warum Jugendexemplare mit der Parabelmündung als momentane Endmündung praktisch nicht gefunden werden, läßt sich eventuell mit mangelnder Erhaltungsfähigkeit beantworten. Inwieweit nämlich die vorübergehenden Mündungen im Moment ihrer Ausbildung überhaupt erhaltungsfähig, bzw. inwieweit sie erst im weiteren Wachstum verstärkt wurden, bleibt dahingestellt. Zudem dürfte sich das Gehäusewachstum — zumindest der Mikroconchen — auf einen relativ kurzen Lebensabschnitt beschränkt haben (Höllder 1960), wofür die ausgeprägten Adultmerkmale (Apophysen) sprechen. Die Wahrscheinlichkeit einer juvenilen Einbettung wird dadurch verringert.

Zur Frage eines möglichen Sexualdimorphismus ergeben sich aufgrund der Parabeln wohl keine Anhaltspunkte.

Parabelknoten

Unter Parabelknoten versteht man meist nach hinten etwas überlappende, kleine Tuberkel bis Knoten in der marginalen Parabelbucht, nahe der Ventrolateralkante, die nach Arkell (1957) unabhängig von der normalen Knotenbildung sein sollen. Nach dieser Definition scheiden weitgehend die Knoten der Aspidoceraten aus, da sie zwar in der Parabelbucht gelegen, aber Bestandteil des primären Skulpturplanes sind. Auch aufgrund der Genese kann wohl eine Gleichstellung der Parabelknoten von Perisphincten und der Aspidoceraten-Knoten nicht erfolgen (s. u.). Das Analogon zu den perisphinctischen Parabelknoten scheint bei den Aspidoceraten eher der sekundäre Trennboden in den Stachel- bzw. Spatelknoten (vergl. Miller 1968) zu sein.

Teisseyre (1889) deutet die Entstehung eines perisphinctischen Parabelknotens als sekundäre Schalenbildung durch Abscheidung des hinter dem Mundsaum gelegenen, ausgestülpten Mantels. Stieler (1923) konnte an Perisphinctiden der Formenreihe *Grossouvria evolutus* mit teilweiser Schalenerhaltung feststellen, daß die Knoten hinten und seitwärts unter die als Bruchlinie erscheinende Parabellinie untertauchen. Ihre Oberfläche war von unregelmäßigem Relief und ohne Anwachsflächen. Wohl eine Bestätigung der flächenhaften, sekundären Entstehung durch die Manteloberfläche.

Voraussetzung für die Bildung eines Parabelknotens wäre somit lediglich eine Schalenöffnung in einem Bereich hinter den Mundrandepithel. Wenn diese Theorie richtig ist, mußte ein Ammonit auch in der Lage gewesen sein, eine mechanisch verursachte Öffnung der Schale irgendwo im Bereich der Wohnkammer analog auszuheilen. Tatsächlich gibt es Regenerationen solcher Verletzungen, über deren Ausheilmechanismus jedoch noch keine Klarheit herrscht. So bildet beispielsweise Bayer einen *Normannites spec.* aus dem mittleren

Bajocien (1970 Taf. 7 Fig. 2) mit einer Verletzung des hinteren Wohnkammerbereiches ab. An der ehemaligen Verletzungsstelle treten drei nach hinten geneigte Rippen auf. Die erste hiervon überlappt nach hinten, formal ähnlich einem Parabelknoten, die letzte normale Rippe. Im gesamten Ausheilungsbereich fällt eine Schwellung auf, die nach Bayer durch den nach außen gequollenen Weichkörper, auf dessen Oberfläche sich dann die Schale bildete, hervorgerufen worden sei. Die Rippen, die ja der Manteloberfläche wohl wie einem Steinkern aufgeprägt waren, seien durch dieses Quellen verzerrt, d. h. breiter und in ihrer Anzahl reduziert worden (3 Rippen statt 6).

