

Paläont. Z.	65	1/2	127-139	1 Tab.	Stuttgart, Juni 1991
-------------	----	-----	---------	--------	----------------------

## Studien zur Paläopathologie der Invertebraten III: Parasitismus bei Ammoniten

RAINER HENGSBACH, Seeham\*

Mit 1 Tabelle

**Abstract:** The anomalies known from ammonites (forma-types sensu HÖLDER) are, as far as possible, divided in possible groups of causes and reviewed with reference to possible parasitism. Previous interpretations of anomalies as caused by parasitism are discussed: forma juxtacarinata-juxtalobata, f. juxtalobata, f. verticata, f. inflata, pearls, hypertrophy; other anomalies like forma cacoptycha, f. juxtacarinata or f. chaotica may be caused only partly by parasitism. The biological evidence and plausibility of assumed parasitism is discussed. Additionally terminological suggestions for the use of "anomaly", "Mißbildung" and the names of forma-types are made.

**Kurzfassung:** Die bei Ammoniten bekannten Anomalien (forma-Typen) werden, soweit möglich, nach mutmaßlichen Ursachengruppen gegliedert und auf mögliche parasitäre Herkunft geprüft. Bisherige Interpretationen von Erkrankungen als Folge von Parasitismus werden besprochen: forma juxtacarinata-juxtalobata, f. juxtalobata, f. verticata, f. inflata, Perlbildung, Riesenwuchs; weitere Anomalien werden als teilweise parasitär bedingt diskutiert: f. cacoptycha, f. juxtacarinata, f. chaotica u. a. Die biologische Plausibilität bzw. Nachvollziehbarkeit bei Annahme parasitärer Ursachen von Anomalien wird behandelt. Außerdem werden einige terminologische Empfehlungen zur Behandlung der forma-Bezeichnungen sowie zum Gebrauch der Begriffe Anomalie und Mißbildung gegeben.

### Einleitung

Paläopathologische Erscheinungen bei Ammoniten sind bereits seit langem bekannt und beschrieben worden. Schon Ende des letzten Jahrhunderts waren die wesentlichen Formen von Erkrankungen bekannt, die ENGEL (1894) in einer zusammenfassenden Übersicht und Gliederung des Wissens seiner Zeit verfassen konnte. Obwohl er bereits mit verblüffender Klarheit die Bedeutung von »Schmarotzern« auch für die Organismen der geologischen Vergangenheit betonte, widmete er sich nicht näher diesem Thema. Es dauerte noch recht lange, bis man die Denkmöglichkeit parasitären Befalls als Ursache von paläopathologischen Erscheinungen richtig angenommen hatte.

Es ist letztlich etwas bezeichnend für den Mangel an biologischem Verständnis, daß BAYER noch 1970 jene Fälle, in denen z. B. eine konstante Kielverschiebung schon an den innersten Windungen auftritt, mit »genetischen Anlagen« in Verbindung bringen wollte. Ähnlich äußerte sich im gleichen Jahr auch HÖLDER (1970) noch einmal. Eine andere, etwa ökologische Ursachenerklärung wurde hier nicht in Betracht gezogen, obwohl gerade HÖLDER (1956) in bezug auf die forma cacoptycha ökologische Gründe erwog. Bis Parasitismus für einen größeren Kreis paläopathologischer Erscheinungen bei Ammoniten verantwortlich gemacht wurde (seit KEUPP 1976), dauerte es jedoch noch zwei Jahrzehnte.

---

\*Anschrift des Autors: RAINER HENGSBACH, A-5164 Seeham 181, Österreich.

Diese neue Bewertung des Parasitismus als Ursache paläopathologischer Erscheinungen konnte erst durchgesetzt werden, nachdem biologisches – vor allem ökologisches – Gedankengut sich in der Paläontologie stärker ausgebreitet hatte. Daß wirklich biologisches Verständnis von sogenannten Anomalien immer noch an recht enge Grenzen bei Paläontologen stößt, zeigt z. B. die Bewertung einer Gehäuseverletzung bei einem *Dactylioceras* durch LEHMANN (1975), der ein Herausquellen des Weichkörpers aus der Bruchstelle der Wohnkammer annahm, das biologisch niemals in dieser Form realistisch erscheint (vgl. KEUPP 1977); die Verhältnisse bei rezenten Mollusken wurden nicht hinreichend berücksichtigt.

Auch haben die Erkenntnisse der letzten Jahrzehnte gezeigt, daß das »genetische Programm« für das Ammoniten-Gehäuse nicht so detailliert festgelegt war, wie lange Zeit angenommen wurde. Das zeigte sich in immer wieder auftretenden Abweichungen von einem solchen Programm wie etwa der Asymmetrie des Phragmocons gegenüber dem Primärgehäuse (HÖLDER 1956, HENGSBACH 1979a u. a.) oder der beidseitig abweichenden Ausbildung der Lobenlinie (HÖLDER 1978).

Paläopathologische Bildungen bei Ammoniten können in zahlreichen Fällen mit Sicherheit auf Verletzungen, also mechanische Einflüsse zurückgeführt werden. Solche Fälle sind im Rahmen dieser Betrachtung naturgemäß weniger von Interesse. Anders sieht es mit all jenen Erkrankungen aus, die eine solche mechanische Erklärung nicht zulassen bzw. nicht erkennen lassen. Hier sind ökologische Schwankungen (HÖLDER 1956), ontogenetische bzw. phylogenetische Korrelationsschwierigkeiten zwischen Conothek und Phragmocon (HÖLDER 1956), parasitärer Befall (RIEBER 1963) und Mutationen (MAUBEUGE 1949) vermutet worden.

