

Ontogenetisches Auftreten und Entwicklung der Sutur-Asymmetrie bei einigen Psilocerataceae (Ammonoidea; Jura).

Mit 6 Abbildungen.

RAINER HENGSBACH.

Kurzfassung.

In Ergänzung meiner bisherigen Sutur-Asymmetrie-Untersuchungen werden im folgenden Beginn und Ausweitung der Asymmetrie in der Frühontogenese von *Psiloceras* HYATT 1867 und *Arnioceras* HYATT 1867 untersucht. Es zeigt sich, daß die ersten $\frac{1}{2}$ -2 Umgänge stets symmetrisch sind, bevor eine Abweichung einsetzt. Konstante Asymmetrie kann außerdem auf verschiedene Weise entstehen: durch kontinuierliches Abwandern von Siphon und Externolobus, aber auch z. T. durch Einpendeln nach anfänglich extremer Abweichung.

Abstract.

[HENGSBACH, RAINER: Ontogenetic occurrence and development of sutural asymmetry in some Psilocerataceae (Ammonoidea; Jurassic). — Senckenbergiana lethaea, 67 (1/4): 323-330, text figs. 1-6; Frankfurt am Main, 31. 10. 1986.]

In completion of the authors previous investigations on sutural asymmetry, the present paper deals with early ontogenetic stages of *Psiloceras* HYATT 1867 and *Arnioceras* HYATT 1867 as to the beginning and the progress of asymmetry: in advance to the beginning of asymmetry, the initial $\frac{1}{2}$ to 2 whorls are built symmetrically. Furthermore, constant sutural asymmetry can be produced in two ways: it may be caused by increasing migration of the siphon and of the ventral lobe until the final position is attained, or it may appear by balancing at a certain stage posterior to an originally extreme deviation.

Einleitung.

Die folgenden Ausführungen bilden eine Ergänzung der Kenntnisse über die Sutur-Asymmetrie bei den Psiloceraten und Verwandten und damit derjenigen der Asymmetrie bei Ammoniten allgemein. Gerade die frühontogenetischen Verhältnisse der Asymmetrie von Siphon und Lobenlinie sind für die Interpretation dieses Phänomens von Bedeutung. Besonders unter den Psilocerataceae sind solche von der Asymmetrie betroffenen Taxa zu finden.

Anschrift des Verfassers: RAINER HENGSBACH, Am Höhinger Felsen 4, D-7239 Epfendorf.

Material und Methodisches.

Insgesamt wurden 53 Innenwindungen und Nuclei von *Psiloceras* HYATT 1867 und *Arnioceras* HYATT 1867 geprüft. Auf Grund des Erhaltungszustandes eignete sich aber nur ein Teil für eine solche Untersuchung. Bei 13 *Psiloceraten* und 9 *Arnioceraten* konnte lichtmikroskopisch das Einsetzen und die Ausweitung bzw. die Stabilisierung der Siphoverlagerung untersucht werden. Die Ammoniten wurden aufgebrochen, um die Asymmetrie möglichst weit zurückzuverfolgen. An im Querschnitt gebrochenen Gehäusen ließ sich das Abweichen der Sipholage sowie der ungefähre Zeitpunkt des Einsetzens der Abwanderung verfolgen; der genaue Zeitpunkt des Beginns der Asymmetrie ist dabei naturgemäß nicht ersichtlich. Jedoch sind zu genaue Messungen nicht mehr sinnvoll.

Die untersuchten *Psiloceraten* gehören, soweit sie eindeutig bestimmbar sind, der Gattung *Psiloceras* an; eine genauere Bestimmung erübrigt sich, weil bei *Psiloceraten* bezüglich der Sutur-Asymmetrie keine art-gebundenen Unterschiede festgestellt werden konnten (HENGSBACH 1977a, 1979). Da die Sutur-Asymmetrie der *Arnioceraten* im wesentlichen auf die Artgruppe des *Arnioceras falcarius* (QUENSTEDT 1856) beschränkt zu sein scheint, wurden überwiegend Vertreter dieser Gruppe untersucht.