Ähnliche Stücke liegen mir von Drügendorf vor. Bei dem auf Abb. 6 gezeigten Exemplar handelt es sich um einen *Ataxioceras* (*Parataxioceras*) *spec.* Neben der gleichen Ausbildung der Rippen im Ausheilungsbereich und der lokalen Gehäuseverbreiterung, fällt ebenfalls das Überlappen nach hinten über den ungestörten Schalen teil auf (siehe Pfeil).

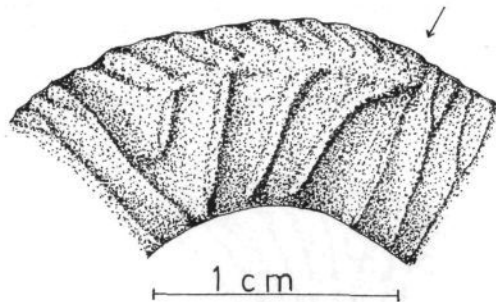


Abb. 6. *Ataxioceras* (*Parataxioceras*) *spec.* mit einer ausgeheilten Verletzung im hinteren Wohnkammerbereich und der dabei entstandenen Überlappung (Pfeil).

Inwieweit die Theorie von Bayer, die ja im wesentlichen dem geforderten Mechanismus der Parabelbildung entspräche, zutrifft muß dennoch in Frage gestellt bleiben, da ein derartiges Ausheilen auch durch den zurückgezogenen Mantelrand möglich sein könnte: Die Schrägstellung der regenerierten Rippen wäre dann eine Folge des Zurückziehens. Die Breite und Weitständigkeit der Rippen entspräche dem gerade am Mundsaum auszubildenden Skulpturplan. Das geringe Überlappen der Ausheilstelle könnte durch ein Umgreifen des Mantelrandes um die Bruchkante zustande kommen. Ein ähnlicher Mechanismus zeigt sich nämlich bei eigenen Versuchen mit

Weinbergsschnecken, die jedoch noch nicht abgeschlossen sind (vergl. auch Meisenheimer 1912). Künstlich beigebrachte Schalenverletzungen bis etwa eine viertel Windung hinter dem Mundrand bewirkten bei ihnen sofortiges Zurückziehen des Mantelrandes an die hintere Bruchkante. Liegt die Verletzung etwa eine halbe Windung zurück, ist die Weinbergsschnecke anscheinend nicht mehr in der Lage, diese mit dem Mundrandepithel auszuheilen. Derartige Versuche können jedoch nur Hinweise geben und keine Beweiskraft haben, da durch die Perlmutter-Abscheidung (z. B. Septenbau!) bei Ammoniten sicher andere Mechanismen zur Ausheilung möglich sein konnten.

Sicher aber bleibt, daß ein Ammonit im Stande war, Lücken in der Schale, die hinter dem Mundrand gelegen waren, auszuheilen.

Um detailliertere Einblicke in das Wesen der Parabelknoten zu erhalten, seien der Betrachtung einige Exemplare mit der häufig auftretenden, einseitigen Verletzungsfolge, die als *forma verticata* Hölder 1956 bezeichnet wird, zugrundegelegt. Die Rippenscheitelung ist eine der typischen, lt. Hölder (1956) genormten Anomalien, die bei fast allen gerippten Jura- und Kreideammoniten gefunden werden kann. Das gleiche Phänomen findet sich sehr häufig bei Weinbergsschnecken, wobei hier die Anwachsflächen, in Ermangelung von Rippen, der Scheitelung unterworfen sind. Längs einer spiral verlaufenden Furche ziehen sich die Rippen, bzw. Anwachsflächen, je nach Ausmaß der Verletzung mehr oder weniger stark nach hinten, wodurch der Scheitel entsteht. Es liegt offenbar infolge einer Schalen- und Mantel epithelverletzung bzw. ihrer Vernarbung ein partieller Wachstumsverzug vor. Liegt nun der Scheitel gerade im Bereich der marginalen Parabelbucht, so lassen sich verschiedene Auswirkungen auf die Parabelbildung feststellen:

