

Studien zur Paläopathologie der Invertebraten. 1:

Die Paläoparasitologie, eine Arbeitsrichtung der Paläobiologie.

Mit 10 Abbildungen.

RAINER HENGSBACH.

Kurzfassung.

Entsprechend der großen Bedeutung des Parasitismus für die Organismenwelt und der Parasitologie schlechthin (z.B. für Medizin oder Agrarbiologie) wird zur einheitlichen und konsequenten Erforschung und Erfassung parasitärer Erkrankungen bei Fossilien eine eigene Arbeitsrichtung vorgeschlagen und ein erstes, auf die Verhältnisse bei den Invertebraten beschränktes Konzept vorgelegt: Die Paläoparasitologie befaßt sich mit dem Parasitismus bei Fossilien sowie dessen Bedeutung für verwandte Arbeitsgebiete. Diese sind in erster Linie: (1) Physiologie/Ontologie: Rückschlüsse auf Organisation und Ontogenese des Wirtes und systematische Stellung des Parasiten; (2) Phylogenie: parasitärer Parallelismus mag Auftreten charakteristischer Eigenheiten in verwandten Gruppen erklären; (3) Palökologie und Geologie: Rückschlüsse auf ökologische, populationsdynamische und andere Bedingungen sowie Beitrag zur faziellen Beurteilung von Sedimenten; (4) Taxonomie: Aufklärung über taxonomische Unbrauchbarkeit von Anomalien.

Diese Aufzählung zeigt die Bedeutung parasitologischen Arbeitens an Fossilien auf und rechtfertigt eine Paläoparasitologie, auch wenn diese bisher keine eigenen Methoden entwickelt hat. Ferner wird mit der Einführung der Paläoparasitologie gleichsam der unumgänglichen und im Sinne einer Beherrschung des Beobachtungs- und Wissensstoffes notwendigen Differenzierung eigener Arbeitsrichtungen innerhalb der Paläontologie entsprochen. Damit reiht sich die Paläoparasitologie ein in die anderen Spezialgebiete paläobiologischer Forschung wie z.B. Palökologie oder Paläoneurologie.

Abstract.

[HENGSBACH, RAINER: Studies in palaeopathology of invertebrates. 1: Palaeoparasitology, a research branch of palaeobiology. — Senckenbergiana lethaea, 70 (4/6): 439–461, text figs. 1–10; Frankfurt am Main, 27.7.1990.]

According to the great importance of parasitism for living organisms and of parasitology in general (e.g. for medicine or agriculture) a special discipline is proposed in order to make research and documentation of diseases in fossils more coherent and effective. With regard to invertebrate fossils, the present paper gives a new concept: Palaeoparasitology, which con-

cerns parasitism in fossils and its relevance for related fields. These fields are: (1) Physiology/ontogeny: knowledge of parasitism may give information about the organization of the host, whereas the appearance may give hints as to the systematic position of the parasite. Statistical investigations may lead to conclusions about special interspecific relationships. Ontogenetic investigations and their comparison with a presumed parasitism may give hints as to ontogenetic stages in the host's development. (2) Phylogeny: a presumed parasitic parallelism may explain the appearance of characteristic peculiarities (deformations) among two or more related groups. (3) Palaeoecology and geology: research on parasitism in fossils allows conclusions about ecological populations dynamics, and in part also about genetic and other circumstances during the life of the host. Furthermore, palaeoparasitological results may be important for economic geology by helping interpretation of sediments. (4) Taxonomy: in certain cases knowledge of parasitism may be of taxonomic importance, in that taxonomic units should not be based on deformed specimens. The science of palaeoparasitology has as yet developed no special methods. As a separate research field it is a special branch within palaeobiology corresponding to other special fields such as palaeoecology or palaeoneurology.

Inhaltsverzeichnis.

| | |
|--|-----|
| Einleitung. | 440 |
| Vorbemerkungen zum Parasitismus. | 441 |
| Definition und Bedeutung der Paläoparasitologie. | 444 |
| Versuch einer Definition von Paläoparasitologie. | 444 |
| Die Bedeutung der Paläoparasitologie. | 444 |
| Verfahrensweisen und Aussagemöglichkeiten der Paläoparasitologie. | 446 |
| Vorbemerkungen. | 446 |
| Verfahren zur Begründung von Parasitismus. | 452 |
| Mögliche Folgerungen aus der Annahme von Parasitismus. | 456 |
| Schriftenverzeichnis. | 459 |

Einleitung.

In der paläontologischen Literatur findet man vereinzelt immer wieder Hinweise auf Parasitismus; eine einheitliche, zusammenhängende Behandlung dieses Stoffes unter konkreten, definierten Zielsetzungen ist jedoch bisher nicht versucht worden. Dies anzuregen soll Zweck der vorliegenden Arbeit sein. Dabei ist keineswegs ein Übersichtsreferat entsprechender Angaben in der Literatur beabsichtigt; es sollen vielmehr Aufgaben und Inhalte einer solchen Arbeitsrichtung didaktisch und thematisch umrissen werden.

Nachdem seit Beginn dieses Jahrhunderts die biologische Betrachtung der Fossilien einen bedeutenden Aufschwung nahm, entstanden verschiedene spezielle Arbeitsgebiete mit eigenen Fragestellungen und Zielsetzungen auf paläobiologischer Basis, so die Paläophysiologie durch F. VON NOPCSA, die Paläoneurologie durch T. EDINGER oder die Paläopsychologie durch RUD. RICHTER. In diese Zeit fallen auch die Begründung der Palökologie sowie die grundlegenden Arbeiten von R. L. MOODIE, der als eigentlicher Begründer der Paläopathologie gelten muß.

Allen diesen neuen Arbeitsrichtungen war gemein, daß sie sich an den entsprechenden Forschungszweigen der Neontologie bzw. Medizin orientierten; MOODIE selbst war Arzt, ebenso der für die Paläopathologie der Wirbeltiere bedeutende BREUER. TILLY EDINGER war

die Tochter des bekannten Neurophysiologen LUDWIG EDINGER und entsprechend stark von der Medizin beeinflusst. Aber auch von paläontologischer Seite war die Aufgeschlossenheit für solche Fragestellungen gegeben, etwa durch Forscher wie ABEL, DACQUE, EHRENBURG und andere.

Bei dieser Differenzierung paläobiologischer Forschung ist aber m.E. ein wichtiger Aspekt eben nicht hinreichend zur Geltung gekommen; obwohl sich unter den offensichtlich auf innere Erkrankung zurückzuführenden Anomalien bzw. Erkrankungen ein beachtlicher Anteil findet, der nicht anders als durch Parasitismus erklärt werden kann oder offenkundig diesen belegt, ist man bis heute m.W. nicht zu einer Paläoparasitologie fortgeschritten. Ein solcher Schritt aber wäre erforderlich, um Aufgaben und Bedeutung und dessen Erforschung — Stellenwert und Aussagemöglichkeiten von Parasitismus bei den Organismen der geologischen Vergangenheit — dieser paläobiologischen Arbeitsrichtung angemessen Rechnung tragen zu können. Die Paläoparasitologie reiht sich damit in die anderen Spezialgebiete paläobiologischer Forschung ein, die zuvor genannt wurden.

Wenn es zu einem solchen Schritt bisher nicht gekommen ist, so dürfte das neben dem noch mangelhaften Bewußtsein unter Paläontologen um die Bedeutung von Parasitismus für die Lebewesen teilweise auch praktische Gründe haben: Fossilien — namentlich aber Invertebraten — sind in der Paläontologie nach wie vor im wesentlichen Leit-Fossilien, Zeitmarken, also von stratigraphischem Interesse; und das ist gleichzeitig zwangsläufig das Interesse am „Normalen“. Anomalien — also auch deren Ursachen — sind folglich hier von nachgeordnetem oder keinem Interesse. Dies betrifft dann natürlich auch durch Parasitismus erzeugte Erkrankungen. An dieser grundsätzlichen Wertung von Fossilien ändert auch nichts, daß in neuerer Zeit zahlreiche Arbeiten sich palökologischen Fragen widmen.

Andererseits sind es vor allem die Vertebraten, die für paläopathologisches Arbeiten besonders geeignet sind; denn hier ist die mehr oder weniger unmittelbare Ausrichtung an den Erkenntnissen der Medizin oder Veterinärmedizin, z.B. der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere und des Menschen mit ihrem hohen Kenntnisstand, besonders förderlich und augenfällig. Diese direkten Vergleichs- und Assoziationsmöglichkeiten haben dazu geführt, daß vor allem die Paläopathologie känozoischer, oftmals quartärer Säugetiere gefördert wurde, wo die „Modernität“ der Konstruktionen eine weitestgehende Vergleichung mit lebenden engen Verwandten erlaubt. Hinzu kommt z.T. auch die günstige Erhaltung geologisch so junger Skelettreste.

Insgesamt kann man wohl sagen, daß diese eben geschilderten Verhältnisse bei den Invertebraten — vor allem vorkänozoischer Systeme — oftmals nicht gegeben sind. Hier ist die Schließung einer Lücke geboten, die für das Verständnis der Fossilien als Organismen von Bedeutung ist.

Beiträge zu der vorliegenden Arbeit, die nach 1988 erschienen sind, konnten nicht mehr berücksichtigt werden.

Vorbemerkungen zum Parasitismus.

Zum besseren Verständnis der behandelten Materie scheint es sinnvoll, sich zunächst noch einmal einige Voraussetzungen zu vergegenwärtigen. Gegenstand unserer Betrachtungen sind, wie gesagt, der Parasitismus bzw. die durch ihn verursachten Krankheitserscheinungen (Parasitosen) bei Fossilien. Da es sich um primär biologische Phänomene handelt, sind einige Grundbegriffe zu klären.

Parasitismus ist eine Form der interspezifischen Beziehungen, d.h. des ökologischen Zusammenlebens verschiedener Arten, bei der eine Art Nutzen aus diesem Zusammenleben zieht (z.B. Nahrung, Schutz), während die andere in aller Regel dadurch geschädigt wird (z.B. Nahrungsentzug, Wachstumshemmung); der Nutznießer dieser Beziehung ist der Parasit, der Geschädigte der Wirt (dieser ist meist

erheblich größer). Der Grad der Schädigung durch den Parasiten kann sehr unterschiedlich sein und von Raubparasitismus, bei dem der Wirt in relativ kurzer Zeit abgetötet wird, bis zu symbioseähnlichen Beziehungen reichen, in denen nur eine geringe Schädigung des Wirtes vorliegt, die diesen kaum beeinträchtigt. Es gibt allerdings auch Parasitismus, bei dem eine eigentliche Schädigung des Wirtes nicht erfolgt.

