Das Gehäusewachstum der Ammonitengattung Amaltheus DE MONTFORT während der frühontogenetischen Entwicklung

The shell growth of the ammonoid genus Amaltheus DE MONTFORT in the early ontogenetical development

Von Herbert Zell, Ingrid Zell und Susanne Winter, Karlsruhe

Mit 3 Abbildungen und 1 Tabelle im Text

ZELL, H.; ZELL, I. & WINTER, S. (1979): Das Gehäusewachstum der Ammonitengattung *Amaltheus* DE MONTFORT während der frühontogenetischen Entwicklung. [The shell growth of the ammonoid genus *Amaltheus* DE MONTFORT in the early ontogenetical development.] — N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1979** (10): 631—640; Stuttgart.

Abstract: The species of the genus *Amaltheus* do not show any differences in the stages of their embryonic and juvenile growth. Including further characters of the shell, the plesiomorphism of the whole shell presents itself, which is consequently unfit for clearing up taxonomical questions within a narrow relative-group. Possible relations between the phases of growth and ontogenetic stages are represented.

K e y w o r d s : Psiloceratida (Amaltheus), Jurassic, skeleton, ontogeny, allometric growth.

Zusammenfassung: Die Arten der Gattung Amaltheus weisen keine Unterschiede in ihren embryonalen und juvenilen Wachstumsstadien auf. Unter Einbeziehung weiterer Gehäusemerkmale zeigt sich die Plesiomorphie des gesamten embryonalen Gehäuses, das somit zur Klärung taxonomischer Fragen innerhalb einer engen Verwandtschaftsgruppe ungeeignet ist. Mögliche Beziehungen zwischen den Wachstumsschritten und ontogenetischen Stadien werden dargestellt.

Einleitung

Sowohl die Gehäuse ectocochleater Cephalopoden (CURRIE 1944, OBATA 1965, KANT 1973-1977) wie auch die der Gastropoden (KANT 1974) zeigen ein phasenhaft allometrisches Wachstum. Da die einzelnen Phasen verschiedene ontogenetische Stadien widerspiegeln, müssen mit diesen Proportionsverschiebungen am Gehäuse auch solche des Weichkörpers einhergehen, wie sie ebenfalls an rezenten Coleoideen im Verlauf der Ontogenie zu beobachten sind (FIORONI 1978). Auf Grund unterschiedlichen allometrischen Verhaltens adulter paläozoischer Ammonoideen weist KANT darauf hin, daß unter Einbeziehung der Allometrie taxonomische Fragen besser zu klären sind. PALFRAMAN kommt, neben anderen Faktoren, auf Grund gleicher embryonaler Wachstumsverhältnisse — unter der Annahme einer intraspezifischen Konstanz und transspezifischen Variabilität — zu einer Paarung von *Taramelliceras richei* mit *Creniceras renggeri* (1966) sowie *Distichoceras bicostatum* mit *Horioceras baugieri* (1967) als Dimorphe. Der Nachweis über die Richtigkeit der Prämisse, der artspezifischen Allometrie der Frühontogenese, wird in den Arbeiten PALFRAMANS allerdings nicht erbracht.

Es stellt sich somit die Frage, welche transspezifischen Unterschiede die Proportionsverschiebungen der Embryonal- und Juvenilgehäuse innerhalb einer engen Verwandtschaftsgruppe von Cephalopoden aufweisen. An Hand von fünf Arten der Gattung *Amaltheus* DE MONTFORT soll deshalb das frühontogenetische Wachstum untersucht und verglichen werden.

