

Zur Ontogenie und Variabilität des jurassischen Ammoniten *Leioceras opalinum*

Ontogeny and Variability of the Jurassic Ammonite
Leioceras opalinum

Von

Ulf Bayer, Deizisau

Mit 10 Abbildungen und 1 Tabelle im Text

BAYER, U.: Zur Ontogenie und Variabilität des jurassischen Ammoniten *Leioceras opalinum*. [Ontogeny and Variability of the Jurassic Ammonite *Leioceras opalinum*.] N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 140, 306—327, Stuttgart 1972.

Summary: The ontogenetic development of representative parameters such as septal distance, coiling spiral, umbilical spiral, whorl width, and area of whorl section in *Leioceras opalinum* shows that growth is strongly programmed and is subdivided by four abrupt changes. All of the observed variation arises during the embryonic stages or as a result of the last change in growth pattern. The apparent polymorphism can be reduced to a simple case of sexual dimorphism.

Key words: Ammonoidea (*Leioceras*), Aalenian, Shell, Biometry, Ontogeny.

Zusammenfassung: Die Untersuchung verschiedener Gehäuseparameter, wie Septenabstand, Gehäusespirale, Nabelspirale, Windungsbreite und Querschnittsfläche, ergab, daß die Ontogenie nach festen Regeln mit vier Wachstumsänderungen abläuft. Die beachtliche Variabilität der Art *Leioceras opalinum* entsteht in zwei Wachstumsabschnitten, während der frühontogenetischen Entwicklung und der letzten Wachstumsänderung. Das dadurch entstehende polymorphe Bild läßt sich auf eine bipolare Potenz zurückführen.

Einleitung

Die Ammoniten gestatten es, am einzelnen Individuum die gesamte Ontogenie des Gehäuses zu verfolgen. Es liegen daher zu diesem Thema eine ganze Reihe von Untersuchungen vor. Das Gehäuse besteht im Wesentlichen aus drei Teilen: der Embryonalkammer mit der anschließenden ersten Windung, der Conothek, d. h. dem eigentlichen Gehäuse und dem Phragmokon. Die Frühontogenie der ectocochliaten Cephalopoden wurde ausführlich durch ERBEN et al. (1969) behandelt und wird deswegen nur randlich

betrachtet. Für Conothek und Phragmokon konnte HÖLDER (1956) an einigen Anomalien zeigen, daß sie nicht vollständig gekoppelt sind. STAHL & JORDAN machten es für kurze Windungsabschnitte wahrscheinlich, daß die Septen in annähernd gleichen Zeitabständen abgeschieden wurden. RIEBER (1963) hat gezeigt, daß Septendrangungen nur bedingt zur Kennzeichnung des Wachstumsendes brauchbar sind, da sie auch während früherer ontogenetischer Phasen auftreten können. HAARLÄNDER (1952) zeigte theoretisch, daß sich die Gehäusespirale nach einer Exponentialfunktion entwickelt, da nur die logarithmische Spirale eine identische Reproduktion des vorhergegangenen Gehäuseabschnitts erlaubt. In neuerer Zeit gewann vor allem die Untersuchung des allometrischen Wachstums an Bedeutung; so beschrieben KULLMANN & SCHEUCH an einigen paläozoischen Ammoniten mehrfache Änderungen der Integrations- und Allometriekonstanten während der Ontogenie. Seit den 1963 erschienenen Arbeiten von CALLOMAN und MAKOWSKY ist die Theorie eines Sexualdimorphismus bei Ammoniten wieder aufgelebt. Verschiedene Bearbeiter (LEHMANN, PALFRAM u. a.) zeigten an Ammoniten mit deutlich unterschiedenen Reifestadien eine weitgehende Übereinstimmung der Innenwindungen und betrachten die bisher zu verschiedenen Arten gestellten Ammoniten als Geschlechtspartner.

Die durchgeführten Untersuchungen zur Ontogenie und Variabilität der Ammoniten werfen eine Reihe von Fragen auf, vor allem ist über die Zusammenhänge zwischen den einzelnen Gehäuseparametern während der Ontogenie nur wenig bekannt. Es soll daher versucht werden, diese Abhängigkeiten aufzuzeichnen und mit der Variabilität der Art zu vergleichen. Die Untersuchungen wurden an *Leioceras opalinum* REINECKE durchgeführt. Das Gesamtmaterial umfaßte rund 1000 Exemplare von nur einem Fundplatz, Heiningen bei Göppingen (Nord-Württemberg) und aus einer eng begrenzten Schicht der *torulosum* Subzone (*opalinum*-Zone, Aalenium). Ein phylogenetischer Trend kann für das Material ausgeschlossen werden, da auch einige Meter höher noch dieselbe Variabilität vorhanden ist. Die Erhaltung der Ammonitengehäuse ist zum größten Teil ausgezeichnet, die Schale besteht vorwiegend aus ursprünglichem Aragonit (s. ANDALIB, 1970). Teilweise vorhandene leichte Deformationen der Gehäuse beeinträchtigen die Meßgenauigkeit im allgemeinen nicht. Die Untersuchungen basieren im wesentlichen auf 46 Längs- und 18 Querschnitten, die durch zusätzliche Untersuchungen ergänzt wurden. Aus Platzgründen wird das statistische Material nicht wiedergegeben. Sämtliche Schliffe befinden sich jedoch neben dem abgebildeten Material unter den Nummern S 1200—1298 im Geologischen Institut der Technischen Universität Stuttgart.

Dank

Über das Manuskript diskutierte ich mit Herrn Dr. J. KULLMANN, Tübingen, Herrn J. SENIOR, Durham und Herrn Dr. B. ZIEGLER, Stuttgart, der mir einige wertvolle Anregungen gab. Einblick in ihre Sammlungen gaben mir die Herren E.

und H. SCHNEIDER, Göppingen. Letzterer überließ mir einiges Material. Die Firma Ziegelwerk Mohring OHG gestattete mir freundlicherweise die Aufsammlungen in der Tongrube. Nicht zuletzt danke ich auch meinem Vater für seine Hilfe bei der Aufsammlung und Präparation des Materials.

Untersuchungen

Septenabstände

Während vom vorderen Mantelrand das Gehäuse kontinuierlich angebaut wird, scheidet der hintere Mantel in rhythmischen Abständen die Trenn- und Stützfunktionen erfüllenden Septen ab. Bei gleichbleibender Wachstumsgeschwindigkeit wäre zu erwarten, daß die Winkeldistanz der

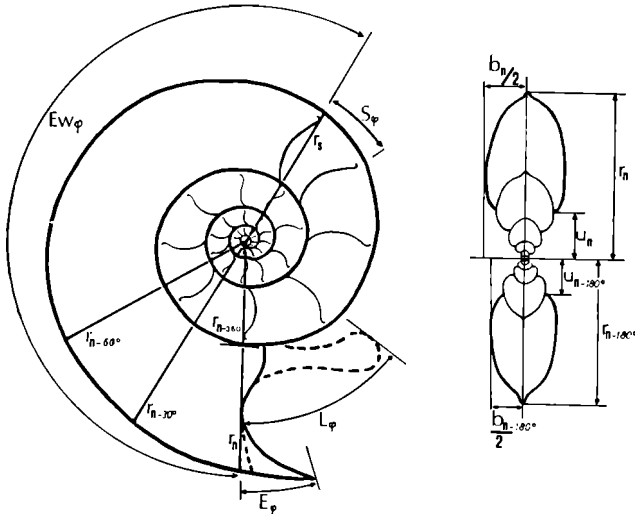


Abb. 1. Die verwendeten Maße: A) Längsschnitt (Medianschnitt): S - Septenabstand, r_s - auf das Septum bezogener Radius, r_n - Radius der Gehäusespirale im Abstand von 30° gemessen, E_w - Endwohnkammer, bzw. deren Länge, L - Lateralfortsätze, E - Externfortsatz; B) Querschnitt: r_n - Gehäuseradius, u_n - Radius der Gehäusespirale, $b_n/2$ - halbe Windungsbreite, Abstand der Meßpunkte 180° .

