

## Zur Kenntnis der Sutur-Asymmetrie bei Ammoniten.

Mit 24 Abbildungen und 2 Tabellen.

RAINER HENGSBACH.

### Kurzfassung.

Die vorstehende Arbeit stellt eine Erweiterung und Ergänzung der unlängst erschienenen Studie zur Kenntnis der Asymmetrie der Ammoniten-Lobenlinie dar (HENGSBACH 1979). Dabei ließen sich meine seinerzeit gewonnenen Ergebnisse und Vorstellungen grundsätzlich bestätigen und teilweise präzisieren. Dies gilt auch für einen Teil der bereits untersuchten Genera. — Für die bisher bekannten Sutur-Asymmetrien ließen sich drei Gruppen wahrscheinlicher Ursachen herausarbeiten: Neben parasitären Ursachen (*Psiloceras*, *Glochiceras*, *Hecticoceras*, *Arnioceras*) werden konstruktionsmorphologische (*Platylenticeras*, *Anahoplites*) sowie umweltbedingte Ursachen (*Aspidoceras*, *Taramelliceras*) angenommen. Ferner wird das Phänomen der gelegentlich beobachteten Asymmetrie der Internsutur und des Nahtbereiches diskutiert; es wird nahegelegt, die Bewertung der Lobenlinie, namentlich des umbilikalen Bereichs, für Evolution und Systematik der Ammonoidea neu zu überdenken.

### Abstract.

[HENGSBACH, RAINER: To the knowledge of sutural asymmetry in ammonites. — Senckenbergiana lethaea, 67 (1/4): 119-149, text figs. 1-24, tabs. 1-2; Frankfurt am Main, 31. 10. 1986.]

The present paper extends and supplements my previous study on the sutures of ammonites (HENGSBACH 1979), the results and conceptions of which are verified in principle and are in part even describable in more detail. — As to the hitherto known sutural asymmetries, three kinds of causes are probable: (1) parasitism (*Psiloceras*, *Glochiceras*, *Hecticoceras*, *Arnioceras*), (2) constructional morphology (*Platylenticeras*, *Anahoplites*), and (3) environmental influence (*Aspidoceras*, *Taramelliceras*). — Furthermore, the occasional asymmetry of internal sutures and of the umbilical area is discussed. It is suggested to reconsider the evaluation of sutures, particularly those of the umbilical area.

## Inhaltsverzeichnis.

Einleitung. . . . .	120
Material und Methodisches. . . . .	121
Symmetrie-Verhältnisse bei weiteren Ammoniten-Taxa. . . . .	122
Vorbemerkungen. . . . .	122
Sutur-Asymmetrie bei mesozoischen Taxa. . . . .	122
<i>Oxynoticeras</i> HYATT 1875. . . . .	122
<i>Prohcticoceras</i> SPATH 1928. . . . .	124
<i>Glochiceras</i> HYATT 1900. . . . .	125
<i>Arnioceras</i> HYATT 1867. . . . .	125
<i>Bifericeras</i> BUCKMAN 1913. . . . .	129
<i>Grossouvria</i> SIEMIRADZKI 1898. . . . .	132
Weitere Vergleiche mit symmetrisch gebauten Taxa. . . . .	132
<i>Shirbuirnia</i> BUCKMAN 1910. . . . .	132
<i>Paroniceras</i> BONARELLI 1893. . . . .	132
<i>Distichoceras</i> MUNIER-CHALMAS 1892. . . . .	132
<i>Phylloceras</i> SUESS 1865. . . . .	132
<i>Hammatoceras</i> HYATT 1867. . . . .	133
Vergleich und Ergebnisse. . . . .	133
Vergleich der untersuchten Taxa. . . . .	133
Allgemeine Ergebnisse. . . . .	133
Bemerkungen zu bereits untersuchten Gattungen. . . . .	135
<i>Psiloceras</i> HYATT 1867. . . . .	135
<i>Platylenticeras</i> HYATT 1900. . . . .	136
<i>Hecticoceras</i> BONARELLI 1893. . . . .	137
<i>Kosmoceras</i> WAAGEN 1869. . . . .	137
Zur Asymmetrie der Internsutur und des Nahtbereiches. . . . .	138
Vorbemerkungen. . . . .	138
Einige Beispiele von Umbilikal-Asymmetrie. . . . .	138
<i>Psilophyllites</i> SPATH 1914. . . . .	138
<i>Catacoeloceras</i> BUCKMAN 1923. . . . .	138
<i>Parapatoceras</i> SPATH 1924. . . . .	138
Zur Diskussion der bisherigen Kenntnisse der Sutur-Asymmetrie. . . . .	139
Vorbemerkungen. . . . .	139
Mögliche und wahrscheinliche Ursachen der Sutur-Asymmetrie. . . . .	142
Parasitäre Ursachen. . . . .	142
Vorbemerkungen. . . . .	142
Diskussion einzelner Taxa. . . . .	143
Konstruktionsmorphologische Ursachen. . . . .	144
Vorbemerkungen. . . . .	144
Diskussion einzelner Taxa. . . . .	144
Umweltbedingte Ursachen. . . . .	147
Schriftenverzeichnis. . . . .	147

## Einleitung.

Die vorliegende Arbeit stellt eine Erweiterung und Fortführung der unlängst von mir vorgelegten Studie zur Kenntnis der Asymmetrie der Ammoniten-Lobenlinie dar (HENGSBACH 1979). Ziel dieser Arbeiten zur Sutur-Asymmetrie ist, neben der Erfassung des Phäno-

mens als solchem ihre Bedeutung für Biologie und Evolution der Ammonoidea auszuloten (HENGSBACH 1979: 107). So dürfte künftig die Berücksichtigung der Sutura-Asymmetrie für die Klärung phylogenetischer Beziehungen zwischen Gruppen herangezogen werden können, nämlich dort, wo sie als Synapomorphien die systematische Stellung einer Gruppe entscheiden kann (HENGSBACH 1974: 1982; vgl. auch HENGSBACH 1979: 154).

Als Sutura-Asymmetrie bezeichne ich alle asymmetrischen Lobenlinien, die offensichtlich nicht auf Verletzungen oder Entwicklungsstörungen zurückzuführen sind, d. h. am normal entwickelten Gehäuse rechts und links auffällig verschieden sind bzw. von der Medianen abweichen (HENGSBACH 1979: 113). Dies schließt naturgemäß Erkrankungen des Weichkörpers nicht aus, die am Fossil heute nicht mehr feststellbar sind.

An dieser Stelle möchte ich der Vollständigkeit halber noch einmal darauf hinweisen, daß der Begriff Sutura-Asymmetrie sich nicht auf solche Abweichungen bezieht, die in Verbindung mit Deformationen der Gehäuseröhre auftreten, auch wenn diese für das betreffende Taxon als normal anzusehen sind. Insofern ist auch die Einbeziehung der Gattung *Bifericeras* BUCKMAN 1913 in die vorliegende Untersuchung nur mit Einschränkungen zulässig, die mir aber beim Vergleich der Asymmetrie-Bilder verschiedener Taxa hier einstweilen erlaubt sei. Gleichsam scheint bei dieser Gattung ein Grenzfall vorzuliegen, insofern die jugendlichen asymmetrischen Exemplare noch keinerlei Deformationen der Conothek erkennen lassen, die adulten aber oft solche zeigen (BAYER 1972).

Beim Einstieg in die Thematik der Bewertung von Sutura-Asymmetrien bot es sich als Ansatzpunkt einleuchtenderweise seinerzeit an, zunächst solche Taxa zu untersuchen, von denen Asymmetrie von Phragmocon und Siphon bereits bekannt war. Diese Taxa stellen aus verständlichen Gründen gleichsam die stärksten und verbreitetsten Asymmetrien (oft über 50% einer Fauna bzw. Population asymmetrisch!). Seit Erscheinen meiner genannten Studie konnte ich die Untersuchungen erweitern und auch auf solche Gruppen ausdehnen, in denen der prozentuale Anteil asymmetrischer Formen sowie auch der Abweichungsbetrag gering sind.

Das untersuchte Ammoniten-Material zu der vorliegenden Arbeit stammt größtenteils aus den Sammlungen des Instituts für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen und des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart. Für die freundliche Überlassung des Materials danke ich den Herren Dr. A. LIEBAU (Tübingen) und Dr. G. DIETL (Stuttgart). Weiteres Material verdanke ich Herrn Dr. W. RIEGRAF (Berlin). Herrn Prof. Dr. K.-E. LAUTERBACH (Bielefeld) schulde ich Dank für Diskussionen und Durchsicht des Manuskripts.

## Material und Methodisches.

Seit dem Erscheinen der erwähnten Studie zur Asymmetrie der Ammoniten-Lobenlinie konnte ich rund 700 Ammoniten aus 11 mesozoischen Genera neu untersuchen; sie verteilen sich, wie weiter unten aufgeführt, auf die verschiedensten Familien heutiger Fassung (Tab. 1).

Außerdem konnte das Material einiger bereits untersuchter Taxa erweitert werden (*Psiloceras* um etwa 200, *Hectioceras* um etwa 20 und *Kosmoceras* um mehr als 50 Exemplare).

Das untersuchte Material stammt im einzelnen aus folgenden Sammlungen: *Glochiceras* (Material zur Dissertation B. ZIEGLER 1958), *Arnioceras* (Material zur Dissertation MERKT 1966) und *Psiloceras* (Slg. WETZEL) aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut und Museum der Universität Tübingen; *Oxyntoceras* und *Shirbuirnia* aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart. Das Material von *Bifericeras* stammt aus der Slg. RIEGRAF (Stuttgart), das Material von *Grossouwia* und *Prohectioceras* sowie dasjenige der nicht-asymmetrischen Taxa aus eigenen Beständen. Das Material zu *Grossouwia* und *Prohectioceras* ist im Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main, unter den Katalog-Nrn. SMF 34670-34690 hinterlegt.

Sämtliche Lobenlinien wurden mit dem Zeichenspiegel (WILD-Binokular) bei 16facher Vergrößerung gewonnen und z. T. in ihren Elementen vermessen.

Alle weiteren Bemerkungen zum Methodischen sind in HENGSBACH 1979: 108-110 enthalten und gelten für die vorliegende Untersuchung entsprechend, so daß sich hier eine Wiederholung vermeiden läßt.

## Symmetrie-Verhältnisse bei weiteren Ammoniten-Taxa.

### Vorbemerkungen.

Einen Überblick über die wichtigste Literatur zum Problemkomplex Asymmetrie von Phragmocon und Siphon bei Ammoniten habe ich bereits in der erwähnten Arbeit zur Kenntnis der Sutur-Asymmetrie gegeben (HENGSBACH 1979), so daß hier darauf verwiesen werden kann. In Tab. 1 sind die bisher untersuchten mesozoischen Gattungen und ihre systematische Stellung genannt. Dabei wurde, auch der Einheitlichkeit halber, die im Ammoniten-Band des Treatise on Invertebrate Paleontology gegebene Systematik zugrunde gelegt, auch wenn diese nicht mehr in allen Punkten befriedigen sollte; die vorliegende Arbeit ist keine systematisch-taxonomische, und entsprechende Fragen sollen diesbezüglichen Bearbeitungen vorbehalten bleiben, soweit sie nicht die Bewertbarkeit der Sutur-Asymmetrie berühren.

Über die Sutur-Asymmetrie paläozoischer Ammoniten läßt sich zur Zeit offenbar noch wenig sagen. SCHULZ (1967) beschrieb Rechts/Links-Differenzen in der Lobenlinie von *Beloceras* HYATT 1884, die darin bestehen, daß bei ontogenetischem Vorseilen einer Seite in der Entwicklung der Lobenlinie eine einseitige Zähnelung im L und U<sub>1</sub> bzw. unterschiedlich fortgeschrittene Zähnelung auf beiden Seiten festzustellen war. Ein entsprechendes Vorseilen einer Seite in der Suturentwicklung konnte ich an mesozoischen Ammoniten bisher nicht beobachten. Ob bei völlig ausgewachsenen Exemplaren diese Ungleichzeitigkeit ausgeglichen, d. h. die Symmetrie wieder hergestellt wird, erwähnt SCHULZ nicht.

Neben dieser Gesamtasymmetrie bei *Beloceras* konnte ich Sutur-Asymmetrie bei *Cheiloceras* FRECH 1897 beschreiben (HENGSBACH 1977c); hierbei handelt es sich, neben Gesamtasymmetrie in einigen Fällen (HENGSBACH 1979: 129), um Elemente-Asymmetrie (HENGSBACH 1979: 130). Bereits LANGE (1929) wußte über dieses Phänomen bei *Cheiloceras* zu berichten. HOUSE (1965) fand Fälle von Sutur-Asymmetrie bei Tornoceraten. Eine weitere Überprüfung der Sutur-Asymmetrie-Verhältnisse bei paläozoischen Ammoniten ist geplant.

### Sutur-Asymmetrie bei mesozoischen Taxa.

*Oxynoticeras* HYATT 1875 (Typus-Art: *Ammonites oxynotus* QUENSTEDT 1845).

Untersuchtes Material: 31 Exemplare aus dem Staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart.

Folgende Art war vertreten: *oxynotum* QUENSTEDT 1845.

Herkunft: SW-Deutschland.

Tabelle 1. Zusammenstellung der bisher auf ihre Symmetrie-Verhältnisse untersuchten Gattungen mesozoischer Ammoniten.