Diejenige Disziplin, die sich mit der Erforschung des Parasitismus und der durch ihn hervorgerufenen Erkrankungen beschäftigt, ist die Parasitologie. Entsprechend der systematischen Vielfalt der Parasiten und ihrer ökologischen Eigenschaften umfaßt sie zahlreiche Aspekte medizinischer und biologischer Arbeitsgebiete wie beispielsweise der Physiologie, Anatomie, Ontogenie, Ökologie, Phylogenie usw. Hier sei daran erinnert, daß aus fast allen Tierklassen Parasiten bekannt sind.

Eine besondere Bedeutung kommt der Parasitologie durch ihren praktischen Wert für Medizin, Veterinärmedizin sowie Land- und Forstwirtschaft zu. Hier wird auch offensichtlich, welchen hohen Stellenwert der Parasitismus in der rezenten Organismenwelt hat.

Die Vielfalt parasitärer Erscheinungen läßt sich unter verschiedenen Gesichtspunkten gliedern. Zunächst ist zwischen tierischen und pflanzlichen Parasiten zu unterscheiden; zu letzteren zählen z.B. Pilze. Ferner ist zwischen Ekto- und Endoparasiten zu trennen; erstere sind auf oder am Wirt, letztere im Wirt zu finden (Darmtrakt, Gewebe unter anderem). Dabei zeigen Endoparasiten oft erhebliche Reduktionen, da sie ganz an die Lebensweise im Wirt angepaßt sind. Eintrittspforten für Endoparasiten sind neben Mund-, Nasen-, Augen-, Ohren-, Anal- und Genitalöffnungen die Haut oder Blutbahn des Wirtes. Je nach dem Substrat, an das sie gebunden sind, kann man Organ-, Gewebe- und Blutparasiten unterscheiden. Bekanntes Beispiel eines Endoparasiten des Menschen ist der Rinderbandwurm im Darmtrakt; typische Ektoparasiten des Menschen sind Zecken und Läuse.

Eine andere Einteilung klassifiziert die Parasiten nach der Dauer des Verweilens in oder auf einem Wirt: Solche, die nur kurzfristig Kontakt zum Wirt haben — wie etwa die Zecke — werden als temporäre Parasiten bezeichnet; solche, die ihr gesamtes Leben oder lange Phasen (z.B. Larvalentwicklung) in oder auf demselben Wirt verbringen, als stationäre, z.B. Läuse.

Weiterhin kann zwischen einem periodischen und einem permanenten Parasitismus unterschieden werden. Letzterer liegt vor, wenn alle Entwicklungsstadien parasitisch leben; sind nur bestimmte Stadien parasitär, spricht man von periodischem Parasitismus.

Schließlich wird in fakultative und obligatorische Parasiten gegliedert; diese sind nicht von lebenden Substanzen (z.B. Geweben) abhängig, jene sind auf das Leben mit einem Wirt angewiesen (zumindest für eine lange Phase der Entwicklung).

Diese Gruppierungen überlagern sich, so daß eine schrittweise Bestimmung eines vorliegenden Falles möglich ist. Dies ist von praktischem Nutzen für die Bearbeitung parasitologischer Fragen wie auch die Behandlung von Parasitosen; es sei daran erinnert, daß die Parasitologie in Medizin und Veterinärmedizin eine beachtliche praktische Bedeutung hat.

Da die Übergänge zu anderen Formen interspezifischer Beziehungen fließend sind, ist eine Zuordnung von Bisystemen (Zweipartnersystemen) zum Parasitismus oft schwierig. Raubparasitismus kann bereits in die Nähe von Epitismus — Räubertum — geraten; bei letzterem wird die Beute sofort getötet. Andererseits bestehen Übergänge zur Symbiose; diese definiert sich dadurch, daß beide Partner Nutzen aus der Verbindung ziehen. Als Beispiel sei die bekannte Beziehung von Einsiedlerkrebsen zu den sie schützenden Actinien genannt, die ihrerseits vom Krebs mit Frischwasser und Nahrungsbrocken versorgt werden.

Kann die Symbiose einerseits eine intensive gegenseitige Abhängigkeit der Partner voneinander (obligatorische Symbiose) bedeuten bis hin zur Lebensunfähigkeit bei ihrer Trennung, so besteht andererseits ein Übergang zur Probiose. Diese umschreibt ein Zusammenleben von Arten, bei dem ein Partner Nutzen aus der Beziehung zieht, ohne den anderen zu schädigen, aber auch ohne ihn in irgendeiner Weise zu begünstigen. Zur Probiose oder Karpose zählen Beziehungen der Epökie (Aufsiedlung), der Entökie (Einmietung im Körper anderer Organismen), der Phoresie (Transportgesellschaft; ein Partner läßt sich vom anderen transportieren) sowie der Kommensalismus (Mitessertum; ein Partner lebt vom Nahrungsüberschuß des anderen). Wie erwähnt gilt diese Definition nur, insofern keine Schädigung des Wirtes besteht.

Da zwischen allen genannten Beziehungs-Typen fließende Übergänge bestehen, kann eine Entökie in eine Schädigung des Wohnungsgebers und damit in Parasitismus übergeführt werden. Ebenso mag Epökie zu deutlich negativer Beeinträchtigung des Gastgebers und damit parasitisch werden. Sowohl Entökie wie Epökie können andererseits in eine Symbiose überleiten; im letzteren Fall sei an die Beziehung Einsiedlerkrebs/Actinie erinnert.

Leider würde es den Rahmen des vorliegenden Beitrags wesentlich überschreiten, wenn hier näher auf ökologische Gliederungen und Systeme eingegangen würde. Es sei aber auf die z.T. beachtlichen Unterschiede in Definition und Umfang verschiedener Begriffe der Somatoxenie hingewiesen, je nachdem welches der teilweise recht unterschiedlichen Begriffssysteme der interspezifischen Beziehungen angewandt wird. Dies gilt z.B. für die Begriffe Antibiose und Symbiose. Erstere wird teilweise als eine (– 0)-Beziehung (z.B. CLARKE 1954 und AGER 1963), teilweise als (– +)-Beziehung (unter anderem MÜLLER 1976 und LEHMANN 1977) definiert; die symbiosis des außereuropäischen Schrifttums wird z.T. als Sammelbegriff für alle Bisysteme verstanden, oder aber sie umfaßt mitunter jene Bisysteme, in denen keiner der Partner eine Schädigung erfährt oder die wenigstens für einen Partner von Nutzen ist (vgl. GEYER 1977).

Der in unserem Zusammenhang interessierende Begriff des Parasitismus ist hingegen recht klar und eindeutig definiert, so daß die angesprochene Problematik hier nicht weiter relevant ist.

Bei allem im Vorstehenden Genannten handelt es sich um biologische Phänomene und Probleme; d.h. solche, die grundsätzlich praktisch — durch Beobachtung und Versuch — an rezenten Organismen ge- und erklärt werden können. Solche Mittel des direkten Zugangs sind in der Paläontologie — also bei Fossilien — nicht gegeben. Es liegt daher auf der Hand, daß Aussagen über Existenz oder gar Art von Parasitismus und Parasitosen bei Fossilien wesentlich schwieriger zu machen sind und oft im Bereich des Hypothetischen bleiben. Gleichsam wird bewußt, welch weites Aufgabefeld hier offensteht.

Da Aussagen über Biologie und Ökologie von Fossilien grundsätzlich nur auf der Basis subtiler Vergleiche mit rezenten Lebewesen bzw. deren Kenntnis möglich sind, kann die Ausrichtung und Orientierung paläobiologischen Arbeitens nicht eng genug an Kenntnisse und Standards rezentbiologischer Disziplinen anschließen. Dies betrifft auch die Terminologie.

In diesem Zusammenhang sei kurz auf die in der Paläontologie gebräuchliche pauschale Verwendung des Begriffs Anomalie eingegangen. Anomalien sind in der Medizin — und von dorthier kommt ja die Paläo-Pathologie — in der Regel mehr oder weniger geringfügige Entwicklungsstörungen und Unregelmäßigkeiten; es wäre aber vielleicht zweckmäßig, z.B. ein bis hin zur Aufgabe seiner normalen Gestalt entstelltes Molluskengehäuse eher mit dem Begriff schwerer Erkrankung oder Paläopathie zu belegen, wobei der Begriff Paläopathie generell in allen Fällen vorzuziehen wäre, in denen man auf den pathogenen Charakter abheben möchte (in Verbindung mit physiologischen Spezifizierungen bedeutet -pathie = Leiden, Erkrankung; z.B. Nephropathie = Nierenerkrankung).

Definition und Bedeutung der Paläoparasitologie.

Versuch einer Definition von Paläoparasitologie.

Den vorausgegangenen Ausführungen entsprechend (S. 442) ist die Paläoparasitologie derjenige Zweig der Paläontologie bzw. der Paläobiologie, der sich mit dem Parasitismus und den Parasitosen bei Fossilien befaßt. Hierher gehören neben der Erforschung des Parasitismus selbst die Auswertung und Interpretation der als parasitär erkannten oder gedeuteten Paläopathien bzw. der befallenen Individuen auch für andere Problemkreise und Disziplinen. Damit steht die Paläoparasitologie in engem Austausch mit anderen Arbeitsgebieten wie der Palökologie, Phylogenie, Ontogenie, Physiologie usw. Als die um die Aufklärung des Parasitismus bei Fossilien und seiner vielschichtigen Beziehungen bemühte Spezialrichtung entspricht sie somit den bereits eingeführten Arbeitsgebieten der Paläoneurologie, Paläophysiologie, Paläotaxiologie, Palökologie und anderen, die ebenfalls in Anlehnung an Bereiche der Neontologie bestimmte Fragestellungen behandeln, wobei Paläoparasitologie und Parasitologie als zwei Aspekte desselben Anliegens — Erforschung des Parasitismus — zu verstehen sind.

Die Bedeutung der Paläoparasitologie.

Dem beachtlichen Stellenwert, welchen Parasitismus in der Evolution des Lebendigen seit jeher gehabt haben muß, ist in der Paläontologie bisher leider nicht hinreichend Rechnung getragen worden; dies gilt sowohl was seine Bedeutung für den einzelnen Organismus betrifft wie auch die Evolution von Gruppen von Organismen. Allein ein Blick in die Menschheitsgeschichte belegt, wie groß die Bedeutung von Seuchen und Epidemien war; und sie wird für die geologische Vergangenheit als eher noch größer veranschlagt werden müssen, da ja medizinische Gegenmaßnahmen naturgemäß ausschieden. Arbeiten aus jüngster Zeit zeigen denn auch, daß Parasitismus mehr und mehr als ökologischer Faktor und Verursachungsprinzip von Erkrankungen in das Bewußtsein der Paläontologen rückt (z.B. BRETT 1978, LANE 1984 sowie ROLLINS & BREZINSKI 1988).

Gemäß ihren Aufgaben ist auch die Bedeutung der Paläoparasitologie vielschichtig. Mögliche Folgerungen und Implikationen sind zu erwarten für so unterschiedliche Bereiche wie z.B. Palökologie, Ontogenie, Phylogenie oder Taxonomie. Hinweise indirekter Natur können dabei bis in geologische Arbeitsfelder reichen. Im folgenden soll auf die wesentlichen Aspekte paläoparasitologischer Bedeutung hingewiesen werden.