1. Infolge der Verletzung wird auf der anomalen Flanke keine Parabelmündung ausgebildet (Abb. 7 unten).
2. Durch den Wachstumsverzug im Scheitelbereich geht die Parabelbucht als sowieso rückwärts gerichteter Bestandteil in den Scheitel ein. Sie wird praktisch annulliert, es bildet sich kein Parabelknoten (Abb. 7 oben).
3. Bildet der Scheitel gerade die dorsale (oder ventrale) Begrenzung der Parabelbucht, erfährt diese eine zusätzliche Erweiterung. Als Folge bilden sich mitunter wesentlich größere Parabelknoten als auf der „gesunden“ Seite innerhalb derselben Parabellinie (Abb. 8).
4. Ist der Wachstumsverzug durch den Scheitel nur gering, so daß er die marginale Parabelbucht nicht auszugleichen vermag, wird unbeeinflusst vom Scheitel ein Parabelknoten ausgebildet, unter dem der Scheitel vorübergehend unterzutauchen scheint (Abb. 9).

Wäre der Parabelknoten eine Bildung des vorderen Mantlelepitheles, das die übrige Schale ausscheidet, müßte er doch wohl bei dem unter 4. aufgeführten Phänomen die gleiche Narbenbildung zeigen. Da

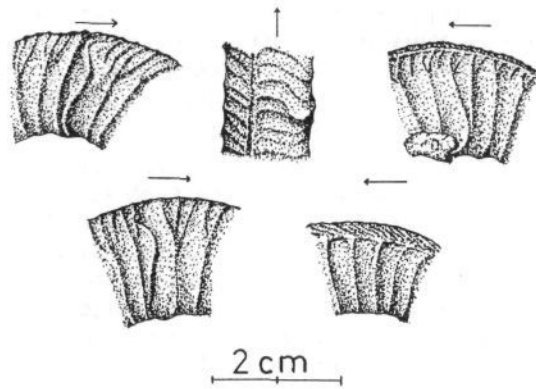


Abb. 7. Infolge einer Rippenscheitelung einseitige Unterdrückung der Parabel bei *Perisphinctes (Orthosphinctes) polygyratus* (Rein.). Die unterschiedliche Windungshöhe der rechten und linken Flanke beruht auf Verdrückung im Sediment (unten).

Die marginale Parabelbucht wird durch den Scheitel praktisch annulliert (oben).

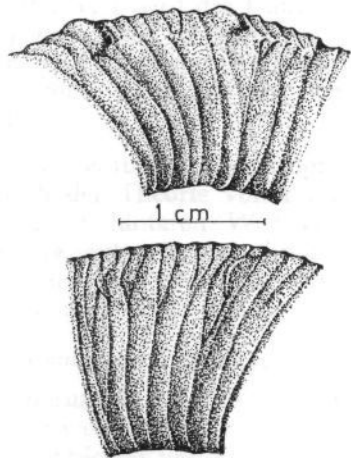


Abb. 8. Durch den Scheitel an der Dorsalseite der marginalen Parabelbucht wird diese erweitert. Es kommt zur Bildung größerer Parabellknoten, Innenwindung eines *Ataxioceras* sp..

dies nicht zutrifft, muß man wohl annehmen, daß der Parabelknoten von einem anderen Bereich des Mantels ausgeschieden wurde. Eine weitere Bestätigung für die Theorie von Teissyre (1889).

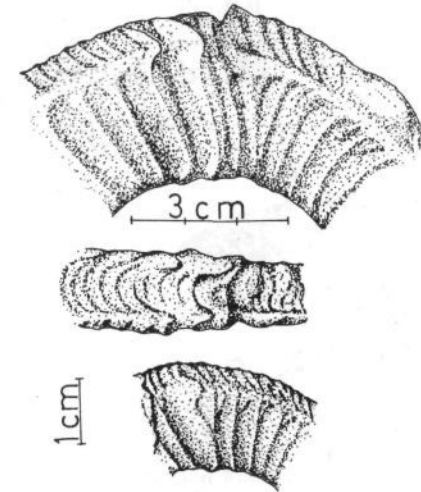


Abb. 9. Die Parabelknoten überlagern den Scheitel ungestört bei *Perisphinctes (Orthosphinctes) polygyratus* (Rein.) (zwei Exemplare).