Im folgenden soll der Versuch gemacht werden, die derzeit bekannten »paläopathologischen Normen« (KEUPP 1977) darauf zu prüfen, ob sie von parasitärem Befall herrühren könnten, und es soll erneut verdeutlicht werden, daß verstärkt mit ökologischen, speziell auch parasitären Ursachen für sogenannte Anomalien gerechnet werden muß.

## Terminologisches

Pathologische Erscheinungen an Ammoniten sind, wie gesagt, schon lange nichts Neues für den Paläontologen. Anfangs oft als Monstrositäten, Abnormitäten, Aberrationen bezeichnet, setzte sich allmählich mehr und mehr der heute gebräuchliche Begriff Anomalie bei uns durch (u. a. HÖLDER 1956, 1970, 1973; BAYER 1970; KEUPP 1976, 1977, 1979; LEHMANN 1976). Als Anomalien werden im allgemeinen mehr oder weniger geringe Unregelmäßigkeiten bzw. Entwicklungsstörungen in der Medizin bezeichnet. Die Verkrüppelung eines Ammoniten bis hin zu dessen artlicher Unkenntlichkeit (vgl. HÖLDER 1970) aber dürfte kaum mit einer solchen Abweichung von der Norm gemeint sein. Da andererseits die Paläopathologie ihren Ursprung in der Medizin – eben der Pathologie – hatte und ohne ständige Rückbeziehung auf rezentbiologische und medizinische Erkenntnisse nicht sinnvoll arbeiten kann, sollte man im Sinne der Vereinheitlichung von Fachterminologie eine Angleichung an den Gebrauch von Begriffen in Medizin bzw. Biologie vornehmen.

Das gilt auch für den Begriff Mißbildung in Zusammenhang mit Fossilien, hier Ammoniten (z. B. HELLER 1958, 1964). Mißbildungen sind in der Medizin (und damit auch Biologie) auf pränatale (intrauterine) Erkrankungen zurückgehende Krankheitszustände von Organen. Auch hier wäre also wohl besser dieser bereits besetzte Begriff zu vermeiden.

Um entsprechende begriffliche Verwischungen, Verwechslungen oder Überschneidungen zu vermeiden, habe ich kürzlich (HENGSBACH 1990, 1991) den Begriff Paläopathie (palaios=alt, pathē=Leiden) vorgeschlagen für paläopathologische Erscheinungen – also Anomalien und Mißbildungen des herkömmlichen paläontologischen Sprachgebrauchs; zugleich würde damit auf den biologischen bzw. ätiologischen Charakter solcher Erscheinungen hingewiesen.

An dieser Stelle möchte ich einige Gedanken zum Gebrauch der vor allem seit HÖLDER (1956) verbreiteten »forma-Typen« machen, nach denen die verschiedenen Paläopathien eingeteilt werden. Es hat sich eingebürgert, die forma-Bezeichnungen, welche die zweifellos vorzufindenden »paläopathologischen Normen« benennen, wie nomenklatorische Taxa, also Binomen, zu behandeln. So wird beispielsweise von der forma inflata KEUPP 1976 gesprochen wie von einem bestimmten Fossil (bzw. Lebewesen).

Dies ist jedoch unzutreffend und letztlich irreführend. Obwohl ich selbst (HENGSBACH 1979b) von dieser Schreibung Gebrauch gemacht habe, möchte ich hier doch Bedenken anmelden. Zunächst handelt es sich lediglich um eine praktisch hilfreiche Einteilung pathologischer Bildungen an Lebewesen – ähnlich den verschiedenen Krankheiten des Menschen (nur kennen wir hier natürlich viel mehr); es geht nicht um Lebewesen, die taxonomisch identifiziert werden, auch nicht um Spurenfossilien, die wie Taxa behandelt werden, weil man sonst nichts von ihnen kennt, sondern um deren Erkrankungen. Dementsprechend sollte man eine Nennung von forma-Typen im Text nicht kursiv hervorheben, wie es bei Binomen der Fall ist.

Der Gebrauch binominaler Nomenklatur ist m. E. denkerisch unsauber; wird damit doch, wie gesagt, suggeriert, es handele sich um Taxa – und damit Organismen. Es handelt sich aber eben nur um Krankheiten, welche diesen Lebewesen (als Vertretern von Taxa) widerfahren sind; die Taxa, deren Angehörige Paläopathien zeigen, sind dagegen in aller Regel bekannt und bestimmbar – oder werden, da ja das Material vorliegt, gesondert beschrieben und aufgestellt. Es ist also irreführend, den Eindruck zu erwecken, es handele sich bei den forma-Typen um Fossilien, die nach nomenklatorischem Standard zu behandeln sind. In diesem Sinne muß ich mich von der auch von mir früher vertretenen Praxis distanzieren.

## Historischer Überblick zur Diskussion von Parasitosen bei Ammoniten

Bereits im Verlauf des letzten Jahrhunderts wurden zahlreiche Anmerkungen zu Paläopathien gemacht (u. a. von STAHL 1824, v. ZIETEN 1831–33, A. D'ORBIGNY 1842–49, v. HAUER 1854, QUENSTEDT 1858, 1885–88; O. FRAAS 1863, SÜSS 1865, REYNES 1879), so daß ENGEL 1894 bereits eine zusammenfassende Übersicht, vor allem der von QUENSTEDT genannten Fälle, verfassen konnte. Er rechnete dabei Riesenwuchs zu den Erkrankungen. Daß dies richtig sein kann, zeigten später Beobachtungen an rezenten Mollusken (BOETTGER 1953a, 1953b). In seiner klassischen Arbeit spricht ENGEL auch von der Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit, Schmarotzer unter den Krankheitsursachen zu haben, ähnlich »unseren Eingeweidewürmern«. Diese Überlegung wird aber nicht weiter spezifiziert, da praktisch eine Erkennung parasitärer Ursachen nicht möglich sei.

