

Zur Sutur-Asymmetrie bei *Platylenticeras* (Ammon., Kreide)

Von RAINER HENGSBACH

(Mit 7 Abbildungen)

Eingegangen am 3. Juni 1977

Allgemeines

Von der unterkretazischen Ammonitengattung *Platylenticeras* ist seit langem als Gattungscharakteristikum bekannt, daß Siphon und Externlobus asymmetrisch an einer der beiden Flanken liegen. KEMPER (1961) hat sich im Rahmen seiner Monographie der Ammonitengattung *Platylenticeras* näher mit dieser Erscheinung auseinandergesetzt und die Beobachtungen früherer Autoren wie von v. KOENEN (1915) und BESSIN (1928) u. a. diskutiert und ergänzt. Dennoch schien es mir sinnvoll, das rund 600 Stück umfassende Ammoniten-Material KEMPERS erneut durchzusehen und rund 100 Exemplare hiervon eingehend auf das Asymmetrie-Verhalten der Lobenlinie zu untersuchen. Für die freundliche Überlassung dieses Materials möchte ich dem Niedersächsischen Landesamt für Bodenforschung herzlich danken. Die gründlichen und gewissenhaften Beobachtungen KEMPERS seien hier nur um einige speziell auf die Sutur-Asymmetrie ausgerichtete Bemerkungen ergänzt; ansonsten sei auf die genannte Monographie verwiesen.

Insgesamt konnte ich rund 60 beidseitig abgenommene äußere Lobenlinien verschiedener Arten der beiden Untergattungen *Platylenticeras* und *Tolypeceras* vergleichen und deren Sutur-Elemente z. T. vermessen. Die meisten Suturen wurden mit dem Zeichenspiegel in 6facher Vergrößerung gewonnen und gemessen. Die Lobenlinie einiger großer *Tolypeceraten* konnte ich mit der „Tesafilm-Methode“ (vgl. RIEBER 1963) abnehmen. Sämtliche von KEMPER bearbeiteten *Platylenticeraten* stammen, soweit es sich nicht um anderweitiges Sammlungsmaterial handelt, aus dem nordwestdeutschen Raum.

Die in der Tabelle angeführten Exemplare sind unter den Originalnummern Kv 196 - 202 hinterlegt.

Ergebnisse

Grundsätzlich lassen sich, in Korrelation zu den Querschnittsverhältnissen der Windungen, zwei Typen der Suture-Asymmetrie bei diesem Genus unterscheiden. Bei flachen, galeaten Formen zeigt der Externlobus eine starke asymmetrische Verlagerung; bei runderen Querschnitten, mit abgestumpftem oder gerundetem Kiel zeigt die Asymmetrie dagegen nur relativ geringe bis minimale Beträge. Dementsprechend sind die meisten Vertreter der Untergattung *Platylenticeras* stark asymmetrisch, während die Mehrzahl der *Tolypeceraten* nur geringere Asymmetrien aufweist.

Wie Tab. 1 zeigt, wird die starke Asymmetrie in erster Linie und meist allein durch den Externsattel ausgeglichen („Kielteil“ v. KOENENS; vgl. KEMPER 1961, S. 65). Damit einher geht offensichtlich die Verengung von E. Ein teilweises Auffangen der Verzerrung auch noch durch den Laterallobus ist selten, dann auch nur undeutlich zu erkennen. In gewisser Weise verhält sich *Platylenticeras* in dieser Hinsicht anders als *Psiloceras*; bei letzterem sind am Ausgleich starker Asymmetrien neben dem Externsattel auch L und meist der LS beteiligt (vgl. HENGSBACH 1977, Tab. 1). Bei *Platylenticeraten* mit schwacher Asymmetrie ist ohnehin nur der ES in Mitleidenschaft gezogen.

Daß die Suture-Asymmetrie bei *Platylenticeras* kein Altersmerkmal darstellt, dürfte allgemein bekannt sein; die Verschiebung von Spho und E auf eine der beiden Flanken geschieht bei stark asymmetrischen Formen bereits in früher Jugend, d. h. im allgemeinen innerhalb der ersten ca. 3 - 5 mm Wh (vgl. KEMPER 1961, S. 61). Bei weniger oxyconen und gerundeten Windungsquerschnitten kann die Lösung aus der Medianlage allerdings wesentlich später eintreten. Ich fand aber auch ein oxycones, scharfgekieltes *Pl. latum*, bei dem erst bei ca. 13 mm Wh die seitliche Verlagerung einsetzt, dann aber innerhalb eines Viertelumgangs beendet ist.