Überfamilie	Familie	Gattung
Phyllocerataceae	Phylloceratidae	<i>Phylloceras</i>
Psilocerataceae	Psiloceratidae	<i>Psiloceras</i> , <i>Arnioceras</i>
	Cymbitidae	<i>Cymbites</i> , <i>Oxynoticeras</i>
Eoderocerataceae	Amaltheidae	<i>Amaltheus</i> , <i>Bifericeras</i>
	Dactyloceratidae	<i>Catacoeloceras</i>
Hildocerataceae	Hildoceratidae	<i>Hildoceras</i> , <i>Harpoceras</i> , <i>Arietoceras</i> , <i>Paroniceras</i>
	Hammatoceratidae	<i>Hammatoceras</i>
	Sonniniidae	<i>Sonninia</i>
Haplocerataceae	Oppeliidae	<i>Taramelliceras</i> , <i>Glochiceras</i> , <i>Hecticoceras</i> , <i>Prohctioceras</i> , <i>Distichoceras</i>
Perisphinctaceae	Craspeditidae	<i>Platylenticeras</i>
	Aspidoceratidae	<i>Aspidoceras</i> , <i>Grossouvria</i>
Stephanocerataceae	Kosmoceratidae	<i>Kosmoceras</i>
	Cardioceratidae	<i>Quenstedtoceras</i>
Hoplitaceae	Hoplitidae	<i>Anahoplites</i>

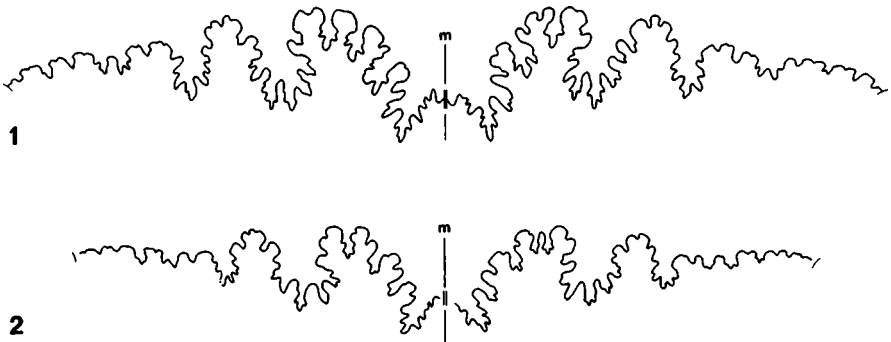


Abb. 1-2. Asymmetrische Lobenlinien von *Oxynoticeras oxynotum* (QUENSTEDT 1845).  $\times 4$ . — Jura, Lias, Oberes Sinemurium; SW-Deutschland. — Staatl. Mus. Naturkde. Stuttgart. — 1: SMNS 24396. — 2: SMNS 20995.

Seit den Arbeiten von POMPECKJ (1907), KNAPP (1908) und PIA (1914) ist eine z. T. auffällige Variabilität in der Ausgestaltung der beiden Suturenhälften rechts und links bekannt, ohne daß die Medianlage von Siphon und Externlobus berührt würde (vgl. *Cymbites* NEUMAYR 1878, HENGSBACH 1976). Wie die genannten Arbeiten und eigene Untersuchungen zeigen, handelt es sich um Gesamtasymmetrie (HENGSBACH 1979: 129).

Unter den von mir untersuchten Exemplaren zeigten allerdings nur wenige Rechts-/Links-Differenzen, die bemerkenswert erscheinen; der Übergang zur normalen Variabilität ist naturgemäß fließend. Das in der Abb. 1 wiedergegebene Exemplar zeigt bei strenger Medianlage von Siphon und E eine Differenz in der Breite der Externsättel von rd. 4·3% der Suturenhälfte. Um dies auszugleichen und auf beiden Seiten gleich lange Suturenhälften zu erreichen, ist die auf ES folgende Lobenlinie bis zur Naht proportional jeweils entsprechend kürzer bzw. länger. Bei einem anderen Exemplar entsteht durch unterschiedliche Differenzierung einer Inzision im ES ein auffällig asymmetrisches Bild.

*Prohecticoceras* SPATH 1928 (Typus-Art: *Ammonites retrocostatus* GROSSOUVRE 1888).

Untersuchtes Material: 7 Exemplare aus dem Senckenberg-Museum, Frankfurt am Main, SMF 34670-34676.

Folgende Art war vertreten: cf. *retrocostatum* GROSSOUVRE 1888.

Herkunft: SW-Deutschland.

*Prohecticoceras* durchläuft während der Ontogenese in der Jugend zunächst ein Stadium mit sulcatem Venter. In diesem Stadium scheint der Siphon (und E) grundsätzlich in eine der Ventralkanten verlegt zu werden. Geht aus dem sulcaten Venter allmählich ein unicarinater hervor, so geht die Asymmetrie in entsprechendem Maße in die symmetrische Medianlage über. Dieses Verhalten, das an allen Exemplaren einheitlich auftrat, erinnert an die Asymmetrie von *Anahoplites* HYATT 1900, bei dem ebenfalls offenbar eine Beziehung von Externkanten und Siphonlage zu bestehen scheint.

Der Abweichungsbetrag liegt bei den von mir untersuchten Exemplaren zwischen 10 und 12%. Nur an einem Exemplar konnte mehr als eine Suturenhälfte

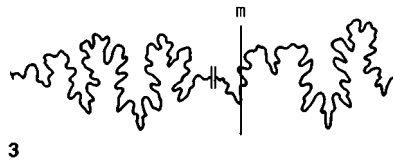


Abb. 3-4. Asymmetrische Lobenlinien von *Prohecticoceras* sp.  $\times 7.5$ . — Jura, Dogger, Unteres Callovium; Laufen an der Eyach, SW-Deutschland. — Senckenberg-Museum Frankfurt am Main. — 3: SMF 34670. — 4: SMF 34671.

abgenommen werden. Danach ist die Asymmetrie (11.7% Abweichung) beim Lateralsattel bereits ausgeglichen, wird also von ES und L aufgefangen.

*Glochiceras* HYATT 1900 (Typus-Art: *Ammonites nimbatus* OPPEL 1863).

Untersuchtes Material: 165 Exemplare aus dem Material zur Dissertation B. ZIEGLER (1955; vgl. B. ZIEGLER 1958), aufbewahrt im Geol.-Paläont. Institut und Museum der Universität Tübingen (1598).

Folgende Arten waren vertreten: *Glochiceras (Glochiceras)* HYATT 1900: *subclausum* (OPPEL 1863), *tectum* ZIEGLER 1958, *Glochiceras (Coryceras)* ZIEGLER 1958: *canale* QUENSTEDT 1848, *microdomum* OPPEL 1863, *modestiforme* OPPEL 1863, *Glochiceras (Lingulaticeras)* ZIEGLER 1958: *lingulatum* QUENSTEDT 1858, *crenosum* QUENSTEDT 1887, *modestum* ZIEGLER 1958, *Glochiceras (Paralingulaticeras)* ZIEGLER 1958: *parcevali* FONTANNES 1879.

Herkunft: S-Deutschland.

In seiner Monographie der Ammonitengattung *Glochiceras* hatte B. ZIEGLER (1958) dankenswerterweise einige Angaben über „Exzentrizität des Siphos“ gemacht. Seine Beobachtung, die Sutur-Asymmetrie sei offenbar auf bestimmte Arten beschränkt, konnte ich bestätigen. Von den untersuchten Arten zeigten *G. canale*, *crenosum*, *modestum* und *microdomum* keine Asymmetrie; auch bei jeweils größerem Material dürfte ihr Anteil jedenfalls gering sein. *G. tectum* (zu 26.5%), *G. lingulatum* (zu 28%) und *G. modestiforme* (zu 43%) zeigen nicht selten bis häufig die Verlagerung von E nach rechts oder links. Bei den Arten *G. subclausum* (70%) und *G. parcevali* (100%) tritt Sutur-Asymmetrie gehäuft auf. Das gleiche soll nach ZIEGLER für *G. crassum* und *G. planulatum* gelten, von denen jedoch kein Material vorlag.

Die starken Asymmetrien (*G. parcevali*, *G. subclausum*) zeigen einen Abweichungsbetrag von 13 bis 20 Prozent der normal zu erwartenden Suturhälfte (Definition bei HENGSBACH 1979: 113); sie sind allgemein konstant. Unter den schwachen Asymmetrien, welche fast alle übrigen Asymmetrien stellen, ist häufiger Pendeln zu finden, auf die Gesamt-Anzahl der Asymmetrien bezogen jedoch seltener.

Der Ausgleich der Sutur-Asymmetrie erfolgt in erster Linie durch ES, L und LS, wobei die Breite des gedrängten ES annähernd die Hälfte der Breite des gedehnten Gegenstückes betragen kann (*G. parcevali*, Abb. 5-7). Auch die Umbilikalregion kann am Ausgleich der Verzerrung beteiligt sein, allerdings nie bis zur Naht. Alles in allem erinnert die Sutur-Asymmetrie bei *Glochiceras* in ihrem Erscheinungsbild an diejenige bei *Psiloceras* und *Hecticoceras* (HENGSBACH 1977 a, 1980). Interessanterweise stimmen auch Zerschlitungsgrad und Gehäusegestalt recht gut überein.

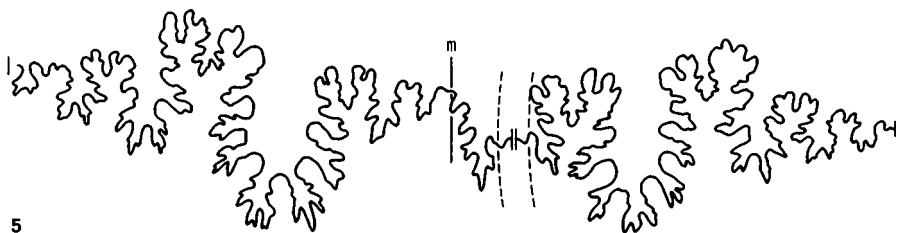
Auf das gesamte *Glochiceras*-Material bezogen, beträgt der Anteil asymmetrischer Formen etwa 26%, wobei Rechtsasymmetrien etwas häufiger auftreten. Jedoch scheint letzteres eine Folge der z. T. nur geringen Stückzahlen bei einigen Arten zu sein.

*Arnioceras* HYATT 1867 (Typus-Art: *Arnioceras cuneiforme* HYATT 1867 [ICZN Opinion 307]).

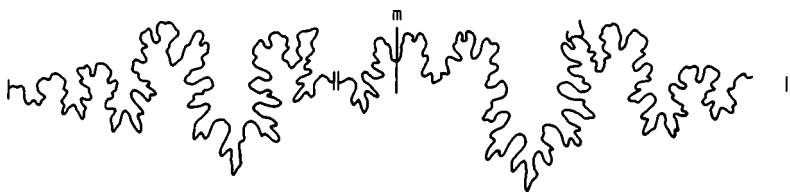
Untersuchtes Material: 98 Exemplare aus dem Material zur Dissertation J. MERKT (1966) sowie 10 weitere Exemplare, aufbewahrt im Geol.-Paläont. Institut und Museum der Universität Tübingen; 21 Exemplare aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart.

ES		L		LS		U <sub>2</sub>		U <sub>2</sub> /U <sub>3</sub>		Taxon
li	re	li	re	li	re	li	re	li	re	
1·5	2·6	0·6	0·8	1·2	1·3*	-	-	-	-	<i>Gl. subclausum</i>
1·1	3·0	0·7	0·9	1·2	1·5	0·3	0·2	0·9	1·1*	<i>Gl. subclausum</i>
1·8	3·6	1·2	1·7	2·0	2·4	0·6	0·8	1·0	1·1*	<i>Gl. parcevali</i>
4·4	2·5	1·4	1·2	3·0	2·7	0·7	0·6	1·5	1·3	<i>Gl. parcevali</i>
3·4	1·7	1·5	0·9	2·4	1·8	0·7	0·5	-	-	<i>Gl. parcevali</i>
1·8	3·1	1·1	1·2	-	-	-	-	-	-	<i>Gl. parcevali</i>
3·4	1·8	1·6	1·1	-	-	-	-	-	-	<i>Gl. parcevali</i>

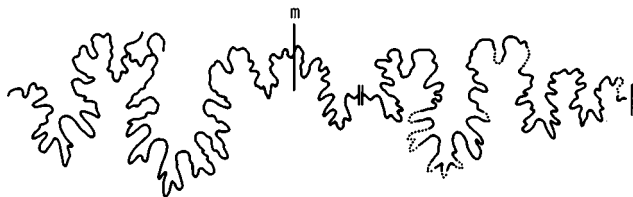
\* Asymmetrie dann ausgeglichen



5



6



7

Abb. 5-7. Asymmetrische Lobenlinien von *Glochiceras (Paralingulaticeras) parcevali* (FONTANNES 1879).  $\times 7.5$ . — Jura, Malm, Oberes Kimmeridgium; S-Deutschland. — Geol.-Paläont. Inst. Tübingen. — 5: 1598/4. — 6: 1598/3. — 7: 1598/5.



Taxon	Stück Nr.	Abwei- chung %	gemessen bei Wh mm
<i>Gl. subclausum</i>	1598/1	11·1	6·2
<i>Gl. subclausum</i>	1598/2	19·7	6·5
<i>Gl. parcevali</i>	1598/3	15·6	8·1
<i>Gl. parcevali</i>	1598/4	14·4	9·3
<i>Gl. parcevali</i>	1598/5	20·0	7·5
<i>Gl. parcevali</i>	1598/6	13·0	7·7
<i>Gl. parcevali</i>	1598/7	13·2	7·7

Tabelle 2. Messungen zur Sutura-Asymmetrie bei *Glochiceras* HYATT 1900. — Alle Lobenlinien wurden in 16facher Vergrößerung gezeichnet, so daß eine genaue Messung der Breite der einzelnen Elemente möglich war. Da die relative Breite der Elemente von Interesse war, konnte nicht immer zwischen den sich genau entsprechenden Zacken gemessen werden; jedoch wurde dies angestrebt. In jedem Fall wurde innerhalb einer Lobenlinie stets zwischen adäquaten Punkten gemessen.