Etwa ein halbes Jahrhundert nach der Arbeit ENGELS (1894) erschien eine weitere zusammenfassende Übersicht der bekannten »Anomalien an jurassischen Ammoniten« von HÖLDER (1956), die ebenfalls als grundlegend in der Paläopathologie der Ammoniten zu bezeichnen ist. In ihr lieferte HÖLDER eine Reihe von Begriffen (forma-Bezeichnungen) zur Umschreibung von Paläopathien und zu deren Einteilung, zu der er auch bereits bestehende Krankheits-Beschreibungen einbezog.

In dieser Arbeit ist bereits von ökologischen Schwankungen als möglicher Ursache der forma cacopycha die Rede. Auch erwähnt HÖLDER die Möglichkeit von »Bakterienbefall« als Ursache für Riesenwuchs, nachdem BOETTGER (1953a, 1953b) entsprechende Beobachtungen an rezenten Gastropoden gemacht hatte; allerdings bezieht sich HÖLDERS Bemerkung offenbar nur auf Riesenwuchs.

Eine »innere Störung des Weichkörpers, die vielleicht auf Parasiten zurückzuführen ist«, wird bereits wenige Jahre später von RIEBER (1963) vermutet. Er beschreibt ein *Cardioceras* mit nach mehreren Umgängen unvermittelt einsetzender und zunehmender asymmetrischer Verlagerung von Kiel und Siphon, wobei letzterer eine geringere Abweichung zeigt als der Kiel, also keine Deckungsgleichheit vorliegt. Damit unterschied sich das *Cardioceras* von den

schon von HÖLDER als forma juxtacarinata bzw. forma juxtalobata bezeichneten Fällen von Asymmetrie, deren Abweichungsbetrag von der Gehäuse-Medianen nämlich während des weiteren Wachstums relativ konstant bleibt.

HÖLDER (1970) hat in Ergänzung seiner Studie von 1956 neuere Beobachtungen an Molluskenschalen, vor allem Ammoniten, beigebracht, die, ebenso wie die Arbeit von BAYER (1970), für verschiedene Fälle von Paläopathien als Ursachen parasitären Befall im Sinne RIEBERS als möglich bzw. wahrscheinlich erscheinen lassen. Beide Autoren wollen aber solchen möglichen Parasitenbefall auf Fälle beschränkt wissen, die dem von RIEBER beschriebenen entsprechen.

Parasitismus als Ursache auch anderer pathologischer Erscheinungen bei Ammoniten anzunehmen, ist vor allem das Verdienst von KEUPP (1976, 1977, 1979, 1986) und HENGSBACH (1979a, 1986a, 1990). KEUPP (1976) führt vorübergehende Gehäuse-Aufblähungen auf Parasitenbefall zurück (vgl. HENGSBACH 1979b). Rippenscheitelungen im Nabelkanten-Bereich bei fränkischen *Dactyloceras* versucht KEUPP (1979), unter Einbeziehung der statistischen Schwankungen zwischen verschiedenen Lokalitäten innerhalb des gleichen Großraumes, mit Parasitenbefall zu erklären.

Im gleichen Jahr erscheint meine Arbeit (HENGSBACH 1979a) über die Asymmetrie der Ammoniten-Lobenlinie (d. h. die paramediane Verlagerung des Phragmocons); ich bin zu dem Ergebnis gekommen, daß diese Sutura-Asymmetrie bei einem Teil der betroffenen Taxa parasitär verursacht worden sein dürfte. In Ergänzung dieser Ausführungen konnte ich (HENGSBACH 1986a) später diese Wahrscheinlichkeit für Parasitismus in den genannten Fällen weiter untermauern, und zwar unter Beachtung weiterer rezentbiologischer Aspekte.

In einer jüngst erschienenen Arbeit (HENGSBACH 1990) wird darauf hingewiesen, welche große Bedeutung der Parasitismus in der belebten Natur hat und daß diese Bedeutung auch in der geologischen Vergangenheit in gleichem Umfang bestanden haben muß. Ich plädiere für eine angemessene, eigenständige Forschungsrichtung innerhalb der Paläopathologie, da m. E. nur so dem hohen Stellenwert parasitärer Erscheinungen – hier bei Fossilien – Rechnung getragen werden kann: für eine Paläoparasitologie.

KEUPP (1986) beschreibt zwei *Dactyloceras* mit perlartigen Schalenkonkretionen. Er führt deren Ursprung, unter Vergleich mit den Verhältnissen bei rezenten Mollusken, auf Parasiten als Nuclei zurück.

Wenig später konnte ich (HENGSBACH 1987) ein *Amaltheus gloriosus* vorstellen, das eine einseitige unnatürliche Verflachung der Flankenskulptur der einen Seite nach einer kurzzeitigen Skulpturunterdrückung zeigt. Auch hier könnte es sich um eine parasitär bedingte Entwicklungsstörung handeln; irgendwelche Verletzungsspuren sind nicht zu erkennen, und die Art der Paläopathie, ihr flächenhaftes Auftreten u. a., mögen in diese Richtung deuten.

## Einteilung der forma-Typen

Seit Paläopathien bei Ammoniten beschrieben werden, sind zahlreiche »genormte« Verletzungs- bzw. Krankheitsfolgen als forma-Typen ausgeschieden worden. Heute werden mittlerweile über zwanzig solcher »formae« unterschieden (vgl. Tab. 1).