(1) Physiologie/Ontogenie: Aus der Kenntnis einer Parasitose bzw. ihrer Entstehung können unter bestimmten Bedingungen Rückschlüsse auf die Organisation des Wirtes sowie dessen Beziehungen zum Parasiten gezogen werden. Statistische Untersuchungen erlauben z.T. Aussagen über die spezielle Form des Parasitismus bzw. der interspezifischen Beziehung, Erscheinungsbild und Ausprägung über die mögliche systematische Stellung der Parasiten (siehe S. 452–454).

Ontogenetische Untersuchungen, sofern sie an fossilem Material möglich sind, können unter Vergleichung mit den notwendigen Bedingungen eines angenommenen Parasitismus im Wege der wechselseitigen Erhellung Licht werfen auf ontogenetische Phasen oder Situationen in der Entwicklung des Wirtes (siehe S. 454).

(2) Phylogenie : Auch auf phylogenetische Beziehungen mag die Paläoparasitologie Hinweise geben; hier ist es der in seinem Prinzip anerkannte parasitäre Parallelismus, dessen Grundgedanke unter Obwahrung gebotener Vorsicht phylogenetische Beziehungen klären helfen kann (siehe S. 455).

Es sei aber schon hier mit aller Deutlichkeit betont, daß dies wenig mit dem parasitären Parallelismus zu tun hat, der in der Neontologie zu zahlreichen Kontroversen über das „relative Stammesalter der Wirte“ (EICHLER 1940) geführt hat. Die Bedeutung des Parasitismus für phylogenetische Hinweise bei Fossilien liegt in der grundsätzlichen Möglichkeit, sein angenommenes Vorhandensein im Sinne der phylogenetischen Persistenz an einmal eroberten Wirtsgruppen bzw. deren Teilgruppen zu interpretieren (siehe S. 456).

(3) Palökologie/Geologie: Von großer Bedeutung kann die Paläoparasitologie für die Palökologie sein. Die eingehende Beschäftigung mit Parasitismus und Parasitosen bei Fossilien läßt gegebenenfalls Rückschlüsse auf ökologische, populationsdynamische bzw. z.T. auch genetische und andere biologische Umstände zu, die zur Zeit und am Ort der Existenz der untersuchten pathologisch geschädigten Fossilien bestanden haben dürften (siehe S. 456).

Diese palökologischen Hinweise sind aber andererseits von Bedeutung für die geologische Beurteilung von Sedimenten. Damit ist also auch ein indirektes Interesse der Angewandten Geologie an der Arbeit der Paläoparasitologie prinzipiell gegeben. Die geschilderte Beziehung Paläoparasitologie — Palökologie — Geologie ist dabei von besonderem Interesse bei den Invertebraten, denn hier sind die wichtigsten Leitfossilien und -faunen nahezu ausnahmslos zu finden, die auch für den Geologen bedeutsam sind.

(4) Taxonomie: Schließlich kann die Paläoparasitologie in bestimmten Fällen auch von taxonomischer Relevanz sein. Der praktische Wert besteht dann in der Erkennung von Paläopathien als solchen (hier: infolge Parasitismus), d.h. in der Erkennung der taxonomischen Unbrauchbarkeit von Eigenheiten, die bisher als Merkmale taxonomisch gewertet wurden (siehe S. 458).

So können Paläopathien an verschiedenen Individuen oder Gruppen von Individuen sehr ähnliche oder gar gleiche Ausprägungen zeigen, also zu morphologischer

Gruppierung anregen, obwohl verschiedene Gründe zu dem übereinstimmenden Erscheinungsbild führten und eine typologische Gliederung — und typologisches Denken ist in der Paläontologie noch sehr verbreitet — irreführend wäre.

Verfahrensweisen und Aussagemöglichkeiten der Paläoparasitologie.

Vorbemerkungen.

Die Paläoparasitologie verfügt nicht über für sie spezifische Methoden. Die angewandten bzw. anzuwendenden Verfahrensweisen sind vielmehr Allgemeingut paläontologischen Schließens und Rekonstruierens. Die Eigenständigkeit der Paläoparasitologie besteht also nicht in ihren Methoden, sondern vielmehr in ihren Zielen, Aufgabenstellungen und Anwendungen sowie in deren vorsätzlicher methodischer Verfolgung; dies schließt nicht aus, daß künftig methodische Verfeinerungen in Anpassung an spezifisch paläoparasitologische Anliegen möglich sind.

Die Grundlage ist dabei der Vergleich mit den Verhältnissen und Beziehungen bei den rezenten Organismen bzw. deren Kenntnis. Mit ihrer Hilfe und unter Anwendung des logischen Ausschließens unplausibler Ansätze und Vorstellungen kann Parasitismus grundsätzlich, zum Teil auch in seiner spezifischen Form, konstatiert oder gar belegt werden. Hierbei kann das Prinzip der wechselseitigen Erhellung bei der Begründung der Wahrscheinlichkeit von Annahmen von Bedeutung sein.

Wie bereits eingangs erwähnt, bestehen für die Paläopathologie der Invertebraten einerseits und der Vertebraten andererseits z.T. abweichende Bedingungen. So können z.B. Untersuchungen der Knochensubstanz (z.B. Spongiosa) oder -struktur (z.B. Exostose) an quartären Säugern unter Vergleichung mit Befunden an rezenten nahe verwandten (dies ist oft schon allein Ergebnis der relativ geringen zeitlichen Distanz zur Gegenwart) Arten oder Unterarten zu konkreten Aussagen über Krankheitsbilder und -verläufe führen; die Paläopathologie der Invertebraten kann dagegen nur relativ selten zu diesem Mittel des direkten Vergleichs greifen. Entsprechendes gilt dann auch für die Paläoparasitologie.

Auch grundlegende Methoden der Parasitologie, wie Serum- oder Gewebeuntersuchungen, sind in der Paläoparasitologie nicht anwendbar (wenn man von wenigen Ausnahmefällen absieht). In fast allen Fällen muß sich die Paläoparasitologie mit indirekten Methoden der Erschließung von parasitären Ursachen von Paläopathien begnügen. Zwar gibt es, wie erwähnt, Ausnahmen, in denen mutmaßliche Parasiten in situ gefunden worden sind, doch liegen hier keine Parasitosen vor. Das gilt z.B. unter den Invertebraten — auf die wir uns ja hier beschränken — für den Fund von Nematoden im erhaltenen Muskelgewebe eines Käfers aus der Geiseltal-Braunkohle (VOIGT 1957; hier Abb. 1) oder in der Kutikula eines karbonischen Skorpions, der zudem als Bakterien und Pilze identifizierte Einschlüsse zeigte (STÖRMER 1963; hier Abb. 2).

Recht unzweifelhaft sind aber all jene Fälle, in denen typische Merkmale oder Eigenheiten einer Paläopathie auf Grund des Vergleichs mit entsprechenden Erscheinungen in der rezenten Organismenwelt eine Identifizierung der Verursacher erlauben. Je charakteristischer die Spuren oder Merkmale sind, um so größer

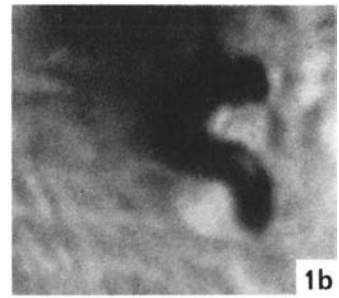
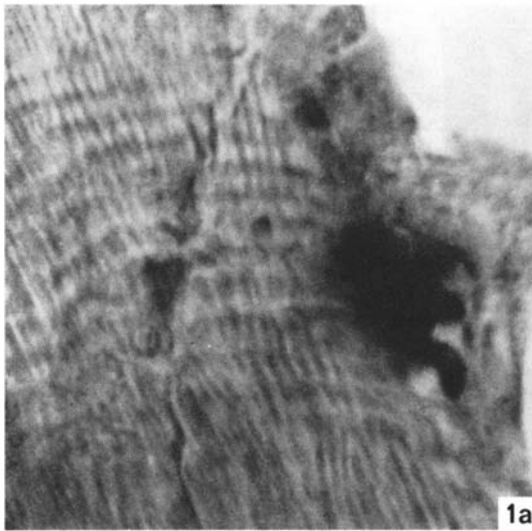


Abb. 1. Nematodenlarve in der Muskulatur eines Käfers. — Eozän; Geiseltal (Grube Cecilie), Thüringen. — Nach VOIGT 1957. — a) Lage der Larve im Gewebe; $\times 1000$. — b) Vergrößerung der Larve aus a).

ist die Wahrscheinlichkeit, mit der auf die Erzeuger der Paläopathie geschlossen werden kann, wenn wirkliche Entsprechungen aus der Neontologie bekannt sind. Solche Fälle, in denen eine Identifizierung als eindeutig oder nahezu sicher gelten kann, sind allerdings recht selten; meist muß man sich mit einer mehr oder weniger großen Wahrscheinlichkeit begnügen.

Die erstmals von v. GRAFF (1885), später von MOODIE (1917, 1923)¹⁾, WELCH (1976) und anderen mit durch myzostomide Parasiten verursachten Zysten an rezen-

¹⁾ Es dürfte von Interesse sein, daß die von TASNADI-KUBACSKA (1962) als Beispiel einer „außerordentlich fortgeschrittenen Phase“ parasitärer Anschwellung wiedergegebene Abbildung der Auftreibung eines Crinoiden-Stielstückes von MOODIE (1923) von diesem selbst als Beispiel anorganischer, konkretionärer Bildung angeführt wurde, welche infektiös bzw. parasitär bedingten Krankheitsbildern verblüffend ähnlich sehen könnten. TASNADI-KUBACSKA nun zitiert die Abbildung — hier Abb. 3 — als ein von MOODIE gegebenes Beispiel einer fortgeschrittenen Parasitose; KAISER (1970) übernimmt diese Angaben TASNADI's unverändert. — Nicht zutreffend ist ferner die Wiedergabe v. GRAFF's durch MOODIE (1923), wenn letzterer schreibt, „Graff found the parasite located at the point of greatest enlargement“; v. GRAFF hat an keiner Stelle behauptet, einen Parasiten oder dessen Überrest gefunden zu haben. Lediglich bezüglich einer Abbildung von ETHERIDGE (1880) äußert er, „... möglicherweise ist sogar in einer dieser von ETHERIDGE beschriebenen Deformationen (Taf. I Fig. 2 u. 3, pag. 26) der versteinerte Rest des Myzostoma erhalten...“. Entsprechendes gilt auch für eine Abbildungs-Erklärung von MOODIE zu der Abb. 12 v. GRAFF's: „... showing carbonized remains of a myzostomid which was the parasite...“. GRAFF hat indessen eine klare Ansprache dieser Abbildung unterlassen. — Weil das Werk MOODIE's nach wie vor als grundlegend für die Paläopathologie betrachtet wird und weil auch neuere Arbeiten wie die von FRANZEN (1974) diesen Fehler übernehmen, scheint es sinnvoll, auf solche Unstimmigkeiten hinzuweisen.