Eine völlig andere Entstehung liegt den „Parabellknoten“ der Aspidoceraten zugrunde. Diese haben nämlich etwa parabellparallele Anwachslineien und verraten damit ihre Bildung durch den Mantelrand. Zudem scheidet schon die Möglichkeit einer Entstehung durch die Manteloberfläche vielfach aufgrund der bizarren Dornenform aus, da der Weichkörper mit Sicherheit nicht in Form eines spitzen Dorns, Spatel- oder Schaufelknotens aus der Parabelbucht quellen konnte. Anders verhält es sich dagegen mit den „Trennböden“ (vergl. Miller 1968) in den Aspidoceraten-Dornen. Sie dürften von der Manteloberfläche, die ein wenig in den hohlen Dorn, wie in eine Schalenöffnung, hineinquoll, als sekundäre Lamelle ohne Anwachslineien abgeschieden worden sein (vergl. Miller 1968, S. 29). Nur die Trennböden stellen somit die Parallele zu den Parabelknoten der Perisphincten dar.

Während den Aspidoceraten-Knoten infolge ihrer spezialisierten und regelmäßigen Ausbildung sicher eine spezifische Funktion, vielleicht der Stabilisation des Gehäuses im Wasser (Zeiss 1962, S. 38), zukommt, läßt sich den perisphinctischen Parabelknoten nur schwer eine ähnliche Aufgabe zuschreiben.

Bei der Durchsicht der Parabel-tragenden Perisphincten fällt eine starke Varianz in der Knotenbildung auf. So bildet beispielsweise B u k o w s k i (1887, Taf. 18 Fig. 2–6) einige Exemplare von „Perisphinctes Claromontanus“ aus dem Oxford mit extrem großen Knoten ab, welche bis zu drei Sekundärrippen queren. Von solchen Extrema bis zum gänzlichen Fehlen eines Knotens kommen alle Übergänge vor. S c h a i r e r (1967) berücksichtigte vor allem berippte Parabelbucht-Füllungen. Es bleibt nun die Frage zu klären, wovon der Habitus eines Parabelknotens abhängig ist:

Wie aus dem oben beschriebenen Fall 3 (Abb. 8) ersichtlich ist, hängt die Größe des Knotens von der Größe der marginalen Parabelbucht ab. Er wird somit in seiner Gestalt von den jeweiligen individuellen Bedürfnissen bestimmt. Ausschlaggebend für die Größe der Parabelbucht ist im Normalfall vor allem die Größe des vorgezogenen Externlappens, die starken individuellen Schwankungen unterworfen ist. Da aber bei etwa gleich großen Parabelbuchten mitunter auch sehr unterschiedliche Knoten entstehen können, muß wohl noch ein weiterer, vom Weichkörper abhängiger, Faktor den Habitus beeinflussen. Hierfür könnte sich eventuell die Stellung des Mantelrandes in der Parabelbucht zu Beginn des wieder einsetzenden Wachstums anbieten (vergl. Abb. 10). Ist der Mantelrand weit vorgeschoben, so kann auch bei kleinerer Bucht eine größere Lücke bleiben (Abb. 10 a, c); umgekehrt wohl auch bei weiter zurückgezogenem Mantelrand nur eine kleine Lücke bei größerer Marginalbucht (Abb. 10 b, d). Im letzten Fall wird der Hauptteil der Marginalbucht vom Epithelrand zugebaut nach dem normal festgelegten Skulpturplan, d. h. es werden Sekundärrippen eingebaut, die aufgrund ihres gesonderten Wachstums nicht mit den Rippen auf der Externseite korrelieren können.

Daß die Rippen eventuell durch Skulpturprägung auf der Manteloberfläche, ähnlich der Theorie von B a y e r über Ausheilprozesse bei Verletzungen im hinteren Wohnkammerbereich, wie T e i s s e y e r e (1889) vermutet, ist unwahrscheinlich, da sie sich von den normalen Sekundärrippen weder in ihrer Form und Umrißschärfe, noch in ihrer Neigung unterscheiden.