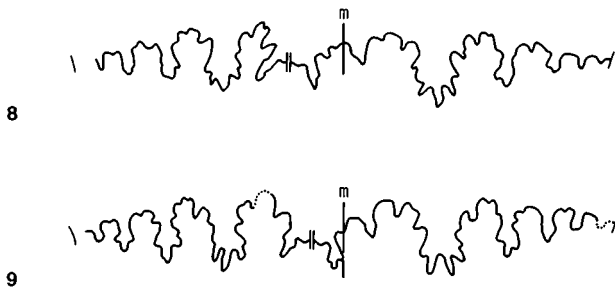


Abb. 8-9. Asymmetrische Lobenlinien von *Glochiceras (Glochiceras) subclausum* (OPPEL 1863).  $\times 7.5$ . — Jura, Malm, Oberes Kimmeridgium; S-Deutschland. — Geol.-Paläont. Inst. Tübingen. — 8: 1598/2. — 9: 1598/1.

Folgende Arten waren vertreten: *falcaries* QUENSTEDT 1856 s.l., *kridioides* HYATT 1867 s.l., *ceratitoides* QUENSTEDT 1848, *oppeli* GUÉRIN-FRANZIATTE 1966.

Herkunft: Mitteldeutschland.

Die Untersuchung ergab, daß die Angehörigen der Gruppe des *A. falcaries* fast durchweg stark asymmetrisch sind: Von 60 Exemplaren war nur eines symmetrisch (= etwa 1·7%; auch dessen Zuordnung war unsicher) und zwei waren schwach asymmetrisch (= 3·33%).

Von den übrigen 38 Exemplaren um *A. kridioides* s.l. waren 24 symmetrisch (63·16%). Asymmetrie war lediglich bei drei schwer identifizierbaren Formengruppen feststellbar, die morphologisch eine Zwischenstellung zwischen *A. falcaries* und

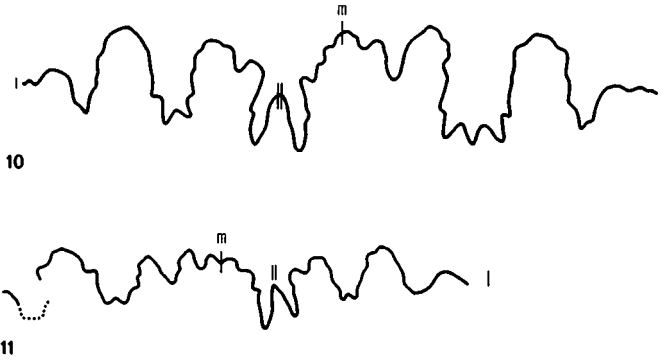


Abb. 10-11. Asymmetrische Lobenlinien von *Arnioceras falcaries* (QUENSTEDT 1856) s. l.  $\times 7.5$ . — Jura, Lias, Oberes Hettangium; Mitteldeutschland. — Senckenberg-Museum Frankfurt am Main. — 10: SMF 34527. — 11: SMF 44022.

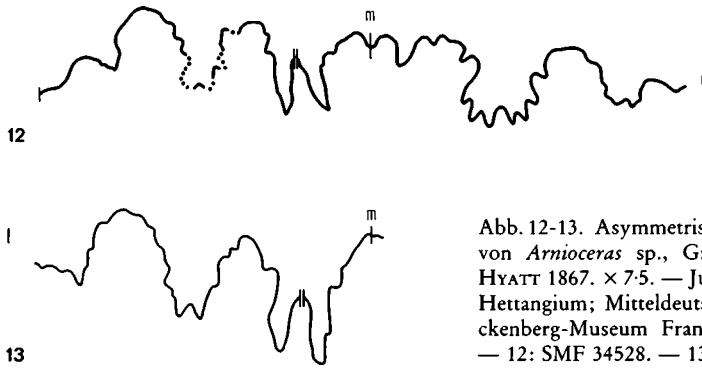


Abb. 12-13. Asymmetrische Lobenlinien von *Arnioceras* sp., Gruppe *kridioides* HYATT 1867.  $\times 7.5$ . — Jura, Lias, Oberes Hettangium; Mitteldeutschland. — Senckenberg-Museum Frankfurt am Main. — 12: SMF 34528. — 13: SMF 34529.

*A. kridioides* einnehmen; hier kommen symmetrische wie asymmetrische Formen vor. Von 21 *A. ceratitoides* und 10 *A. oppeli* war keines asymmetrisch. Das Auftreten von Sutur-Asymmetrie ist unabhängig von der Windungsgestalt.

Innerhalb unzweifelhaft der Gattung *Arnioceras* angehörender Formen bestehen also offensichtliche Art-Unterschiede bezüglich der Sutur-Symmetrieverhältnisse.

Bei dem in meinem Material am stärksten vertretenen *A. falcaries* ist die Asymmetrie der äußeren Windungen konstant. Auf den Innenwindungen nimmt ihr Abweichungsbetrag zu bzw. kann zunehmen, wie ich in drei Fällen beobachten konnte; er kann hier bis über 36% betragen (bei  $Wh = 2.3$  mm), scheint jedoch nach dieser Zunahme wieder konstant zu werden bis zu seinem nicht zu beobachtenden

Einsetzen (offenbar am Nucleus). In einem Fall war (noch) bei 3 mm Wh eine Abweichung von etwa 42% zu beobachten. Der Abweichungsbetrag äußerer Windungen ( $Wh > 6$  mm) kann von Fall zu Fall schwanken, liegt aber bemerkenswert einheitlich in den meisten Fällen zwischen 16 und 18%.

Das Erscheinungsbild der Sutur-Asymmetrie bei *Amioceras* entspricht durchaus demjenigen der *Psiloceraten*, *Glochiceraten*, *Platylenticeraten*, *Hecticoceraten* und *Anahopliten*, wobei der allgemein mehr oder weniger deutlich asymmetrisch ausgebildete E vor allem an *Platylenticeras* erinnert (HENGSBACH 1977b). Auch bei *Amioceras* kann, wie z. B. bei *Psiloceras*, bei starken Abweichungsbeträgen die vollständige Zerschlitzung der gedrängten Seite infolge des Raumproblems unterbleiben (vgl. HENGSBACH 1977a). Der Ausgleich der Sutur-Asymmetrie erfolgt, wie bei *Psiloceras*, primär über ES und L.

Der Internlobus und die angrenzenden Bereiche der Internsutur sind von der Sutur-Asymmetrie nicht betroffen. In der Verteilung linksasymmetrisch/rechtsasymmetrisch überwiegen die linksasymmetrischen Formen im Verhältnis von etwa 4:3.

### *Bifericeras* BUCKMAN 1913 (Typus-Art: *Ammonites bifer* QUENSTEDT 1845).

Untersuchtes Material: 106 Exemplare aus der Slg. W. RIEGRAF (Stuttgart); 5 Exemplare aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde Stuttgart.

Folgende Arten waren vertreten: *bifer* QUENSTEDT 1845, *curvicosta* QUENSTEDT 1884.

Herkunft: SW-Deutschland.

Eine taxonomische Aufteilung in *Bifericeras* BUCKMAN 1913 und *Leptonoceras* SPATH 1925 ist m. E. völlig ungerechtfertigt. Auch ein Dimorphismus scheint mir nicht gesichert.

Die Sutur-Asymmetrie von *Bifericeras* ist nicht ohne weiteres mit derjenigen der anderen von mir bisher untersuchten Taxa vergleichbar. Der Grund liegt darin, daß von *Bifericeras* zahlreiche und recht häufige Anomalien und Störungen der Gehäusespirale bekannt sind (siehe BAYER 1972); dies gilt für die anderen in Rede stehenden Gattungen nicht.

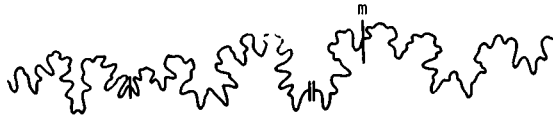
Von den 106 insgesamt untersuchten Exemplaren sind 49 (= 46%) asymmetrisch. Von diesen sind 26 (= 53%) glatte oder fast glatte Jugendwindungen. Sie zeigen z. T. eine starke Asymmetrie (23%; siehe Abb. 9). Nur 11 der 49 asymmetrischen Exemplare ließen sich eindeutig auf Grund der Skulptur als *B. bifer* bestimmen.

Bei den mehr oder weniger erwachsenen Exemplaren beträgt der Anteil der Asymmetrien rund 21%; von diesen sind ungefähr  $\frac{1}{4}$  schwach asymmetrisch. Lediglich der Rest sind nennenswerte Abweichungen (über 5% Abweichung von m). Davon dürfte wiederum ein Teil in Verbindung mit Deformationen des Gehäuses stehen. Die stärkste Asymmetrie konnte an einem Windungsfragment festgestellt werden; ihre Abweichung von der Medianen beträgt etwa 22.7%.

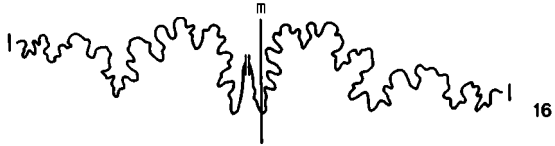
Es entsteht bei der Gattung *Bifericeras* der Eindruck, daß die Sutur-Asymmetrie in erster Linie jugendliche Exemplare betrifft und im Alter abnimmt bis hin zum Erlangen der Symmetrie. Jedenfalls deutet das Zahlenverhältnis darauf hin: Asymmetrie tritt deutlich überwiegend bei Jugendexemplaren auf. Von den 57 symmetrischen *Bifericeraten* ist rund die Hälfte (24) als adult anzusprechen.



14



15



16

Abb. 14-18. Asymmetrische Lobelinien von *Bifericeras* BUCKMAN 1913.  $\times 7.5$ . — Jura, Lias, Oberes Sinemurium; Gomaringen bei Reutlingen, SW-Deutschland. — Staatl. Mus. Naturkde. Stuttgart.

14-17. *Bifericeras bifer* (QUENSTEDT 1845).

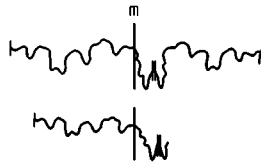
— 14: SMNS 26765. — 15: SMNS 26766. —

16: SMNS 26767. — 17: SMNS 26768.

18. *Bifericeras* sp. — SMNS 26769.



17



18 a

b

Was die Art der Asymmetrie ontogenetisch fortgeschrittener Gehäuse anbelangt, so zeigt sich, daß in fast allen Fällen ein sehr allmähliches Pendeln zu bestehen scheint. Dabei kann der Phragmocon über einen halben Umgang oder auch mehr symmetrisch sein und dann allmählich, manchmal auch abrupt, die Mediane verlassen, um dann über eine kürzere oder längere Strecke wieder „einzuschwenken“.

Eine Asymmetrie kann auch eintreten, wenn die Gehäuseröhre ihre größte Höhe nicht median, sondern seitlich der Medianen erreicht, also seitlich abgeflacht erscheint. Der Phragmocon bzw. das ihn abscheidende Organ scheint dann die Zone

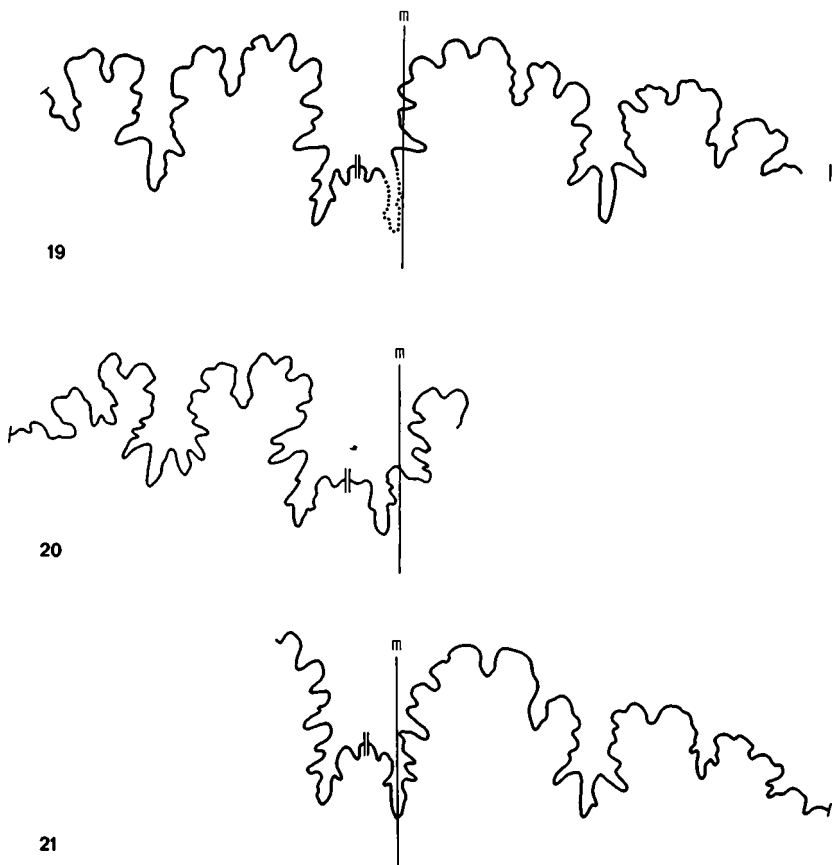


Abb. 19-21. Asymmetrische Lobenlinien von *Grossowria* sp., cf. *subtilis* (NEUMAYR 1870).  $\times 7.5$ . — Jura, Dogger, Callovium; Schalksburg bei Laufen an der Eyach, SW-Deutschland. — Senckenberg-Museum Frankfurt am Main. — 19: SMF 34677. — 20: SMF 34678. — 21: SMF 34679.

größten Durchmessers für die Mediane zu halten und sich entsprechend zu verlagern. So entsteht eine Verlagerung in die „ausgebeulte“ Region. Da solche Deformationen im allgemeinen nur schwach sind, ist auch eine entsprechende Asymmetrie der Lobenlinie nur schwach.

Hand in Hand mit dem oben geschilderten Pendeln kann eine Schräglage von E erfolgen. Dieses Verhalten erinnert an die ebenfalls nur schwache Sutura-Asymmetrie bei *Kosmoceras* WAAGEN 1869 (siehe HENGSBACH 1979). Eine Bevorzugung einer Seite in der Ausgestaltung und Differenzierung der Lobenlinie konnte bei *Bifericeras* nicht gefunden werden; sie tritt rechts wie links gleich häufig auf.