Trotz der Vielzahl der inzwischen unterschiedenen »formae« hatte die Normierung der bekanntgewordenen Paläopathie-Typen bzw. des »Ausheilungsmechanismus« nicht zu der wohl erhofften Klarheit über ihre Ursachen geführt. Die heutige Vielfalt der forma-Bezeichnungen scheint mir inzwischen eher hemmend als hilfreich bei der Aufklärung der Gründe und des Zustandekommens von Paläopathien zu sein. So läßt sich beim Überfliegen der folgenden Zusammenstellung leicht erkennen, daß verschiedene forma-Typen nur unterschiedliche Ausprägungsstufen der gleichen »paläopathologischen Norm« darstellen. Auch sind nicht alle forma-Begriffe einheitlich morphologisch-deskriptiv zu verstehen: f. substructa

Tab. 1. Vorläufige Übersicht über die forma-Bezeichnungen und ihre mutmaßlichen Ursachen. g = genetisch (mutativ); v = Verletzung; p = parasitär; ö = ökologisch; () = evtl.; ! = offensichtlich.

	Bezeichnung	Autor		mutmaßl. Ursachen
1.	forma calcar	ZIETEN	1831–33	g
2.	forma circumdata	MARTIN	1858	v
3.	forma cacoptycha	LANGE	1941	v, ö, p
4.	forma abrupta	HÖLDER	1956	v
5.	forma disseptata	HÖLDER	1956	g, ö
6.	forma excentrica	HÖLDER	1956	g, p
7.	forma juxtacarinata	HÖLDER	1956	v, p, (g)
8.	forma juxtalobata	HÖLDER	1956	p, v, (g)
9.	forma seccata	HÖLDER	1956	v!
10.	forma verticata	HÖLDER	1956	v, p
11.	forma cicatricocarinata	HELLER	1964	v, (p)
12.	forma undaticarinata	HELLER	1964	v, p
13.	forma juxtasulcata	GECZY	1966	p, v
14.	forma pexa	HÖLDER	1973	v
15.	forma substructa	HÖLDER	1973	v!
16.	forma duplicarinata	KEUPP	1976	v
17.	forma inflata	KEUPP	1976	p!
18.	forma alternospinata	KEUPP	1977	v
19.	forma bovicornuta	KEUPP	1977	v
20.	forma chaotica	KEUPP	1977	v, p
21.	forma aptycha	KEUPP	1977	v, ö, p
22.	forma syncosta	HENGSBACH	1979	g

meint z. B. primär den Ausheilungsmodus, f. calcar dagegen kann nur morphologisch verstanden werden.

Dagegen eignen sich die verschiedenen forma-Typen für die klare Umschreibung und Kennzeichnung von Paläopathien; hier ist auch ihre Vielzahl nicht sinnlos. KEUPP (1977) geht dazu über, eine Paläopathie gegebenenfalls mit einem Paar von forma-Begriffen zu definieren, da in der Realität oft verschiedene formae »erfüllt« werden oder es schwer zu sagen ist, ob beispielsweise eine f. verticata oder eher eine f. circumdata vorliegt (vgl. HÖLDER 1956: Abb. 6). Auf diese Weise gelangt KEUPP zu einer noch präziseren Beschreibung einer vorliegenden Paläopathie, was ja Voraussetzung aller weiteren Diskussionen ist.

Daß von den aufgeführten formae viele als Ausprägungsformen anderen, allgemeineren zugeordnet bzw. subsumiert werden können, wurde schon erwähnt. HÖLDER selbst (1956) gibt ein Beispiel, wenn er seine f. verticata als spezielleren Fall der f. abrupta betrachtet. Die f. cacoptycha LANGES und die f. aptycha KEUPPS dürften oft nur schwer unterscheidbar sein, wobei letztere einen Spezialfall der ersteren darstellen wird. Ähnliches gilt für die f. bovicornuta und f. alternospinata, die von KEUPP (1977) als Sonderfälle der f. circumdata erkannt wurden.

Die f. calcar ZIETENS und die f. syncosta HENGSBACHS dürften ihrerseits (letztere vielleicht als Sonderfall der ersteren) zur gleichen Kategorie von Paläopathien zählen; und zwar zu der nicht primär auf Verletzungen (mechanische Einwirkung) beruhenden Änderung des »genetischen Programms« des Taxons, die also vielleicht im Mutativen zu suchen sein wird. In der Zoologie und Genetik sind seit langem Mutanten bekannt, bei denen die Veränderung des Genoms phänotypisch zur Überschreitung von Art- und sogar Gattungsgrenzen« führte; und um Phänotypen handelt es sich ja bei Fossilien. Solche Fälle sind sowohl in der freien Natur als auch in genetischen Versuchen gefunden worden.

Auch die f. chaotica KEUPPS mag als übergeordneter Sammelbegriff für verschiedene andere formae angesehen werden, namentlich für die f. undaticarinata HELLERS, die f. circumdata MARTINS oder die f. cacoptycha LANGES. KEUPP (1977), der die f. chaotica nach der Beschreibung einer »chaotisierten Arieten-Skulptur« durch HÖLDER (1970) einführt, definiert diese primär durch das wiederholte Abwandern des Kieles auf die Flanke. Dabei zeigen zwei der drei von KEUPP abgebildeten Stücke jedoch keine »Chaotisierung« der Flankenberippung. Die »chaotisierte Arieten-Skulptur« HÖLDERS dagegen umfaßt gleichermaßen das paläopathe Verhalten des Kieles wie auch der Rippen (HENGSBACH 1979b). KEUPP selbst weist auf die Übergänge zwischen seiner f. chaotica und der f. circumdata hin. Hinweise auf die »Verwandtschaft« zur f. duplicarinata (KEUPP 1977: Abb. 59, 21) und zur f. undaticarinata (KEUPP 1977: Abb. 58, 10) ergeben sich aus den entsprechenden Abbildungen.

KEUPP (1977) hatte zahlreiche forma-Typen unter ätiologischem Aspekt diskutiert. Die Tabelle 1 enthält den Versuch, den verschiedenen forma-Typen ihre mutmaßlichen Ursachen zuzuordnen, soweit mir dies nach dem derzeitigen Kenntnis- und Diskussionsstand überhaupt möglich und sinnvoll erscheint. Dabei lassen sich m. E. drei Gruppen von Paläopathien zunächst bilden:

1. Diejenigen, die nach unserem heutigen Wissen als Verletzungsfolgen zu betrachten sind; zu ihnen zählen: f. duplicarinata, f. abrupta, f. substructa, f. pexa, f. seccata und f. cicatricocarinata (?).