Die Zusammenfassung der Ergebnisse zeigt, daß

1. eine Differenzierung in scheinbare Parabelknoten, die vom Mantelrand gebildet wurden, und Parabelknoten, die von der Manteloberfläche abgeschieden wurden, notwendig ist. Während sie im ersten Falle (Aspidoceraten) Bestandteil des Skulpturplanes sind, müssen sie bei den Perisphincten wohl lediglich als natürliches Regenerationsvermögen der Schale angesehen werden.

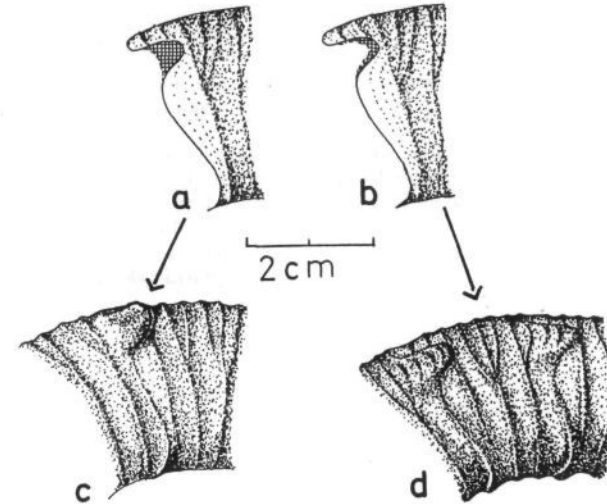


Abb. 10. Der vermutliche Zusammenhang zwischen Stellung des Mantelrandes in der Parabelbucht und dem gebildeten Knoten. a. Mantelrand weit vorgeschoben; in der entstehenden Lücke bildet sich ein Parabelknoten (c). b. Mantelrand zurückgezogen; die Parabelbucht wird vom Mantelrand nach dem normalen Skulpturplan gefüllt (d).

2. Ein Ammonit war vermutlich im Stande mechanisch oder durch spezielles Gehäusewachstum bedingte Öffnungen der Schale sekundär mit Hilfe des in die Öffnung quellenden Mantels auszuheilen. Die Bildung eines Parabelknotens erfolgte demnach nur im Bedarfsfall.

Die Frage nach dem zeitlichen Moment der Knotenbildung läßt sich aus der Beobachtung, daß der Knoten nach vorne meist stufenlos in das Gehäuse eingepaßt ist (vergl. St i e l e r 1923), leicht als \pm gleichzeitig mit dem Weiterwachsen der Schale nach dem Wachstumsstau und dem damit verbundenen Vorschieben des Mantel-epithels beantworten.

Literatur

- Ar k e l l, W. J.: Mesozoic Ammonoidea. in „Treatise on Invertebrate Paleontology, L, Lawrence/Kans. 1957.
- B a y e r, U.: Anomalien bei Ammoniten des Aaleniums und Bajociums und ihre Beziehung zur Lebensweise. — N. Jb. Geol. Pal., Abh. **135**, 19–41, Stuttgart 1970.
- B r i n k m a n n, R.: Statistisch-Biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung. — Abh. Ges. Wiss., Göttingen, Math.-phys. Kl. N. F., **13**, 1929.