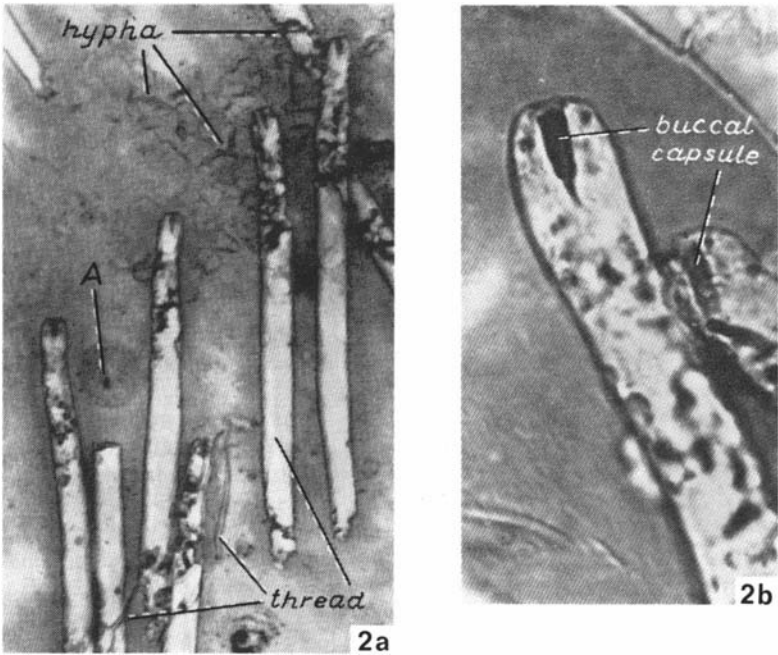


Abb. 2. *Scorpiophagus baculiformis* STØRMER 1963 (Nematoda) in der Kutikula des karbonischen Skorpions *Gigantoscopus willsi* STØRMER 1963. — Unter-Karbon, Tournai; Schottland. — Nach STØRMER 1963. Der Skorpion zeigt neben mutmaßlichen Bakterien und Pilzen auch diese Nematoden, die in ihm parasitierten. — a) Ausschnitt aus einem Schwarm fossiler Nematoden; $\times 240$. — b) Vorderende eines Exemplars von *Scorpiophagus baculiformis*; $\times 970$.

ten Crinoiden identifizierten Zysten fossiler Seelilien — jeweils im Bereich der Krone — lassen kaum Zweifel an ihrer parasitären Herkunft von Myzostomiden (siehe BRETT 1978)²⁾.

VOIGT (1959) vergleicht Zysten bei der kretazischen Oktokoralle *Moltkia minuta* NIELSEN 1918 mit denen rezenter Korallen. Nach eingehender Analyse und Vergleichung grenzt er den Kreis möglicher Erzeuger auf Ascothoraciden (Crusta-

²⁾ Die Identifizierung des Verursachers von Zysten am Stamm paläozoischer Crinoiden (WARN 1974; WELCH 1976) mit engen Verwandten des ausgestorbenen *Phosphannulus* (Hyolithelminthes) durch WELCH (1976) hingegen scheint mir zweifelhaft, zumal es sich bei den Hyolithelminthes um eine nur fossil vertretene, noch wenig bekannte Gruppe handelt, so daß nicht einmal ihre systematische Stellung geklärt ist. Es scheint mir fragwürdig, ob die Vergleichung bestimmter Strukturen dieser kürzlich aufgestellten Gattung (MÜLLER & NOGAMI & LENZ 1974) mit ähnlichen (aber nicht identischen) Strukturen an Crinoiden-Stengeln den Schluß erlaubt, es müsse sich im letzteren Fall um Spuren von Vertretern der Gattung *Phosphannulus* handeln; einer Gruppe unklarer Biologie und Systematik.

ceen) ein. GRÖNWALL (1900) und MORTENSEN (1928) berichten z.B. über den Befall von fossilen Echinoidea durch Gastropoden, der zu starken Deformationen der Stacheln führte (Abb. 4).

Die Beziehungen zwischen platyceriden Gastropoden und Crinoiden im Paläozoikum waren mit größter Wahrscheinlichkeit wenigstens teilweise antibiotisch (vgl. LANE 1984 sowie ROLLINS & BREZINSKI 1988); Gastropoden parasitieren auch heute noch an Crinoiden. FRANZEN (1974) diskutiert die Möglichkeit der Verursachung von Gruben bzw. Narben an paläozoischen Seelilien-Stengeln (nicht Kelchen oder Kronen) durch Foraminiferen mittels Sekretion bestimmter Substanzen, die zur Reaktion der Crinoiden geführt haben mögen.

Weniger klar zu beurteilen sind auch Fälle von Epökie, in denen eine zunächst deutlich probiotische Beziehung in eine parasitäre, den Gastgeber schädigende übergeht. Beispiele haben z.B. SEILACHER (1960) und MEISCHNER (1968) gegeben. Problematisch ist die Beurteilung von Bohrorganismen (vgl. PICKETT 1973).

Problematisch können ferner Fälle von Vergesellschaftungen sein, die nicht erkennen lassen, ob eine synöke, probiotische, parasitäre oder symbiotische Beziehung vorlag; hier können unter anderem statistische Erhebungen weiterhelfen. Solche Unklarheit besteht z.B. teilweise noch für die Vergesellschaftung paläozoischer Crinoiden mit platyceriden Gastropoden (MÜLLER 1976, GEYER 1977, ROLLINS & BREZINSKI 1988 und andere), etwa der Crinoide *Melocrinus* mit der Schnecke *Orthonychia* HALL 1843 (vgl. CLARKE 1921; hier Abb. 6). Es ist nicht unbezeichnend für den Stellenwert des Parasitismus, daß man in jüngster Zeit eine antibiotische Beziehung annimmt, bei der die Crinoiden die Wirte waren (LANE 1984; ROLLINS & BREZINSKI 1988), wo zuvor an koprophage (Gastropode) oder symbiotische Beziehungen gedacht wurde.

Es muß hier allerdings noch einmal darauf hingewiesen werden, daß auf Grund definitorischer Unklarheiten und Überschneidungen bei den Begriffen der Somatogenie ebenfalls Verwirrungen und Unsicherheit auftreten können; dies kann dazu führen, daß innerhalb ein und derselben Arbeit Widersprüchlichkeiten aufkommen (vgl. auch GEYER 1977).

Hinweise auf Parasitismus liefern mit ziemlich hoher Wahrscheinlichkeit auch charakteristische Paläopathien, deren Erzeuger nicht näher bezeichnet werden können. Hierzu kann man z.B. Perlenbildung bei Austern (ZILCH 1936; (TASNADIKUBACSKA 1962) oder Ammoniten (KEUPP 1986) zählen (Abb. 5).

Im Gegensatz zu den zuvor genannten Fällen von Parasitismus sind zahlreiche Paläopathien lediglich durch indirekte Argumente und Indizien als parasitär verursacht zu erschließen bzw. wahrscheinlich zu machen; diese können z.B. ökologischer, genetischer, anatomisch-physiologischer Natur sein. Zu ergründen, ob und inwieweit es sich bei solchen nicht durch Verletzungen hervorgerufenen Erkrankungen um Parasitosen handelt, ist eben eine Aufgabe der Paläoparasitologie.

Die Möglichkeit, durch biologisch begründetes und durchdachtes, logisch konsequentes und in sich schlüssiges Vorgehen nach dem Ausschluß-Verfahren bei Alternativvorstellungen, Einwänden und Bedenken zur Notwendigkeit der Annahme von Parasitismus (in der jeweiligen seiner vielfältigen Varianten) zu kommen, ist durchaus gegeben. Spätere Beobachtungen und Daten mögen dann zu einer Festigung bzw. Untermauerung oder aber zu einer Infragestellung, gegebenenfalls Falsifikation der ursprünglichen Arbeitshypothese führen. Die Paläoparasitologie