Neben der asymmetrischen Verzerrung der Lobenlinie zeigt der Externlobus oft eine Asymmetrie in sich selbst; in verschiedenen Fällen passiert der Siphon nicht median den Externlobus, sondern in einem seiner beiden Bögen. In zahlreichen Fällen ist er stark verzerrt und wirkt oft überdies regelrecht verkümmert.

Im Gegensatz zu der Suture-Asymmetrie von *Psiloceras planorbis* z. B., bei der alle Ausprägungsformen von minimal bis stark asymmetrisch eine Normalverteilung bilden (HENGSBACH 1977), ist die Asymmetrie bei *Platylenticeras* (*Pl.*) fast ausschließlich auf stark asymmetrische Formen „eingependelt“; umgekehrt gilt für die Untergattung *Tolypeceras*, daß meist nur schwächere Asymmetrien anzutreffen sind.

Tabelle 1: Einige der gemessenen Lobenlinien; die Maße wurden von den 6fach vergrößerten Zeichnungen gewonnen. Die Spalte „Abweichung in %“ gibt die Abweichung von der normal zu erwartenden (= hypothetisch symmetrischen) äußeren Suturhälfte an Maßzahlen in cm

ES		L		LS		Abweichung in %	Taxon	Gemessen bei Wh mm	Abbildung
li	re	li	re	li	re				
7,8	4,2	0,5	0,5	3,8	3,6	12,5 / 13,6	<i>Pl. cf. robustum</i>	21,5	2
8,4	5,4	0,9	0,9	4,1	4,1	11,9 / 16,0	<i>Pl. robustum</i>		
3,1	5,0	0,6	0,6	4,3	4,3	— — — —	<i>Pl. robustum</i>	24,0	7
8,7	4,8	1,0	0,8	3,4	3,7	13,1 / 15,2	<i>Pl. cf. latum</i>	23,0	3
10,1	5,5	0,5	0,5	4,4	4,4	— — — —	<i>Pl. latum</i>	29,0	5
7,4	4,1	0,5	0,4	2,8	2,8	— — — —	<i>Pl. heteropleurum</i>	23,0	6
7,8	4,8	0,6	0,5	4,3	4,4	12,7 / 15,0	<i>Pl. undulatum</i>	23,0	4

Schwach asymmetrische Vertreter bleiben unter den acuten, flachen *Platylenticeraten* die Ausnahme (unter 46 Stück fanden sich 3). Artliche Unterschiede der Asymmetrie konnte ich nicht beobachten.

Bei der Verteilung der Asymmetrien links/rechts scheint die Linksasymmetrie geringfügig zu überwiegen. KEMPER fand unter 66 *Pl. heteropleurum* 36 Linksformen und 30 Rechtsformen; bei 46 *Pl. robustum* betrug das Verhältnis 26 : 20. Für *Platylenticeras (Tolypeceras)* kam ich allerdings zu anderen Werten; von 43 *Tolypeceraten* waren 19 Links-, dagegen 27 Rechtsformen. 21 Vertreter von *Tol. marcousianum* verteilten sich mit 8 auf links-, mit 12 auf rechtsasymmetrische Ausbildung, ein Stück zeigt ein schwaches Pendeln; es besitzt zunächst eine schwache Rechtsasymmetrie, die einen halben Umgang später in eine linksasymmetrische und sehr bald sehr schwach linksasymmetrische Lage übergeht; es ist dies der einzige Fall eines Pendelns des Siphos um die Mediane, den ich beobachten konnte.

Nach allen bisherigen Beobachtungen ist das boreale *Platylenticeras (Pl.)* ohne Ausnahmen asymmetrisch; *Tolypeceras* kann dagegen ausnahmsweise einmal symmetrisch sein. Bei allen asymmetrischen Formen handelt es sich offensichtlich um eine „konstante“ Asymmetrie (abgesehen von dem eben erwähnten Fall ganz schwachen Pendelns). Ein ontogenetisches Vorseilen in der Sutura-Entwicklung einer Seite konnte ich ebenfalls nicht feststellen.