Die *Arnioceraten* stammen aus der Aufsammlung von J. MERKT (1966) zu seiner Dissertation; die *Psiloceraten* sind der Sammlung WETZEL entnommen. Beide Aufsammlungen befinden sich im Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Tübingen, wo auch zum Teil die Originale hinterlegt sind. Ein Teil der Originale wird im Senckenberg-Museum aufbewahrt (SMF 34607-34609).

Für freundliche Unterstützung und Überlassung des Materials zur Untersuchung danke ich den Herren Dr. A. LIEBAU und Dr. W. RIEGRAF.

Ergebnisse.

Psiloceratinae HYATT 1867.

Bei den untersuchten *Psiloceraten* ließen sich nur kontinuierliche, allmähliche Abwanderungen von Siphon und Externlobus aus der Medianen beobachten. Wie ich bereits früher ausführen konnte (1977a), setzen sie schon früh ein. Der Zeitpunkt konnte nun dahin präzisiert werden, daß in der Regel die ersten $\frac{1}{2}$ - $1\frac{1}{2}$ Umgänge des Nucleus noch symmetrisch sind; die Symmetrie kann auch während der ersten etwa drei Umgänge noch vorhanden sein. Jedenfalls sind die ersten Septen stets symmetrisch. Es ist bisher kein Fall bekannt, in dem die Asymmetrie bereits mit oder unmittelbar nach der Primärsutur beginnt. Auch die zeichnerische Wiedergabe frühester bereits asymmetrischer Suturen bei einem *Psilophyllites* SPATH 1914 durch WIEDMANN (1972) täuscht eine deutliche Abweichung vor; tatsächlich aber liegt eine geringfügige Ungenauigkeit vor, die sich durchaus im Rahmen normaler genetischer Toleranzen bewegt (vgl. HENGSBACH 1986a). — Die Verlagerung scheint dann im Verlaufe der Ausbildung von nur einer Windung stets die beizubehaltende konstant asymmetrische Position erreicht zu haben (Exemplare mit pendelnder Asymmetrie waren nicht unter den untersuchten).

Ein Exemplar zeigte ferner eine Sutur, die zwar keine seitliche Abweichung von der Medianen aufweist, jedoch eine stark abweichende Gestalt der angrenzenden Externsättel (Abb. 1). Diese Asymmetrie erinnert an die bei *Ludwigia* beobachteten Abweichungen (HENGSBACH 1976), die sich ebenfalls auf Rechts/Links-Unterschiede

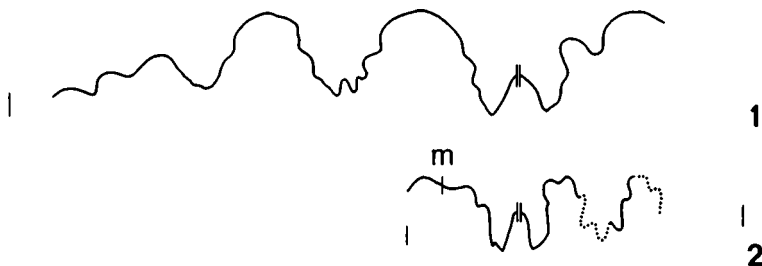


Abb. 1. Lobenlinie eines *Psiloceras* mit asymmetrischen Externsätteln bei $Wh = 3.7$ mm; $\times 20$. — Jura, Lias, Unteres Hettangium; Baden-Württemberg, SW-Deutschland. — Geol.-Paläont. Inst. Tübingen Nr. 1638/1.

Abb. 2. Asymmetrische Lobenlinie eines *Psiloceras* bei $Wh = 2.4$ mm; $\times 20$. — Jura, Lias, Unteres Hettangium; Baden-Württemberg, SW-Deutschland. — Geol.-Paläont. Inst. Tübingen Nr. 1638/2.

den vor allem im Externsattel beziehen. Die Asymmetrie läßt sich über sieben erkennbare Suturen verfolgen; danach ist keine Beobachtung mehr möglich. Das Fragment hat eine Windungshöhe von ungefähr 3.7 mm.

Arnioceratinae SPATH 1924.

Anders als bei den *Psiloceraten* sieht die Situation bei den *Arnioceraten* aus. Hier kann zunächst festgestellt werden, daß entsprechend ihrer unterschiedlichen Adultgestalt auch die innersten Windungen zwei Typen zugeteilt werden können (siehe HENGSBACH 1986b):

- (1) *kridioides*-Typ: geblähte, dicke innerste Windungen;
- (2) *falcaries*-Typ: flache, schmale innerste Windungen.