2. forma-Typen, die offenbar nicht an Verletzungen (mechanische Einwirkungen) gebunden sind und ohne Hinweise auf diese auftreten, sind: f. excentrica, f. syncosta, f. calcar, f. disseptata sowie f. inflata (pars).

3. KEUPP (1977) wies bereits darauf hin, daß viele forma-Typen, die auf Verletzungen zurückgeführt werden können, auch bei völlig intakten Gehäusen zu finden sind. Zu ihnen zählt er: f. juxtacarinata, f. undaticarinata, f. circumdata, f. alternospinata, f. bovicornuta, f. cacoptycha. Ich möchte diese Gruppe noch erweitern um: f. chaotica, f. juxtalobata und f. verticata.

Eine solche Einteilung – auch wenn sie vorerst noch so unsicher ist – wird von Bedeutung sein für die Einkreisung von möglichen Ursachen, und zwar nach dem Ausschlußverfahren (vgl. HENGSBACH 1979a, 1990); darauf wird noch im folgenden Abschnitt zurückzukommen sein.

So können zunächst die formae seccata, substructa, syncosta und calcar nach heutigem Kenntnisstand bei der Diskussion um mögliche parasitäre Verursachungen von Paläopathien außer Betracht bleiben; läßt sich doch ihre mechanische direkte Herkunft erkennen oder die Unabhängigkeit von einer parasitären Ursache plausibel durch ihr Erscheinungsbild begründen. Eine f. calcar z. B. auf Parasitismus zurückführen zu wollen, würde wenig biologisches Vorstellungsvermögen erkennen lassen. Inwieweit hier oder bei der f. syncosta atavistische Züge durchscheinen können (evtl. f. syncosta bei *Amaltheus margaritatus* DE MONTFORT als Atavismus von *Am. bifurcus* HOWARTH; vgl. HENGSBACH 1979b) sei dahingestellt. Dies zu untersuchen ist nicht Gegenstand der vorliegenden Arbeit. Im folgenden beschränken wir uns auf Fälle von Paläopathien, die parasitär verursacht worden sein müssen oder wenigstens sein können.

## Paläopathien als Parasitosen

### Allgemeines

Das Paläopathien an Ammoniten – wie an Fossilien allgemein – Parasitosen darstellen könnten, ist ein für Paläontologen, wie erwähnt, offenbar noch relativ wenig vertrauter Gedankengang. Dementsprechend sind nicht nur die Interpretationen von Paläopathien, sondern auch die Begriffsfassungen in der Paläontologie teilweise einseitig bzw. zu eng. Erst mit dem Aufkommen der Palökologie änderte sich das oft recht starr-morphologische Denken zugunsten einer Einbeziehung ökologisch-dynamischer Prozesse in paläontologische Betrachtungen.

Einer der in unserem Zusammenhang interessierenden Punkte ist die Epökie bei Ammoniten. Sie ist keineswegs neu und wurde wiederholt beschrieben (u. a. von LANGE 1932, SCHINDEWOLF 1934, SEILACHER 1960, MERKT 1966, MEISCHNER 1968). Epökie ist hier insofern von Interesse, als sie die Grenzen zum Parasitismus überschreiten kann. Von einer so engen Definition des Parasitismus, wie sie noch SCHINDEWOLF (1934) als die der Zoologen wiedergab, wonach »definitionsgemäß der Parasit sich von assimilierten Körpersubstanzen des Wirtstieres nährt . . .«, ist man heute allgemein abgerückt. Moderne Lehrbücher der Ökologie stellen zwar nutritive Vorteile bzw. Abhängigkeiten des Parasiten in den Vordergrund, beziehen aber auch andere Formen der Nutzung wie Sauerstoffbedarf, Raumparasitismus, Wärme, pH-Wert u. a. in den Begriff des Parasitismus ein (z. B. KLOFT 1978, TISCHLER 1984). Anderer-

seits steht die Schadwirkung, d. h. die Schädigung des Wirtes im Vordergrund. Zwar wird Parasitismus nicht mehr nur durch die Schadwirkung, sondern zunehmend durch die spezifische Qualität der heterotypischen Beziehung (des Bisystems) definiert, doch wird die Pathogenität (Schädigung) immer ein Hauptkriterium bleiben, auch wenn in extremen Einzelfällen von Parasitismus keine Schädigung des Wirtes eintritt. Zum Teil wird diese aber auch zum entscheidenden Kriterium per definitionem erhoben und eine Reproduzierbarkeit bzw. Nachvollziehbarkeit der Schadwirkung gefordert, will man von Parasitismus sprechen (z. B. HIEPE 1981).

Unter diesen Aspekten sind auch die Fälle von Epökie bei Ammoniten zu betrachten und zu prüfen, und es wäre durchaus kein Widerspruch, einen fossilen Fund sowohl als Epökie wie auch als Parasitismus einzustufen. Es ist für Paläontologen, die ja überwiegend mit starren, toten Einzelobjekten zu tun haben, immer wieder von Bedeutung, sich die Unschärfe und das Ineinanderfließen von Abläufen und Prozessen – und somit auch deren begrifflicher und definitorischer Fassung zu vergegenwärtigen.