- Bukowski, G.: Über die Jurabildungen von Czenstochau in Polen. — Beitr. Paläontol. Österr.-Ung., *Orients*, **5**, Hft. 4, 75—171, Wien 1887.
- Douvillé, H.: Note sur l'Ammonite pseudo-anceps et sur la forme de son ouverture. — Bull. Soc. Géol. Fr., (3), **8**, Paris 1880.
- Hauerstein, G.: Perisphinctes (Arisphinctes) aus der Plicatilis-Zone Mittel-Oxfordium von Blumenberg/Südbaden (Taxionomie, Stratigraphie). — Diss. München 1966.
- Hiltermann, H.: Stratigraphie und Palaeontologie der Sonnienschichten von Osnabrück und Bielefeld. 1. Teil: Stratigraphie und Ammonitenfauna. — Palaeontogr., **90**, Abt. A, 109—209, Stuttgart 1939.
- Hölder, H.: Über Anomalien an jurassischen Ammoniten. — Pal. Z., **30**, 95—107, Stuttgart 1956.
- : Zur Frage des Wachstumsendes bei Ammoniten. — Pal. Z., **34**, 61—88, Stuttgart 1960.
- : Anomalien an Molluskenschalen, insbesondere Ammoniten und deren Ursachen. — Pal. Z., **44**, 182—195, Stuttgart 1970.
- Klebeberg, R. v.: Die Perisphincten des Krakauer Unterfordiens. Ein Beitrag zur Systematik der Oxford-Perisphincten. — Beitr. Paläontol. Geol. Österr.-Ung., *Orients*, **25**, 151—222, Wien-Leipzig 1912.
- Mangold, C.: Les Perisphinctidae (Ammonitina) du Jura meridional au Bathonien et au Callovien. — Documents des Laboratoires de Geologie la Faculte des Sciences de Lyon, **41**, fas. 2, 1970.
- Meisenheimer: Die Weinbergschnecke. — in Ziegler: Monographie einheimischer Tiere. — Bd. 4, Leipzig 1912.
- Michalski, A.: Notices sur les Ammonites. I. — Bull. Com. Géol., **17**, 61—132, St. Petersburg 1898.
- : Schriften aus dem Nachlaß von A. Michalski. Notizen über die Ammoniten. II. — Mém. Com. Géol., **32**, 100—125, St. Petersburg 1908.
- Miller, A.: Die Subfamilie Euaspidoceratinae Spath (Ammonoidea). Morphologie, Taxionomie, Stratigraphie, Phylogenie. — Diss. Tübingen 1968.
- Nikitin, S.: Die Cephalopodenfauna der Jurabildungen des Gouvernements Kostroma. — Petersburg 1884.
- : Über die Parabelknoten bei den Ammoniten. — N. Jb. Min. etc., 1890, 187—190, Stuttgart 1890.
- Pompeckj, J. F.: Über Ammonoideen mit „anormaler Wohnkammer“. — Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württembg., **50**, 220—290, Stuttgart 1894.
- Quenstedt, F. A.: Der Jura. — Tübingen 1858.
- : Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. — Stuttgart 1885—88.
- Schairer, G.: Biometrische Untersuchungen an Perisphinctes, Ataxioceras, Lithacoceras der Zone der Sutneria platynota der Fränkischen Alb. — Diss. München 1967.
- Schindelwolf, O. H.: Entwurf einer Systematik der Perisphincten. — N. Jb. Min. etc., Abt. B, Beil. — Bd. **52**, 309—343, Stuttgart 1925.
- : Zur Systematik der Perisphincten. — N. Jb. Min. etc., Abt. B, **55**, 497—317, Stuttgart 1926.
- Siemiradzki, J. v.: Monographische Beschreibung der Ammonitengattung Perisphinctes. — Palaeontogr., **45**, 69—352, Stuttgart 1898/1899.
- Stieler, L.: Anomale Mündungen bei Inflaticeraten. — N. Jb. Min. etc., Abt. B, **47**, 295—346, Stuttgart 1923.
- Teisseyre, L.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Ornamentone im Gouvernement Rjasan. — Sitzungsber. Wiener Akad., 1883, I, 608—624, Wien 1883.
- Teisseyre, L.: Über die systematische Bedeutung der sogenannten Parabeln der Perisphincten. — N. Jb. Min. etc., Beil. — Bd. **6**, 570—643, Stuttgart 1889.
- Weber, E.: Gedanken zur biologischen Deutung der Schalenskulptur, zur Lebensentfaltung und zum Lebensbild der jüngeren skulpturtragenden Ammoniten (Meso- und Neoammonoidea). — Z. dt. geol. Ges., **109**, 389—398, Hannover 1957.
- Zeiss, A.: Die Ammonitengattung Paraspidoceras L. F. Spath. — Erlanger Geol. Abh., **41**, Erlangen 1962.