Mit Zurückhaltung können offensichtlich auch zwei dementsprechende „Suture-Symmetrie-Typen“ erkannt werden. Während die Angehörigen des *kridioides*-Typs fast keine Suture-Asymmetrie zeigen, sind diejenigen des *falcaries*-Typs, das heißt der Artgruppe des *Arnioceras falcaries* (QUENSTEDT 1856) (im Sinne von HENGSBACH 1986b), in nahezu allen Fällen asymmetrisch¹⁾. In der Regel handelt es sich um starke konstante Asymmetrie (siehe HENGSBACH 1979). Andere *Arnioceras*-Arten wie *Arn. oppeli* GUÉRIN-FRANIATTE 1966 und *Arn. ceratitoides* (QUENSTEDT 1848) sind offensichtlich nie asymmetrisch.

Innerhalb der asymmetrischen *Arnioceraten* sind zwei „Asymmetrie-Entwicklungsmuster“ zu finden. Einmal ist hier, wie offenbar in der Regel, das über mehrere Septen bis einen Umgang sich erstreckende Abwandern des Siphos (und des Externlobus) zu beobachten; die Abweichung erfolgt kontinuierlich zunehmend bis zum Beibehalten des Abweichungsbetrages. Daneben wurden Innenwindungen gefunden, die deutlich belegen, daß der Abweichungsbetrag der innersten bzw. inneren asymmetrischen Windungen größer ist als derjenige später angelegter, also

¹⁾ Ein symmetrisches Exemplar lag vor; eine sichere Zuordnung zu *Arn. falcaries* war allerdings nicht möglich.

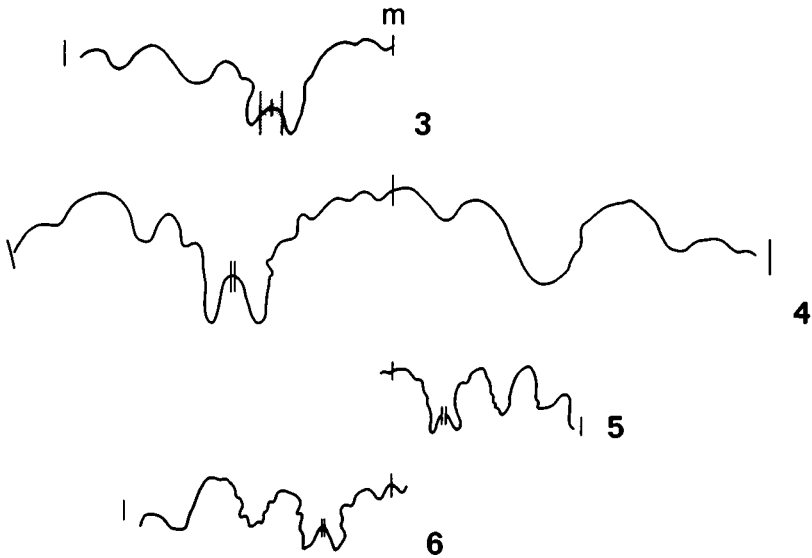


Abb. 3-6. Asymmetrische Lobenlinien von *Arnioceras* sp. sp., Gruppe *falcaries* (QUENSTEDT 1856). — Jura, Lias, Hettangium; Mitteldeutschland.

3. Exemplar SMF 34607 bei Wh = 2.3 mm; \times 20.
 4. Exemplar SMF 44023 bei Wh = 3.0 mm; \times 20.
 5. Exemplar SMF 34608 bei Wh = 3.4 mm; \times 8.
 6. Exemplar SMF 34609 bei Wh = 5.1 mm; \times 8.

ontogenetisch gesehen älteren Windungen (Abb. 3-6). An einem Exemplar wurde bei 3 mm Windungshöhe ein Abweichungsbetrag von (noch) rund 42% beobachtet (Abb. 4). Auch bei *Arnioceras* sind jedoch die ersten Septen offenbar stets symmetrisch.

Allgemeine Ergebnisse.