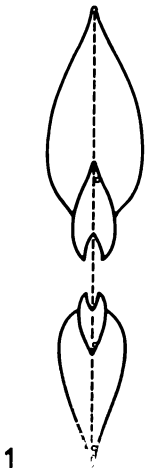


Abb.1. Der Windungsquerschnitt eines *Platylenticeras (Pl.) heteropleurum heteropleurum* soll zeigen, wie eine beachtliche Verzerrung der Sutura eine nur minimale Torsion im Gehäuse bedeutet. Umgezeichnet nach KEMPER 1961, S. 112, Abb. 30.

Es ist ferner von Interesse, daß auch bei starker Verlagerung des Externlobus auf eine der beiden Flanken dieser auffälligen Abweichung — bis zu 19,5 % — jedoch nur eine geringe bis sehr geringe Verlagerung des Siphos im Gehäuse entspricht; ein aus KEMPER (1961, S. 112, Abb. 30) wiedergegebener Windungsquerschnitt (Abb. 1) verdeutlicht dies. Die starke Asymmetrie entsteht durch den Verlauf der galeaten, sich zu-

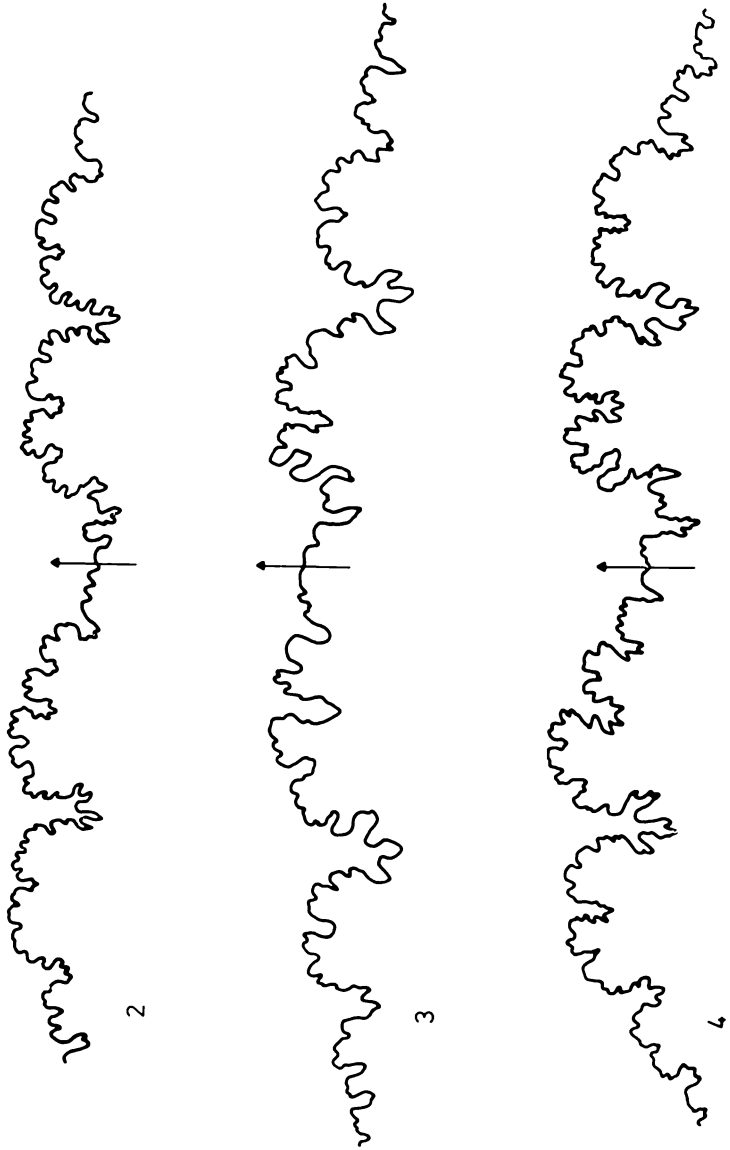
schärfenden Externregion des Gehäuses. Dies ist ein weiterer wesentlicher Unterschied gegenüber der Asymmetrie der Psiloceraten; hier entspricht einer starken Verlagerung von E eine starke Verschiebung des Siphos — gemäß den andersartigen Querschnittsverhältnissen.