Septen konstant ist, die linearen Abstände dagegen proportional dem Gehäuseradius wachsen. Daher wurden an fototechnischen Vergrößerungen von Längsschliffen (Medianschliffen) die Septenabstände in Altgrad gemessen, um den Trend der Größenzunahme zu eliminieren, wodurch echte Schwankungen deutlicher zum Ausdruck kommen. Die Entwicklung von Conothek und Phragmokon ist eine Funktion des Winkels. Da der Beginn der Spirale jedoch oft wegen Beschädigungen der innersten Gehäuseteile nicht sicher zu bestimmen ist, lassen sich auf dieser Basis keine Vergleiche zwischen den Wachstumskurven verschiedener Individuen durchführen. Es mußte daher

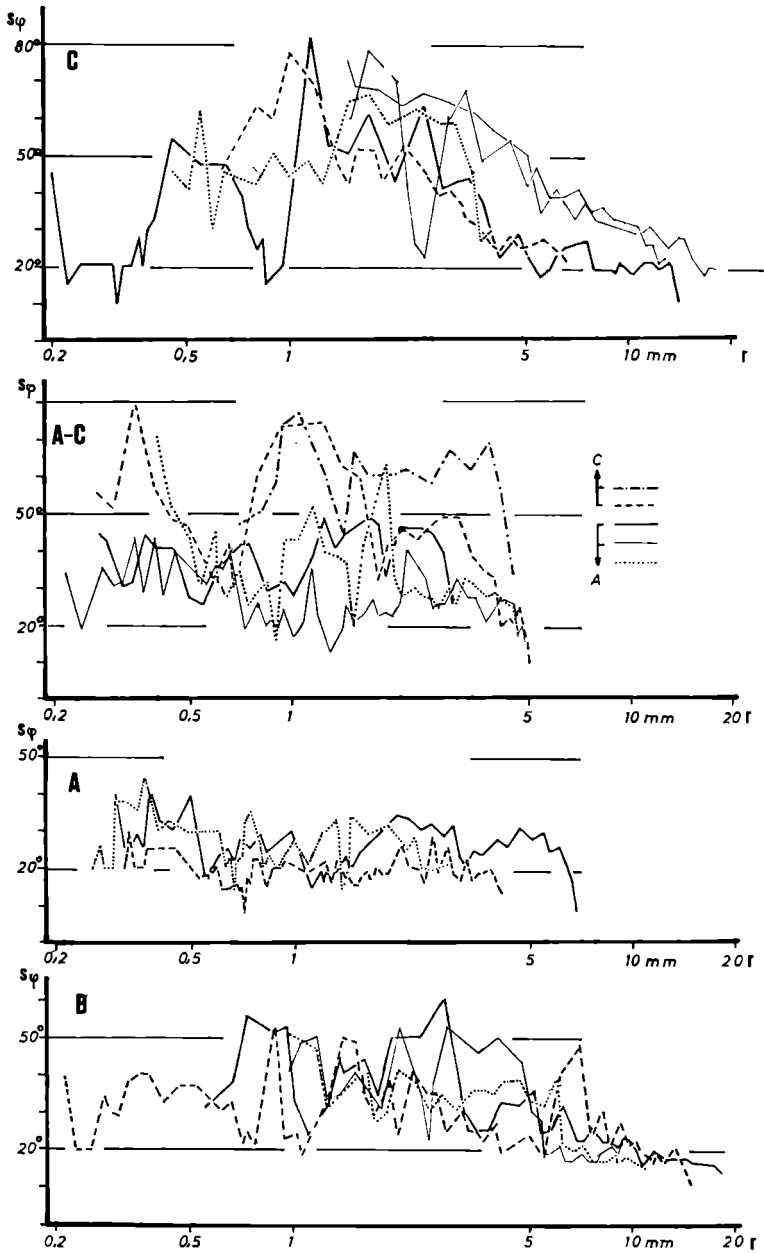


Abb. 2. Die Entwicklung des Septenabstandes bezogen auf den Gehäuseradius in Einzelkurven. Deutlich sind die einzelnen größenabhängigen Minima zu erkennen. Die Gliederung in Gruppen soll spätere Vergleiche vereinfachen, sie hat keine systematische Bedeutung.

der Radius als Bezugsbasis gewählt werden, um die Vergleiche durchführen zu können. Wie sich unten zeigen wird, ergeben sich jedoch auch hier sinnvolle Beziehungen. In Hinsicht auf die später zu besprechenden Gehäusemaße werden im Folgenden neben dem Radius die um die Wohnkammerlänge berichtigten Windungszahlen verwendet. Eine solche Berichtigung ist erforderlich, da die Abscheidung der Septen am hinteren, die des Gehäuses am vorderen Mantelrand erfolgte. Zeitgleich abgeschiedenem Schalenmaterial sind damit zwei Radien zugeordnet (r_n — der dem Gehäuse, r_s — der dem Septum zugeordnete Radius), deren Differenz von der Wohnkammerlänge abhängig ist.

Trägt man die Septenabstände als Funktion des Radius auf, so ergeben sich beträchtliche Schwankungen. Die verschiedenen Perioden der Septendrängung fallen dabei für alle untersuchten Stücke in bestimmte Größenbereiche, sind also größenabhängig. Die beobachtete Streuung ist etwas größer als die wahre Variabilität, da der Radius, der als Größenmaßstab verwendet ist, selbst Schwankungen während des Wachstums aufweist (s. S. 311). Für die Entwicklung der Septenabstände läßt sich damit eine allgemeine Beschreibung für *Leioceras opalinum* geben:

Septendrängungen treten auf die Mündung bezogen (s. o.) am Ende der ersten Windung auf (r_s um 0,25 mm), zu Beginn der dritten Windung (r_s um 0,9 mm) und beim Eintritt des Reifestadiums. Zwischen den Drängungen liegen Perioden größerer Septenabstände. Ab dem Ende der vierten,

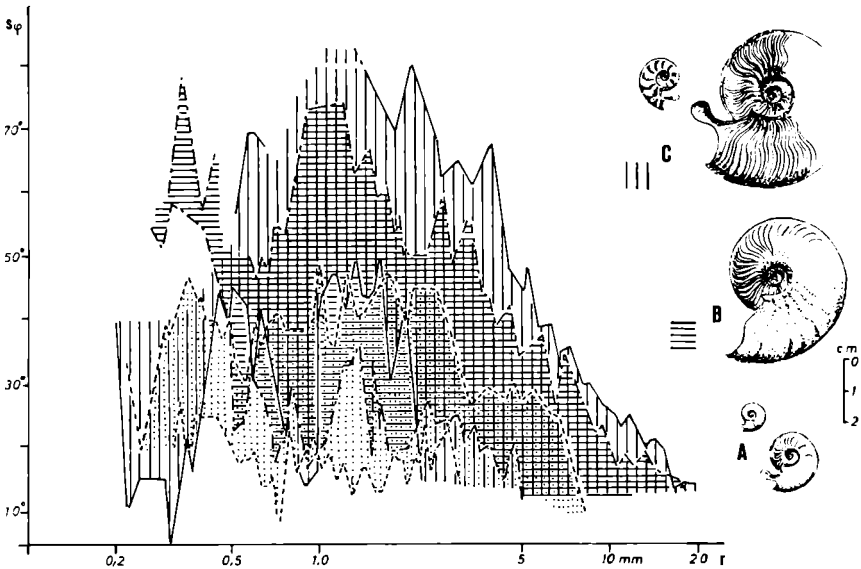


Abb. 3. Summenkurven der Septenabstandsentwicklung für die eingeführten Gruppen bezogen auf den Gehäuseradius und Vergleich mit den typischen Gehäuseformen.

Anfang der fünften Windung kommt es bei allen Stücken zu einem Abbau der Septenabstände („Reifestadium“), der allerdings unterschiedlich schnell vor sich geht und die Endgröße des Tieres bestimmt. Vereinzelt tritt während der Abbauphase noch eine kurze Zacke mit größeren Septenabständen auf. Zwischen den Individuen gibt es beträchtliche Unterschiede im durchschnittlichen Septenabstand. Es bestehen jedoch zwischen den flachsten und höchsten Kurven sämtliche Zwischenstufen, und es ergibt sich keine Möglichkeit, irgendwelche Abgrenzungen vorzunehmen. Trotzdem wurde zur vereinfachten weiteren Untersuchung der Komplex in drei Gruppen gegliedert, wobei jedoch schon weitere morphologische Merkmale berücksichtigt wurden. Die Gruppen wurden mit A - kleine Exemplare mit geringen Septenabständen, B - mittlere bis große Formen mit mäßig großen Septenabständen und C - kleine bis mittelgroße Exemplare mit großen Septenabständen bezeichnet.

Während die frühen Septendrängungen recht gleichförmig ausgebildet sind, treten bei der letzten Drängung starke Unterschiede auf, was sie besonders interessant macht. Eine abrupte Drängung weniger Septen kennzeichnet kleine Endgrößen, ist jedoch nicht auf sie beschränkt. Die mittelgroßen und großen Exemplare zeigen z. T. eine gleichmäßige, stetig zunehmende Drängung. Daneben gibt es Formen, bei denen die Septenabstände nach einer abrupten Drängung wieder zunehmen, um erst dann langsam auszugleiten. Man gewinnt dabei den Eindruck, daß an ein abgeschlossenes Wachstum ein erneuter Schub „angehängt“ wird.

Setzt man die von STAHL & JORDAN an kurzen Windungsabschnitten gemachte Beobachtung, daß die Septen in gleichen Zeitabständen abgeschlossen wurden, als Prämisse, so kann eine hypothetische Zeitfunktion des Wachstums gebildet werden. Der Gehäuseradius wird dabei als Funktion der Septenteilsommen betrachtet. Im Gegensatz zur vorherigen Darstellung fallen die Zeitpunkte der Septendrängungen nun nicht mehr zusammen, diese sind ausschließlich von der Gehäusegröße abhängig. Dagegen zeigt die Streuung der Kurven eine starke Ähnlichkeit zur vorhergehenden Betrachtung. Es ergibt sich dieselbe Verteilung in klein- und großwüchsige Formen innerhalb zweier, durch den Septenabstand gegebener Gruppen. Als Ursache dafür könnten unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten angenommen werden.