Für beide untersuchten *Psilocerataceae*-Gattungen gilt — wie offenbar auch allgemein — daß die ersten Septen, das heißt die Septen des ersten $\frac{1}{2}$ bis 1 Umganges zunächst symmetrisch sind, bevor der „Eingriff“ Suture-Asymmetrie erfolgt. In der Regel scheinen etwa die innersten knapp 1 bis 2 Umgänge noch symmetrisch zu sein. In beiden Taxa scheint weiterhin der mehr oder weniger endgültige bzw. maximale Abweichungsbetrag im allgemeinen innerhalb eines Umganges erreicht zu werden.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen *Psiloceras* und *Arnioceras* bezüglich der Suture-Asymmetrie ist es, daß diese bei *Psiloceras* keine artlichen Unterschiede zeigt, das heißt verschiedene *Psiloceras*-Arten betrifft, wogegen die Asymmetrie bei *Arnioceras* offensichtlich auf die Artgruppe des *Arn. falcaries* nahezu beschränkt zu sein scheint und außerdem auf zwei Wegen erreicht werden konnte: über kontinuierliche Abwanderung sowie zum Teil über Reduktion extremer Abweichungen.

Diskussion der Sutur-Asymmetrie bei *Psiloceras* und *Arnioceras*.

Was die Sutur-Asymmetrie bei *Psiloceras* betrifft, so ist meinen früheren Ausführungen (HENGSBACH 1977 a, 1979, 1986a) nichts hinzuzufügen. Die hier gewonnenen Ergebnisse bestätigen diese lediglich, so daß eine erneute Diskussion keine weiteren Gesichtspunkte beitrüge.

Morphologisch betrachtet, scheinen die Verhältnisse bei *Arnioceras* HYATT 1867 denen bei *Platylenticeras* HYATT 1900 zu ähneln, bei denen deutlich gehäusemorphologisch zwei „Typen“ der Sutur-Asymmetrie unterscheidbar sind (HENGSBACH 1977b). Bei genauerer Betrachtung zeigt sich jedoch, daß solche vermeintlichen Parallelen nicht bestehen. Die Tatsache, daß die Artgruppe des *Arn. falcaries* so gut wie immer asymmetrisch ist, die Angehörigen der Artgruppe des *Arn. kruidioides* HYATT 1867, *Arn. ceratitoides* (QUENSTEDT 1848) und *Arn. oppeli* GUÉRIN-FRANATTE 1966 aber offenbar nahezu immer symmetrisch sind, spricht vielmehr für eine im weiteren Sinne physiologische Ursache der Sutur-Asymmetrie bei *Arnioceras* und gegen ein gehäusemorphologisches „Anheftungsproblem“ wie bei *Platylenticeras* HYATT 1900 und *Anahoplites* HYATT 1900 (HENGSBACH 1978, 1979). Hier sei noch einmal betont, daß *Arn. ceratitoides* und *Arn. oppeli* offensichtlich nie asymmetrisch sind, obwohl dies im Hinblick auf die vorgenannten beiden Gattungen gehäusemorphologisch naheläge.

Eine gewisse Abhängigkeit Sutur-Asymmetrie/Windungsquerschnitt läßt sich aber insofern annehmen, als ein Mindestabweichungsbetrag erforderlich gewesen sein wird, um den Externlobus mit den für seinen Bau benötigten Septalverfaltungen an der ventrolateralen Gehäusewand aufzunehmen. Offenbar wurde es nämlich — ganz gleich aus welchen Gründen — vermieden, den Externlobus anders als median „über Eck“, zu beiden Seiten des Kieles zu befestigen. Diese Vermutung wird durch die Verhältnisse bei *Platylenticeras* bestätigt (HENGSBACH 1977). Ich hatte dort auf die Umgehung der Anheftung des Externlobus bzw. Siphos im galeaten Kielraum dieser Gattung im obigen Sinne bereits hingewiesen und als Begründung ein Anheftungsproblem des Siphos vermutet. Bei *Arnioceras* wäre dieses Anheftungsproblem allerdings eine Folge physiologischer Veränderungen im obigen Sinne, das heißt sekundär.