*Grossouvria* SIEMIRADZKI 1898 (Typus-Art: *Perisphinctes subtilis* NEUMAYR 1870).

Untersuchtes Material: 39 Exemplare aus dem Senckenberg-Museum, Frankfurt am Main, SMF 34677-34688.

Folgende Art war vertreten: cf. *subtilis* NEUMAYR 1870.

Herkunft: SW-Deutschland und S-Frankreich.

Von den untersuchten 37 SW-deutschen Stücken war etwa  $\frac{1}{3}$  (12 Exemplare) asymmetrisch; zwei aber nur zeigten eine stärkere Abweichung von der Medianen, in einem Fall sogar um knapp die Breite des Externlobus (stärkste beobachtete Abweichung = 18,2%). Es ist bemerkenswert, daß mit einer Ausnahme alle beobachteten Asymmetrien linksseitig sind.

Die asymmetrischen Abweichungen sind nur relativ gering. Sie betragen meist zwischen 6 und 10% der normal zu erwartenden Suturhälfte. Leider konnte ich nur an einem Exemplar deutlich mehr als eine Suturhälfte gewinnen; danach wird die Asymmetrie allein von den Sätteln, vor allem von ES und LS ausgeglichen.

Bemerkenswert ist die Beobachtung, daß eng verwandte Formen, die möglicherweise zur gleichen Gattung zu zählen sind und aus S-Frankreich (Villers) stammen, offenbar keine oder aber kaum eine entsprechende Abweichung zeigen. 15 Exemplare, Innenwindungen mit zarter Skulptur, besaßen einen streng symmetrisch liegenden Siphon und Externlobus. Die Lobenlinie entspricht derjenigen der zuvor behandelten SW-deutschen *Grossouvrien*.

#### Weitere Vergleiche mit symmetrisch gebauten Taxa.

In HENGSBACH 1979 wurden zu Vergleichszwecken verschiedene Gattungen entsprechender Gehäusegestalt untersucht, die sich als korrekt symmetrisch erwiesen. Diese „Kontrollgruppe“ konnte nun um einige Gattungen erweitert werden.

*Shirbuirnia* BUCKMAN 1910 (Typus-Art: *Shirbuirnia trigonalis* BUCKMAN 1910).

35 Exemplare der Art *S. stephani* (BUCKMAN 1882) konnten untersucht werden. Sutur-Asymmetrie war nicht feststellbar. Auch eine Gesamt-Asymmetrie, wie sie OECHELSLE (1958) beschreibt, wurde nicht beobachtet.

*Paroniceras* BONARELLI 1893 (Typus-Art: *Ammonites sternalis* BUCH 1832).

Von *Paroniceras* standen 20 Exemplare von *P. sternalis* (BUCH 1832) und *P. buckmani* BONARELLI 1895 zur Verfügung. Sutur-Asymmetrie konnte nicht festgestellt werden.

*Distichoceras* MUNIER-CHALMAS 1892 (Typus-Art: *Ammonites bipartitus* ZIETEN 1831).

Von dieser Gattung, die in ihrer Gehäusegestalt weitgehend *Anaboplites* HYATT 1900 entspricht (HENGSBACH 1978), standen rund 50 Exemplare der Typus-Art zur Untersuchung zur Verfügung. Es konnte in keinem Fall Sutur-Asymmetrie festgestellt werden.

*Phylloceras* SUESS 1865 (Typus-Art: *Ammonites heterophyllus* SOWERBY 1820).

Die insgesamt 26 Exemplare, die je zur Hälfte zu *Pb. callypto* (ORBIGNY 1841) und *Pb. zetes* (ORBIGNY 1850) gehören, zeigen alle eine strenge Medianlage von Siphon und Externlobus.

*Hammatoceras* HYATT 1867 (Typus-Art: *Ammonites insignis* ZIETEN 1831).

35 Exemplare aus der Verwandtschaft von *H. insignis* (ZIETEN 1831) und *H. subinsignis* (DUMORTIER 1869) lagen vor. Sie zeigen keinerlei Asymmetrie.

## Vergleich und Ergebnisse.

### Vergleich der untersuchten Taxa.

Die Sutur-Asymmetrie der zuvor behandelten Gattungen zeigt — verglichen mit Ergebnissen aus früheren Arbeiten — folgende Übereinstimmungen:

Die Asymmetrie von *Oxynoticeras* HYATT 1875 beschränkt sich nach meinen Untersuchungen auf „technische Ungenauigkeiten“, also auf eine gewisse genetische Toleranz beim Einbau des Phragmocons; in der Anordnung der Sutur-Elemente besteht Symmetrie. Größere Toleranz bzw. geringere Regelung beim Phragmocon-Einbau mag auch für *Grossowria* SIEMIRADZKI 1898 und verschiedene Formen mit Ventralfurche gelten (Oppelien, *Prohcticoceras* SPATH 1928).

Die Sutur-Asymmetrie von *Glochiceras* HYATT 1900 ist derjenigen von *Psiloceras* HYATT 1867 und *Hecticoceras* BONARELLI 1893 (siehe HENGSBACH 1977 a, 1980) sehr ähnlich. Dabei fällt auf, daß alle drei Gattungen im wesentlichen gleiche Gehäusegestalt besitzen. Bemerkenswert ist weiterhin, daß bei *Glochiceras* ähnlich große Abweichungsbeträge erreicht werden können wie bei *Psiloceras*. Wie dieses und *Hecticoceras* besitzt *Glochiceras* außerdem eine relativ einfache Lobenlinie. Gleiches gilt auch für *Arnioceras* HYATT 1867, bei dem die asymmetrische Ausbildung von E allerdings an *Platylenticeras* HYATT 1900 erinnert.

Einen Sonderfall stellt die Sutur-Asymmetrie von *Bifericeras* BUCKMAN 1913 dar. Bei ihrer Bewertung ist große Zurückhaltung angezeigt, weil *Bifericeras* eine ungewöhnlich hohe Rate von Gehäuse-Deformationen aufweist, von denen nur ein geringer Teil diagenetisch verursacht sein kann. Dies gilt nicht für Jugendexemplare, die offensichtlich meist (? noch) völlig normal entwickelt sind.

Der Vergleich mit symmetrischen Ammoniten-Gattungen, die eine ungefähr entsprechende Gehäusegestalt besitzen, erbrachte eine Bestätigung meiner seinerzeit gemachten Feststellung, daß Sutur-Asymmetrie offensichtlich grundsätzlich unabhängig von Windungs- und Gehäusequerschnitt auftritt.

### Allgemeine Ergebnisse.

Die vorstehende Untersuchung asymmetrischer und symmetrischer Gattungen bildet eine Erweiterung meiner bisherigen vergleichenden Arbeiten. Diese Erweiterung der überprüften Taxa konnte die seinerzeit gewonnenen Ergebnisse grundsätzlich voll bestätigen; sie seien hier noch einmal wiedergegeben (HENGSBACH 1979: 126-128):

1. Es muß grundsätzlich unterschieden werden zwischen offenbar echt pathologischen Einzelfällen von Sutur-Asymmetrie und gattungs-charakteristischen oder häufigen Asymmetrien.
2. Innerhalb der in diesem Sinne offenbar nicht pathologischen Sutur-Asymmetrien gibt es verschiedene Arten der Asymmetrie. Sie kann in einem Pendeln des Siphos um die Mediane bestehen. Dabei ist der Abweichungsbetrag von der Medianen

recht gering. Andererseits kann die Asymmetrie konstant sein, das heißt vom Beginn des Gehäuses an oder wenigstens über weite Strecken in ihrem Verschiebungsbetrag nach rechts oder links beibehalten werden. Hierher gehören generell vor allem die starken und stärkeren Asymmetrien. Des weiteren ist eine Gesamtasymmetrie zu unterscheiden: Unter Beibehaltung der Medianelemente können rechte und linke Suturhälfte ein unterschiedliches Bild zeigen.

3. Solchen verschiedenen Arten von Sutur-Asymmetrie-Mustern dürften naturgemäß, wenigstens teilweise, unterschiedliche Ursachen zuzuschreiben sein.

4. Die Sutur-Asymmetrie (Gruppenasymmetrie, HENGSBACH 1979: 129) ist nur bei einigen wenigen Taxa anzutreffen, trotz völlig gleicher Gehäusemorphologie mit anderen zum Vergleich herangezogenen Vertretern.

5. Auf Grund meiner Untersuchungen lassen sich gewisse Vorstellungen über die Bedeutung der Asymmetrie für das Leben des Tieres ausschließen; so etwa die Vorstellung, *Platylenticeras* und ähnlich asymmetrische Formen hätten auf Grund ihrer konstanten Asymmetrie auf einer Seite am Boden gelegen. Außerdem ist die Tatsache der Drehung des Phragmocons im Gehäuse ein Beweis dafür, daß die hydrostatische Funktion des Kammerapparates im Sinne eines Austarierens des Gehäuses nur eine untergeordnete Rolle gespielt haben kann, zumindest bei den asymmetrischen Formen.

6. Offensichtlich tritt konstante Asymmetrie zumindest bevorzugt bei flach scheibenförmigen Ammoniten auf, so an *Psiloceras* HYATT 1867, *Platylenticeras* HYATT 1900, *Anahoplites* HYATT 1900 sowie *Glochiceras* HYATT 1900, *Hecticoceras* BONARELLI 1893 und *Arnioceras falcaries* (QUENSTEDT 1856).

7. Starke und stärkere Asymmetrie sind stets bei Taxa anzutreffen, die eine relativ einfache Lobenlinie haben, so etwa bei *Psiloceras*, *Platylenticeras*, *Kosmoceras* WAAGEN 1869, *Anahoplites*<sup>1)</sup> und anderen. Hingegen wurde bei *Amaltheus* MONTFORT 1808 z. B., der eine wesentlich differenziertere Lobenlinie zeigt, unter mehr als 100 Exemplaren kein einziger Fall von Sutur-Asymmetrie beobachtet. Andererseits zeigten auch Hildoceraten, die recht einfache Suturen besitzen, keine Asymmetrie.

8. Das Auftreten von Sutur-Asymmetrie ist offenbar nur in einigen Fällen von Gehäuse- oder Windungsquerschnitt abhängig (z. B. *Platylenticeras*; siehe HENGSBACH 1977b). Dabei ist nicht an das skulpturbedingte Ausweichen von Sutur-Elementen gedacht (*Kosmoceras*).

9. Es entsteht der Eindruck, daß pendelnde Asymmetrie vor allem bei dick scheibenförmigen und geblähten Taxa auftritt (*Aspidoceras* ZITTEL 1868, z. T. *Taramelliceras* DEL CAMPANA 1904). Bei den Psiloceraten mögen insofern auch pendelnde Asymmetrien anzutreffen sein, als hier vielleicht eine Art Übergang oder Grenzfall vorliegen mag, bei dem beide Modi der Asymmetrie auftreten. Ähnliches mag auch für *Taramelliceras* gelten, bei dem im Gegensatz zu *Psiloceras* allerdings die pendelnden Asymmetrien überwiegen.

10. Allein die „Symmetrie der Asymmetrie“ läßt es als ausgeschlossen erscheinen, Zufall als Ursache für die konstante Sutur-Asymmetrie annehmen zu können. Die Verhältnisse bei *Hecticoceras* wenden weiteres hiergegen ein (HENGSBACH 1980).

<sup>1)</sup> Die Einbeziehung von *Anahoplites* gründet sich nicht auf den Zerschlitungsgrad mancher ausgereifter Alters-Lobenlinien großer Exemplare, sondern auf das „Grundmuster“ der Lobenlinie. Dies gilt grundsätzlich entsprechend für alle Gattungen.



Nach den inzwischen erweiterten Untersuchungen müssen diese Ergebnisse von HENGSBACH 1979 in folgenden Punkten präzisiert bzw. ergänzt werden:

Zu 1: Es sei der Vollständigkeit halber erwähnt, daß bei Annahme von Parasitismus natürlich auch unter gattungs-charakteristischen und häufigen Asymmetrien pathologische Ursachen zu finden sind.

Zu 5: Bereits KEMPER (1961) hat zu Recht darauf hingewiesen, daß allein die korrekte Bilateralsymmetrie des Gehäuses eine Bodenlage ausschliesse. Tatsächlich wären in diesem Fall weitere Deformationen des Gehäuses zu erwarten, wurden aber noch nie beobachtet. Dies gilt (mit Ausnahme von *Bifericeras* BUCKMAN 1913) für alle untersuchten Taxa (siehe HENGSBACH 1979).

Zu 7: Starke Asymmetrien sind offensichtlich immer konstant. Die Korrelation „einfache Lobenlinie — Asymmetriebereitschaft“ konnte grundsätzlich erhärtet werden. Es sei jedoch an eine Art Intermediärstellung erinnert (*Anahoplites*), bei der eine relativ kompliziertere Sutur sehr konstant eine relativ geringe Abweichung zeigt (HENGSBACH 1978: 379)<sup>1</sup>).

Zu 8: Ist eine Abhängigkeit vorhanden, so gilt diese auch im Sinne einer anatomischen oder physiologischen Abwandlung der Weichkörperorganisation bzw. deren Möglichkeiten (siehe Abschnitt über *Platylenticeras*, S. 136).

Die seinerzeitigen Ergebnisse des Vergleichs mit symmetrischen Taxa entsprechender Gehäusegestalt (HENGSBACH 1979: 131) konnten bestätigt werden: Sutur-Asymmetrie ist trotz gleicher Gehäuse- und Windungsgestalt in ganzen Gruppen nicht anzutreffen. Dies gilt jeweils für die verschiedenen Querschnittstypen. Eine Abhängigkeit der Sutur-Asymmetrie vom Windungsquerschnitt besteht also generell nicht <sup>2</sup>).

#### Bemerkungen zu bereits untersuchten Gattungen.

*Psiloceras* HYATT 1867 (Typus-Art: *Ammonites planorbis* SOWERBY 1824).