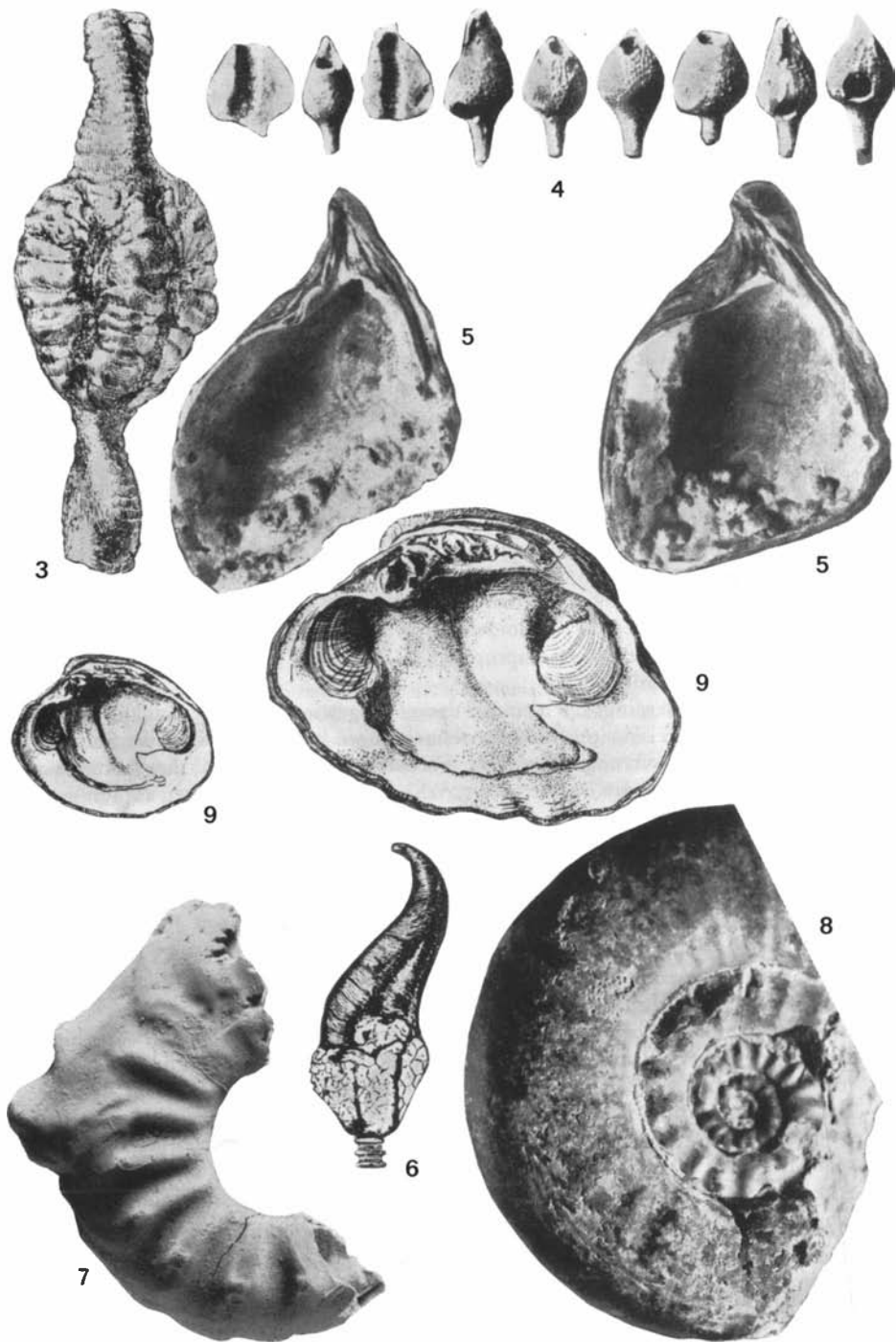


Abb. 3. Tumor-artige Schwellung eines Crinoidenstieles, wie sie durch Parasiten verursacht worden sein könnte. — Karbon; N-Amerika. — Nach MOODIE 1923. — Solche und ähnliche Krankheitsbilder bei Crinoiden sind nicht selten und lassen an ihrer parasitären Herkunft keinen Zweifel; das wiedergegebene Stück indes wurde von MOODIE (1923) als charakteristisches Beispiel einer anorganischen Konkretionsbildung im Crinoidenstiel abgebildet, das bei entsprechendem Aussehen nichts mit einer Erkrankung zu tun habe. TASNADI-KUBACSKA (1962) hingegen zitiert es als fortgeschrittenes Stadium einer Gewebe-Anschwellung.

Abb. 4. *Stereocidaris*-Stacheln, durch in ihnen parasitierende Gastropoden deformiert. — Kreide; Dänemark. — Etwa $\times 0.75$. — Nach GRÖNWALL 1900. — Entsprechende Auftreibungen der Stacheln wurden an rezenten nahe verwandten Cidaroiden gefunden.

Abb. 5. Perlenbildung bei der Auster *Congeria* PARTSCH 1886. — Pliozän, Pannon; Ungarn. — $\times 0.75$. — Nach TASNADI-KUBACSKA 1962.

Abb. 6. Vermutlicher Parasitismus der Schnecke *Orthonychia tortuosa* HALL auf dem Kelch der Crinoide *Melocrinus mimac* CLARKE. — Unter-Devon; New York State. — Nach CLARKE 1912.

Abb. 7. *Amaltheus* (*Amaltheus*) sp. cf. *margaritatus* MONTFORT 1808; Exemplar mit Auftreibung des Gehäuses (forma inflata KEUPP 1976). — Jura, Lias δ ; Tournadous. S-Frankreich. — Etwa $\times 3.4$; Senckenberg-Museum Frankfurt am Main SMF 34116. — Nach HENGBACH 1979a.

Abb. 8. *Psiloceras plicatulum* POMPECKJ 1893 mit Sutura-Asymmetrie; man erkennt Externlobus und Siphoverlauf auf der äußeren Flanke des letzten erhaltenen Umgangs. — Jura, Lias α ; SW-Deutschland. — Etwa $\times 2.25$, Geol.-Paläont. Inst. u. Mus. Tübingen, Ce 1266/110. — Nach HENGBACH 1979b.

Abb. 9. *Venus rileyi* CONRAD, normalwüchsiges und hypertrophes Exemplar; Miozän, N-Amerika. — Nach MOODIE 1923. — Die Ursache des Riesenwuchses mag in parasitärem Befall zu suchen sein, wofür auch die Unregelmäßigkeiten des Schalenrandes (= Mantelrandes) sprechen könnten.



Abb. 10. Vermutlicher Parasitismus der Schnecke *Platyceras hospes* DREVERMANN auf dem Crinoiden *Rhipidocrinus gonatodes* MÜLLER. — Unter-Devon, Ober-Emsium; Ems/Lahn. — $\times 1$; Senckenberg-Museum Frankfurt am Main, SMF XII 28. — Nach DREVERMANN 1907.

prüft, in enger Zusammenarbeit mit anderen Bereichen der Paläobiologie bzw. Paläontologie, zunächst aber allgemein jene Fälle, in denen der Verdacht auf Parasitismus besteht, unabhängig davon, ob sich dieser als berechtigt oder irrtümlich erweisen wird (man vergleiche z.B. die Diskussion um die *Scyphocrinus*-Wurzeln von EHRENBERG 1926 und HAUDE 1972).

Verfahren zur Begründung von Parasitismus.

Bei dem Versuch, das Verfahren der „Einkreisung“ und der Abwägung der Wahrscheinlichkeit von Parasitismus bei Fossilien in jenen Fällen, deren Beurteilung problematisch ist, darzustellen, wurde auf Beispiele aus einem der eigenen Arbeitsgebiete zurückgegriffen.

Unter den an Fossilien bekannten Paläopathien befindet sich ein nicht unbedeutender Anteil, der nicht durch Verletzungen, d.h. durch äußere Einwirkung erklärt werden kann. Es muß sich folglich um innere Erkrankungen bzw. Störungen handeln.

Von diesen offensichtlich auf endogenen Ursachen beruhenden Erkrankungen läßt sich eine beachtliche Anzahl ausgrenzen, die mit mehr oder weniger hoher Wahrscheinlichkeit — und in der Paläontologie ist dies oft schon viel — auf Parasitismus deuten. Tumor-artige Wucherungen und Zysten z.B. sind oft nicht anders zu erklären als mit parasitärem Befall. So kann bei virösen oder bakteriellen Infektionen mit tumor-artigen Gewebewucherungen gerechnet werden, die entweder eingedämmt und zum Abklingen gebracht werden konnten oder aber überhandnahmen und dann für den Organismus letztlich höchstwahrscheinlich letal waren.

Als Beispiele für solche Wucherungen können z.B. die von KEUPP (1976, 1977) und HENGSBACH (1979a) beschriebenen Gehäuseaufblähungen bei Ammoniten (forma inflata KEUPP 1976) genannt werden, welche die Folge einer entsprechenden Erkrankung der schalenbildenden Epithelien sind (Abb. 7).

Derartige Wucherungen bzw. Zysten können zwar auch von anderen Parasiten erzeugt werden; jedoch besteht dann meist die Möglichkeit, entsprechende Spuren zu finden, etwa Anbohrungen, Eintrittspforten oder ähnliches (siehe v. GRAFF 1885, BACHMAYER 1948 und andere).

Ist dagegen eine an mehreren oder vielen Individuen einer Gruppe von Organismen (z.B. Art, Gattung) wiederzufindende charakteristische, in ihrer Ausprägung jeweils konstante Paläopathie zu beobachten, so kann an parasitäre „Würmer“ gedacht werden; die Habitusbezeichnung „Würmer“ umfaßt dabei traditionell alle wurm-förmigen Organismen. Das Auffinden von Eintrittspforten oder ähnlichem ist hier nicht ausschlaggebend, weil Endoparasiten über den Verdauungs- bzw. Urogenitalapparat in den Organismus einwandern und ihn auch wieder verlassen konnten.

„Wurm-artige“ Parasiten finden sich besonders unter den Plathelminthen (vor allem Trematoden und Cestoden), Nematelminthen (vor allem Nematoden und Acanthocephalen) und Anneliden (Myzostomiden); aber auch Vertreter anderer Gruppen können Parasiten sein (z.B. solche der Turbellarien oder der Gastropoden unter den Mollusken). Während bei Virus-, Pilz- oder Bakterienbefall die erwähnte Konstanz in der Ausprägung nicht, weder am gleichen Exemplar noch innerhalb

des Taxons, plausibel erscheint (es wären Zunahme, Schwankungen oder aber Abklingen der Erkrankung in unterschiedlicher Weise innerhalb der Population zu erwarten), kann ein spezialisierter Parasit bei den befallenen Individuen immer an der gleichen Stelle höchst konstante, gleichbleibende Veränderungen hervorrufen, die allerdings unter den Individuen variieren werden.

Dies dürfte für verschiedene Ammoniten-Taxa mit Sutur-Asymmetrie zutreffen (Abb. 8). Es ist gut denkbar, daß ein derartiger Parasit stets an gleicher Stelle im hinteren Mantelsack der betreffenden Ammoniten lebte und den Siphon bzw. dessen Ursprung im Weichkörper aus seiner primär medianen Lage zur Seite drückte, wobei es unterschiedlich gewesen sein mochte, ob er mehr links oder mehr rechts von dieser Siphon-Wurzel saß, d.h. nach welcher Seite und wie stark der Siphon verschoben wurde. Durch gleichmäßiges Mitwachsen des Parasiten wäre eine Konstanz der Abweichung bedingt worden. Da der Befall früh in der Ontogenese der Ammoniten stattgefunden haben muß, wäre nach dem „Hereinwachsen“ in den pathologischen Zustand (zunehmende Sutur-Differenzierung) auch nach einem Abklingen der Erkrankung die Asymmetrie offenbar — wenigstens ab einer bestimmten Stärke — nicht mehr rückgängig zu machen gewesen (HENGSBACH 1979b, 1986a).

Bei relativer Unregelmäßigkeit solcher sich über längere Strecken bzw. Dauer erstreckenden Paläopathien kann an Schwankungen der Herdgröße gedacht werden, wie sie bei der Auseinandersetzung zwischen Befalls-Population und Wirt entstehen. Ein entsprechendes Beispiel wäre das von HÖLDER (1970) wiedergegebene *Leioceras comptum* (REINECKE 1818); hier ist von einer endogenen Störung auszugehen. Die Analyse läßt auf eine parasitäre Ursache schließen, die Dauer des Überlebens des Ammoniten und die relativ konstante, aber unregelmäßige Ausprägung auf eine derartige Schwankung der Herdgröße wie eben erwähnt.

Von großer Bedeutung ist es generell, durch Prüfung der an rezenten Verwandten parasitierenden Taxa je nach Erscheinungsbild und Häufigkeit die Wahrscheinlichkeit einer bestimmten Gruppe als Erzeuger der Paläopathie zu erhöhen. Ist etwa auf Grund des Erscheinungsbildes wie im vorgenannten Fall an „Würmer“ als Verursacher einer Paläopathie zu denken und ist nun von mutmaßlich oder erwiesenermaßen nahe verwandten rezenten Taxa Parasitismus durch z.B. Nematoden bekannt, widerspricht ferner das Bild der Paläopathie nicht der biologischen Möglichkeit, ähnliche Erreger auch für die Erkrankung der fossilen Vertreter anzunehmen, so kann eine Annahme entsprechender oder ähnlicher Parasiten dadurch begründet erscheinen. So sind in Cephalopoden beispielsweise Trematoden, Cestoden und Nematoden nachgewiesen worden; Angehörige dieser Klassen könnten auch einen Teil der Sutur-Asymmetrie bei Ammoniten verursacht haben. Trematoden rufen bei Gastropoden z.B. konstante Gehäusedeformationen hervor. Es sind hier Übergänge zum parasitären Parallelismus möglich, auf den weiter unten zurückzukommen ist.