Material

Die zur Untersuchung verwendeten Amaltheen (Amaltheus laevigatus HOWART, A. margaritatus, DE MONTFORT, A. wertheri LANGE, A. subnodosus YOUNG & BIRD, A. gloriosus HYATT) entstammen einer Aufsammlung an der Straße von Östringen nach Zeutern (Langenbrückener Senke). Die Amaltheen wurden unter dem Binokular mit feinen Nadeln bis zum Embryonalgewinde, falls vorhanden, freipräpariert. Von jeder Art wurden zwei Exemplare mit einwandfreier Erhaltung des Protoconchs in Rütapox-Harz eingebettet, um eine Beschädigung bzw. ein Herausbrechen der innersten Windungen und des Protoconchs während des Anschleifens zu verhindern. Das Anschleifen der Gehäuse erfolgte von Hand unter dem Binokular, um die Schnitte möglichst genau durch das Zentrum des Protoconchs zu führen. An Gehäuseparametern wurden Gehäuseradius (Rd), Nabelradius (rd) und Windungsbreite (Wb) vermessen (vgl. KANT 1975). Da die' Vermessung von Fotografien zu große Meßungenauigkeiten der innersten Umgänge verursacht, erfolgte die Vermessung der Strecken unter dem Mikroskop, wobei durch ein Meßokular mit einer Genauigkeit von ± 15 u gearbeitet werden konnte.

Das Belegmaterial ist in der paläontologischen Sammlung der Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe, hinterlegt.

Ergebnisse

Wird der Protoconch mit der Windungszahl 0 bezeichnet und die folgenden im Profil sichtbaren Umgänge in der Reihe ihres Umlaufs mit 0,5, 1,0, 1,5 usw., so ergeben sich, trägt man die Rd-, rd- und Wb-Werte halblogarithmisch gegen die Windungszahl auf, für jedes Exemplar die Wachstumskurven der drei gemessenen Parameter. Die so erhaltenen Wachstumskurven aller Exemplare, und somit aller fünf Arten, zeigen identische Abschnittslängen, gleiche Steigungen und gleiche Winkel zwischen den einzelnen Abschnitten. Sie unterscheiden sich jedoch darin, daß sie parallel geringfügig gegeneinander verschoben sind. Diese Verschiebung entspricht maximal einem halben Umgang. Der Unterschied in der Lage der Wachstumskurven liegt darin begründet, daß durch verschiedene Anschliffwinkel in bezug auf den Übergang Protoconch — 1. Umgang die Windungszahl 1 des einen Exemplars nicht genau der Windungszahl 1 eines anderen Exemplars entspricht. Der auf diese Weise entstehende Fehler in der Bezeichnung der Umgänge kann maximal einen halben Umgang ausmachen (vgl. Abb. 1). Diese Ungenauigkeit kann vermieden werden, wenn sämtliche Windungszahlen nicht nach dem Profilbild ermittelt werden, sondern wenn der Anschliffwinkel mit berücksichtigt wird. Ordnet man der Stelle der "première varice" (GRANDJEAN 1910) die Windungszahl 1 zu und bezeichnet die Rd- und Wb-Werte des Protoconchs mit P, so ist damit jede Stelle jedes Umgangs genau zu definieren. Hieraus resultieren somit für jedes Exemplar unterschiedliche Windungszahlen am Profil. Die Größen der Rd-, rd- und Wb-Werte in Abhängigkeit von den so normierten Windungszahlen (Wz) gibt die folgende Tabelle wieder (Angaben in μ m):

Amaltheus gloriosus 1

Wz	Р	0,450	0,950	1,450	1,950	2,450	2,950	3,450	3,950	4,450
Rd	175	287	375	624	837	1261	1799	2461	3361	4698
rd	_	100	100	225	287	387	599	924	1524	2049
Wb	475	487	550	612	862	1225	1700	2325	3350	4350



Abb. 1. Abhängigkeit der Bezeichnung der Umgänge vom Anschliffwinkel (unterstrichen). Die Unterschiede können bis zu einem halben Umgang betragen. Durch Berücksichtigung des Anschliffwinkels lassen sich die Windungszahlen genau ermitteln (in Klammer). Bezugspunkt ist hierbei die "première varice" (PV).