Gehäusespirale

Die Gehäusespirale wurde durch ihr absolutes Wachstum untersucht (r_n/r_{n-q} , $q = \text{const.}$). Die Interpretation erfolgte über die graphische Darstellung, da die berechneten Zuwachsfaktoren unbefriedigend waren und Fehler dabei noch verstärkt werden. Die einzelnen Wachstumskurven können nicht unbedeutend von der theoretischen logarithmischen Spirale abweichen. Die Abweichungen bestehen aus Schwingungen um die theoretische Spirale. Es ist zu prüfen, ob die Ursache dafür nicht in Meßfehlern

liegt, die durch unexaktes Festlegen des Mittelpunktes entstanden sind. Man müßte dann jedoch erwarten, daß die Schwingungen konstante Perioden aufweisen. Dies ist nicht der Fall, was darauf hindeutet, daß echte Änderungen des Wachstums vorliegen. Betrachtet man die Bereiche geringeren Wachstums, so stellt man fest, daß sie besonders am Ende der ersten, am Anfang der dritten und der fünften Windung auftreten, bzw. am Wachstumsende. Diese Perioden verzögerten Wachstums liegen nun im selben Bereich, wie dies für die Septenabstände beobachtet werden konnte. Zum selben Ergebnis kommt man, wenn man Septenabstandsentwicklung und Gehäusespirale eines Individuums vergleicht.

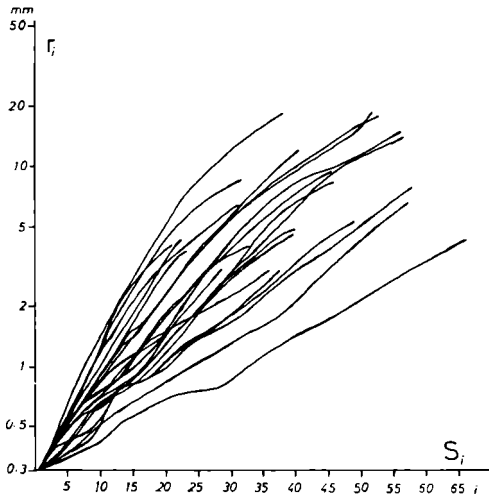


Abb. 4. Die Entwicklung des Gehäuseradius in Abhängigkeit von der Septenzahl kann als hypothetische Zeitfunktion aufgefaßt werden. Danach würden sich keine Beziehungen zwischen Endgröße und Alter ergeben.

Daneben sind die Verlagerungen der Kurvenabschnitte unterschiedlich stark. Überträgt man die bei den Septenabständen gebildeten Gruppen, so ergibt sich, daß die Schwankungen der Septenabstände denen der Spirale annähernd proportional sind. Auch die Verhältnisse beim Übergang zum Reifestadium entsprechen sich weitgehend. Es ergibt sich damit eine enge Korrelation zwischen Gehäusespirale und Septenabstandsentwicklung.

Windungsbreite, Windungshöhe, Nabelspirale

Während die Gehäusespirale auf ihr absolutes Wachstum untersucht wurde, wird hier das allometrische Wachstum zur Spirale betrachtet. Windungshöhe (h) und Nabelspirale, bzw. deren Radius (u) stehen in sehr enger Beziehung: $h = r - u$. Es genügt daher, wenn die beiden Spiralen unter-

sucht werden. An Querschnitten ist die Vermessung der Nabelspirale hinreichend genau möglich. Bei der Bearbeitung vollständiger Stücke erwies es sich jedoch, daß die Windungshöhe technisch einfacher zu behandeln ist (s. u.).

Die Windungsbreite verändert sich auf der ersten Windung nur sehr gering, an ihrem Ende kommt es dann jedoch zu einer starken Zunahme. Verzögerungen treten zu Beginn der dritten und am Ende der vierten Windung auf. Zwischen diesen Verzögerungen liegen Phasen stärkeren Wachstums. Auf der zweiten Windung entwickelt sich die Windungsbreite nahezu isometrisch zur Gehäusespirale, danach negativ allometrisch. Betrachtet man

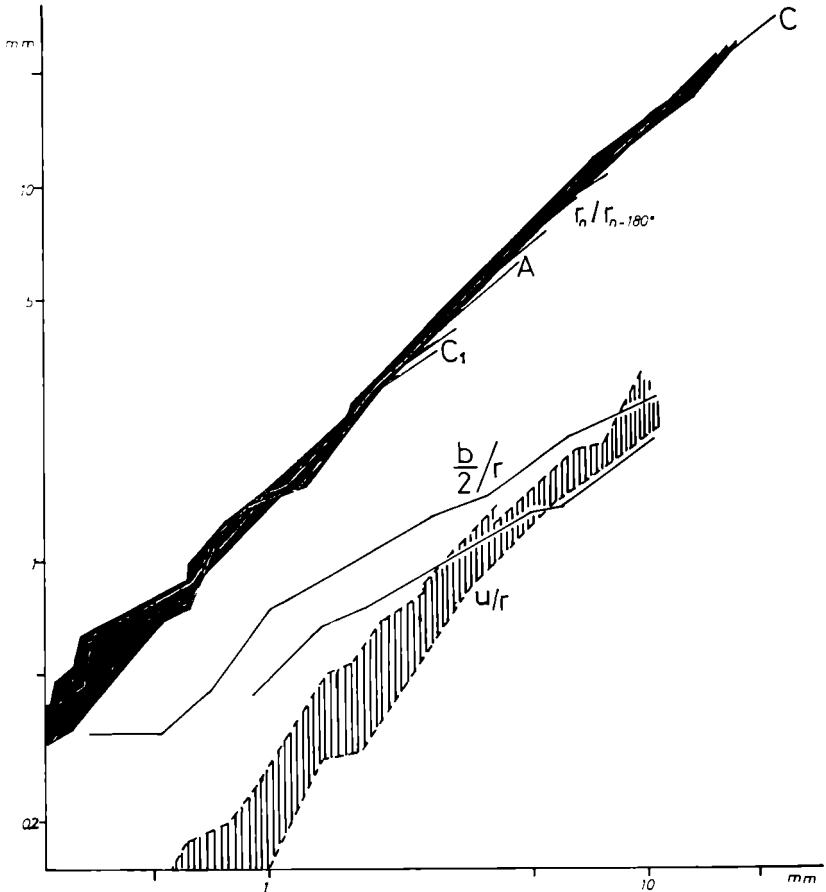


Abb. 5. Summenkurven der Gehäusemaße. Windungsbreite und Nabelspirale sind als Abhängige der Gehäusespirale dargestellt. Die Gehäusespirale ist durch ihr absolutes Wachstum wiedergegeben. In diese Summenkurve sind typische Einzelkurven der Gruppen A, C und C_1 eingetragen.

wieder die Lage der vorne definierten Bayer Individuengruppen im gesamten Streubereich der Windungsbreite, so liegen die mittelgroßen bis großen Formen in der Mitte, die Gruppe A mit engstehenden Septen zeigt eine sehr geringe Windungsbreite, die kleinwüchsigen Formen der Gruppe C mit großen Septenabständen (als C₁ ausgeschieden) dagegen weisen überdurchschnittliche Windungsbreiten auf. Auch bei diesem Parameter bleibt die Aufspaltung willkürlich, da sämtliche Zwischenformen vorhanden sind.

Die Nabelweite verhält sich ganz ähnlich der Windungsbreite. Auch hier treten zu Beginn der dritten und am Ende der vierten Windung Knickstellen auf. Zu einer großen Windungsbreite gehören im allgemeinen große Nabelweiten und umgekehrt. Damit zeigen sich die bisher besprochenen Parameter weitgehend korreliert.

Querschnittsfläche

Während Änderungen der Gehäusespirale, Nabelspirale und Windungsbreite zwar zu einer Neugestaltung der Gehäuseform führen, den Weichkörper aber nur geringfügig betreffen müssen, da die Änderung eines Parameters durch die entgegengesetzte eines anderen kompensiert werden kann, nimmt die Querschnittsfläche Einfluß auf diesen. Der Weichkörper muß mit

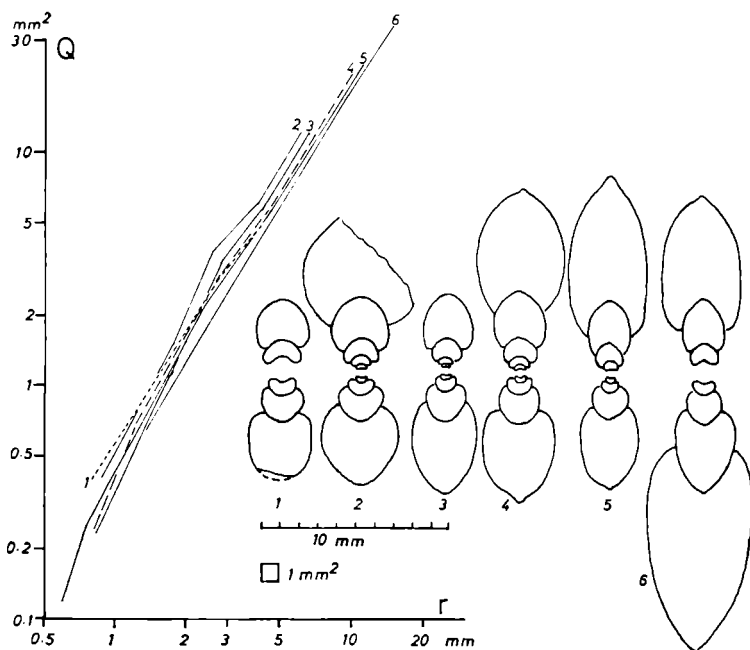


Abb. 6. Entwicklung von Querschnittsfläche und -form. Die zusammengehörigen Teilbilder sind durch Ziffern gekennzeichnet.

einer der Veränderung proportionalen Veränderung reagieren. Da die Änderung der Querschnittsfläche in den unterschiedenen Gruppen verschieden stark ist, muß in Betracht gezogen werden, daß geringe Organisationsunterschiede vorhanden waren. Die stärkste Änderung vor dem Reifestadium ist in der Gruppe C₁ zu beobachten, die schwächste in den Gruppen A und B. (s. Abb. 6).