### Riesenwuchs

Zu den Paläopathien, die schon relativ frühzeitig mit möglichem Parasitenbefall in Verbindung gebracht wurden, gehört der Riesenwuchs. Nachdem BOETTGER (1953a, 1953b) über parasitär bedingte Verzögerung der Geschlechtsreife und damit verbundene Verzögerung des Wachstumsendes sowie parasitäre Kastration bei der Landschnecke *Zebrina (Zebrina) detrita* (MÜLLER) berichtet hatte, konnte HÖLDER (1956) vermuten, daß auch bei Ammoniten solche Fälle parasitär bedingten Riesenwuchses möglich seien. Diese Vermutung ist durchaus begründet. Sowohl *Zebrina* als auch die Ammoniten sind Mollusken, und zwar Conchifera, und es ist gut möglich, daß Ammoniten zu jenen Mollusken gehörten, bei denen der ontogenetische Reifeintritt parasitär in ähnlicher Weise verzögert werden konnte. Voraussetzung dabei ist, wie auch TASNADI-KUBACSKA (1962) betont, daß der nämliche Riesenwuchs auf einzelne Individuen beschränkt sein sollte, um andere Ursachen wie etwa Dimorphismus auszuschließen.

### Schalenkongregationen (Haftperlen)

HOUSE (1960) interpretiert grubenartige Strukturen an Goniatiten-Pyritkernen als Hinweise auf Haftperlen zwischen Mantelsack und Innenschale. KEUPP (1986) hatte das Glück, neben den Steinkernen zweier Dactyloceraten mit entsprechenden Vertiefungen auch die dazugehörigen Negative mit anhaftender Schale und den jeweiligen Bildungen untersuchen zu können. Es ergab sich, daß es sich offensichtlich um Haftperlen handelte, die sich um einen organischen Nucleus gebildet hätten. Nach Lage, Größe und Struktur sowie nach Vergleichung mit der Perlbildung bei rezenten Muscheln vermutet KEUPP Parasiten (Trematoden-Larven?) als Verursacher dieser Perlbildungen. Bei rezenten Miesmuscheln wird die Perlbildung nach GÖTTING (1979) überwiegend durch Plattwürmer-Larven bzw. deren Exkremente ausgelöst; allgemeiner nennt GÖTTING (1974) Milben und Milbeneier als Nuclei von Perlbildungen bei Mollusken.

### Forma juxtacarinata-juxtalobata sensu RIEBER 1963

Von RIEBER (1963) wird ein *Cardioceras* mit asymmetrischer Lage von Phragmocon und Kiel beschrieben, bei dem die Abwanderung beider Medianelemente erst nach mindestens drei Windungen und ohne jeden Hinweis auf Verletzungen eintrat. Der Abweichungsbetrag sowohl von Kiel wie Siphon nimmt allmählich zu, wobei allerdings beide nicht in Deckungslage sind; der Kiel weicht stärker ab als der Siphon mit Externlobus. RIEBER interpretiert diese Paläopathie als Folge von Parasitenbefall, eine durchaus plausible und wahrscheinliche Be-

gründung. Später haben BAYER (1970) und HÖLDER (1970) entsprechende Fälle beschrieben und sich der Ursachenbegründung RIEBERS angeschlossen.

### **Forma juxtalobata sensu HENGSBACH 1979 (Sutur-Asymmetrie)**

In einer umfassenden Studie über die Asymmetrie der Ammonitenlobenlinie habe ich (HENGSBACH 1979a) einen Teil der als Sutur-Asymmetrien bezeichneten paramedianen Verlagerungen von Siphon und Externlobus bzw. asymmetrischen Verzerrung des Phragmocon bei Ammoniten ohne Hinweise auf Verletzungen und mit sonst völlig normal entwickeltem Gehäuse auf Parasitismus zurückgeführt und in der Folgezeit weiter zu begründen versucht (HENGSBACH 1986a, 1986b).

In diesen Fällen von Sutur-Asymmetrie wird mit dem Befall des Jungammoniten in früher Jugend ( $\pm$  kurz nach dem Schlüpfen?) durch Spezialisten unter den Parasiten gerechnet, die stets an der gleichen Stelle im hinteren Mantelsack für konstante Abdrängung der Siphon-Wurzel im Weichkörper und somit des Externlobus sorgten. Je nachdem ob dieser Herd rechts oder links der Siphon-Wurzel war, und je nachdem, wie groß er war und an welcher Position er genau saß, entstand eine rechte oder linke Asymmetrie stärkerer oder schwächerer Ausprägung. Nähere Details sind in den genannten Arbeiten zu finden.

### **Forma inflata (KEUPP 1976)**

KEUPP (1976) beschreibt einen neuen forma-Typ, der praktisch nur mit Parasitismus erklärt werden kann. Es handelt sich um temporäre Gehäuse-Auftreibungen, denen keinerlei Hinweise auf Verletzungen vorausgehen. Da mittlerweile solche Aufblähungen mit anschließendem Abklingen wiederholt gefunden worden sind (KEUPP 1977, HENGSBACH 1979b u. a.), die das gleiche Bild vermitteln, kann die Ursachenbegründung als gefestigt betrachte werden: Eine parasitäre Erkrankung der betreffenden Mantelepithelien, etwa durch Freilegung infolge Verletzung, führte zu deren Anschwellen und somit der Auftreibung des ja von ihnen abgeschiedenen Gehäuses.

Zur forma inflata ist auch die von LEHMANN (1975) beschriebene Gehäuseausbesserung bei einem durch Biß verletzten *Dactyloceras* zu zählen; KEUPP (1977) wies zu Recht darauf hin, daß der nach der Verletzung offenbar vorübergehend ungeschützte Weichkörper parasitärem Befall (Infektion) besonders ausgesetzt gewesen sein wird, was die beachtliche Aufblähung der plombierenden Schalenausbesserung erkläre.