Amal	theus g	loriosus	2							
Wz	Р	0,525	1,025	1,525	2,025	2,525	3,025	3,525	4,025	4,525
Rd	168	305	368	617	818	1254	1793	2729	3739	5454
rd	—	131	131	293	306	534	568	1018	1268	2130
WЬ	462	475	450	650	825	1087	1400	2050	3100	3750
Amal	theus s	ubnodos	us 1							
Wz	Р	0,800	1,300	1,800	2,300	2,800	3,300	3,800	4,300	4,800
Rd	143	368	455	743	1005	1568	2343	3543	5142	7690
rd		88	88	263	325	538	725	1088	1725	2538
WЬ	487	525	512	662	925	1375	1775	2500	3525	4600
Amal	theus s	ubnodos	us 2							
Wz	Р	0,825	1,325	1,825	2,325	2,825	3,325	3,825	4,325	4,825
Rd	187	374	474	761	1024	1586	2274	3360	4599	7186
rd	_	131	131	306	418	631	893	1256	1818	2881
WЬ	475	500	475	725	937	1437	1825	2650	3600	4425
Amal	theus u	vertheri	1							
Wz	Р	0,300	0,800	1,300	1,800	2,300	2,800	3,300	3,800	4,300
Rd	156	256	381	506	768	1018	1568	2305	3368	5106
rd	—	94	94	194	244	381	569	793	1131	1680
WЬ	425	425	500	537	737	925	1300	1712	2375	3325
Amal	theus u	vertheri	2							
Wz	\mathbf{P}	0,575	1,075	1,575	2,075	2,575	3,075	3,575	4,075	4,575
Rd	156	343	358	668	833	1368	1983	3193	4458	6718
rd	—	88	88	313	213	563	563	1113	1538	2738
WЬ	425	525	450	625	862	1150	1537	2000	2925	3575
Amal	theus n	nargarit	atus 1							
₩z	Р	0,800	1,300	1,800	2,300	2,800	3,300	3,800	4,300	4,800
Rd	156	393	431	768	1031	1668	2318	4118	5793	9568
rd	—	112	112	274	349	511	774	1211	1 799	2911
WЬ	438	475	500	675	962	1287	1775	2437	3325	4525
Amal	theus n	nargarit	atus 2							
Wz	Р	0,675	1,175	1,675	2,175	2,675	3,175	3,675	4,175	4,675
Rd	150	337	462	724	987	1586	2274	3811	5099	8511
rd	_	100	100	250	312	550	724	1150	1411	2637
WЬ	450	487	500	687	937	1287	1550	2300	3425	—
Amal	theus l	aevigatu	us 1							
Wz	Р	0,475	0,975	1,475	1,975	2,475	2,975	3,475	3,975	4,475
Rd	168	268	368	605	818	1255	1818	2767	4393	_
rd	_	94	94	194	231	356	518	931	1393	_
Wb	500	450	512	587	800	1050	1287	1562	2137	-
Amai	ltheus l	aevigati	us 2							
Wz	Р	0,775	1,275	1,775	2,275	2,775	3,275	3,775	4,275	4,775
Rd	168	343	455	743	980	1518	2192	3443	5167	5880
rd	_	81	81	281	281	568	668	1080	1480	2030
WЬ	500	500	500	725	812	1287	1600	2250	_	_

Die halblogarithmische Darstellung (Abb. 2) ergibt, trägt man alle fünf Arten gemeinsam auf, ein identisches Wachstum aller Arten. Das frühontogenetische Wachstum der fünf untersuchten Amaltheenarten verläuft somit identisch (Abb. 3).

Der guerovale Protoconch besitzt im Querschnitt eine Breite von ca. 440 bis 500 μ und eine Höhe von ca. 290 bis 330 μ . Die daran anschließende erste Windung zeichnet sich durch eine konstante Breite, die der des Protoconchs entspricht, sowie durch eine relativ konstante Windungshöhe aus abgesehen von der Stelle des Übergangs vom Protoconch zum ersten Umgang, dem Bereich der Pro- und Primärsutur. Der Durchmesser des Gehäuses nimmt somit im Verlauf des ersten Umgangs nur unwesentlich zu. Nach der Ausbildung der Incision erfolgen im Bereich des zweiten und dritten Umgangs drei deutliche Wachstumsabschnitte des Gehäuseradius, wovon der zweite eine retardierende Tendenz zeigt. Während dieser Stadien erfolgt auch erstmals eine Ausbildung von Rippen. Korreliert mit den Wachstumsphasen des Gehäuseradius sind die des Nabelradius, die dieselben Stadien einen Umgang nach dem Gehäuseradius durchlaufen, wodurch die Änderungen an derselben Stelle des Gehäuses stattfinden. Eine Veränderung des Gehäuseradius bewirkt folglich eine gleichsinnige, parallele rd-Anderung des aufliegenden Umgangs. Von diesen zwei korrelierten Größen unabhängig verhält sich die Windungsbreite, die vom 2. Umgang an gleichmäßig zunimmt.