Skulptur und Querschnitt

Querschnittsform und Skulptur gehören zu den Merkmalen, die sich mathematisch kaum fassen lassen, für die Beurteilung eines Gehäuses jedoch wichtig sind. Die Entwicklung der Querschnittsform geht von der nahezu runden Anfangsröhre durch allometrisch negatives Wachstum von Windungsbreite und Nabelspirale zum hochmündigen, schlanken und scharfgekielten Querschnitt.

Eine deutliche Skulptur tritt im allgemeinen frühestens mit der vierten Windung auf, zuvor sind nur feine Anwachsstreifen zu beobachten. Die Berippung ist in Stärke, Abstand und Verlauf stark variabel. Nach der Form können im wesentlichen sichelförmige und einfach abgeknickte Rippen unterschieden werden. Die Intensität reicht von deutlichen Rippen bis zu flachen Wülsten und Anwachsstreifen. Zu den bisher besprochenen Parametern zeigt die Skulptur einige Beziehungen. Die unter C₁ zusammengefaßten Formen mit weitstehenden Septen besitzen i. a. weitstehende, grobe Rippen, die Gruppen A und B dagegen sehr feine Anwachsstreifen. Die Septendrängungen, vor allem vor dem Wachstumsabschluß, wirken sich auf die Skulptur aus, die in diesem Bereich feiner wird. Vereinzelt auftretende grobe Skulpturelemente auf der Endwohnkammer sind im allgemeinen als alte Mundsäume anzusprechen, was sich aus ihrer Form ableiten läßt.

Endwohnkammer und Mündung

Die bisher betrachteten Merkmale zeigten eine beträchtliche Variabilität, die schon auf den frühesten Stadien determiniert ist. Die Wohnkammer kann nun zum Teil beträchtlich vom vorhergehenden Gehäuse abweichen, so daß dies hier im einzelnen zu besprechen ist. Ein Gehäuse kann sicher als ausgewachsen betrachtet werden, wenn ein typischer Endmundaum, wie z. B. Lateralfortsätze, vorhanden ist und daneben eine Änderung der Gehäuseparameter und Septendrängung auftritt. Die letztgenannten Merkmale haben für sich allein keine Aussagekraft, wie vorne gezeigt wurde.

Die untersuchten *Leioceraten* zeigen zwei typische Mündungsformen, Lateral- und Externfortsätze. Die Lateralfortsätze verlängern das Gehäuse stärker als Externfortsätze, und es besteht eine Tendenz, nur einen Mundsaumtyp auszubilden. Allerdings treten auch Mischformen auf, die sowohl einen externen Fortsatz als auch laterale Fortsätze besitzen.

Untersuchungen über die Länge der Fortsätze wurden an 100 flachgedrückten Ammoniten durchgeführt, die vier Meter über der Fundschicht des restlichen Materials gefunden wurden. Es ergab sich dabei für die Lateralfortsätze eine mittlere Länge von 28° und ein Maximum von 50° . Das Mittel der Externfortsätze dagegen liegt bei 15° . Bei der Ausbildung von Lateralfortsätzen ist der Externfortsatz zurückgebildet, 47 % des untersuchten Materials wiesen einen Externfortsatz von nicht mehr als 1° auf.

Art und Ausprägung des Mundsaums zeigen auch eine Abhängigkeit von der Endgröße des Gehäuses. Bei großen Exemplaren besteht eine Tendenz zur Ausbildung des Externfortsatzes, der hier auch relativ häufig neben den Lateralfortsätzen noch vorhanden ist. Kleine Stücke dagegen tendieren zur Ausbildung von Lateralfortsätzen und weitgehenden Reduktion des Externfortsatzes.

Betrachtet man die Entwicklung der Gehäusemaße im Wohnkammerbereich, so treten einmal starke Unterschiede zur vorhergehenden Entwicklung auf, zum andern zeigt sich eine sehr starke Variabilität, die allerdings vom

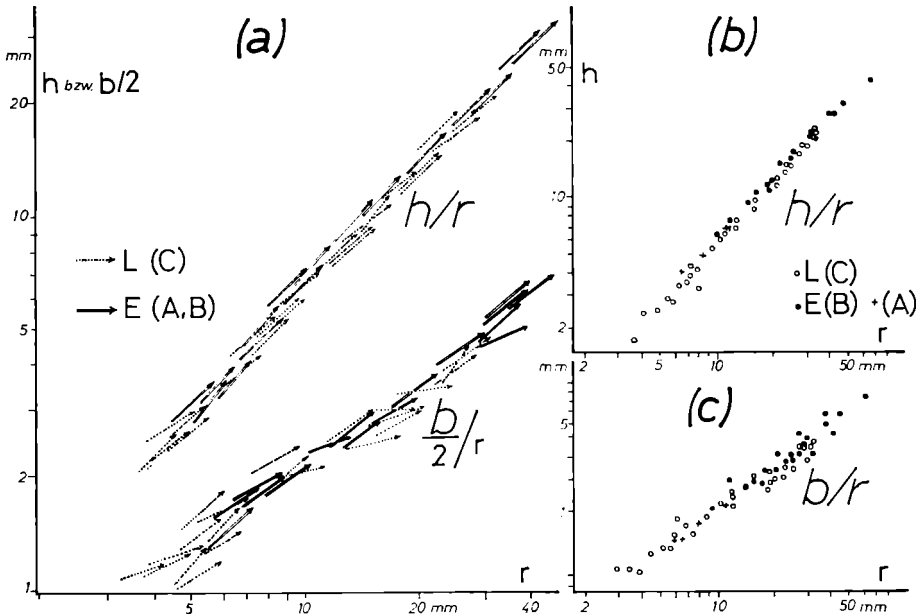


Abb. 7. Die Maßverhältnisse der Endwohnkammer. (a) zeigt die Entwicklungstendenz von Windungshöhe (h) und Windungsbreite ($b/2$) der letzten Windung, die durch die Steigung zwischen zwei Meßpunkten annähernd gegeben ist. Die Darstellung erfolgte für Stücke mit Lateralfortsätzen (L) und Externfortsatz (E) durch unterschiedliche Signaturen. (b) Maße der Mündung mit unterschiedlicher Signatur für die beiden Mündungstypen. Zusätzlich wurde ein weiteres Symbol für die kleinwüchsige Gruppe A verwendet. Deutlich ergibt sich eine bipolare Verteilung für C und B + A.

Endmundsaum abhängig ist, bzw. umgekehrt. Die Nabelspirale eggrediert allgemein im Wohnkammerbereich, zeigt jedoch die stärksten Änderungen bei Formen mit Lateralfortsätzen. Gleichzeitig nimmt der Zuwachs der Windungsbreite ab und dies auch wieder am stärksten bei den Stücken mit Lateralfortsätzen. Dazu kommt, daß die Intensität der Änderungen bei den kleinwüchsigen Formen am stärksten ist und mit zunehmender Endgröße allmählich geringer wird. Die großen Stücke beider Mundsaumtypen weisen dann ähnliche Änderungen der Gehäuseparameter auf. Trägt man die Mündungsmaße in Abhängigkeit vom Radius, gesondert nach Mündungstyp auf, so ergeben sich für die betrachteten Gehäuseparameter Nabelspirale, bzw. Windungshöhe und Windungsbreite bipolare Verteilungen mit einem weiten Überschneidungsbereich. Bemerkenswert ist, daß die kleinwüchsige Gruppe A zwar z. T. Lateralfortsätze zeigt, nach der oben besprochenen Gehäuseentwicklung aber Beziehungen zur Gruppe B aufweist, bzw. von dieser künstlich abgetrennt wurde. Gruppe A schließt sich nun auch in diesen Verteilungen Gruppe B an, liegt aber gleichzeitig im Häufungsbereich der Gruppe C.

Schließlich bestehen zwischen Endmundsaum und Skulptur recht enge Beziehungen. Die sichelförmigen Anwachsstreifen entsprechen vollkommen dem Mundsaum mit Externfortsatz. Die einfach abgeknickten Rippen bilden die Lateralfortsätze vor und führen schon während der Ontogenie zu einer Reduktion des Externfortsatzes. Aber wie bei den anderen Merkmalen kommen auch Zwischenformen vor. Besonders die großwüchsigen Stücke mit Lateralfortsätzen besitzen zeitweilig sichelförmige Anwachsstreifen.