### **Forma verticata sensu KEUPP 1979**

KEUPP (1979) berichtet von einer auffälligen Nabelkanten-Präferenz von Paläopathien nach der forma verticata bei fränkischen *Dactyloceraten*. Die Untersuchung der statistischen Verteilungen sowohl innerhalb dreier lokaler »Populationen« wie auch dieser untereinander, die Lage und Art der Ausbildung sowie das Fehlen jeglicher Verletzungshinweise an den betroffenen Ammoniten legen den Schluß auf Parasitenbefall nahe, wobei KEUPP an solche Parasiten denkt, die sich im geschützten Gehäusezwickel der Umgänge ansetzen. Hier schädigten sie das Gehäuse-bildende Mantelepithel, was dann zu der Paläopathie der forma verticata führte.

Diese Begründung der beschriebenen Nabelkanten-Paläopathie ist durchaus einleuchtend, und es kann deshalb davon ausgegangen werden, daß Paläopathien dieses forma-Typs auch parasitär verursacht sein können und darauf zu prüfen wären.

### Weitere forma-Typen möglicher parasitärer Herkunft

Ganz im Sinne des zuvor beschriebenen Falles der *f. verticata* ist sicherlich damit zu rechnen, daß auch verschiedene andere formae wenigstens teilweise Parasitosen darstellen können. Hier mag ein Blick auf die Einteilung der forma-Typen, die im vorigen Abschnitt versucht wurde, hilfreich sein. Diejenigen unter ihnen, die nach heutigem Wissen als reine Verletzungsfolgen auftreten, können sicherlich zunächst vernachlässigt werden. Zu ihnen zählen m. E.: *f. seccata* (nur bei Bruch bzw. Schnitt), *f. duplicarinata* (vermutlich nur bei Biß), *f. cicatricocarinata* (offenbar an vernarbte Verletzungen gebunden, die aber eventuell auch parasitär verursacht sein könnten; vgl. *f. verticata* sensu KEUPP 1979) und *f. substructa* (wohl stets nach mechanischen Schalenverletzungen). Die *f. pexa* muß im Sinne KEUPPS (1979) nicht an äußere Einwirkungen gebunden sein.

Andererseits können formae, die nach heutigem Diskussionsstand auf genetische Defekte oder Verankerung hinweisen, hier außer Betracht bleiben. Zu ihnen dürften sicher die *f. syn-costa* und die *f. calcar* zu rechnen sein. Ob ein genetischer Defekt, ähnlich der bekannten »*podoptera*«-Mutante bei *Drosophila*, vielleicht der Grund für so eigenartige Paläopathien ist wie die Kielverlagerung auf die Flankenmitte über weite Strecken (BAYER 1970, HÖLDER 1970), bleibt offen, ist aber durchaus denkbar.

Denkbar wäre in diesen Fällen der *f. juxtacarinata* allerdings auch, daß die Kielverlagerung, in Analogie zur besprochenen Sutura-Asymmetrie, auf Parasitismus zurückzuführen ist; hier wäre dann nicht der hintere Mantelsack betroffen gewesen, sondern das entsprechende Kielepithel im Mündungsbereich.

Vor allem aber sind auch flächenhaftere Schädigungen des Weichkörpers auf parasitären Befall zu prüfen. Analog zur *f. inflata* wäre hier wohl besonders an Paläopathien nach der *f. chaotica* und *f. cacoptycha* zu denken. Auch KEUPP (1977) weist ja darauf hin, daß verschiedene formae sowohl auf Verletzungen zurückgeführt werden können als auch ohne jegliche Verletzungshinweise zu finden sind.

Hier muß die Äußerung HÖLDERS (1956) erwähnt werden, der bereits recht frühzeitig für die *f. cacoptycha* auf die Möglichkeit ökologischer Ursachen wie »ökologische Schwankungen des Meerwassers« hinwies; er bezog sich dabei auf Angaben des Rezentbiologen und Aktuopaläontologen W. SCHÄFER und dokumentierte damit die wünschenswerte Diskussion mit Neontologen.

Zu den (zumindest relativ etwa zur Rippenscheitelung) flächenhaften Paläopathien, die wenigstens teilweise parasitär bedingt sein mögen, zählt auch die forma *chaotica* sensu HÖLDER (1970). Gerade der dort von HÖLDER beschriebene Fall ließe eine parasitäre Ursache wahrscheinlich erscheinen; die Ausbreitung der Schädigung (Befall) vom Kielepithel aus auf die linke Flanke, mit dem Resultat der starken Chaotisierung der Skulptur, paßt sich gut dem Bild einer Parasitose des Epithels ein. Auch spricht HÖLDER nicht von Anzeichen einer Verletzung; er wählt die neutrale Formulierung einer »schweren Schädigung des linken Epithelbereichs«.

### Parasitismus und biologische Nachvollziehbarkeit

Über Organisation und Biologie der Ammoniten ist nicht allzu viel bekannt. Bekannt ist jedoch, daß Ammoniten ihre Schale durch Absonderungen des Mantelrandes – des Mantelrand- oder Mundrand-Epithels – vorbauten; ein Prinzip, das recht einheitlich auch den rezenten Conchifera eigen ist und das sicher als zu deren Grundplan (W. HENNIG 1966, 1982 u. a.) gehörig betrachtet werden muß und als Grundplanmerkmal auch den Ammoniten zuzuschreiben ist.

Dieses schalenbildende Epithel war offenbar in verschiedene Bezirke gegliedert, die verschiedene Aufgaben hatten. KEUPP spricht so z. B. von einem Kielepithel und einem Flanken-

epithel bei den Amaltheen; sicherlich war das Kielepithel anders differenziert als die die Flankenberippung prägenden Epithelbezirke des Mundrandepithels.