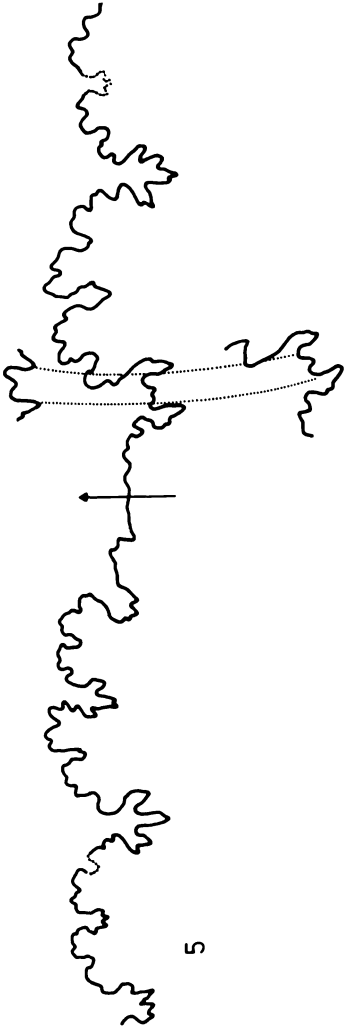
Die Feststellung KEMPERS, die Sutura-Asymmetrie bei den Platylenticeraten zeige die stärksten Abweichungen unter den als asymmetrisch bekannten Ammonitengattungen, ist nicht zutreffend; dies gilt auch für die Verzerrung des Septums. Die starken Sutura-Asymmetrien bei galeaten Platylenticeraten betragen (berechnet auf die normal zu erwartende äußere Suturahälfte = von der Medianen bis zur Naht) bis zu 19,5 %; dagegen betragen die Abweichungen im allgemeinen zwischen 10 und 15 %. Bei *Psiloceras* sind asymmetrische Abweichungen bis zu gut 33 % zu beobachten (HENGSBACH 1977).

Diskussion

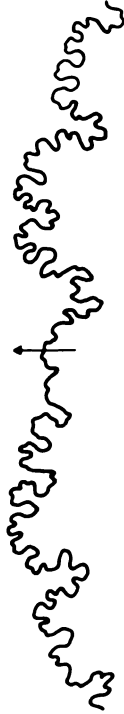
KEMPER hat in seiner Platylenticeraten-Arbeit (1961) mit Recht darauf hingewiesen, daß die zunächst naheliegende mechanische Erklärung, der Siphos sei aus Raumnot in dem galeaten, engen Kiel auf die Flanke abgewandert, nicht in Frage kommt. Er führt gegen sie an, daß die Verlagerung ontogenetisch bereits bei Verhältnissen der Externregion beginnt, bei denen der Siphos noch sehr gut Platz fände. Im übrigen existierten auch bei abgerundeten Umgängen stets asymmetrische Verlagerungen. Eher wesentlicher ist m. E., daß bei allen Formen sehr wohl, nicht nur in der Jugend, genügend Raum vorhanden war, um den Siphos wesentlich weiter in den Kiel aufzunehmen; Raumnot im Kiel bestand definitiv nicht.

Im Vergleich z. B. mit *Amaltheus*, der eine ganz entsprechende Gehäusegestalt besitzt und dessen Siphos (+ E) stets korrekt symmetrisch liegt, zeigt sich, daß letzterer bei *Platylenticeras* in seiner Relation zum Windungsquerschnitt im allgemeinen merklich dicker ist. Das allein legt eine funktionelle Deutung der Asymmetrie nahe. Die Tatsache, daß der Siphos relativ groß ist, spricht für eine stärkere funktionelle Auslastung bzw. eine größere Bedeutung dieses Organs für das Leben des Tieres. In Verbindung damit mag eine Abwanderung des Siphos in eine „zentralere“ oder doch generell günstigere Position von Vorteil für das Tier gewesen sein, etwa in Bezug auf den Flüssigkeits-Ausgleich der neueren Kammern. Auch entsteht beim Vergleich von Vertretern der beiden Untergattungen *Platylenticeras* (*Pl.*) und *Pl. (Tolypec.)* bei gleicher Windungshöhe der Eindruck, daß bei den dicken, gerundeten Tolypeceraten der Siphos stets dicker, voluminöser ist als bei den entsprechenden *Pl. (Pl.)*. Das würde für einen größeren „Aktionsradius“ oder „Einzugsbereich“ des Siphos bei diesen Tolypeceraten sprechen; dann wäre hier