Störungen im Gehäusebau

Störungen des Gehäusebaus treten bei den untersuchten *Leioceraten* nur sehr selten auf. Eindeutige Verletzungen des Mantels, die zu genormten Anomalien im Sinne HÖLDERS führen, konnten nur ganz vereinzelt beobachtet werden (s. Abb 9, Fig. 9). Zwei Ammoniten zeigen eine seitliche Verlagerung des Kiels. Bei einem Exemplar beginnt die Anomalie an einer stärkeren Störung der Skulptur ($r = 8,5$ mm). Der Kiel kehrt dann nach kurzer Zeit ($r = 10,5$ mm) wieder in die Normallage zurück. Das zweite Exemplar läßt außer der Kielverschiebung und einer dadurch bedingten Asymmetrie des Querschnitts keine weitere Anomalie des Gehäuses erkennen. Im Gehäuse wurde jedoch eine zusätzliche Schalenschicht abgeschieden (s. Abb. 10, Fig. 6), die sich durch dunklere Färbung abhebt. Diese Schicht wurde asymmetrisch abgelagert, wodurch der schiefe Querschnitt etwas ausgeglichen wird. Sie dürfte wohl mit der von SENIOR (1971) an einigen *Graphoceratidae* beschriebenen „winkler layer structure“ (Runzelschicht) identisch sein, die zur Ausglättung des Gehäuses diente. Die Störung beginnt bei diesem Exemplar bei ca. 3 mm Radius und zieht eine Verlagerung des Externlobus nach sich. Eine Tendenz zur Normalisierung ist, abgesehen von der Runzelschicht, nicht zu erkennen. Zumindest beim ersten Stück kann die

Ursache der Anomalie in einer Verletzung des Mantels gesehen werden, während sich beim zweiten Exemplar keine Anzeichen für einen von außen kommenden Einfluß ergeben.

Daneben treten Stücke auf, die von der Planspirale abweichen (Abb. 10, Fig. 8 u. 9). Es herrscht dabei jedoch eine Tendenz, die Abweichung wieder auszugleichen. Dadurch kommt es zu einer periodischen Schwingung um die Nullage, d. h. um die Planspirale. Es wird der Eindruck erweckt, als ob das Tier beim Eintreten zu ungünstiger Schwerpunktsverhältnisse die Wachstumsrichtung geändert hätte, um wieder zu günstigeren Bedingungen zu kommen. Die Störung beginnt zwischen 2 und 4 mm Radius und wurde mehrfach wiederholt.

Relativ häufig treten deutlich erkennbare Knickstellen in der Spirale auf (s. Abb. 10), die meist mit einer Einschnürung oder Ausstülpung des Gehäuses verbunden sind. Die Anomalien liegen auf der vierten oder zu Beginn der fünften Windung und fallen damit in den Größenbereich der kleinsten ausgewachsenen Formen und der allgemein in diesem Bereich einsetzenden letzten Lobendrängung. Diese Lage, sowie ihre Form mit externen und zum Teil auf die Flanken ziehenden Ausstülpungen, bzw. leichten Einschnürungen, die damit der des Endmundsaums ähneln, macht es wahrscheinlich, daß es sich hier um starke Wachstumsverzögerungen handelt. Gleichzeitig zeigen diese Anomalien, daß stärkere Abänderungen des Gehäuses nicht resorbiert werden konnten, auch wenn sie beim weiteren Wachstum störend waren.

Abb. 8. Ausprägung von Skulptur, Mundsaum und Septenabstand.

Fig. 1 und 2 gehören der im Text mit B gekennzeichneten Gruppe an: mäßig eng stehende Septen, feine Skulptur bei sichelförmigen Rippen, Externfortsatz.

Fig. 3 bis 5 sind Gruppe C₂ zuzuordnen: große Septenabstände, feine Skulptur der letzten Windungen, sichelförmige Rippen, Lateralfortsätze.

Fig. 6 bis 8 gehören zu C₁: kleinwüchsig mit weitstehenden Septen, mäßig grober bis grober Skulptur, einfach abgeknickten Rippen, Lateralfortsätze.

Fig. 9—10, Gruppe A: geringe Septenabstände, feine bis fehlende Skulptur, einfach abgeknickte Rippen, Lateralfortsätze.

Fig. 11, unausgewachsenes Exemplar der Gruppe B mit Externfortsatz und Sichelrippen.

Fig. 13 und 15, unausgewachsene Exemplare des Typs A.

Fig. 14 und 16, unausgewachsene Stücke von C₁. Der Mundsaum zeigt einen leichten Lateralfortsatz, der dem Verlauf der Rippen entspricht.

Sämtliche Stücke: *Leioceras opalinum* R., *torulosum*-Subzone, Heiningen. Maßstab und Sammlungsnummer:

Fig. 1—5	X 1,5	S 1214—S 1218
Fig. 6—15	X 2,5	S 1219—S 1228
Fig. 16	X 3,0	S 1229

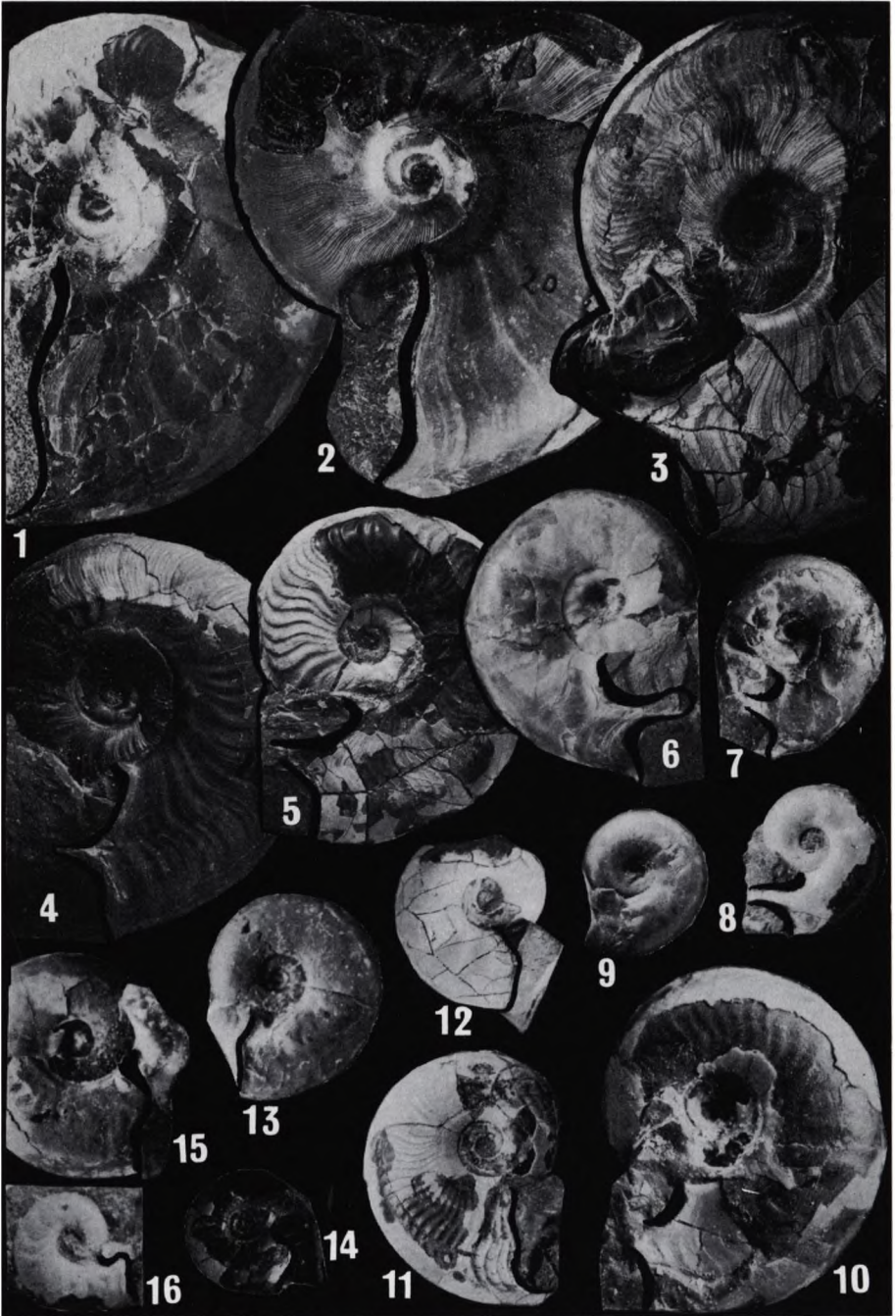


Abb. 8 (Legende s. S. 318)