Seit Erscheinen der Arbeit über die Sutur-Asymmetrie bei *Psiloceras* (HENGSBACH 1977 a) konnten etwa 200 weitere Vertreter dieser Gattung untersucht werden. Für die seinerzeit am reichlichsten vertretene Art *Ps. planorbis* können die bisherigen Ergebnisse grundsätzlich bestätigt werden. Bei anderen Arten, die seinerzeit nur in wenigen Exemplaren zur Verfügung gestanden hatten, lassen sich die Zahlenwerte zum Asymmetrie-Verhalten präzisieren und ergänzen. Eine Überprüfung des ursprünglichen Materials (Beleg-Exemplare zur Dissertation ALTMANN 1962) führte zu den gleichen Ergebnissen wie in HENGSBACH 1977 a.

Dank des erweiterten Materials kann hier ergänzend festgestellt werden, daß die stark rechtsasymmetrischen Exemplare bei *Ps. planorbis* offenbar etwa dreimal so

<sup>2</sup>) In ihrer inhaltsreichen, interessanten Studie über Morphologie und Entwicklung des Ammoniten-Septums vermuten SWINNERTON & TRUEMAN (1917), Sutur-Asymmetrie vom Typ der *Psiloceras*-Asymmetrie sei in erster Linie bei Formen mit gerundetem oder tabulatem Venter zu finden. Ich habe dieser Annahme widersprochen. Sowohl bei ventral gerundeten wie auch bei galeaten Ammoniten sind Sutur-Asymmetrien zu finden, und zwar starke wie schwache. *Psiloceras* und *Platylenticeras* stellen offensichtlich für je eine der beiden Gruppen einen Extremfall dar. Es sei weiterhin daran erinnert, daß die Anzahl der galeaten Ammoniten hinter derjenigen ventral gerundeter Formen zurücktritt. Auch tritt Asymmetrie bei Formen auf, die mit komprimierten Windungen nur schmalgerundete Ventralregionen zeigen, die von acuten kaum wesentlich abweichen.

häufig sind wie die stark linksasymmetrischen. Dies gilt für die aus dem Tübinger Großraum stammenden Exemplare der Sammlung WETZEL. Da die 1977 von mir an Exemplaren von verschiedenen Fundpunkten festgestellten Ergebnisse davon abweichen, ist eine lokal-ökologische Erklärung dieser Diskrepanz nicht auszuschließen; jedoch könnte die Ursache z. T. auch in der seinerzeit nur etwa halb so großen Materialmenge von *Ps. planorbis* liegen.

Darüber hinaus ist von Interesse, daß bei *Ps. calliphylloides* POMPECKJ 1893 und wohl auch bei *Ps. plicatulum* POMPECKJ 1893 starke Asymmetrien am häufigsten auftreten, und zwar rechts wie links zu gleichen Teilen. Bei der Art *Ps. calliphylloides* der Sammlung WETZEL stellen die stark linksasymmetrischen und stark rechtsasymmetrischen Exemplare etwa 42%. Symmetrische Formen sind offenbar recht selten; unter 43 *Ps. calliphylloides* befanden sich nur 5 symmetrische (= 11.6%). Der größte von mir beobachtete Abweichungsbetrag von rund 2/3 der normal zu erwartenden Suturhälfte (33.5% Abweichung; HENGSBACH 1977a) wurde ebenfalls an einem *Ps. cf. calliphylloides* gefunden (Nr. 110 der Sammlung ALTMANN; das Stück wurde von ALTMANN 1962 als *Ps. plicatulum* bestimmt). Bei *Ps. planorbis* scheinen die Abweichungen hingegen 20% nur selten und 25% nie zu überschreiten. Diese Verhältnisse ließen sich bei dem seinerzeit untersuchten begrenzten Material nicht erkennen. Wenngleich hinsichtlich der Erscheinungsform der Asymmetrie keine artlichen Unterschiede zwischen den *Psiloceras*-Arten erkennbar sind (HENGSBACH 1977a, 1979), so muß doch ergänzt werden, daß gewisse Unterschiede in Ausmaß und Verteilung der Asymmetrie bestehen.

Es entsteht nunmehr ferner der Eindruck, daß das Ausmaß der Abweichungen in der Zeit zunimmt. Das zeigt sich darin, daß bei phylogenetisch späteren *Psiloceras*-ten wie *Ps. plicatulum* die stark asymmetrischen Formen prozentual überwiegen.

Bei Einbeziehung von *Ps. calliphylloides*, *Ps. plicatulum* und anderen erhöht sich der Gesamtanteil asymmetrischer Formen auf ungefähr 70-72%. Dies ließ die erweiterte Anzahl der untersuchten Exemplare nun erkennen, die nicht *Ps. planorbis* angehören.

*Platylenticeras* HYATT 1900 (Typus-Art: *Oxynticerias heteropleurum* NEUMAYR & UHLIG 1881).

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde auch eine erneute Einbeziehung der Sutur-Asymmetrie bei *Platylenticeras* vorgenommen. Meinen früheren Ausführungen zur Asymmetrie bei diesem Genus (HENGSBACH 1977b, 1979) habe ich grundsätzlich nichts hinzuzufügen. Ein neuer Aspekt mag lediglich zu deren Stützung beitragen: starke Asymmetrie findet sich ausschließlich oder fast ausschließlich bei galeaten Formen, deren Gehäuse neben einer spitzdachförmigen Zuschärfung eine kamm- oder schneidenartige Ausziehung des Kieles zeigen. Formen mit schwächerer bis geringer Sutur-Asymmetrie scheinen dagegen (? durchweg) leicht konvex gewölbte oder zumindest ebene, nicht aber konkav zu einem Kamm ausgezogene Venter zu besitzen (Abb. 23). Dies spricht wohl recht deutlich für eine im weitesten Sinne mechanische Ursache der Asymmetrie bei diesem Genus, da offensichtlich eine Beziehung zwischen der Gestalt des Gehäuses und der Siphologie besteht, wobei es dahingestellt sein mag, welche Ursachen dieser Korrelation zu Grunde lagen. Dies mag ferner im Sinne eines Anheftungsproblems des Siphos zu deuten sein, doch kommen auch andere Ursachen in Betracht (siehe S. 144).

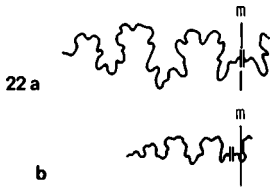
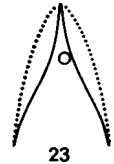


Abb. 22. Asymmetrische Lobenlinien eines juvenilen Vertreters von *Hecticoceras* sp., cf. *krakoviense* (NEUMAYR 1871).  $\times 7.5$ . — Jura, Dogger, Unteres Callovium; Laufen an der Eyach, SW-Deutschland. — Senckenberg-Museum Frankfurt am Main, SMF 34689.

Abb. 23. Skizze zur Verdeutlichung der scheinbaren Abhängigkeit der Ausprägung der Sutura-Asymmetrie von der ventrolateralen Gehäuseform bei *Platylenticeras* HYATT 1900.



*Hecticoceras* BONARELLI 1893 (Typus-Art: *Nautilus hecticus* REINECKE 1818).

1980 konnte ich die Sutura-Asymmetrie von *Hecticoceras* untersuchen (HENGSBACH 1980). Das geprüfte Material konnte seither um 20 weitere, S-deutsche Hecticoceraten ergänzt werden; sie waren meist größer als die seinerzeit herangezogenen südfranzösischen Exemplare. Beim Aufbrechen der Gehäuse zum Zurückverfolgen der Lobenentwicklung konnte meine seinerzeit geäußerte Auffassung bestätigt werden, „daß... wenigstens die schwächeren und schwachen Asymmetrien in der späten Ontogenese noch abgebaut werden, so daß das Ende des völlig ausgewachsenen Phragmocons dann keine Asymmetrie mehr zeigt“ (HENGSBACH 1980: 467-468). Eine Aufsammlung erwachsener Hecticoceraten dürfte demgemäß nur noch wenige oder keine sichtlich asymmetrischen Exemplare beinhalten. Dieses Verhalten paßt völlig zu der Vorstellung parasitären Befalls. Das gilt auch für den Fall, in dem das Gehäuse bis zu einer Windungshöhe von 1.3 mm aufgebrochen wurde und hier wieder eine (primäre) Medianlage von Siphon und E besaß (SMF 34689). Der Ammonit wäre in einem frühjuvenilen Stadium befallen worden. Nach den Befunden an *Prohcticoceras* SPATH 1928 — einer zweifellos verwandten Form — ist es allerdings nicht auszuschließen, daß die schwachen Asymmetrien auch bei *Hecticoceras* BONARELLI 1893, wenigstens teilweise, auf eine schwache Wachstumsregulierung des Phragmocons zurückzuführen sind.

*Kosmoceras* WAAGEN 1869 (Typus-Art: *Ammonites spinosus* SOWERBY 1826).

Von *Kosmoceras* konnten ebenfalls weitere Exemplare untersucht werden; reichlich 50 Exemplare von Laufen (SW-Deutschland) standen zur Verfügung. Sie gehören alle der Art *K. spinosum* an. Bei der Untersuchung konnten meine seinerzeitigen Ergebnisse und Vorstellungen über die Sutura-Asymmetrie bei diesem Genus untermauert werden. Dies gilt für „technische Ungenauigkeiten“ im Rahmen der Reaktionsnorm (siehe die Ausführungen bei „*Oppelia*“ sp., S. 145) sowie für die Beobachtung, daß dabei eine Umfahrung wenigstens der markanten Skulpturelemente (Knoten) angestrebt wurde. Korrekturen gegenüber meinen früheren Ausführungen waren nicht erforderlich.

## Zur Asymmetrie der Internsutura und des Nahtbereiches.

### Vorbemerkungen.

Eine ganz andere Art der Sutura-Asymmetrie als die bisher behandelte ist die Asymmetrie der Internsutura und des Nahtbereiches. Im Gegensatz zu den bisher untersuchten Abweichungen von Siphon und Lobenlinie, die jeweils bei einem beachtlichen bis sehr großen Prozentsatz der Individuen eines betroffenen Taxons eigen sind, handelt es sich bei den Rechts-/Links-Differenzen der Innensutura und des Nahtbereiches um wirkliche Ausnahmen, wenige Einzelfälle, deren mögliche Bedeutung bislang wohl z. T. unterschätzt worden sein mag.

Es handelt sich also offensichtlich um zwei verschiedene Phänomene, die wohl lediglich gemeinsam haben, daß sie asymmetrisch gegenüber einer Medianlinie sind. Aber auch hier bestehen grundsätzliche Unterschiede, insofern der Internlobus und die an ihn unmittelbar angrenzenden Partien nie betroffen sind, die Rechts-/Links-Differenzen bei den wenigen bekannten Fällen erst im umbilikalischen Bereich auftreten; während bei den bisher von mir untersuchten Abweichungen der Externlobus und -sattel am stärksten betroffen sind.

Diese Kategorie von Sutura-Asymmetrien könnte man als Nabel- oder Umbilikal-(U-)Asymmetrien bezeichnen.

### Einige Beispiele von Umbilikal-Asymmetrie.

*Psilophyllites* SPATH 1914 (Typus-Art: *Ammonites hagenowi* DUNCKER 1847).

WIEDMANN (1970) bildet eine Lobenlinie eines *Psilophyllites* sp. ab, die im Nahtbereich der Innensutura eine Umbilikal-Asymmetrie in der Ausbildung der U-Loben zeigt. Bei diesem Genus läßt sie sich allerdings mit der allgemein verbreiteten Asymmetrie der Psiloceraten-Lobenlinie erklären. Wie auch WIEDMANN betont, ist dies jedoch ein Einzelfall. Ich konnte nachweisen (HENGSBACH 1977a und hier), daß die Asymmetrie fast immer bereits vor Erreichen der Naht voll ausgeglichen wird. Hier stellt die von WIEDMANN beschriebene Lobenlinie einen interessanten Ausnahmefall dar.

*Catacoeloceras* BUCKMAN 1923 (Typus-Art: *Catacoeloceras confectum* BUCKMAN 1923).

Anläßlich der monographischen Bearbeitung der oberliassischen Ammonitengattung *Catacoeloceras* (HENGSBACH 1985) stieß ich auf ähnliche Fälle von Rechts-/Links-Differenzen der inneren Lobenlinie im Umbilikalbereich, wie sie bereits SCHINDEWOLF (1962) beiläufig vermerkte. Er erwähnte, daß bei *Catacoeloceras* der  $U_1$  auf der einen Gehäuseseite in charakteristischer Weise zweigespalten sei, auf der gegenüberliegenden jedoch ungeteilt und lediglich trifid zerschlizt. Die an sich geringfügige Differenz gewinnt an Gewicht, wenn man bedenkt, welche phylogenetische Bedeutung SCHINDEWOLF der Zweiteilung des  $U_1$  beigemessen hat. Ferner scheint es mir fraglich, ob die Deutung eines  $U_3$  in den Lobenlinien von *Dactyloceras commune* (SOWERBY 1815) und *Zugodactylites braunianus* (ORBIGNY 1845) von SCHINDEWOLF (1962) tatsächlich eine phylogenetische Interpretation, wie dieser sie vornimmt, zuläßt. DAGIS (1968) hat in den beiden vollständigen Sutura-Serien beider erwähnten Formen kein Element  $U_3$  gefunden bzw. dargestellt.

*Parapatoceras* SPATH 1924 (Typus-Art: *Ancyloceras distans* BAUGIER & SAUZÉ 1843).

DIETL fand (nach HÖLDER 1978) in Heteromorphen-Material von Chippenham (England) ein *Parapatoceras*, dessen Primärsutur auf der einen Seite quinquelobat, auf der anderen dagegen quadrilobat war.