Bei Paläopathien, die nicht nur vereinzelt auftreten, ist es von wesentlicher Bedeutung, Informationen über die prozentuale Häufigkeit innerhalb des Taxons oder auch der Biozönose, über Variabilität und Intensitäts-Zu- oder Abnahme im Verlauf der Evolution zu erhalten. Ist z.B. eine Erkrankung bzw. paläopathe Abweichung innerhalb eines Taxons zu 100% vertreten und ist ferner die Variabilität von Individuum zu Individuum sehr gering — etwa stets die gleiche Seite und den gleichen Grad der Ausbildung betreffend —, so scheint es fraglich, ob an einer

Annahme von Parasitismus festgehalten werden kann; das Auftreten bei 100% eines Taxons ließe allein allerdings auch andere Deutungen zu wie z.B. obligatorische Symbiose. Ist die in Rede stehende Abweichung zudem bestimmten ontogenetischen (z.B. allometrischen) Veränderungen auffällig korreliert, scheint Parasitismus um so unwahrscheinlicher; es sei denn, es kann plausibel gemacht werden, daß diese Korrelation ihrerseits auf Parasitismus hinweist. Dann allerdings ist ein gemeinsames Auftreten der drei genannten Parameter — prozentualer Anteil im Taxon, fehlende Variabilität in der Ausprägung, ontogenetische Korrelation — nicht zu erwarten.

Ist hingegen die Häufigkeit einer Paläopathie beispielsweise etwa 70% — also deutlich unter 100% —, so kann an Parasitismus ohnehin gedacht werden; ist diese Erscheinung außerdem im obigen Sinne konstant, so ist die Wahrscheinlichkeit, es handele sich um Spezialisten unter den Parasiten, um so größer. Solche Spezialisten können einen hohen Anteil der Population befallen; allerdings kann er in weiten Grenzen schwanken. Bei Symbionten wären hingegen, ähnlich wie bei genetischer Fixierung, alle oder fast alle Individuen betroffen. Im Fall genetischer Fixierung wäre eine Festlegung der Position der Abweichung — etwa welche Seite — zu erwarten, bei Symbiose und Parasitose ist eine diesbezügliche Variabilität anzunehmen (z.B. Wahl der Seite), sofern Symbiose am Wirtsorganismus überhaupt erkennbar ist; Wucherungen oder Geschwüre werden durch Symbionten nicht verursacht. — Die vorstehenden Darlegungen gelten z.B. für die Sutura-Asymmetrie der Ammoniten, bei der die Variabilität und Position der Abweichung entsprechende Aufschlüsse gestattet (siehe HENGSBACH 1979b, 1986a).

Wie erwähnt, können auch ontogenetische Untersuchungen — sofern sie an Fossilien durchführbar sind — die Wahrscheinlichkeit von Parasitismus bestärken; Vergleiche mit den larvalen und frühontogenetischen Stadien verwandter rezenter Organismen können eine Interpretation der Befunde am fossilen Material wesentlich beeinflussen.

Ist z.B. von einer Gruppe von fossilen Organismen mit häufigen oder häufigeren Paläopathien, als deren Ursache man Parasitismus annimmt, bekannt oder wahrscheinlich, daß deren Individuen in einem frühontogenetischen Stadium anfällig für parasitären Befall gewesen sein könnten oder mutmaßlich waren — palökologische und biologische Indizien mögen dies begründen —, so kann die bereits bestehende Wahrscheinlichkeit von Parasitismus durch eine relative Korrelation des Einsetzens der Paläopathie mit einem entsprechenden (mutmaßlichen) Entwicklungsstadium erhöht werden. Andererseits würde eine solche Plausibilität die Wahrscheinlichkeit einer angenommenen Ontogenie bzw. des betreffenden Stadiums erhöhen.

Vergleichende Untersuchungen haben ergeben, daß sowohl *Nautilus* als auch mesozoische Ammoniten offensichtlich mit einem Embryonalgewinde von mehreren Kammern (Septen) schlüpfen (KULICKI 1974, 1979, TANABE & al. 1980, BANDEL 1982 und andere). Die Tatsache nun, daß die Sutura-Asymmetrie der Ammoniten, für die Parasitismus angenommen wird, offenbar nicht ab ovo vorhanden ist, sondern frühestens erst nach mehreren Septen einsetzt, deckt sich mit diesen neueren Erkenntnissen und Annahmen von der Frühontogenese der Ammoniten, nach denen diese eben in derselben Phase geschlüpft sein dürften. Eine hohe Befallsrate der frisch oder kürzlich geschlüpften Jung-Ammoniten gibt eine einleuchtende und

widerspruchsfreie Erklärung dieser Korrelation. Ebenso würde eine besonders in der Zeit des ersten Befalls stärkere Ausprägung der Sutura-Asymmetrie bei manchen Ammoniten verständlich, wenn man eine anfängliche Abwehr-Schwäche annimmt, die erst im Verlauf der folgenden Ontogenese zu einer stärkeren Eindämmung, z. T. bis zur Überwindung der Erkrankung führte (HENGSBACH 1986a, 1986b).

Ähnliches gilt naturgemäß auch für Veränderungen im Reifestadium und senilen Stadium (sofern sich diese bei Fossilien feststellen lassen). Eine auffällige Zunahme oder gar Häufung einer Paläopathie im Altersstadium kann auf erhöhte Befallsgefährdung der Individuen infolge herabgesetzter Abwehrmöglichkeiten hindeuten.

Daß die Annahme von Parasitismus bei einem fossilen Lebewesen generell auf die biologische Möglichkeit seiner Entstehung bzw. seines Gedeihens im oder am Wirtsorganismus und in dessen Ontogenese zu prüfen ist, dürfte sich von selbst verstehen und keiner weiteren Erwähnung bedürfen. Ergeben sich etwa wesentliche Unstimmigkeiten zwischen der Ontogenese des vermeintlichen Wirtsorganismus und der individuellen Entwicklung des vermuteten Parasiten, d.h. dem rekonstruierten Krankheitsverlauf, so ist die Annahme von Parasitismus erneut kritisch zu überprüfen. Grundsatz ist stets, daß die individuellen und ontogenetischen Veränderungen biologisch plausibel, widerspruchsfrei und nachvollziehbar sein müssen.

Dabei sind auch Größenrelationen zwischen Paläopathie und geschädigtem Organismus zu berücksichtigen. So lassen bei der Sutura-Asymmetrie der Ammoniten — abgesehen von der Art und Weise der Verzerrung — ihre Abweichungsbeträge nach links oder rechts oft die Vorstellung eines parasitären Ursprungs zu (HENGSBACH 1979b); Parasiten hätten eine entsprechende Veränderung der Konstruktion Septum bzw. Phragmocon auch unter dem Aspekt der Herdgröße ohne weiteres bewirken können, ohne eine große Schädigung — die sich dann statistisch niederschlagen müßte — zu bedeuten.

Auch ein Auftreten ähnlicher oder sich entsprechender Paläopathien bei nahe verwandten fossilen Taxa kann gegebenenfalls als Indiz für die Plausibilität der Annahme von Parasitismus betrachtet werden. Unter bestimmten Voraussetzungen wäre es durchaus nicht unwahrscheinlich, in näher miteinander verwandten Gruppen gleichartige oder in charakteristischer Weise ähnliche Parasitosen zu finden. Stehen z.B. für die Vorfahrenschaft einer Gruppe mit bestimmten, durch Parasitismus erklärten regelmäßigen Paläopathien mehrere Alternativvorstellungen scheinbar gleichen Wahrscheinlichkeitsgrades zur Diskussion, so mag eine gleichartige Paläopathie in einer der zu prüfenden mutmaßlichen Ahnengruppen auf eine engere phylogenetische Beziehung hinweisen, wenn die anderen in Rede stehenden Gruppen derartige Veränderungen vermissen lassen.

Mit parasitärem Parallelismus, wie er in der Neontologie diskutiert wird, hat dies jedoch nur wenig zu tun; so sind z.B. Rückschlüsse aus der Organisationshöhe der Parasiten auf das relative stammesgeschichtliche Alter der Wirte bei Fossilien indiskutabel. Lediglich in einem erweiterten Sinn wäre von Parallelismus zu sprechen; dies gilt vor allem für Gruppen von Organismen, die auf eine gemeinsame phylogenetische Wurzel zurückgeführt werden.

Die Ammoniten-Gattungen *Psiloceras* und *Arnioceras* z.B. sind nach heutigem Wissen zweifellos nahe miteinander verwandt. Es ist sicher kein Zufall, daß sich in beiden Gattungen eine in ihrer Struktur sich entsprechende Sutura-Asymmetrie findet, wenngleich in unterschiedlicher statistischer Häufigkeit. Dieses gemeinsame

Auftreten sich entsprechender Paläopathien ist mit großer Wahrscheinlichkeit auf die nahe phylogenetische Verwandtschaft beider Taxa zurückzuführen (HENGSBACH 1986b).

Mögliche Folgerungen aus der Annahme von Parasitismus.

Nachdem im vorangegangenen Abschnitt die Verfahrensweisen zur Erschließung bzw. Begründung mutmaßlichen Parasitismus besprochen wurden, sollen im folgenden jene Aspekte erörtert werden, die auf dem Nachweis bzw. der begründeten Annahme von Parasitismus aufbauen. Zwar sind durch diese Verfahrensweisen zur Klärung der Parasitismus-Frage bereits im Wege der wechselseitigen Erhellung Aussagen oder doch wenigstens Vermutungen über den Wirt und seine Beziehungen zur Umwelt möglich gewesen, wie dies im Vorstehenden ja ebenfalls erläutert wurde; ist man dann nach der Begutachtung aller verfügbaren Indizien und Daten zu dem Schluß gekommen, eine vorliegende Paläopathie sei parasitär verursacht, so sind auf dieser Basis jedoch weitere Schlüsse möglich, die näher zu beleuchten im folgenden versucht werden soll.

Wo, wie im zuletzt besprochenen Fall der phylogenetischen Ableitung einer Gruppe von Organismen, sonst keine Entscheidungskriterien für die Verknüpfung mit einer in Rede stehenden Vorfahrengruppe vorhanden sind, mögen derartige Indizien, wie die im zuletzt betrachteten Fall als Parasitosen gedeuteten Paläopathien, durchaus von Bedeutung oder gar von Ausschlag für eine Entscheidung zwischen vermeintlich gleichwertigen Alternativvorstellungen sein.