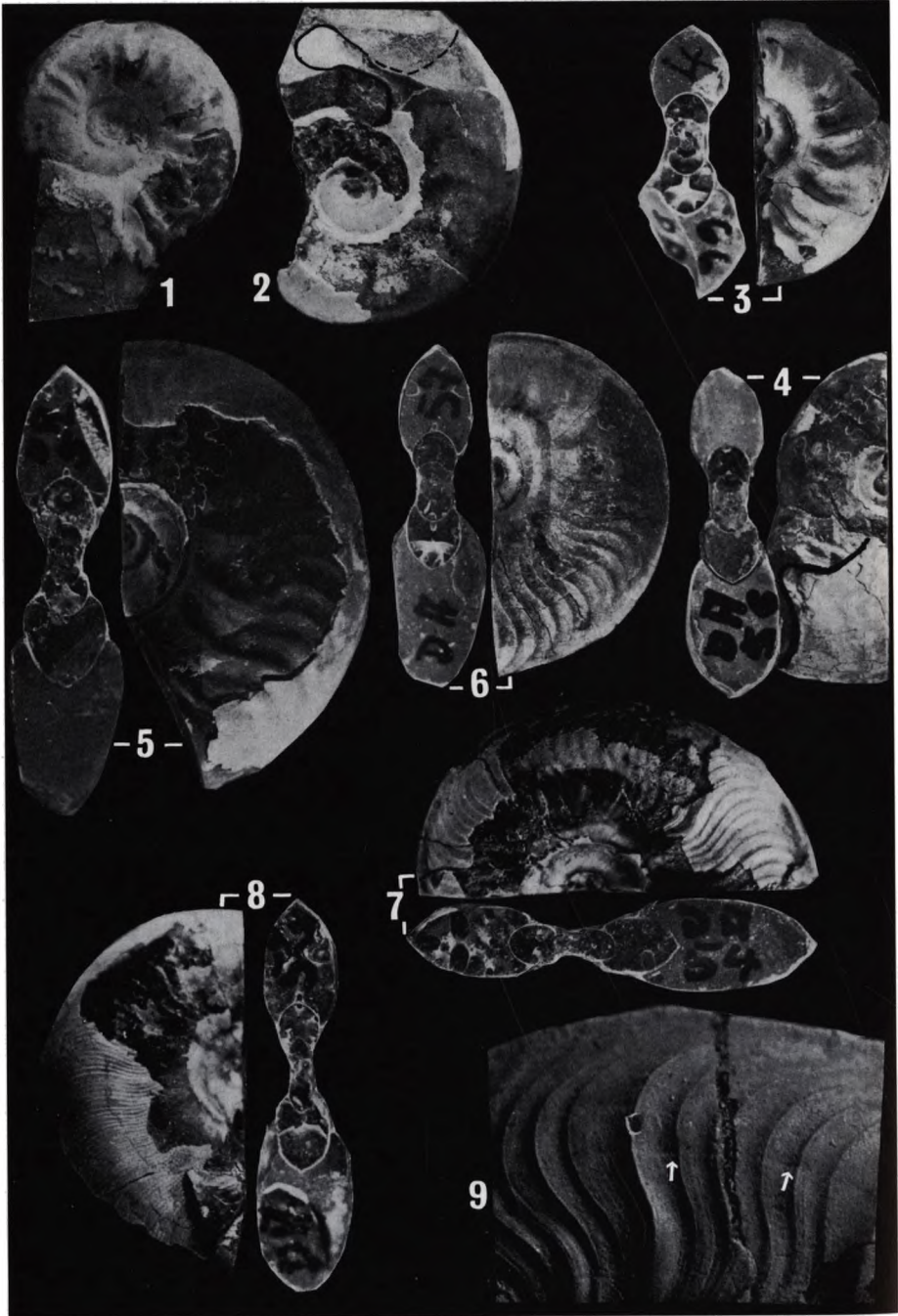


Abb. 9 (Legende s. S. 322)

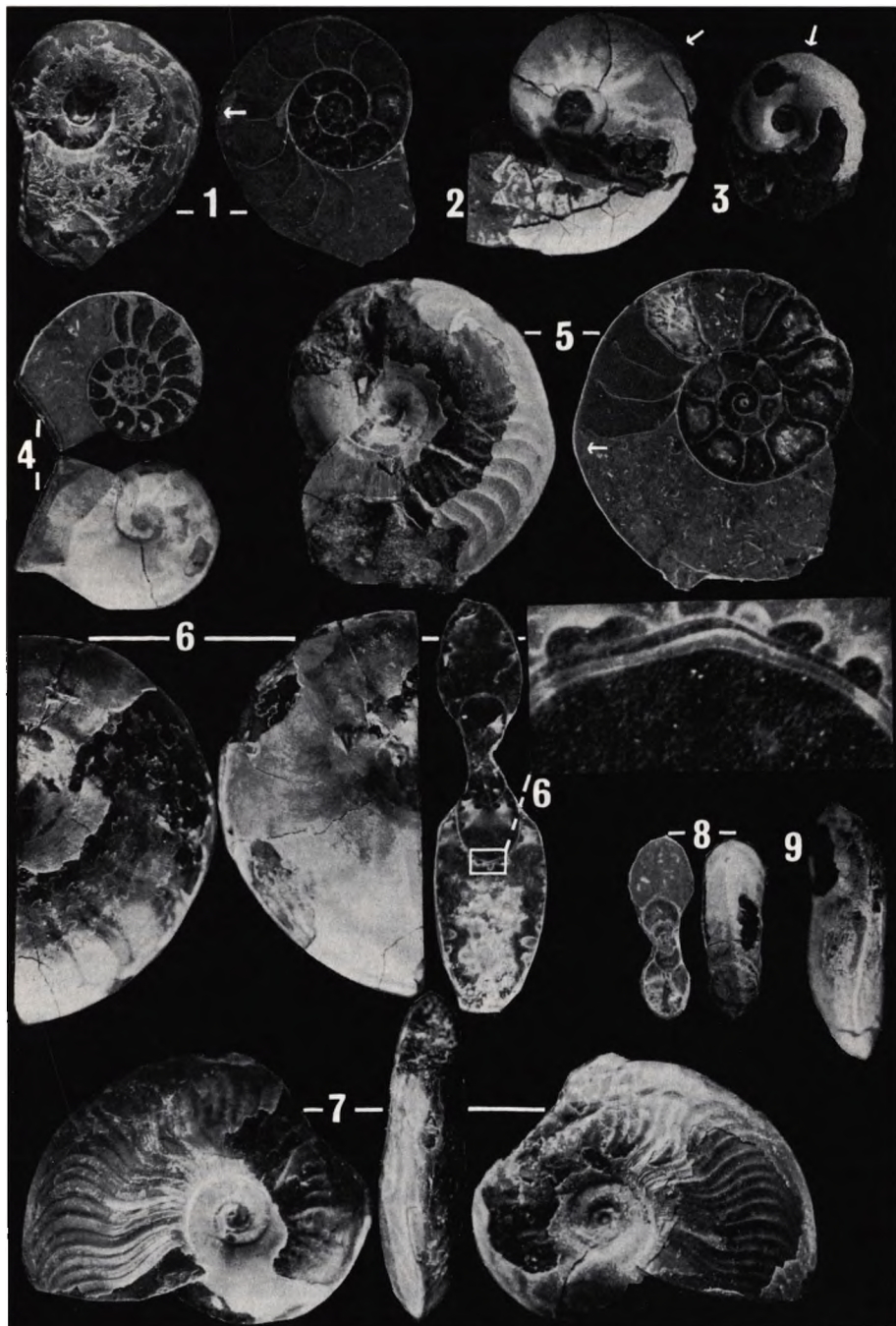


Abb. 10 (Legende s. S. 322)

Interpretation der Ergebnisse

Wachstumsstadien

Während der Entwicklung zeigen sämtliche untersuchten Gehäusemaße sowohl Änderungen des absoluten als auch des allometrischen Wachstums. Die Wachstumsänderungen sind von der absoluten Gehäusegröße abhängig und treten bei allen Parametern annähernd zum selben Zeitpunkt ein. In der Literatur finden sich für die Wachstumsstadien verschiedene Benennungen, von denen hier allerdings nur die durchlaufende Numerierung nach ERBEN et al. (1969) benützt wird. Die erste Wachstumsänderung am Protoconch wurde nicht untersucht, wird jedoch in die Nummerierung einbezogen.

Die erste Windung des Ammonitenghäuses weicht von der logarithmischen Spirale beträchtlich ab, und die Windungsbreite zeigt nur einen minimalen Zuwachs. Diese Phase wird durch die z w e i t e W a c h s t u m s - ä n d e r u n g, einer Einschnürung der Gehäuseröhre, abgeschlossen. Nach ERBEN (1962) ist die Septendrängung hier streng mit der Septenzahl gekop-

Abb. 9. Fig. 1 und 2 zeigen Stücke mit besonders grober Skulptur bei großen Septenabständen (Gruppe C₁)

Fig. 3 bis 8 zeigen die Beziehungen zwischen Querschnittsform und Skulptur: groberippte Formen sind breit, fein berippte sind schlank.

Fig. 9, Schalenausschnitt eines *Leioceras opalinum* mit leichten Furchen, wie sie schon durch eine Reizung des Mantels entstehen können.

Sämtliche Stücke: *torulosum*-Subzone, Heiningen.

Maßstab und Sammlungsnummer:

Fig. 1—8 X 2,5 S 1230—S 1237, Fig. 9 S 1238.