HÖLDER (1978) machte bei der Beschreibung einer Parapatoceraten-Fauna vom Süntel (Wesergebirge) die Beobachtung, daß sowohl Exemplare mit quinquelobater als auch solche mit quadrilobater Primärsutur existieren. Dadurch gewinnt die von DIETL gemachte Beobachtung an Gewicht, zumal der Primärsutur der Ammoniten große systematische Bedeutung beigemessen wird.

## Zur Diskussion der bisherigen Kenntnisse der Sutura-Asymmetrie.

### Vorbemerkungen.

Eine ausführliche Diskussion der Ursachen und Bedeutung der Sutura-Asymmetrie konnte ich bereits 1979 vorlegen. Die folgenden Überlegungen sind im wesentlichen Ergänzungen dieser Diskussion. Grundsätzlich ließen sich meine Vorstellungen, zu denen ich in der genannten Studie kam, bestätigen und untermauern.

Zunächst konnte ich in der oben angeführten Arbeit die von älteren Autoren, vor allem SOLGER (1904) und DIENER (1912) geäußerte Vorstellung widerlegen, die Sutura-Asymmetrie weise auf eine Seitenlage am Boden bei den betroffenen Formen hin (HENGSBACH 1979: 144). Entsprechendes gilt auch für Erwägungen wie diejenigen WIEDMANN's (1972), an „eine funktionell-regulative Bedeutung zu denken, vielleicht in Verbindung mit dem Übergang zu einer stärker bodenbezogenen Lebensweise.“ WIEDMANN nennt als Hinweis darauf eine mögliche Häufung von Asymmetrien „mit oder unmittelbar nach Regressionen.“ Auch dieser Vorstellung kann ich mich nicht anschließen, weil die Lebensweise der betroffenen Tiere sich bei Regressionen kaum geändert haben wird; ihr Lebensraum hatte sich räumlich lediglich gemäß der Rückzugsgeschwindigkeit des Wassers verlagert, die Ammoniten sind dem „wandernden Meer“ gefolgt, aber nicht „trockengefallen“. Denn anders ist eine „stärker bodenbezogene Lebensweise“ wohl kaum zu verstehen.

Die Verzerrung von Lobenlinie und Septum erfaßt nie die gesamte Lobenlinie. So sind in allen bisher beobachteten Fällen von Sutura-Asymmetrie I und seine angrenzenden Partien von der Verzerrung nicht betroffen (vgl. WIEDMANN 1972 für *Psiloceraten*).

Die These, daß Asymmetrie bei verschiedenen Taxa völlig verschiedene Ursachen haben konnte, ließ sich erhärten. Einstweilen kristallisieren sich drei Gruppen von Asymmetrie-Ursachen heraus:

Für *Psiloceras* HYATT 1867, *Hecticoceras* BONARELLI 1893, *Amioceras* HYATT 1867 und *Glochiceras* HYATT 1900 wird parasitärer Befall, etwa durch einen Spezialisten, angenommen bzw. wahrscheinlich gemacht. Neben diesen parasitären Ursachen der Sutura-Asymmetrie ist eine Gruppe konstruktionsmorphologischer Ursachen der Asymmetrie anzunehmen, wobei es offenbleiben mag, ob ein gehäu-

sekonstruktiver oder ein anatomischer Grund vorlag. Hierher gehören *Platylenticeras* HYATT 1900, *Anaboplites* HYATT 1900 und in gewisser Weise auch die von BAYER (1977) beschriebenen Oppelien. Für diese Gruppe von Asymmetrien darf teilweise eine genetische Fixierung angenommen werden.

Eine mögliche dritte Ursachen-Gruppe dürften umweltbedingte Gründe im weitesten Sinne darstellen. Die Asymmetrie von *Taramelliceras* DEL CAMPANA 1904, *Aspidoceras* ZITTEL 1868 und *Kosmoceras* WAAGEN 1869 können hierher gestellt werden. Dabei sind auch, wie allgemein, die starken Asymmetrien konstant. Bei der Prüfung der Sutura-Asymmetrie entstand der nachhaltige Eindruck, daß eine starke asymmetrische Verzerrung nicht mehr ohne weiteres rückgängig gemacht werden konnte und allein dadurch eine Konstanz der Abweichungen eintreten konnte. Dies mag für Taxa gelten, die sonst Pendeln zeigen, aber auch für einen (? großen) Teil der vermutlich von Parasitismus befallenen. Auch die Annahme einer größeren genetischen Toleranz im Sinne der jeweiligen Reaktionsnorm kann hier genannt werden, insofern die Umwelt über die Möglichkeit solcher Toleranzen wesentlich entscheidet. Auch Ammoniten waren sicher keine so homogene Gruppe, als daß nicht auch Unterschiede in der Reaktionsnorm der verschiedenen Gruppen auftraten.

Eine weitere, bisher nicht berücksichtigte Kategorie von Sutura-Asymmetrien sind die Asymmetrien der Internsutura und des Nahtbereiches. Wenngleich diese hier als Umbilikal-(U-)Asymmetrien bezeichneten Verzerrungen von Phragmocon und Lobenlinie nicht ohne weiteres mit den bisher von mir behandelten Sutura-Asymmetrien verglichen werden können, müssen sie doch als solche betrachtet werden.

Hierbei handelt es sich um vereinzelte, ganz offensichtlich seltene Ausnahmen; solche treten in der Natur überall auf und sind insofern nicht weiter nennenswert. Was die wenigen bisher beobachteten Fälle von Umbilikal-Asymmetrie betrifft, so sind diese von einem größeren Interesse, weil ihre qualitative Konstanz der beiden Symmetrie-(Sutura-)Hälften die Grundlage weitreichender phylogenetischer Überlegungen ist, die nun gegebenenfalls neu zu überdenken ist.

So stellt sich die Frage, ob die Bedeutung, die man der Primärsutura bislang beimißt, nicht neu überprüft werden sollte, wenn man die „Variabilität“ der Primärsutura bei *Parapatoceras* betrachtet. Aber auch bei „regulär“ entwickelten Ammoniten (*Catacoeloceras*) erscheint es fraglich, ob man der gewonnenen ontogenetischen Entwicklungsserie einer Suturahälfte (z. B. bei SCHINDEWOLF 1962) die ihr heute beigemessene phylogenetische Bedeutung weiterhin in gleichem Umfang zugestehen kann, wenn bekannt ist, daß die andere Suturahälfte in ihrer Entwicklung abweicht; abweicht etwa in der Anzahl und Ausbildung der so hoch bewerteten Umbilikalloben. Auf die Gefahr, nur eine Suturahälfte zu untersuchen, habe ich bereits früher hingewiesen (HENGSBACH 1977a, 1979).

Wenn es auch bei vereinzelten Ausnahmen bleiben sollte — und das wird es aller Voraussicht nach — so sollten solche zuvor besprochenen Abweichungen doch dazu anregen, die derzeitigen Auffassungen von der ontogenetischen Überprüfbarkeit und der taxonomischen Konstanz der Lobenlinie anlässlich solcher Fälle neu zu überdenken.

Ein weiterer Aspekt der Sutura-Asymmetrie ist die Plausibilität bezüglich des Entstehungsmodus des Septums. Hierbei genügt es, wenn die Asymmetrie der grundsätzlichen Forderung entspricht, daß der Mantel sich in rhythmischen

Abständen an der Septalmuskulatur ablöst und eine Strecke weiter adrad sich wieder anheftet. Dieser Forderung wird nicht nur genügt; sie ist ihrerseits nach dem Prinzip der wechselseitigen Erhellung für das Verständnis der Suture-Asymmetrie erforderlich, wenigstens soweit es die wahrscheinlich parasitär verursachten Asymmetrien betrifft: die den Siphon (+ E) abdrängenden Parasiten sorgten für jeweils paramediane Anheftung, wobei auch auftretende Schwankungen des Abweichungsbetrages aufeinanderfolgender Suturen verständlich werden. Die Vorstellung zeitlich gestaffelter Anheftung der Septen an Fixpunkten entlang der Lobenlinie bietet sich bei dieser Auffassung an (SEILACHER 1975, WESTERMANN 1975). Im übrigen sei in diesem Zusammenhang bemerkt, daß die zitierten Vorstellungen der Bildung der Septen mit denen BLIND's von der Muralleiste und ihrer Funktion (BLIND 1975, 1980) durchaus in Einklang gebracht werden können.

Die Annahme genetischer Fixierung der Suture-Asymmetrie vereinfacht meine Auffassung des Zusammenspiels von Septenentstehung und Asymmetrie entsprechend; die genetisch verankerte Asymmetrie wurde ontogenetisch kopiert (auch hier ist eine gewisse Reaktionsnorm anzunehmen).

An dieser Stelle möchte ich auch kurz auf die Beziehungen der Suture-Asymmetrie zur Frühontogenese der Ammoniten eingehen; vor allem in der letzten Zeit ist viel hierüber gearbeitet worden (z. B. ERBEN & al. 1969, KULICKI 1979, TANABE & al. 1980, DRUSHCHITS & KIAMI 1970 und BANDEL 1982), so daß inzwischen klarere Ansichten über diesen Fragenkomplex möglich sind.

Die neuesten Bearbeitungen dieses Themenkreises nehmen ein Ammoniten-Embryonalgewinde mit einigen bereits fertig gebildeten Septen zum Zeitpunkt des Schlüpfens des Tieres an. Dies würde für die Beurteilung der Suture-Asymmetrie bedeuten, daß eine parasitär bedingte, das heißt nennenswerte Verzerrung der ersten Septen nicht zu erwarten wäre, will man nicht bereits infizierte Eier annehmen, eine ebenfalls plausible Vorstellung.

Bei denjenigen asymmetrischen Ammoniten-Taxa, für die ich parasitären Befall annehme, ist eine so frühzeitige Asymmetrie, die also etwa vor der 4.-5. Lobenlinie auftritt, meines Wissens nicht bekannt bzw. bisher nicht beobachtet worden. Dies gilt grundsätzlich auch für die Psiloceraten, wengleich zum Beispiel WIEDMANN (1972) eine ontogenetische Suture-Serie eines *Psilophyllites* wiedergibt, bei der bereits die Primärsuture eine — allerdings schwache — Asymmetrie zeigt. Bei der flachgerundeten Anfangswindung eines Primärgehäuses ist es erfahrungsgemäß schwer, den Betrag geringer Toleranzen angemessen darzustellen; eine Überprüfung des betreffenden Materials von WIEDMANN ergab, daß die wiedergegebene Abweichung zwar tatsächlich vorhanden ist, es sich aber, wie vermutet, um eine geringe Ungenauigkeit handelt, die durchaus im Rahmen normaler Toleranzen liegt. Dies vor allem, will man annehmen, daß der „genetische Spielraum“ für den Phragmoneinbau bei den Psiloceraten relativ größer war als bei vielen anderen Ammoniten. Auch handelt es sich, wie mir auch Prof. WIEDMANN bestätigte, um eine Ausnahme.

Andererseits sprechen die oben genannten Beobachtungen z. T. für einen ontogenetisch sehr frühen Befall. Daß die betroffenen Ammoniten die so entstandene Asymmetrie dann lange Zeit oder bis zu ihrem Tode mitschlepten, ist hierfür nicht von Belang; offenbar konnten die schon früh von der Asymmetrie bzw. dem parasitären Befall betroffenen Tiere nach dem „Hereinwachsen“ in diesen Zustand

(ontogenetische Suture-Differenzierung) auch nach einem möglichen Abklingen der Erkrankung die Asymmetrie — jedenfalls ab einer bestimmten Stärke — nicht mehr abbauen.

In diesem Zusammenhang möchte ich noch einmal betonen, daß unter dem systematischen Dach der Ammonoidea sehr wohl verschiedene Gruppen zu vermuten sind bezüglich anatomischer oder morphologischer Unterschiede in Details, — sei es der Siphonheftung, sei es der Variabilität eines genetischen Programms, sei es der Abweichungen in Einzelheiten der Frühontogenese. Wir dürfen nicht ohne weiteres davon ausgehen, daß die Ergebnisse der relativ wenigen Einzeluntersuchungen an Ammoniten auf die große Masse der Ammonoidea in ihren Einzelheiten übertragbar sind.

## Mögliche und wahrscheinliche Ursachen der Suture-Asymmetrie.

### Parasitäre Ursachen.

#### Vorbemerkungen.

Die starken und stärkeren konstanten Asymmetrien sind am wahrscheinlichsten durch parasitären Befall zu erklären, bei dem ein Spezialist im hinteren Mantelsack des Ammonitientieres für eine kontinuierliche Verdrängung der Siphon-Wurzel aus der Medianen nach rechts oder links sorgte (HENGSBACH 1979: 147). Je nachdem dieser Herd mehr links oder mehr rechts des Siphon-Ursprungs lag, bildete sich eine stärkere oder schwächere Asymmetrie aus, weil der Siphon entsprechend paramedian abgedrängt wurde, die an ihn gebundene Verankerung des apikalen Mantelsackes bzw. der Subepithelialmuskulatur mitzerrend. Das Wiedererlangen der medianen Anordnung, zum Beispiel bei *Bifericeras* und *Hecticoceras*, spricht für eine z. T. mögliche Ausheilung beziehungsweise Korrektur des Phragmoconwachstums nach Abklingen der Erkrankung.

Aber auch für einen Teil der pendelnden Asymmetrie mag parasitärer Befall angenommen werden; kurzlebige Parasiten hätten ein vorübergehendes Abweichen erzeugt. Dagegen wäre bei Absterben eines längerlebigen Parasiten bei konstanter Siphonverdrängung über längere Zeit ein Zurückgehen des über lange Strecken einheitlich asymmetrisch gebauten Phragmocons nicht oder kaum mehr möglich gewesen. In diesem Zusammenhang sei an die Beobachtungen von CANAVARI (1882) erinnert, der von einer leichten Verminderung beziehungsweise Verstärkung des Abweichungsbetrages bei asymmetrischen Ammoniten berichtet.

Es scheint mir sinnvoll, an dieser Stelle zunächst einige allgemeine Bemerkungen über das Phänomen des Parasitismus im Tierreich zu machen.