So ist die These, die Psiloceraten seien phylogenetisch von den Gymniten abzuleiten (TOZER 1971, WIEDMANN 1973 und andere), um so wahrscheinlicher, als die Gymniten als eines der in Betracht kommenden Taxa ebenso wie die Psiloceraten Sutura-Asymmetrie zeigen, wenn diese auch nicht unmittelbar mit jener vergleichbar ist (HENGSBACH 1982). Voraussetzung für eine parasitäre Interpretation von Paläopathien ist selbstverständlich, wie erwähnt, daß alle Indizien und Kenntnisse bei den betreffenden paläopathen Gruppen auf Parasitismus schließen lassen.

Eine wesentliche Konsequenz aus der Folgerung auf Parasitismus kann in palökologischen Interpretationen bestehen. War es z. B. möglich, eine charakteristische Paläopathie nach gründlicher Analyse auf eine bestimmte Verursacher-Gruppe einzukreisen und sind von den rezenten Vertretern dieser Gruppe Lebensbereich und -ansprüche bekannt, so kann unter Wahrung gebührender Vorsicht diese Kenntnis bzw. die systematische Stellung des mutmaßlichen Parasiten Hinweise auf die Lebens- und Umweltbedingungen geben, die zur Zeit der Existenz der befallenen Fossilien bestanden haben dürften.

Solche Rückschlüsse sind von Bedeutung für die Fazies-Analyse, also für die Beurteilung von Sedimenten; diese wiederum ist von großem Interesse für die Angewandte Geologie mit ihren zahlreichen praktischen Aufgaben. Hier ist eine sinnvolle und hilfreiche Ergänzung der zahlreichen palökologischen Bemühungen denkbar, wie diese vor allem in den letzten Jahrzehnten betrieben wurden (zusammenfassend dargestellt unter anderem in LADD 1957, AGER 1963, IMBRIE & NEWELL 1964, HECKER 1965, LAPORTE 1968, SCHOPF 1972, GEYER 1977 und GALL 1983).

Treten bestimmte Paläopathien bei demselben Taxon an Populationen von verschiedenen Fundpunkten (Regionen) in signifikant unterschiedlicher Häufigkeit oder nur an manchen von ihnen auf, so kann eine lokal-ökologische Biotop-Abhängigkeit der verschiedenen Populationen vermutet werden. Andererseits würden solche Unterschiede für die tatsächliche Existenz verschiedener Populationen sprechen. Hier wären entsprechend große Serien zu untersuchen.

Tritt etwa bei einer einheitlichen, charakteristischen Ammoniten-Art an Exemplaren von Fundpunkt A eine Paläopathie zu einem hohen Prozentsatz auf, bei den Exemplaren des Fundpunktes B in einem zwanzig Kilometer entfernten Aufschluß aber gar nicht, so können lokale ökologische Unterschiede zwischen den Fundorten angenommen werden; und zwar auch, wenn faziell keinerlei Unterschiede erkennbar sind. Hier mögen dann Faktoren bestanden haben, die in den petrographischen und faziellen Verhältnissen nicht erfaßt sind. Einen ähnlichen Fall wie den konstruierten diskutiert KEUPP (1979) bezüglich der Rippenscheitelung bei bestimmten Dactylioceraten.

Je nach dem spezifischen Erscheinungsbild des Befalls und seiner Häufigkeit kann auch auf die Reaktion der Biozönose, welcher der Wirt angehört, geschlossen werden; beispielsweise wenn eine Eindämmung durch diesen gelang bzw. nicht gelang. Eine Paläopathie, die weder erkennbare Veränderungen innerhalb des Taxons (bzw. der Population) noch innerhalb der Biozönose bewirkte, kann nicht sehr gravierend gewesen sein, weder für diese noch für jene. Je nach Ausprägung und Häufigkeit kann also auf stabile oder aber labile ökologische Verhältnisse geschlossen werden, je nachdem entweder auch noch beachtliche Paläopathien ohne erkennbaren Einfluß auf das ökologische Gleichgewicht waren oder aber bereits geringere Anomalien zu dessen Veränderung geführt zu haben scheinen.

Es kann weiterhin davon ausgegangen werden, daß Parasitismus dort ohne Nachteile für den Organismus (und somit seine Beziehungen) zunächst toleriert wurde, wo auch die genetischen Bedingungen dies zuließen, d.h. wo die Regelungsmechanismen, die Reaktionsnorm bzw. das „genetische Programm“ zunächst das Auftreten der Parasiten bzw. ihre Folgen tolerierten, ohne sofort letal zu sein. Solche Reaktionen des Wirtes dürfen aber nicht mit dem Phänomen der Resistenz verwechselt werden; letztere kann sich erst dann einstellen, wenn die genetischen Bedingungen eine nichtletale physiologische Veränderung primär zuließen, ist also erblich und damit phylogenetisch erworben. Eine entsprechende Differenzierung bei Fossilien ist schwer zu treffen; in machen Fällen können aber Hinweise hierauf gefunden werden.

Die genetische Regelung für die Konstruktion Ammoniten-Gehäuse war ganz offensichtlich in zahlreichen Fällen schwächer, als lange Zeit angenommen wurde; sie erlaubte Veränderungen wie z.B. Sutura-Asymmetrie (ganz gleich aus welchen Gründen) ohne sichtliche Störungen der Lebensweise oder Vitalität der betreffenden Ammoniten. Da offensichtlich auch ökologisch keine „Gegenmaßnahmen“ gegen das Auftreten des Parasiten erforderlich wurden, konnte sich diese Paläopathie z.T. allmählich in den Populationen durchsetzen und einen wachsenden Anteil in diesen (und somit den betreffenden Taxa in Aufsammlungen) erreichen. Dies trifft z.B. für die mittelmittelwürttembergischen Psiloceraten zu (vgl. HENGBACH 1986a). Bifericeraten und manche Arniooceraten zeigen dagegen beispielsweise eine Sutura-Asymmetrie, deren Verlauf auf Abwehrreaktionen schließen läßt.

Wozu die Vernachlässigung der Beschäftigung mit möglichem oder mutmaßlichem Parasitismus bei Fossilien führen kann, zeigt ein Beispiel von MOODIE (1923). Dieser berichtet von einzelnen Exemplaren einer *Venus* (Lamellibranchia), die durch Riesenwuchs gekennzeichnet sind (Abb. 9). Obwohl MOODIE Arzt war und sich mit dem Parasitismus der geologischen Vergangenheit wiederholt auseinandersetzte, zog er offensichtlich nicht die an sich naheliegende Erklärung des Riesenwuchses durch Parasitenbefall in Betracht, sondern dachte an eine Veränderung des Salzgehaltes als auslösenden Faktor³⁾.

Die Beschäftigung mit der Möglichkeit von Parasitismus kann dazu führen, bisherige Deutungsmöglichkeiten zugunsten einer plausibleren Parasitismus-Annahme zu verwerfen. Erst wo bekannt ist, welche Auswirkungen und Folgen Parasitismus haben kann und konnte, können wenig überzeugende Vermutungen gegebenenfalls durch wahrscheinlichere und einleuchtendere Erklärungsmodelle — etwa parasitäre Verursachungen — ersetzt werden. Diese können aber erst dann erstellt werden, wenn Parasitismus gebührend in Betracht gezogen wird; und dies scheint eben nicht immer hinreichend geschehen zu sein.

So wäre z.B. zu prüfen, ob und inwieweit Riesenwuchs bei Ammoniten auch auf parasitären Befall zurückzuführen ist; hier müssen statistische Untersuchungen weiterhelfen. BOETTGER (1953a, 1953b) konnte z.B. zeigen, daß der Riesenwuchs bei der Landschnecke *Zebrina detrita* auf parasitärer Kastration beruhen kann, deren Folge dann die Verzögerung des Wachstums-Endes ist. Es ist zu erwarten, daß unter bestimmten Bedingungen Riesenwuchs auch bei Fossilien parasitär zu erklären ist, sofern diese Möglichkeit hinreichend beachtet wird.

Von Fall zu Fall mag die Paläoparasitologie auch von taxonomischer Bedeutung werden. Dies gilt dann, wenn bisher taxonomisch bewertete „Merkmale“ sich als Paläopathien parasitären Ursprungs herausstellen (das gleiche gilt natürlich für alle Paläopathien); das ist auch bei einem offenbar 100%igen Auftreten in einer Population der Fall, solange nicht Detailkenntnisse über diese vermeintliche Paläopathie bekannt sind.

Auch die bei 100 Prozent der Individuen zu findende Sutur-Asymmetrie bei einer *Glochiceras*-Art kann beispielsweise m.E. nicht taxonomisch gewertet werden; solange es zufällig ist, ob eine Verzerrung nach rechts oder nach links stattfindet und solange nicht geklärt ist, ob dieses Verhalten in anderen Regionen der Erde abweicht, in denen die eindeutig selbe Art (bei klarer Diagnose) vorkommt, muß von einer taxonomischen Wertung sicherlich abgesehen werden.

Daß dieses Problem der Bewertung taxonomisch ungeeigneter Eigenheiten von Gruppen auch in der neuesten paläontologischen Literatur noch aktuell ist — wohl

³⁾ TASNADI-KUBACSKA (1962) weist zu Recht darauf hin, in allen solchen Fällen sei „ . . . stets das Gesamtbild der Fauna zu prüfen“. Er kritisiert weiterhin die Erklärung MOODIE's als Beispiel für die Unrichtigkeit einer „ . . . derart vereinfachten unmethodischen Erledigung der Ursache . . .“ und verweist ebenfalls auf die hier naheliegende Erklärung durch parasitären Befall. Indessen muß erwähnt werden, daß MOODIE selbst die von ihm gegebene Deutung mit dem Hinweis auf die Seltenheit dieser großwüchsigen Form relativiert. Der Eindruck, den TASNADI-KUBACSKA vermittelt, hier liege ein einzelnes Exemplar vor, ist irreführend; MOODIE spricht von „ . . . pathologic individuals or a pathologic race . . .“. Insofern ist auch die Kritik an MOODIE's Ausführungen nicht ganz zutreffend.

begründet durch die ausgeprägt typologische Denkweise gerade in der Paläontologie —, erhellt aus der Tatsache, daß immer wieder darauf hingewiesen wird, bestimmte Charakteristika von Individuen oder Gruppen von ihnen seien als Art- oder Gattungsmerkmale taxonomisch ungeeignet (z.B. FÜRSICH & PALMER 1984). Daß dies notwendig ist, hängt mit der hohen Bedeutung zusammen, die man in der Paläontologie allgemein einer strengen genetischen Kontrolle der Baupläne zuspricht. Es ist noch nicht paläontologisches Allgemeingut, daß solche Regelungsmechanismen oft nicht so streng genetisch programmiert sind und waren, wie lange Zeit angenommen wurde. So können gleiche oder sehr ähnliche Erscheinungsbilder in stammesgeschichtlich und systematisch nicht weiter miteinander verwandten Gruppen auftreten, obwohl sehr unterschiedliche Ursachen zu diesem zunächst morphologisch gleichen Bild führten. Hier ist aber zunächst Vorsicht geboten, solange keine detaillierte Analyse der betreffenden Erscheinung vorliegt.