Die Tatsache, daß der Abweichungsbetrag in frühontogenetischem Stadium stärker sein kann als in späterem, adultem, spricht meines Erachtens ebenfalls gegen ein Anheftungsproblem. Auch sind die Verhältnisse der Sutur-Asymmetrie insofern nicht mit denen bei *Platylenticeras* vergleichbar, als in letzterem Falle sehr oft eine regelrechte „Verkümmerung“ des Externlobus vorliegt, bei *Arnioceras* von einem solchen Phänomen aber nicht gesprochen werden kann.

Die Sutur-Asymmetrie bei *Arnioceras* kann in gewisser Hinsicht auch mit derjenigen von *Kosmoceras* WAAGEN 1869 und der von *Cymbites* NEUMAYR 1878 verglichen werden (HENGSBACH 1976 b, 1979). Beide Taxa zeigen, am Grundmuster ihrer Sutur gemessen, bei asymmetrischen Exemplaren recht erhebliches Abweichen der Elemente rechts und links, auch wenn der Abweichungsbetrag und die Häufigkeit geringer sind.

Insgesamt aber dürfte die Sutur-Asymmetrie von *Arnioceras* derjenigen bei *Psiloceras* HYATT 1867 und *Hecticoceras* BONARELLI 1893 (hier ist die Abweichung allerdings geringer; siehe HENGSBACH 1980) am ehesten vergleichbar sein. Für eine

parasitäre Verursachung der Asymmetrie sprechen vielleicht auch die Beobachtungen, daß die Abweichung zunächst stärker sein und dann zurückgehen kann, um bei einem relativ konstanten (innerhalb der Population) Abweichungsbetrag asymmetrisch zu bleiben. Durch physiologische Gegenreaktionen auf einen „parasitären“ Befall kann eine Schädigung eingedämmt werden. Bereits CANAVARI (1882) hatte Beobachtungen mitgeteilt, bei denen asymmetrische Siphonabweichungen ihre Intensität verringerten.

Im Gegensatz zu *Psiloceras* jedoch, bei dem gegen 70% der untersuchten Individuen Asymmetrie zeigen, ist *Arn. falcaries* nahezu mit 100% asymmetrisch. Das mag bedeuten, daß bei *falcaries* wie vielleicht auch bei *Glochiceras* HYATT 1900 (HENGSBACH 1986a) eher mit Entökie zu rechnen ist als mit echtem Parasitismus, daß also eine Verschiebung innerhalb der Beziehungs-Typen von antibiotischen zu eher probiotischen Relationen eingetreten wäre.

Auch die Tatsache, daß *Psiloceras* und *Amioceras* recht nahe miteinander verwandt sind, legt gleiche oder ähnliche Ursachen der gleichen bzw. entsprechenden Erscheinungen durchaus nahe; ebenso, wie hierdurch eine engere Verwandtschaft bestätigt würde (HENGSBACH 1986a).

Allgemeine Anmerkungen zur Sutura-Asymmetrie.

Es besteht offensichtlich eine Korrelation zwischen großer Asymmetrie-Variabilität rechts/links (= Elementeasymmetrie, HENGSBACH 1979) und einfacher Lobenlinie einerseits und komplizierterer Lobenlinie und geringerer Variabilität der Elemente auf beiden Seiten andererseits. Dies ist eine konsequente und zu erwartende Ergänzung zu dem bereits früher von mir festgestellten Verhalten, daß die Sutura-Asymmetrie bei Taxa mit einfacher Lobenlinie stärker ist als bei solchen mit komplizierterer (HENGSBACH 1979, 1986a).

Offenbar haben wir es hierbei mit zwei zunächst mehr oder weniger getrennten Aspekten zu tun. Die „genetische Toleranz“ — die Reaktionsnorm — des Phragmoconeinbaus ermöglichte eine seitliche Verzerrung: die Abweichung. Das genetische Programm der Septen-Anheftung konnte — bis zu einem gewissen Grade unabhängig davon — bei bestimmten Taxa offenbar eine über die Drängung hinausgehende Variabilität der Elemente zulassen. Diese Variabilität konnte eine Teillösung des auftretenden Raumproblems bei der Septenverfaltung in Fällen asymmetrischer Verzerrung sein. Naturgemäß würden beide Aspekte — Toleranz beim Phragmoconeinbau und Toleranz bei der realen Septen-Anheftung — übergeordnet miteinander korreliert gewesen sein bzw. einander bedingt haben.