Unter Parasitismus versteht man eine bestimmte Form interspezifischer Beziehungen von Lebewesen. Ein Partner zieht Nutzen aus der Gemeinschaft mit einem anderen, den er schädigt, aber nicht sofort oder gar nicht tötet. Hier bestehen Übergänge zu anderen Beziehungstypen, bei denen keine Schädigung eines Partners (z. B. Entökie) oder gar ein gegenseitiger Vorteil (Symbiose) eintritt.

Aus der Verbreitung, der Verteilung innerhalb der betroffenen Taxa und der Art der in Betracht kommenden Suture-Asymmetrien läßt sich erschließen, daß es sich bei den Gattungen *Psiloceras*, *Glochiceras*, *Hecticoceras* und *Arnioceras* um den Beziehungstyp des Parasitismus gehandelt haben muß, vorausgesetzt, man will



nicht grundsätzlich andere Ursachen annehmen. Die Abweichungen wären dann von Endoparasiten hervorgerufen worden.

#### Diskussion einzelner Taxa.

Die Tatsache, daß bei Psiloceraten stets ein mehr oder weniger großer Prozentsatz symmetrisch ist, bei völlig gleicher, mit asymmetrischen Exemplaren übereinstimmender Entwicklung und Gestalt, daß ferner starke und schwache Asymmetrien in statistisch plausiblen Zahlenrelationen auftreten, unterstützt die Annahme von Parasitismus. Die Abweichungen wurden nicht als normal „empfunden“ und, wo möglich, vermieden. Wesentlich kann die Schädigung durch die Parasiten allerdings nicht gewesen sein, sonst müßten jugendliche asymmetrische Psiloceraten zum Beispiel gehäuft gefunden werden, wogegen adulte asymmetrische Tiere deutlich seltener zu finden sein müßten, weil eine wesentliche Schädigung zu vorzeitigem Tode des Wirtes geführt haben würde. Die Kenntnisse der Psiloceraten widerlegen eine solche Möglichkeit eindeutig, zumal auch zu erwarten wäre, daß weitere Organe beziehungsweise Gehäusestrukturen in Mitleidenschaft gezogen worden wären, was ebenfalls nicht der Fall ist.

Auch die bei den Psiloceraten gemachte Beobachtung, daß die Sutur-Asymmetrie während der Existenzdauer der Gattung zunimmt (siehe S. 136), dürfte als Stütze für die Annahme von Parasitismus zu interpretieren sein, nämlich dahingehend, daß der angenommene parasitäre Befall im Laufe der Evolution an Einfluß und Ausmaß gewann.

Bei der Annahme von Parasitismus kann wohl überdies davon ausgegangen werden, daß die Parasiten bei Jugendformen mit einfacher Lobenlinie bzw. überhaupt bei Ammoniten mit einfacher Sutur die größten oder nur hier Chancen hatten, den Siphon abzurängen (*Bifericeras*, das bei zunehmender Komplizierung der Sutur wieder symmetrischer oder symmetrisch wird, könnte hierfür sprechen). Die Lobenlinien von *Psiloceras*, *Glochiceras*, *Arnioceras* und *Hecticoceras* sind gleichermaßen relativ einfach.

Die Tatsache, daß die Sutur-Asymmetrie bei *Glochiceras* und *Arnioceras* auf bestimmte Arten beschränkt zu sein scheint, läßt sich ebenfalls mit der Annahme spezialisierter Parasiten in Einklang bringen. Spezialisten können durchaus auch innerhalb einer Gattung auf bestimmte Spezies oder gar Subspezies beschränkt sein, wie zahlreiche rezente Beispiele zeigen. In einigen Fällen (*Gl. parcevali*, *Arn. falcaries*), in denen die Sutur-Asymmetrie bei 100% zu liegen scheint, mag eine Form der Probiose nicht ausgeschlossen sein.

Zu der Asymmetrie von *Hecticoceras* sei bemerkt, daß der auffällig hohe Anteil asymmetrischer Formen besonders bei dieser Gattung auf einen beginnenden Parasitismus, der in seiner Ausprägung eventuell noch kaum als solcher zu kennzeichnen ist, hinweisen mag. Vielleicht war hier eine Zwischenform interspezifischer Beziehung vorhanden, die noch deutlich probiotische oder gar symbiotische Züge trug.

Auch die auf S. 137 beschriebenen Verhältnisse bei *Hecticoceras* fügen sich völlig in das Bild parasitären Befalls ein. Das Zurückgehen der Asymmetrie während der späten Ontogenese und die Beobachtung der offensichtlich primären Medianlage von Siphon und E vor Einsetzen der Asymmetrie in frühjuvenilem Stadium sprechen dafür, daß der Ammonit in einem frühen ontogenetischen Stadium befallen wurde

und daß sich nach Absterben des Parasiten bzw. nach Ausheilung des Befalls wieder symmetrische Verhältnisse einstellen konnten. Da der Abweichungsbetrag bei *Hecticoceras* relativ gering ist, mag ein Wiedererlangen der Symmetrie erleichtert gewesen sein.

Bei meinen bisherigen Beobachtungen fand ich ein offenbar völlig entsprechendes Verhalten der Sutura-Asymmetrie bei einer Reihe von nicht genauer bestimmbareren Opelellidae bzw. Haploceratidae ohne Ventralfurche. Dies mag einerseits für eine physiologisch-anatomische Entsprechung mit den Hecticoceraten sprechen, andererseits die geäußerten Vermutungen über die Sutura-Asymmetrie bei *Hecticoceras* bestärken, zumal es sich um offenbar recht unterschiedliche Taxa handelt; eine Erkrankung (Befall) hätte nicht an taxonomische Grenzen gebunden sein müssen.

Eine genauere Untersuchung dieser Formen ist wegen Unbestimmbarkeit und zu geringen Materials zur Zeit nicht sinnvoll.

### Konstruktionsmorphologische Ursachen.

#### Vorbemerkungen.

Neben der Gruppe wahrscheinlich parasitärer Ursachen der Sutura-Asymmetrie läßt sich eine Gruppe von Asymmetrien unterscheiden, die offensichtlich konstruktiv bedingt sind, wobei es offenbleibt, ob die Ursache eine gehäusekonstruktive oder eine anatomisch-konstruktionsgebundene war. Ich möchte diese Ursachen hier unter dem Begriff der konstruktionsmorphologischen Ursachen zusammenfassen, auch wenn der in der Biologie geläufige Begriff der Konstruktionsmorphologie etwas abweichen mag.

Zu diesem Kreis von Asymmetrien zählen die Abweichungen von *Anaboplites* (HENGSBACH 1978) und *Platylenticeras* (HENGSBACH 1977b). Bei letzterem spricht sehr für diese Deutung, daß die Asymmetrie auffällig einheitlich, und zwar bei 100% des Taxons auftritt und außerdem streng korreliert ist mit dem Windungsquerschnitt (sehr scharf oder weniger scharf gekielt = mehr oder weniger stark asymmetrisch). Auch die Fälle asymmetrischer Abweichungen bei Opelelliden, die BAYER (1977) zu berichten weiß, mögen hierher gehören.

#### Diskussion einzelner Taxa.

Ergänzend zu meinen früheren Ausführungen (HENGSBACH 1977b) sei hier folgendes über *Platylenticeras* angefügt<sup>3)</sup>: Neben den dort genannten Gründen könnte bei dieser Gattung durchaus auch eine anatomische Ursache der Sutura-Asymmetrie vorliegen; dies entzieht sich natürlich leider der Beweisbarkeit, weil vom Weichkörper fast nichts überliefert ist. Es erscheint jedoch durchaus plausibel, daß ein Organ, etwa die Gonade bzw. das Ovarium, im Gefolge ihrer Entwicklung und Reifung zu einer — keineswegs krankhaften, sondern so programmierten — Umverteilung der Organe im Visceralsack, bedingt durch die Enge des Gehäuses, im Verlauf der Ontogenese führten. Es gibt zahlreiche rezente Beispiele für derartige anatomisch-physiologische Veränderungen im Verlauf der Ontogenese. Doch kön-

<sup>3)</sup> Auch an einen besseren Schutz des Siphos ließe sich denken, doch scheint dies aus verschiedenen Gründen unwahrscheinlich: Korrelation mit dem Querschnitt, Vergleich mit anderen galeaten Formen, die symmetrisch sind, und andere sprechen dagegen.

nen Abänderungen eines morphologischen Merkmals durchaus eine Verbesserung für mehrere Organ- oder Lebensfunktionen bedeutet haben.

Auch die von BAYER (1977) beschriebenen Oppelien scheinen in diese Asymmetrie-Gruppe zu gehören. BAYER beobachtete bei „*Oppelia*“ sp. an einem Teil seines Materials unregelmäßig begrenzte mediane Furchen von schwankender Tiefe. Sie müssen einer ehemaligen Leiste in der Wohnkammer der betroffenen Tiere entsprechen haben (BAYER 1977: 195), die offensichtlich beim Einbau des Phragmocone eine Umgehung dieser nicht programmierten Struktur veranlaßte. War diese Leiste keine eigentliche Leiste, sondern eine nachträgliche Abkapselung eines Fremdkörpers (Parasiten) durch Abscheidung einer Schalensubstanz, ähnlich wie rezente Muscheln zum Beispiel solche Eindringlinge mit Perlmutter umkleiden? Die Unregelmäßigkeit der Furchen würde für eine solche Deutung sprechen, womit auch hier wieder Parasitismus im Spiel wäre. Die Ursache der Asymmetrie wäre aber nicht ein Parasit, sondern die Schalenleiste.

Es mag zunächst verwunderlich erscheinen, für die gleiche Ursachen-Art bei verschiedenen Taxa recht abweichendes Verhalten für möglich zu halten; nach den oben geäußerten Vorstellungen wären nur die Oppelien in der Lage gewesen, einen Eindringling durch Absonderung von Schalensubstanz abzukapseln. Hier sei aber noch einmal auf die große Wahrscheinlichkeit hingewiesen, daß eine aus den fossil überlieferten Gehäusen nicht ersichtliche Vielfalt der Lebensweisen und wohl auch, zumindest in begrenztem Umfang, der Organisation der Ammonitien zu erwarten ist (vgl. HENGSBACH 1979). Auch in der rezenten Tierwelt können nach heutigem Wissensstand in benachbarten Gattungen oder Subfamilien völlig abweichende Reaktionen auf gleiche oder ähnliche Reize und Störungen beobachtet werden.

Mit Recht weist BAYER darauf hin, daß diese Abhängigkeit der Siphologie von einem unregelmäßig auftretenden Merkmal der Conothek auf eine „nur schwache Regelung des Wachstums von Gehäuseform und Septum“ hindeutet. In der Untersuchung zur Suture-Asymmetrie bin ich 1979 bezüglich des Phragmoconeinbaus zu einer entsprechenden Einschätzung gekommen (HENGSBACH 1979: 151-152). Der apikale Mantel konnte sich offensichtlich in bestimmten Grenzen den durch die Conothek vorgegebenen Verhältnissen anpassen, auch wenn diese von der „Norm“ abwichen.

Ich selbst konnte in einer Aufsammlung von Callovien-Ammoniten eine Reihe entsprechender Oppelien finden (SMF 34690). Dabei fiel mir auf, daß es sich offensichtlich um mindestens zwei verschiedene Taxa (? Gattungen) handeln müsse. Die meisten Stücke erinnern stark an die von JEANNET (1951) als *Concavites* benannte Ammonitenform. Da aber solche Ventralfurchen innerhalb der Oppelien offenbar verschiedentlich und in unterschiedlicher Ausprägung auftreten, ist eine taxonomische Bewertung dieses Merkmals abzulehnen. Nicht zu vergleichen sind diese Ventralfurchen sicherlich auch mit den medianen Rinnen auf den Alterswindungen und Wohnkammern mancher Oppelien.

Im obigen Sinne zu interpretieren sind auch verschiedene Beobachtungen über geringfügige Abweichungen des Externlobus aus der Medianen, ohne daß dabei der Siphon seine korrekt mediane Lage aufgibt; hier sind die Grossouvrien zu nennen (vgl. auch HENGSBACH 1979: 117 u. 120).

Taxonomische Brauchbarkeit und Entstehungsursache einer medianen Furche sind für die uns hier interessierenden Fragen jedoch einstweilen von nachgeordne-



Abb. 24. Skizze zur Verdeutlichung der Anlehnungs- bzw. Führungsmöglichkeit des Siphos bei Ammonitengehäusen.

tem Gewicht. Von Interesse ist aber der allgemeine Eindruck, daß sulcate und bicarinate Gehäuse beziehungsweise Gehäusestadien oft eine (schwache) Asymmetrie begünstigen: Der Siphon neigt offenbar bei einer Anzahl von Taxa dazu, first- oder dachförmige Winkel beziehungsweise Kanten der Schale zu bevorzugen, wohl aus einem gewissen Anlehnungsbedürfnis heraus. Diesem Anlehnungsbedürfnis kommen sowohl gekielte Formen (vor allem Vollkiel) wie auch sulcate (und mit einer medianen Rinne gleich welcher Herkunft versehene) und bicarinate Gehäuse entgegen, was für den Phragmoconeinbau ja das gleiche bedeutet. Im letzteren Fall werden dem Siphon zwei „Anlehnungskanten“ angeboten, deren eine er dann zufällig aufsucht (Abb. 24c, d).

Handelt es sich bei sulcaten und bicarinate Formen um vorübergehende ontogenetische Gehäusestadien, so scheint mit der Ausbildung eines — des echten — Kieles diese „kantengebundene“ Asymmetrie abgebaut zu werden zugunsten der Führung durch den nun entstehenden Gehäusekiel beziehungsweise die fastigiate Form (Abb. 24a, b). Inwieweit diese Vorstellungen auf extern gerundete Gehäuse übertragbar sind, scheint offenzubleiben. Die Verhältnisse bei *Psiloceras*, *Hecticoce- ras*, *Glochiceras*, *Arnioceras* und *Platylenticeras* zeigen jedenfalls, daß diese These nur für einen Teil der asymmetrischen Abweichungen plausibel ist.