5



6



7

Abb. 2 - 7. Asymmetrische Lobenlinien verschiedener *Platylenticeras*; siehe Tabelle.

auch eine Verlagerung in eine günstigere Lage nicht so erforderlich gewesen. Im übrigen dürfte die „Saugfähigkeit“ einer das Septum auskleidenden Haut größer gewesen sein, da bei runderem Querschnitt mehr Septalfläche zur Verfügung stand.

Sehr plausibel wird die Asymmetrie auch erklärt durch eine andersartige Siphonanheftung, und zwar an der ebenen Gehäusewand. Eine Neuerung mag hier auch im zur Anheftung verwendeten Material bestanden haben. Bei den meisten der von mir untersuchten *Platystrophia* (*Pl.*) war ein „poröses Siphonalband“, das KEMPER für die Führung ausführlich beschreibt (1961, S. 62/63), in strenger Verfolgung des Siphos zu beobachten; dies würde eine stärkere Führung durch die Gehäusewand bedeuten (HÖLDER fand solche porösen Bänder auch bei *Taramelliceras* [1954, S. 375]).

Jedenfalls ist im Falle einer solchen Siphonanheftung die Führung durch die Gehäusewand erforderlich gewesen (ob und welchen Vorteil diese Art der Siphonanheftung hatte, wissen wir nicht). Andererseits war diese nur möglich, wenn die Abweichung stark genug war, um der peripheren Septalverfaltung Rechnung zu tragen (die Verfaltung des tief einschneidenden E erfordert ein Minimum an Raum).

Für eine derartige Siphonanheftung spricht m. E. auch die z. T. vorhandene „Verkümmerung“ des Externlobus, die sehr an eine Rudimentierung erinnert. Die phylogenetisch einst wichtige Halterung durch den Externlobus wurde hier offenbar (wenigstens teilweise) hinfällig. Zum anderen kam eine solche Verkleinerung von E (= Verkleinerung des für den peripheren Faltenbau benötigten Raumes) einer Minderung des Verschiebungsbetrages entgegen. Diese wiederum dürfte im Sinne einer Ausgewogenheit in der Verteilung der Fixpunkte einer punktuellen Anheftung des Septums gelegen haben.

Es ist allerdings auch vorstellbar, daß die seitliche Sipholage gewissermaßen einen Kompromiß mehrerer Verbesserungen darstellt, etwa einer solchen Siphonanheftung und einer zuvor angedeuteten günstigeren Lage.

Daß der Siphos bei *Amaltheus* ohne Ausnahme streng symmetrisch liegt, mag an einer etwas andersartigen Funktion liegen, wofür auch die oben erwähnte Tatsache sprechen könnte, daß er relativ dünner ist; die Septen sind dagegen aber z. B. wesentlich komplizierter verfaltet (Funktionsübernahme?).

Eine Torsion oder, wie KEMPER sagt, Drehung des Weichkörpers läßt sich auf Grund der Asymmetrie nicht annehmen. Wohl ist, wie bereits weiter oben bemerkt, eine starke Verlagerung von E zu registrieren; der Siphos konnte sich dabei aber in dem engen, galeaten Externbereich

kaum, oft nur um die Hälfte des eigenen Durchmessers, also nur mehr oder weniger in bzw. um die Symmetrie-Ebene (= Mediane) bewegen. KEMPER setzt sich mit der Vorstellung C. DIERERS (1912) auseinander, nach der die Tiere auf Grund ihrer Asymmetrie auf einer Seite am Boden gelegen haben sollen. Er lehnt diese Theorie ebenfalls ab, allerdings aus ganz anderen Gründen. Er fragt, ob denn nicht weitere Asymmetrien, vor allem der Mundsäume zu erwarten seien, was aber noch nie beobachtet wurde. Da ferner, etwa im Gegensatz zu *Psiloceras*, ein relativ kräftiger, kurzer Weichkörper in der ziemlich großen, recht weiten Röhre gelebt haben muß, fällt eine solche Siphon-Verschiebung um die Symmetrie-Ebene auch in Form einer Schräglage sicher nicht ins Gewicht.