Für die Verursachung der Sutura-Asymmetrie durch parasitären Befall würde das bedeuten, daß unter dem Aspekt des Phragmoconeinbaus ein Weiterleben ohne nennenswerte Konsequenzen möglich war. Wie die Abweichung im Detail aufgefangen wurde, war zum Teil unterschiedlich. In der Mehrzahl der Fälle wurde sie durch Drängung bzw. Dehnung der beiden Suturahälften unter Beibehaltung des Anheftungs-Musters kompensiert. Zum Teil aber konnte auch eine Lösung unter Einbeziehung einer größeren Toleranz bei der Anheftung des Septums bzw. seiner Elemente gefunden werden.

Dieses Modell wäre seinerseits ein weiteres Indiz für zum Teil unterschiedliche physiologische Eigenschaften bzw. Organisation innerhalb der Ammonoidea, die

bei der bloßen Betrachtung der fossilen Gehäuse verborgen bleiben würden. Insofern könnte es, nach dem Prinzip der wechselseitigen Erhellung, als Stütze der Ursachen-Erklärung Parasitismus (im weiteren Sinne) gewertet werden; diese ist für die meisten asymmetrischen Ammoniten-Taxa die plausibelste und bestbegründete. Wie weiter oben ausgeführt, können für solche Formen, die eine Asymmetrie bei 100% der Individuen zeigen, eine Beziehungs-Verschiebung in Richtung Entökie vermutet werden.

Auch die Tatsache, daß kein Fall bekannt ist, in dem die Sutur-Asymmetrie unmittelbar nach der Primärsutur einsetzt, kann die Wahrscheinlichkeit dieser Erklärung nur unterstreichen: Die betreffenden Ammoniten wurden bereits ontogenetisch früh befallen, aber erst in einem Stadium, in dem sie schon geschlüpft, das heißt freilebend waren (vgl. z. B. BANDEL 1982). Dies wiederum unterstützt die Annahme, daß das Embryonalgehäuse der Ammonoidea aus Protoconch und etwa 1. Windung bestand, bevor die Tiere schlüpften (DRUSHCHITS & KHIAMI 1970, KULICKI 1979, BANDEL 1982 und andere).

Schriftenverzeichnis.

- BANDEL, K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. — *Facies* 7: 1-198, 109 Abb., 6 Tab., 22 Taf.; Erlangen.
- CANAVARI, M. (1882): Beiträge zur Fauna des Unteren Lias von Spezia. — *Palaeontographica*, 29: 125-192; Cassel.
- DRUSHCHITS, V. V., & KHIAMI, N. (1970): Structure of the septa, protoconch wall and initial whorl in early Cretaceous ammonites. — *Paleont. J.*, 1: 26-38.
- HENGSBACH, R. (1976a): Eine *Ludwigia* (Ammonoidea, Jura) mit asymmetrischer Lobenlinie. — *Sitz.-Ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, N. F.*, 16: 42-43, 1 Abb.; Berlin.
- — — (1976b): 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.
- — — (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.
- — — (1986a): Zur Kenntnis der Sutur-Asymmetrie bei Ammoniten. — *Senckenbergiana lethaea*, 67 (1/4): 119-149, 20 Abb., 2 Tab.; Frankfurt am Main.
- — — (1986b): Über *Arnioceras falcaries* (QUENSTEDT) und einige verwandte Arten aus Mitteldeutschland (Ammonoidea; Lias). — *Senckenbergiana lethaea*, 67 (1/4): 151-170, 12 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Frankfurt am Main.

- KULICKI, C. (1979): The ammonite shell: its structure, development and biological significance. — *Palaeont. polon.*, **39**: 97-142, 10 Abb., 25 Taf.; Warschau.
- MERKT, J. (1966): Über *Euagassicerias resupinatum* (SIMPSON), Ammonoidea, aus der Sauzeanumbank Nordwestdeutschlands. — *Geol. Jb.*, **84**: 23-88, 27 Abb., 5 Taf.; Hannover.
- WIEDMANN, J. (1972): Ammoniten-Nuclei aus Schlammproben der nordalpinen Obertrias. — *Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud.*, **21**: 561-622, 21 Abb., 6 Taf.; Innsbruck.