Diskussion

Unter Einbeziehung weiterer Gehäusemerkmale zeigt sich, daß sowohl die Größe des Protoconchs, der Gehäuseradius, Nabelradius und die Windungsbreite, wie auch die Lage der "première varice", die Suturentwicklung und das Fehlen jeglicher Berippung auf dem ersten Umgang als plesiomorphe Merkmale (HENNIG 1950) der Gattung anzuschen sind. Als polyphyletisch plesiomorph erweisen sich dagegen die Berippungsverhältnisse des zweiten und dritten Umgangs, die große intraspezifische Variabilität zeigen. Als Apomorphien sind die Berippung und die Suturentwicklung der subadulten und adulten Individuen zu werten. Die embryonalen Gehäuse der Amaltheen zeigen somit nur Plesiomorphien. Da eine Artunterscheidung aber nur auf Grund apomorpher Merkmale möglich ist, ist eine Artzuordnung, wegen der ausschließlichen Plesiomorphie der embryonalen Gehäuse, an frühontogenetischen Stadien nicht möglich.

Sind folglich die embryonalen Stadien zweier "Arten" identisch, so bedeutet das nicht, daß es sich um Dimorphe einer Art handeln muß. Es können ebenso zwei nahverwandte Arten vorliegen. Sexualdimorphismus ist somit auf Grund der embryonalen Wachstumsverhältnisse nicht nachweisbar; es müssen hierzu weitere Merkmale des Adultus, d. h. Apomorphien, mitberücksichtigt werden (vgl. LEHMANN 1966). Eine Unterscheidung von Arten



Abb. 2. Zusammengefaßte, halblogarithmische Darstellung des Gehäusewachstums von fünf Amaltheen-Arten. Es resultiert eine einzige Wachstumskurve für jeden



Gehäuseparameter. Das frühontogenetische Wachstum aller Arten verläuft somit identisch (Rd: Gehäuseradius, rd: Nabelradius, Wb: Windungsbreite, Wz: normierte Windungszahl).





Amaltheus laevigatus Amaltheus margaritatus Amaltheus wertheri Amaltheus subnodosus Amaltheus gloriosus

Abb. 3. Vergleich der Juvenilprofile (Protoconch bis 4. Umgang) mit den Adultprofilen. Während die Adulti stark differieren, sind die Jugendschalen — abgesehen von der Berippung — identisch. Juvenilprofile gezeichnet nach Fotografien der Anschliffe, Adulti nach SCHLEGELMILCH (1976). ist daher, wenn überhaupt, nur an adulten, geschlechtsreifen Tieren durchführbar.

Weitergehende, noch unveröffentlichte eigene Untersuchungen über die Ontogenie der Ammonoideen lassen folgende Beziehungen zwischen den Wachstumsabschnitten und der Entwicklung des Weichkörpers als wahrscheinlich erscheinen (vgl. hierzu Abb. 2):

A. Embryonales Stadium

a) Frühembryonales Stadium: Ausbildung der Organanlagen und des Protoconchs. Das von ERBEN et al. (1969) vermutete Veligerstadium wird dabei jedoch nicht durchlaufen.

b) Spätembryonales Stadium: Ausdifferenzierung der Organanlagen, auch des Trichters, und Streckung des Körpers in der morphologischen Dorsoventralachse, dabei Ausbildung des ersten Umgangs bis zur "première varice". Es entsteht die schlüpfbereite Larvenform (vgl. GRANDJEAN 1910).