Es ist daher m. E. nicht korrekt, wenn man z. B. die „asymmetrischen“ Ammonitengattungen *Psiloceras*, *Platylenticeras* und *Physodoceras* in einem Zuge nennt, nur weil sie gleichermaßen eine Verzerrung der Lobenlinie zeigen. Ganz sicher besteht ein wesentlicher funktioneller Unterschied z. B. zwischen der Asymmetrie bei *Psiloceras* und derjenigen bei *Platylenticeras* (vgl. HENGSBACH 1977). Eine Torsion des Mantelsackes, wie sie m. E. bei *Psiloceras* evtl. denkbar ist, scheidet für *Platylenticeras* (Pl.) sicher aus (s. o.). Daß solche Unterschiede andererseits z. B. weitreichende biologisch-ökologische Konsequenzen gehabt haben dürften, liegt wohl auf der Hand (vgl. HENGSBACH, in Vorber.).

Ebenfalls als Unterschied in der Lebensweise ist m. E. die Tatsache zu werten, daß bei den *Platylenticeraten* zwischen den stets asymmetrischen borealen Formen und den kaum asymmetrischen mediterranen (und russischen) Arten zu unterscheiden ist (KEMPER 1961, S. 44).

Eine weitere rätselhafte Erscheinung besteht darin, daß der Externlobus neben seiner asymmetrischen Lage auf dem Gehäuse oft auch in sich selbst asymmetrisch verzerrt ist. Es entsteht m. E. hier der Eindruck, der Siphon habe bei seiner Verlagerung den Externlobus gewissermaßen „mitgezerrt“. Das würde bedeuten, daß die Asymmetrie primär vom Siphon bedingt ist, der E dieser Verlagerung also folgt. Auch die Erscheinung, daß der Externlobus z. T. regelrecht verkümmert wirkt (vgl. z. B. KEMPER 1961, Abb. 33 a, 62 a, 66 b), könnte für eine sekundäre Funktion des E sprechen, jedenfalls was die Haltefunktion betrifft. Möglicherweise war die Anheftungsaufgabe des Septums zugunsten einer andersartigen Siphonanheftung reduziert worden (s. o.) und dies ein partieller Grund für seine Verlagerung gewesen.

Nach meinen Beobachtungen möchte ich mich der Auffassung KEMPERs anschließen, daß der breite, relativ große Externlobus, etwa vieler *Tolypeceraten*, gegenüber dem verkümmerten zahlreicher *Platylenticeraten* s. str. den primitiveren Zustand darstellt. Dies würde auch dem

stratigraphischen Befund nicht widersprechen und der Annahme entgegenkommen, daß die acuten *Platylenticeraten* gegenüber den dickeren und gerundeteren *Tolypeceraten* eine abgeleitete, spezialisiertere Position besitzen (vgl. KEMPER 1961, S. 81/82).

Literatur

- BESSIN, B.: Das Wealdenbecken und seine Überlagerung durch die marine Untere Kreide in Norddeutschland. — Diss. Münster 1928.
- DIENER, C.: Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten. — N. Jb. Min. usw., 1912, Stuttgart 1912.
- HENGSBACH, R.: Über die Suture-Asymmetrie einiger *Psiloceraten*. — Sber. Ges. naturf. Freunde Berlin, N. F., 17, Berlin 1977.
- Zur Kenntnis der Asymmetrie der Ammoniten-Lobenlinie. — In Vorber.
- HÖLDER, H.: Über die Siphon-Anheftung bei Ammoniten. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh, 1954, Stuttgart 1954.
- KEMPER, E.: Die Ammonitengattung *Platylenticeras* (= *Garnieria*). — Beih. Geol. Jb., 47, Hannover 1961.
- KOENEN, A. von: Die *Platylenticeras*-Arten des Untersten Valanginien Nordwest-Deutschlands. — Abh. preuß. geol. L.-A., N. F., 82, Berlin 1915.
- RIEBER, H.: Ammoniten und Stratigraphie des Braunjura beta der Schwäbischen Alb. — *Palaeontographica* (A), 122, Stuttgart 1963.

Anschrift des Verfassers:

RAINER HENGSBACH

Janischweg 8

1000 Berlin 13