Abb. 10. Störungen des Gehäusebaus.

Fig. 1 weist einen Knick der Gehäusespirale auf (Pfeil).

Fig. 2 zeigt einen alten, sichelförmigen Mundsaum (Pfeil).

Fig. 3: Das Gehäuse zeigt eine externe Ausbuchtung, die mit einem alten Mundsaum verbunden ist (Pfeil).

Fig. 4: Im Phragmokon beginnend treten mehrere leichte Knickstellen auf. Die Septenabstände entsprechen Typ A.

Fig. 5: Am Wohnkammerbeginn liegt eine starke Knickstelle der Gehäusespirale (5. Windung).

Fig. 6: Zu Beginn der 4. Windung tritt eine seitliche Verlagerung von Kiel und Externlobus auf. Der abnorme Gehäusebau wird auf den folgenden Windungen durch eine asymmetrisch abgeschiedene Schalenschicht ausgeglichen (Ausschnitt).

Fig. 7: Kurzfristige Seitenverlagerung des Kiels, die bei 8,5 mm Durchmesser beginnt und bei 10,5 mm Durchmesser wieder in die Normallage zurückkehrt.

Fig. 8 und 9 zeigen zwei Stücke, deren Kiel unter mehrfachem Seitenwechsel von der Planspirale abweicht.

Sämtliche Stücke: *torulosum*-Subzone, Heiningen.

Maßstab und Sammlungsnummer:

Fig. 1—3 X 3 S 1239—S 1240

Fig. 4—9 X 2,5 S 1241—S 1246.

pelt, was auf späteren Windungen nicht mehr der Fall ist. Durch ERBEN et al. (1969) wird diese Phase mit dem Ende des Larvalstadiums in Verbindung gebracht. Eine dritte Wachstumsänderung tritt bei *Leioceras* dann zu Beginn der dritten Windung ein, die durch eine Septendrängung und einen verminderten Zuwachs in der Gehäusespirale gekennzeichnet ist. Sie leitet eine Umformung des Gehäuses ein, was vor allem durch das von hier an negative allometrische Wachstum der Windungsbreite bewirkt wird. Schließlich ist die Endwohnkammer durch die vierte Wachstumsänderung gekennzeichnet, die am Ende der vierten oder zu Beginn der fünften Windung einsetzt. Sie ist durch Septendrängung, verringerten Zuwachs der Gehäusespirale und der Windungsbreite, sowie durch Eggression der Nabelspirale gekennzeichnet. Da die Abänderung der Parameter individuell verschieden ist, kommt es hier zu einer sehr starken Variabilität der untersuchten *Leioceraten*. Die Neugestaltung des Gehäuses muß wohl so verstanden werden, daß dem Wachstumsende noch ein längerer Lebensabschnitt des Tieres folgte (vgl. POMPECKY, 1894). Es erscheint durchaus möglich, diese letzte Wachstumsänderung mit dem Eintritt des Reifestadiums in Verbindung zu bringen.

Variabilität

Die starke Variabilität des Materials hat ihren Ursprung vor allem in zwei Wachstumsabschnitten. Schon auf den frühesten Windungen zeigen sich in Septenabstand und Spirale deutliche Unterschiede der Wachstumsgeschwindigkeit. Dadurch kommt es zu einer beträchtlichen Streuung der Windungsbreite und Windungshöhe, bzw. Nabelspirale, was wiederum Querschnittsfläche und -form beeinflußt. Schnelles Wachstum führt zu breiten, langsames zu schlanken Formen. Da die Entwicklung des Querschnitts stets von der runden Anfangsröhre zum hochmündigen, schlanken Querschnitt verläuft, entspricht die verzögerte Reduktion der Windungsbreite in Bezug auf die Größe bei schnellem Wachstum einer Verlängerung eines ontogenetischen Stadiums. In der vierten Windung kommt es zu Proportionsverschiebungen sämtlicher Gehäusemaße, die zur Endwohnkammer überleiten. Die Intensität der Veränderungen am Gehäuse hängt einmal von der Endgröße ab, zum anderen ist sie mit der Wachstumsgeschwindigkeit gekoppelt. Da jedoch keine vollkommene Korrelation vorliegt, wird die schon frühontogenetisch vorhandene Variabilität hier noch verstärkt. Da für jedes einzelne der untereinander korrelierten Gehäusemaße eine kontinuierliche Verteilung vorliegt, und in der Ontogenie einzelner Individuen die verschiedenen morphologischen Ausprägungen nacheinander auftreten können, kann das Material nur einer Art, *Leioceras opalinum* REINECKE zugerechnet werden. Die relativ freie Merkmalskombination nach der vierten Windung ergibt ein polymorphes Bild der Art.

Sucht man nach Merkmalen des Gehäuses, die eine Untergliederung erlauben, so scheint die Ausprägungsform des Mundsaums dazu noch am

geeignetsten zu sein. Mit dem Mundsaum sind jedoch noch andere Merkmale korreliert, vor allem die Gehäuseänderungen der Endwohnkammer. Die beiden durch den Endmundsaum gekennzeichneten Gruppen können nicht artlich getrennt werden, da sich sämtliche übrigen Gehäusemerkmale überschneiden und auch Zwischenformen auftreten. Es ist jedoch in Betracht zu ziehen, daß es sich hier um Unterarten, geographische Rassen oder Populationen einer Art handeln könnte. Postmortale oder durch Verschiebung der Verbreitungsgebiete hervorgerufene Durchmischung (ZIEGLER, 1962) können ausgeschlossen werden, da dadurch der kontinuierliche Übergang zwischen den beiden Typen nicht erklärbar ist, dessen Grundlage in einer genetischen Durchmischung liegen dürfte. Beim Zusammenbruch von Verbreitungsgrenzen geographischer Rassen könnte eine derartige Variabilität entstehen. Einer solchen Vermischung widerspricht jedoch, daß die beiden Formen über eine Schichtmächtigkeit von 5 m sicher verfolgt werden konnten, in Sammlungsmaterial auch noch aus dem oberen Opalinuston vorliegen und in der nachfolgenden Zone des *Leioceras comptum* noch immer vertreten sind. Bei der genetischen Vermischung zweier Rassen wäre dagegen zu erwarten, daß unter der Selektion ein neuer, mehr einheitlicher Phänotyp entsteht.

Da innerhalb der Variabilität bestimmte Merkmalskombinationen bevorzugt auftreten, muß ein genetischer Apparat gefordert werden, der einmal eine starke Variabilität zuläßt, zum andern aber zwei Grundtypen zumindest über einen längeren Zeitraum erhält. Hier bietet die nicht eindeutig belegbare Theorie eines Sexualdimorphismus bei einigen Ammoniten eine Möglichkeit, da Sexualdimorphismus zu bipolaren Verteilungen führt, und die sekundären Geschlechtsmerkmale sich z. T. stark überschneiden können. Die Individuen zeigen dabei unterschiedlich starke Anteile am Merkmalsgefüge des anderen Geschlechts, so daß beide Geschlechter einen femininen und maskulinen Pol aufweisen. Die frühontogenetischen Unterschiede der Wachstumsgeschwindigkeit sprechen nicht gegen eine solche Vorstellung, da sie einmal durch Zwischenformen kontinuierlich verbunden sind, zum andern derartige leichte Unterschiede durchaus vorkommen können. So werden z. B. beim Menschen die fetalen Knochenkerne des Mädchens früher ausgebildet als die des Jungen. Die Theorie des Sexualdimorphismus dürfte daher gegenwärtig die beste Möglichkeit bieten, die Variationsbreite von *Leioceras opalinum* zu erklären; sicherlich besser, als dies über geographische Rassen oder Spekulationen über erhöhte Mutationsraten möglich ist. In Tabelle 1 wurde daher schematisch zusammengestellt, wie man sich den Sexualdimorphismus bei dieser Art vorstellen kann.

Einige der an *Leioceras opalinum* beobachteten Merkmale wurden schon früher, z. B. durch LEHMANN (1966 und 1969) als Sexualdimorphismus interpretiert. Dies betrifft vor allem die bipolare Verteilung und die unterschiedliche Ausbildung des Endmundsaums. Aus einer Darstellung der Septenabstandsentwicklung je eines Makro- und Mikrokonches von *Grammoceras*

Tabelle 1. Schematische Zusammenstellung einiger Merkmalskombinationen. Die Spalten sind durch die theoretische Potenz gegeben. (M) und (m) werden dabei als neutrale Bezeichnung der vermuteten Geschlechter benützt.