Schriftenverzeichnis.

- AGER, D. V. (1963): Principles of Paleoecology. — XI + 371 S., 148 Abb., 6 Taf.; New York/N. Y. (McGraw-Hill).
- BACHMAYER, F. (1948): Pathogene Wucherungen bei jurassischen Dekapoden. — Sitz-Ber. österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. I, 157: 263–266, 4 Abb.; Wien.
- BANDEL, K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. — Facies, 7: 1–198, 109 Abb., 6 Tab., 22 Taf.; Erlangen.
- BOETTGER, C. R. (1953a): Größenwachstum und Geschlechtsreife bei Schnecken und pathologischer Riesenwuchs als Folge einer gestörten Wechselwirkung beider Faktoren. — Zool. Anz., 17, Suppl.-Bd. [Verh. dt. zool. Ges., 46]: 468–487, 8 Abb.; Leipzig.
- — — (1953b): Riesenwuchs der Landschnecke *Zebrina (Zebrina) detrita* (MÜLLER) als Folge parasitärer Kastration. — Arch. Molluskenkde., 82: 151–152, 2 Abb.; Frankfurt am Main.
- BRETT, C. E. (1978): Host-specific pit-forming epizoans on Silurian crinoids. — Lethaia, 11: 217–232, 10 Abb., 2 Tab.; Oslo.
- CLARKE, G. L. (1954): Elements of ecology. — 534 S.; New York/N. Y. (J. Wiley).
- CLARKE, J. M. (1921): Organic dependence and disease. — Bull. New York State Mus., 221–222: 1–113, 105 Abb.; Albany/N. Y.
- EHRENBERG, K. (1926): Zur Frage der biologischen Deutung der (Camarocrinus-)Wurzeln (Lobolithen) von *Scyphocrinus*. — Paläont. Z., 8: 199–220, 3 Abb.; Berlin.
- EICHLER, W. (1940): Korrelation in der Stammesentwicklung von Wirten und Parasiten. — Z. Parasit.-Kde., 12: 94; Leipzig.
- ETHERIDGE, R. (1880): Observations on the swollen condition of Carboniferous crinoid stems. — Proc. natur. Hist. Soc., Glasgow, 9: 19–36, 2 Taf.; Glasgow.
- FRANZEN, C. (1974): Epizoans on Silurian-Devonian crinoids. — Lethaia, 7: 278–301, 15 Abb.; Oslo.
- FÜRSICH, F. T., & PALMER, T. (1984): Commissural asymmetry in brachiopods. — Lethaia, 17: 251–265, 12 Abb., 2 Tab.; Oslo.

- GALL, J.-C. (1983): Sedimentationsräume und Lebensbereiche der Erdgeschichte. — IX + 242 S., 130 Abb.; Berlin, Heidelberg (Springer).
- GEYER, O. F. (1977): Grundzüge der Stratigraphie und Fazieskunde. — 2: IX + 341 S., 190 Abb., 18 Tab.; Stuttgart (Schweizerbart).
- GRAFF, L. v. (1885): Über einige Deformitäten an fossilen Crinoiden. — *Palaeontographica*, 31: 183–192, 1 Abb., 1 Taf.; Cassel.
- GRÖNWALL, K. A. (1900): Borrade Ekinidtagger fran Danmarks Krita. — *Medd. dansk. geol. Foren.*, 6: 33–36, 1 Abb.; Kopenhagen.
- HAUDE, R. (1972): Bau und Funktion der *Scyphocrinites*-Lobolithen. — *Lethaia*, 5: 95–125, 21 Abb.; Oslo.
- HECKER, R. F. (1965): Introduction to paleoecology. — X + 166 S., 31 Abb., 17 Taf.; New York (Elsevier).
- HENGSBACH, R. (1979a): Weitere Anomalien an Amaltheen-Gehäusen (Ammonoidea; Lias). — *Senckenbergiana lethaea*, 60: 243–251, 2 Taf.; Frankfurt am Main.
- — — (1979b): Zur Kenntnis der Asymmetrie der Ammoniten-Lobelinie. — *Zool. Beitr.*, N.F., 25: 107–162, 28 Abb., 3 Tab., 2 Taf.; Berlin.
- — — (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.
- — — (1986a): Zur Kenntnis der Sutura-Asymmetrie bei Ammoniten. — *Senckenbergiana lethaea*, 67: 119–149, 24 Abb., 2 Tab.; Frankfurt am Main.
- — — (1986b): Ontogenetisches Auftreten und Entwicklung der Sutura-Asymmetrie bei einigen Psilocerataceae (Ammonoidea; Jura). — *Senckenbergiana lethaea*, 67: 323–330, 6 Abb.; Frankfurt am Main.
- HÖLDER, H. (1970): Anomalien an Molluskenschalen, insbesondere Ammoniten, und deren Ursachen. — *Paläont. Z.*, 44: 182–195, 12 Abb.; Stuttgart.
- IMBRIE, J., & NEWELL, N. (1964): Approaches to paleoecology. — VIII + 432 S., 113 Abb., 10 Taf.; New York, London, Sydney (Wiley & Sons).
- KAISER, H. E. (1970): Das Abnorme in der Evolution. — *Acta biotheoretica*, 17: Suppl. [Bibl. biotheor., 11]: XIV + 623 S., 328 Abb., 2 Taf.; Leiden.
- KEUPP, H. (1976): Neue Beispiele für den Regenerationsmechanismus bei verletzten und kranken Ammoniten. — *Paläont. Z.*, 50: 70–77, 5 Abb.; Stuttgart.
- — — (1977): Paläopathologische Normen bei Amaltheiden (Ammonoidea) des Fränkischen Lias. — *Jb. Coburger Landesstiftung*, 1977: 263–280, 4 Taf.; Coburg.
- — — (1979): Nabelkanten-Präferenz der forma verticata HÖLDER 1956 bei Dactylioceraten (Ammonoidea, Toarcien). — *Paläont. Z.*, 53: 214–219, 1 Abb.; Stuttgart.
- — — (1986): Perlen (Schalenkonkretionen) bei Dactylioceraten aus dem fränkischen Lias. — *Natur u. Mensch*, 1986: 97–102, 5 Abb.; Nürnberg.
- KULICKI, C. (1974): Remarks on the embryogeny and postembryonal development of ammonites. — *Acta palaeont. polon.*, 19: 201–224, 8 Abb., 6 Taf.; Warszawa.
- — — (1979): The ammonite shell: its structure, development and biological significance. — *Palaeont. polon.*, 39: 97–142, 10 Abb., 25 Taf.; Warszawa.
- LADD, H. S. (1957): Treatise on marine ecology and paleoecology. II. Paleocology. — *Mem. geol. Soc. Amer.*, 67: X + 1077 S., 99 Abb., 17 Taf., 15 Beil.; New York/N. Y.
- LANE, N. G. (1984): Predation and survival among inadunate crinoids. — *Paleobiology*, 10: 453–458; Lawrence/Kans.

- LAPORTE, L. F. (1968): Ancient environments. — X + 116 S., 63 Abb.; Englewood Cliffs/N. J. (Prentice-Hall).
- LEHMANN, U. (1977): Paläontologisches Wörterbuch. — 439 S., 112 Abb., 3 Taf.; Stuttgart (Enke).
- MEISCHNER, D. (1968): Perniciöse Epökie von *Placunopsis* auf *Ceratites*. — *Lethaia*, 1: 156–174, 10 Abb.; Oslo.
- MOODIE, R. L. (1917): On the parasitism of Carboniferous crinoids. — *J. Parasitol.*, 3: 174–176; Urbana/Ill.
- — — (1923): Paleopathology. — 567 S., 49 Abb., 117 Taf.; Urbana/Ill. (Univ. Illinois Press).
- MORTENSEN, TH. (1928): A monograph of the Echinoidea. 1: Cidaroidea. — 551 S., 173 Abb., 88 Taf.; Kopenhagen (Reitzel).
- MÜLLER, A. H. (1976): Lehrbuch der Paläozoologie. I: Allgemeine Grundlagen. — 423 S., 231 Abb., 16 Tab.; Jena (Fischer).
- MÜLLER, K. J., & NOGAMI, Y., & LENZ, H. (1974): Phosphatische Ringe als Mikrofossilien im Altpaläozoikum. — *Palaeontographica*, A 146 (4–6): 79–99, 8 Abb., 4 Taf.; Stuttgart.
- PICKETT, J. (1973): Interspecific relationship among fossil species. — *Austral. natur. Hist.*, 17: 338–343, 10 Abb.; Sydney.
- ROLLINS, H. B., & BREZINSKI, D. K. (1988): Reinterpretation of crinoid-platyцерid interaction. — *Lethaia*, 21: 207–217, 7 Abb.; Oslo.
- SCHOPF, TH. J. M. (1972): Models in paleobiology. — VI + 250 S., 55 Abb., 5 Tab.; San Francisco/Calif. (Freeman, Cooper & Comp.).
- SEILACHER, A. (1960): Epizoans as a key to ammonoid ecology. — *J. Paleont.*, 34: 189–193, 3 Abb.; Tulsa/Okla.
- STØRMER, L. (1963): *Gigantoscrapio willsi*, a new scorpion from the Lower Carboniferous of Scotland and its associated preying microorganisms. — *Skr. norske Vid.-Akad. Oslo, math.-naturv. Kl., N.S.*, 8: 1–171, 45 Abb., 22 Taf.; Oslo.
- 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.
- TASNADI-KUBACSKA, A. (1962): Paläopathologie. — 269 S., 293 Abb.; Jena (Fischer).
- TOZER, E. T. (1971): Triassic time and ammonoids: Problems and proposals. — *Can. J. Earth Sci.*, 8: 989–1031, 1 Abb., 2 Tab.; Ottawa.
- VOIGT, E. (1957): Ein parasitärer Nematode in fossiler Coleopteren-Muskulatur aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle (Saale). — *Paläont. Z.*, 31: 35–39, 1 Taf.; Stuttgart.
- — — (1959): *Endosacculus moltkiaie* n. g. n. sp., ein vermutlicher fossiler Ascothoracide (Entomostr.) als Cystenbildner bei der Okto coralie *Moltkia minuta*. — *Paläont. Z.*, 33: 211–223, 2 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- WARN, J. M. (1974): Presumed myzostomid infestation of an Ordovician crinoid. — *J. Paleont.*, 48: 506–513, 4 Abb.; Tulsa/Okla.
- WELCH, J. R. (1976): *Phosphannulus* on Paleozoic crinoid stems. — *J. Paleont.*, 50: 218–225, 2 Abb., 2 Taf., 1 Tab.; Tulsa/Okla.
- WIEDMANN, J. (1973): Evolution or revolution of ammonoids at Mesozoic system boundaries. — *Biol. Rev.*, 48: 159–194, 11 Abb.; Cambridge/Engl.