Die Annahme einer Anlehnungsbedürftigkeit des Siphos resultiert aus den Beobachtungen, die ich an verschiedenen mesozoischen Ammoniten-Gattungen unterschiedlicher Herkunft machen konnte. (Bereits HÖLDER 1952 hatte, allerdings in einem anderen Zusammenhang, von Anlehnungsbedürfnis bei Siphon-Anheftungen gesprochen.)

*Prohectioceras*: Die „Kantenabhängigkeit“ ist hier deutlich zu beobachten.

„*Oppelia*“ sp.: Hierher gehören die von BAYER (1977) beschriebenen Exemplare mit einem entsprechenden Abhängigkeitsverhalten.

*Grossowvria* sp.: Unregelmäßige, über etwa ½ Umgang bestehende Ventralfurche, die offensichtlich ebenfalls Siphon-Verschiebung in eine der Kanten neben der Furche auslöst.

*Anahoplites*: In umgekehrter Reihenfolge (gerundeter Venter: symmetrisch — Ventralkanten: asymmetrisch) scheint hier offensichtlich das gleiche Prinzip zu gelten (vgl. SWINNERTON & TRUEMAN 1917 und HENGSBACH 1978).

Bereits SOLGER (1904) hat eine entsprechende „Kantenabhängigkeit“ bei *Hoplitoi- des* KOENEN 1898 beschrieben. Bei Arietiten sind asymmetrische Verlagerungen von Siphon und Externlobus von ungekielten oder noch kaum gekielten Jugendwindungen bekannt (BLIND 1963).

In dem vorstehenden Sinne dürfte auch das Asymmetrie-Verhalten bei *Hybono- ticas* BREISTROFFER 1947 zu interpretieren sein; Ventralseite und Abweichung

entsprechen im Prinzip den Verhältnissen bei *Proboecticoceras* SPATH 1928, bei den Oppelien einschließlich der Grossouvrien.

Sicher nicht hiermit vergleichbar ist die bei *Aspidoceras hermanni* BERCKHEMER 1922 auftretende, „mehr oder weniger markante Ventralfurche, die auf der Wohnkammer erlischt...“ (BERCKHEMER & HÖLDER 1959). Nach BUCK (1958) soll aber auch sie einer Schalenverstärkung entsprochen haben. Sie entspricht eher der von BERCKHEMER & HÖLDER (1959) als *Perisphinctes minutus* BERCKHEMER 1922 bezeichneten Ammoniten-Form mit vorübergehender Ventralfurche, die zudem nicht immer und wenn, dann in z. T. unterschiedlicher Ausprägung vorhanden ist. Dieses Verhalten gleicht offenbar demjenigen der hier untersuchten Grossouvrien.

Sollte es sich herausstellen, daß die oben genannten Beobachtungen über die „Kantenabhängigkeit“ des Siphos allgemeinere Gültigkeit haben, wäre damit die Annahme gestützt, daß die Reaktionsnorm eine gewisse Toleranz für Abweichungen vom Konstruktionsplan der Conothek zuließ. Man könnte dann diese primär auf schwächerer Regelung des Wachstums beruhenden Ursachen als Reaktionsnorm- oder Wachstumsregelungs-Ursachen bezeichnen.

#### Umweltbedingte Ursachen.

Eine mögliche dritte Gruppe von Ursachen der Asymmetrie könnte mit der zuvor abgehandelten Regelungstoleranz zusammenhängen. Es handelt sich um Einflüsse der Umgebung des Tieres. Durch Wasserbewegungen, Anstoßen des Tieres usw., das heißt durch Störungen der Gehäuse-Normallage, mag teilweise ein Pendeln von Siphon und E um die Mediane entstanden sein. Sie mag vor allem für Fälle sehr schwachen Pendelns akzeptiert werden. Ein Problem bietet aber die Bedingung, daß die Störung stets in Momenten der Anheftung der Septalmuskulatur erfolgt sein muß. Eine so entstandene Asymmetrie hätte sicher nicht groß sein können und wäre auch sicher selten zustande gekommen, zumal ja der Weichkörper an weiteren Muskelbezirken verankert war, bevor die Anheftung der Septalmuskulatur in der Lobenlinie erfolgte.

Es ist in diesem Zusammenhang vielleicht von Interesse, daß nach B. ZIEGLER (1967) die Aspidoceren, die eine schwach pendelnde Asymmetrie zeigen können, in Tiefen zwischen 40 und 70 m ihren Lebensraum haben sollen, also in noch relativ unruhigen Wassertiefen. Für die Oppelien vermutet ZIEGLER einen Aufenthaltsbereich zwischen 150 und 200 m Tiefe.

#### Schriftenverzeichnis.

- ALTMANN, H. J. (1965): Beiträge zur Kenntnis des Rhät-Lias-Grenzbereiches in Südwestdeutschland. — Diss. Tübingen: 1-117; Tübingen.
- BANDEL, K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. — *Facies*, 7: 1-198, 109 Abb., 6 Tab., 22 Taf.; Erlangen.
- BAYER, U. (1972): Ontogenie der liassischen Ammonitengattung *Bifericeras*. — *Paläont. Z.*, 46: 225-241, 7 Abb., 1 Taf.; Stuttgart.
- — — (1977): Cephalopoden-Septen. — *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*; Stuttgart. — Teil 1: *Abh.* 154: 290-366, 29 Abb. — Teil 2: *Abh.* 155: 162-215, 20 Abb.

- BLIND, W. (1963): Die Ammoniten des Lias alpha aus Schwaben, vom Fonsjoch und Breitenberg (Alpen) und ihre Entwicklung. — *Palaeontographica*, A121: 38-131, 46 Abb., 5 Taf.; Stuttgart.
- — — (1975): Über die Entstehung und Funktion der Lobenlinie bei Ammonoideen). — *Paläont. Z.*, 49: 254-267, 3 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- — — (1980): Über Anlage und Ausformung von Cephalopoden-Septen. — *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, 160: 217-240, 15 Abb.; Stuttgart.
- CANAVARI, M. (1882): Beiträge zur Fauna des Unteren Lias von Spezia. — *Palaeontographica*, 29: 125-192; Cassel.
- DAGIS, A. A. (1968): Toarskie ammonity (Dactyloceratidae) severa Sibiri. — *Akad. Nauk SSSR, sibirsk. Otdel., Tr. Inst. Geol. Geofiz.*, 40: 1-108, 26 Abb., 12 Taf.; Moskau.
- DIENER, C. (1912): Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten. — *N. Jb. Mineral., Geol. Paläont.*, 1912: 67-89; Stuttgart.
- DRUSHCHITS, V. V. & KHIAMI, N. (1970): Structure of the septa, protoconch wall and initial whorl in early Cretaceous ammonites. — *Paleont. J.*, 1: 26-38; Falls Church.
- ERBEN, H. K., & FLAJS, G., & SIEHL, A. (1969): Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden. — *Palaeontographica*, A132: 1-54, 12 Abb., 20 Taf.; Stuttgart.
- HENGSBACH, R. (1974): Zur systematischen Stellung der Bactritina (Ammon., Cephalop.). — *Acta biotheor.*, 23: 35-41, 1 Abb.; Leiden.
- — — (1976): Über Sutur-Asymmetrie bei *Cymbites laevigatus* (Ammonoidea; Jura). — *Senckenbergiana lethaea*, 56: 463-468, 6 Abb.; Frankfurt am Main.
- — — (1977a): Über die Sutur-Asymmetrie einiger Psiloceraten. — *Sitz.-Ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, N. F.*, 17: 59-68, 7 Abb., 1 Tab.; Berlin.
- — — (1977b): Zur Sutur-Asymmetrie bei *Platylenticeras* (Ammon., Kreide). — *Zool. Beitr.*, N. F., 23: 459-468, 7 Abb., 1 Tab.; Berlin.
- — — (1977c): Cheiloceraten (Ammon., Devon) mit asymmetrischem Phragmocon. — *Sitz.-Ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, N. F.*, 17: 69-72, 5 Abb.; Berlin.
- — — (1978): Zur Sutur-Asymmetrie bei *Anahoplites* (Ammonoidea; Kreide). — *Senckenbergiana lethaea*, 59: 377-385, 5 Abb., 1 Taf.; Frankfurt am Main.
- — — (1979): Zur Kenntnis der Asymmetrie der Ammoniten-Lobenlinie. — *Zool. Beitr.*, N. F., 25: 107-162, 28 Abb., 3 Tab., 2 Taf.; Berlin.
- — — (1980): Über die Sutur-Asymmetrie bei *Hecticoceras* (Ammonoidea; Jura). — *Senckenbergiana lethaea*, 60: 463-473, 6 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Frankfurt am Main.
- — — (1982): Zur Evolution der Grundpläne von Cephalopoda, Ammonoidea und Neoammonoidea. Teil 2: Zur Evolution des Ammoniten-Zweiges der Cephalopoda. — *Zool. Beitr.*, N. F., 27: 223-266, 15 Abb.; Berlin.
- — — (1985): Die Ammoniten-Gattung *Catacoeloceras* im S-französischen und S-deutschen Ober-Toarcien. — *Senckenbergiana lethaea*, 65 (4/6): 347-411, 28 Abb., 13 Tab., 10 Taf.; Frankfurt am Main.
- HÖLDER, H. (1978): Ammoniten der Gattung *Parapatoceras* aus dem Oberen Mitteljura des Süntels (östliches Wesergebirge, Niedersachsen). — *Paläont. Z.*, 52: 280-304, 16 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- HOUSE, M. R. (1965): A study in the Tornoceratidae: the succession of *Tornoceras* and related genera in the North American Devonian. — *Philos. Trans. roy. Soc. London, (B)* 250: 79-130, 19 Abb., 7 Taf.; London.

- JEANNET, A. (1951): Stratigraphie und Palaeontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung. 1. Teil. — Beitr. Geol. Schweiz, geotechn. Ser., 5 (13): 1-240, 107 Taf.; Bern.
- KEMPER, E. (1961) Die Ammonitengattung *Platylenticeras* (= *Garnieria*). — Beih. Geol. Jb., 47: 1-195, 71 Abb., 3 Tab., 18 Taf.; Hannover.
- KNAPP, A. (1908): Über die Entwicklung von *Oxyntoceras oxynotum* QU. — Geol. Palaeont. Abh., N. F., 8: 215-248, 18 Abb., 4 Taf.; Jena.
- KULICKI, C. (1979): The ammonite shell: its structure, development and biological significance. — Palaeont. polon., 39: 97-142, 10 Abb., 25 Taf.; Warschau.
- LANGE, W. (1929): Zur Kenntnis des Oberdevons am Enkeberg und bei Balve (Sauerland). — Abh. preuß. geol. L.-Anst., N. F., 119: I-III, 1-132, 39 Abb., 19 Tab., 3 Taf.; Berlin.
- OECHSLE, E. (1958): Stratigraphie und Ammoniten-Fauna der Sonnninen-Schichten des Filsgebietes. — Palaeontographica, A111: 47-129, 8 Abb., 11 Taf.; Stuttgart.
- PIA, J. v. (1914): Untersuchungen über die Gattung *Oxyntoceras* und einige damit zusammenhängende allgemeine Fragen. — Abh. kaiserl. kgl. geol. Reichsanst., 23: 1-179, 5 Abb., 13 Taf.; Wien.
- POMPECKJ, J. F. (1907): Notes sur les *Oxyntoceras* du Sinémurien supérieur du Portugal et remarques sur le genre *Oxyntoceras*. — Commun. Serv. geol. Port., 6: 214-238, 2 Taf.; Lissabon.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1962): Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lfg. II. — Akad. Wiss. Lit. Mainz, Abh. math.-naturwiss. Kl., 1962: 425-572, 91 Abb., 1 Taf.; Wiesbaden.
- SCHULZ, H. D. (1967): *Beloceras* mit ceratitischen Loben aus der Montagne Noire, Frankreich. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1967: 608-619, 9 Abb.; Stuttgart.
- SEILACHER, A. (1975): Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten-Septums. — Paläont. Z., 49: 268-286, 8 Abb.; Stuttgart.
- SOLGER, F. (1904): Die Fossilien der Mungokreide in Kamerun und ihre geologische Bedeutung, unter besonderer Berücksichtigung der Ammoniten. — Beitr. Geol. Kamerun [Hrsg.: E. ESCH]: 83-246, 76 Abb., 3 Taf.; Stuttgart.
- SWINNERTON, H. H., & TRUEMAN, A. E. (1917): The morphology and development of the ammonite septum. — Quart. J. geol. Soc. London, 73: 26-58, 17 Abb., 3 Taf.; London.
- TANABE, K., & FUKUDA, Y., & OBATA, I. (1980): Ontogenetic development and functional morphology in the early growth-stages of three Cretaceous ammonites. — Bull. natur. Sci. Mus., (C) 6: 9-26, 5 Taf.; Tokyo.
- WESTERMANN, G. E. G. (1975): Model for origin, function and fabrication of fluted cephalopod septa. — Paläont. Z., 49: 235-253, 7 Abb.; Stuttgart.
- WIEDMANN, J. (1970): Über den Ursprung der Neoammonoideen. — Das Problem einer Typogenese. — Ecl. geol. Helv., 63: 923-1020, 31 Abb., 10 Taf.; Basel.
- — — (1972): Ammoniten-Nuclei aus Schlammproben der nordalpinen Obertrias — ihre stammesgeschichtliche und stratigraphische Bedeutung. — Mitt. Ges. Geol. — Bergbaustudenten, 21: 561-622, 21 Abb., 1 Tab., 6 Taf.; Innsbruck.
- ZIEGLER, B. (1958): Monographie der Ammonitengattung *Glochiceras* im epikontinentalen Weißjura Mitteleuropas. — Palaeontographica, A110: 93-164, 66 Abb., 7 Taf.; Stuttgart.
- — — (1967): Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura. — Geol. Rdsch., 56: 439-464, 20 Abb.; Stuttgart.