Merkmal	Mikrokonche (m)		Makrokonche (M)	
	m-Pol (C ₁)	M-Pol (C ₂)	M-Pol (B)	m-Pol (A)
Mündung	Lateralfortsätze	Lateralfortsätze	Externfortsatz	Externfortsatz
Skulptur	einfach abgeknickt	sichelförmig	sichelförmig	einfach abgeknickt
Endgröße	klein	mittelgroß	mittel bis groß	klein
Querschnitt	breit	mäßig breit bis schlank	schlank	sehr schlank
Eggression der Wohnkammer	stark	mäßig	schwach	schwach
Septenabstand	groß	groß	mäßig groß	gering
Septenzahl	gering	gering bis mittel	mittelgroß bis groß	mittelgroß bis groß
Schwankungen der Spirale	sehr stark	stark	mäßig	gering

doerntense (LEHMANN, 1969, Abb. 1), läßt sich erkennen, daß auch bei dieser Art die als Dimorphen interpretierten Formen unterschiedlich große Septenabstände aufweisen und trotz eines beträchtlichen Größenunterschiedes in derselben Windung (5.) eine Septendrängung besitzen, die das Wachstumsdes des Mikrokonchs kennzeichnet. Es bestehen daher starke Ähnlichkeiten mit *Leioceras opalinum*. Die hier gemachten Beobachtungen scheinen daher über diese Art hinaus verbreitet zu sein.

Literatur

- ALDINGER, H.: Die Palaeogeographie des schwäbischen Jurabeckens. — *Eclogae geol. Helv.*, **61/1**, 167—182, 10 Fig., Basel 1968.
- ANDALIB, F.: Mineralogisch-geochemische Untersuchungen der aragonitischen Fossilien aus dem Dogger alpha (Opalinuston) in Württemberg. — *Arb. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Stuttgart*, Stuttgart 1970.
- BACCI, G.: Sex Determination. — *Intern. Ser. Monogr. in Pure and Appl. Biology, Div. Zoology*, **26**, London 1965.
- BAYER, U.: Anomalien bei Ammoniten des Aaleniums und Bajociums und ihre Beziehung zur Lebensweise. — *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **135**, 1, 19—41, Stuttgart 1970.
- CALLOMON, J. H.: Sexual Dimorphism in Jurassic Ammonites. — *Transact. Leic. Lit. Phil. Soc.*, **LVII**, Leicester 1963.
- , — Dimorphism in Jurassic Ammonites. In: *Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications*, ed. G.E.G. WESTERMANN. — *Int. Un. Geol. Sci.*, **A**, 1, Stuttgart 1969.

- ERBEN, H. K.; FLAJS, G. & STEHL, A.: Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochliater Cephalopoden. — *Palaeontographica*, A, 132, 1—54, Stuttgart 1969.
- FUNKE, W.: Symmetrieprobleme im Verhalten der Tiere. — *Naturw. u. Med.*, 32, Mannheim 1970.
- GEYER, O. F. & GWINNER, M. P.: Der schwäbische Jura. — *Samml. geol. Führer*, 40, Berlin—Nikolassee 1962.
- , — Einführung in die Geologie von Baden-Württemberg. — 2. Aufl., Stuttgart 1968.
- GUEX, J.: Dimorphisme sexuel d'un groupe d'*Hammatoceras* et position systématique du genre *Onychoceras*. — *Bull. Lab. Géol., Minér., Géoph., Mus. Géol. l'Un. Lausanne*, 168, Lausanne 1967.
- , — Note préliminaire sur le dimorphisme sexuel des *Hildocerataceae* du Toarcien moyen et supérieur de l'Aveyron (France). — *Ebd.*, 173, Lausanne 1968.
- , — Sur le sexe des ammonites. — *Ebd.*, 178, Lausanne 1970.
- , — Sur les moules internes des *Dactyloceratidés*. — *Ebd.*, 182, Lausanne 1970.
- HAARLÄNDER, W.: Die Spirale der Ammonoideen. — *Geol. Bl. NO-Bayern*, 2, 1, 1952.
- HEBERER, G. (Hrsg.): Die Evolution der Organismen. 1, 3. Aufl. Stuttgart 1967.
- HÖLDER, H.: Der Hohlkiel der Ammoniten und seine Entdeckung durch F. A. QUENSTEDT. — *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, Stuttgart 1952.
- , — Über Anomalien an jurassischen Ammoniten. — *Paläont. Z.*, 30, 1/2, 95—107, Stuttgart 1956.
- , — Zur Frage des Wachstumsendes bei Ammoniten. — *Ebd.*, 34, 1, 61—68, Stuttgart 1960.
- HUF, W.: Über *Sonninien* und *Dorsetensien* aus dem *Bajocium* von Nordwestdeutschland. — *Beih. geol. Jb.*, 64, 126 S., Hannover 1968.
- JORDAN, R.: Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach den Strukturelementen der Gehäuse-Innenwand. — *Beih. geol. Jb.*, 77, 64 S., Hannover 1968.
- KLÖCKNER, P.: Faunistische und feinstratigraphische Untersuchungen an der Lias-Dogger-Grenze am Schönberg bei Freiburg i. Br., 1. Teil: Profil und Fauna. — *Ber. Naturf. Ges. Freib.*, 56, 209—248, Freiburg 1966.
- KULLMANN, J. & SCHEUCH, J.: Wachstums-Änderungen in der Ontogenese paläozoischer Ammonoideen. — *Lethaia*, 3, 397—412, Oslo 1970.
- LEHMANN, U.: Dimorphismus bei Ammoniten der Ahrensburger Lias-Geschiebe. — *Paläont. Z.*, 40, 1/2, 26—55, 1966.
- , — Stratigraphie und Ammonitenführung der Ahrensburger Glazialgeschiebe aus dem Lias epsilon (= Unt. Toarcium). — *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg*, 37, 41—68, Hamburg 1968.
- , — Ammoniten neue Erkenntnisse über Gestalt und Lebensweise. — *Umsch. Wiss. u. Technik*, 1969, 6, 169—172, Frankfurt 1969.
- , — Dimorphismus und Apophysen-Ausbildung bei *Grammoceras doertense* (DENCKMANN) (Ammonoidea, Oberes Toarcium). — *Paläont. Z.*, 43, 3/4, 169—176, Stuttgart 1969.
- MAKOWSKI, H.: Problem of sexual dimorphism in ammonites. — *Palaeont. Polonica*, 12, 1—92, 1963.
- MAYR, E.: *Artbegriff und Evolution*. — Hamburg—Berlin, 1967.
- MILLER, A.: Die Subfamilie *Euaspidoceratinae* SPATH (Ammonoidea). — *Diss. Tübingen* 1968.
- MORTON, N.: The Standard Zones of the Aalenian Stage. — *Ann. Inst. Geol. Pub. Hung.*, LIV, 2, 433—437 (1971).
- OECHSLE, E.: Stratigraphie und Ammonitenfauna der *Sonninien*-Schichten des Filsgebets. — *Palaeontographica*, A, 111, 1—4, 47—129, Stuttgart 1958.

- PALFRAMAN, D. F. B.: Variation and ontogeny of some Oxfordian ammonites: *Taramelliceras richei* (de LORIO) and *Creniceras renggeri* (OPPEL), from Woodham, Buckinghamshire. — *Palaeontology*, 9, 290—311, 1966.
- POMPECKJ, J. F.: Ammonoideen mit „anormaler Wohnkammer“. — *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ.*, 50, Stuttgart 1894.
- QUENSTEDT, F. A.: Petrefaktenkunde I. Cephalopoden. — Tübingen 1849.
- RIEBER, H.: Ammoniten und Stratigraphie des Braunjura beta der Schwäbischen Alb. — *Palaeontographica*, A, 122, Stuttgart 1963.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Grundfragen der Paläontologie. — Stuttgart 1950.
- , — Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lg. I—IV. — *Abh. Akad. Wiss. u. Lit., Math.-naturw. Kl.*, 1960—65, Mainz.
- SENIOR, J. R.: Wrinkle-layer structures in Jurassic ammonites. — *Palaeontology*, 14, 1, London 1971
- STAHL, W. & JORDAN, R.: General Considerations on Isotopic Palaeotemperature Determinations and Analyses on Jurassic Ammonites. — *Earth a. Plan. Sc. Lett.*, 6 (1969), 173—178, Amsterdam 1969.
- WARTH, M.: Asymmetrische Reaktionsformen von Rhynchonelliden (Brachiopoda) aus dem Oberen Jura Württembergs. — *Stuttg. Beitr. zur Naturk.*, 212, Stuttgart 1969.
- WESTERMANN, G. E. G.: Covariation and taxonomy of the Jurassic ammonite *Soninia adicra* (WAAGEN). — *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 124, 3, 289—312, Stuttgart 1966.
- , — Sexual-Dimorphismus bei Ammonoideen und seine Bedeutung für die Taxonomie der Ootitidae. — *Palaeontographica*, A, 124, 1—3, 33—73, Stuttgart 1964.
- , — Form, Structure and Function of Shell and Siphuncle in coiled Mesozoic Ammonoids. — *Life Sc. Contr. Royal Ont. Mus.*, 78, 1971.
- ZIEGLER, B.: Evolution in Upper Jurassic Ammonites. — *Evolution*, XIII, 2, 1959.
- , — Die Ammoniten-Gattung *Aulacostephanus* im Oberjura (Taxonomie, Stratigraphie, Biologie). — *Palaeontographica*, A, 119, Stuttgart 1962.
- , — Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura. — *Geol. Rdsch.*, 56, 439—464, Stuttgart 1967.

Bei A. SEILACHER eingegangen am 13. Dezember 1971.

A n s c h r i f t d e s V e r f a s s e r s :

ULF BAYER, 7301 Deizasau, Neue Str. 2.