B. Larvalstadium

Im pelagischen Larvenstadium erfolgt eine Verkürzung der physiologischen antero-posterioren Achse unter gleichzeitiger Verlängerung der Dorsoventralachse. Diese Verschiebung findet hauptsächlich in der ersten Hälfte des Larvenstadiums statt.

C. Juvenilstadium

Dieses Stadium ist ausgezeichnet durch ein kontinuierliches Größenwachstum des Tieres. Die Morphologie dürfte, abgesehen von primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen, bereits weitgehend dem Adultus entsprechen.

Die Ammonoideen durchlaufen somit mit großer Wahrscheinlichkeit eine ähnliche Ontogenie wie die rezenten Coleoideen und nicht eine den Gastropoden ähnliche Entwicklung.

Literatur

- CURRIE, E. D. (1944): Growth stages in some Jurassic ammonites. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 61 (1): 171—198; Edinburgh.
- ERBEN, H. K.; FLAJS, G. & SIEHL, A. (1969): Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden. — Palaeontographica, Abt. A, 132 (1/3): 1-54; Stuttgart.
- FIORONI, P. (1978): Cephalopoda, Tintenfische. [In:] SEIDEL, F. (Hrsg.): Morphogenese der Tiere, Erste Reihe: Deskriptive Morphogenese, Lieferung 2: G₅--I.
 181 S., Stuttgart, New York (Gustav Fischer).
- GRANDJEAN, F. (1910): Le Siphon des Ammonites et des Belemnites. Bull. Soc. géol. France, (4) 10: 496—519; Paris.
- HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. 370 S., Berlin (Deutscher Zentralverlag).

- KANT, R. (1973a): "Knickpunkte" im allometrischen Wachstum von Cephalopoden-Gehäusen. — N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 142 (1): 97—114; Stuttgart.
 - (1973b): Allometrisches Wachstum paläozoischer Ammonoideen: Variabilität und Korrelation einiger Merkmale. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 143 (2): 153–192; Stuttgart.
 - (1973c): Untersuchungen des allometrischen Gehäusewachstums paläozoischer Ammonoideen unter besonderer Berücksichtigung einzelner "Populationen".
 N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 144 (2): 206–251; Stuttgart.
 - (1974): Untersuchungen des Gehäusewachstums bei rezenten Gastropoden unter besonderer Berücksichtigung von Helix. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1974 (8): 461–478; Stuttgart.
 - (1975): Biometrische Untersuchungen an Ammonoideen-Gehäusen. Paläont.
 Z., 49 (3): 203—220; Stuttgart.
 - (1977): Die Integrationskonstante im allometrischen Wachstum, eine konstruktionsmorphologische Analyse unter besonderer Berücksichtigung des Ammonoideen-Gehäuses. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 154 (3): 263–289; Stuttgart.
- LEHMANN, U. (1966): Dimorphismus bei Ammoniten der Ahrensburger Lias-Geschiebe. — Paläont. Z., 40: 26—55; Stuttgart.
- OBATA, I. (1965): Allometry of *Reesidites minimus*, a Cretaceous ammonite species. — Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S., 58: 39–63; Tokyo.
- PALFRAMAN, D. F. B. (1966): Variation and ontogeny of some oxfordian ammonites: Taramelliceras richei (DE LORIOL) and Creniceras renggeri (OPPEL), from Woodham, Buckinghamshire. — Palaeontology, 9 (2): 290—311; London.
 - (1967): Variation and ontogeny of some oxford clay ammonites: Distichoceras bicostatum (STAHL) and Horioceras baugieri (D'ORBIGNY), from England. Palaeontology, 10 (1): 60–94; London.
- SCHLEGELMILCH, R. (1976): Die Ammoniten des süddeutschen Lias. 212 S., Stuttgart, New York (Gustav Fischer).

Bei der Tübinger Schriftleitung'eingegangen am 21. Mai 1979.