Dieses die Schale sezernierende Mundrandepithel befindet sich in einer Haftzone, an der bei *Nautilus* der Mantel terminal auf 1 bis 1,5 cm Breite als »marginal attachment band« mit dem Schalenrand verbunden ist (vgl. STENZEL 1964, HENGSBACH 1978 u. a.). Eine Schalenbildung, die auch nur annähernd einen kontinuierlichen Weiterbau gewährleisten soll, wäre auch anders gar nicht denkbar als unter gleichzeitigem »Festhalten« der zu ergänzenden Gehäuseöhre (da sonst ja wohl jedes Zuwachsstück eine Deformierung des Gehäuses bedeutete).

Da alle Organismen ständig zahlreichen Feinden ausgesetzt sind, kann auch mit einer Gefährdung des Mundrandepithels der Ammoniten durch Parasiten – auch Viren sind übrigens letztlich ja Parasiten – gerechnet werden. So ist etwa der Befall von Teilen dieses Epithels auch ohne vorherige Freilegung durch Verletzung denkbar, indem z. B. ein Eindringen von Parasiten zwischen Schale und Mantel (Mundrandepithel) in der Mündung erfolgte. In diesem Sinne sind auch die Beiträge von KEUPP (1979, 1986), in denen entsprechende Parasiten angenommen werden, durchaus plausibel und wahrscheinlich; dies gilt natürlich um so mehr für die f. inflata, die eine andere Erklärung nicht sinnvoll zuläßt.

Von rezenten Mollusken sind entsprechende »Eindringlinge« seit langem bekannt: Neben anorganischen Fremdkörpern sind es oft Parasiten, die zur Perlbildung Anlaß geben (vgl. GÖTTING 1974). Da aber die Reaktion eines bestimmten Gewebes, hier des Mundrandepithels, auf verschiedenartige Feinde (Parasiten) unterschiedlich sein kann, werden nicht alle Befallserscheinungen zu Perlbildung führen. Auch mögen verschiedene Epithelbezirke unterschiedlich auf gleiche Angreifer reagieren; ebenso wie unterschiedliche Schwere der Erkrankung (des Befalls) unterschiedliche Krankheits- bzw. Ausheilungsbilder erzeugt. Dies gilt dann auch für Ammoniten. Ob ein solcher Befall selten oder verbreitet war und ob er gegebenenfalls nur in bestimmten Fällen, etwa auf Grund der Übertragung von Krankheitserregern, bei sonst üblicher Resistenz der Wirte zu Paläopathien führte, kann hier dahinstehen.

Diese Verhältnisse sind bedeutsam für die Beurteilung verschiedener Paläopathien der Conothek, vor allem auch flächenhafteren Auftretens wie etwa bei der forma cacotyca. In zahlreichen Fällen parasitären Befalls kann nicht mit punktuellen, sondern muß mit eher flächigen Erkrankungen gerechnet werden. Dies schließt natürlich nicht aus, daß auch punktuelle Beeinträchtigungen parasitären Ursprungs sein können (KEUPP 1979).

Wie zu erwarten, finden sich auch im Eingeweidesack selbst bzw. seinen Organen Parasiten. So sind beispielsweise nach GÖTTING (1974) in Cephalopoden neben verschiedenen Protozoen Trematoden und Cestoden einschließlich deren Larven und Nematoden nachgewiesen worden; in den Eingeweidesystemen leben nach seinen Angaben Flagellaten, Sporozoen, Turbellarien, Trematoden und Copepoden. Auf Parasiten des hinteren Mantelsackes kann die Sutur-Asymmetrie verschiedener Ammoniten-Taxa zurückgeführt werden (vgl. HENGSBACH 1979a, 1986a); es wurde im vorigen Abschnitt hierauf eingegangen.

Ein solcher Parasitenbefall durch einen Spezialisten (lediglich bei bestimmten Gattungen, dann aber in z. T. hohen Anteilen in der »Population« wäre dann in früher Jugend eingetreten. Da nach heutigem Wissen über die Frühontogenese der schalentragenden Cephalopoden vermutet werden kann, daß zumindest ein Großteil der Ammoniten zum Zeitpunkt des Schlüpfens ein Embryonalgewinde mit mehreren Septen besaß – ähnlich dem des noch recht grundplannahen rezenten *Nautilus* (vgl. z. B. DRUSHSHITS & KHAMMI 1970; KULICKI 1974, 1979; BANDEL 1982) –, kann angenommen werden, daß die Jung-Ammoniten mehr oder weniger bald nach dem Schlüpfen befallen worden sind; dafür spricht jedenfalls die Tatsache, daß von den Asymmetrie zeigenden Ammoniten-Taxa, für die Parasitismus wahrscheinlich gemacht wurde, keine Fälle bekannt sind, bei denen die ersten Septen bereits asymmetrisch sind, obwohl sich die Asymmetrie bis weit in die innersten Windungen verfolgen läßt (HENGSBACH 1986a, 1986b).

Auch mit den Vorstellungen über das Vorrücken des Weichkörpers und die Bildung der Septen steht ein solcher Parasitismus in Einklang. Die Parasiten sorgten durch Abdrängen der Siphon-Wurzel für paramediane Anheftung des Septums bzw. seiner Vorform (SEILACHER 1975, WESTERMANN 1975, BAYER 1977 u. a.). Diese war bei der noch sehr einfachen Lobenlinie ohnehin leichter möglich.

Je nachdem, ob der Herd mehr oder weniger dicht an der Siphon-Wurzel, ob er rechts oder links von ihr saß und wie groß er war – es wäre völlig unbiologisch zu glauben, ein solcher Spezialist hätte in allen Individuen stets hundertprozentig die gleiche Position »getroffen« oder immer die korrekt gleiche Größe besessen –, wurde der Siphon nach rechts oder links entsprechend stark abgedrängt. Auch ein Pendeln oder Veränderungen des Abweichungsbetrages können so eine plausible Erklärung finden (HENGSBACH 1979a, 1986a).

Nach Erreichen einer bestimmten Größe bzw. durch gleichmäßiges Mitwachsen der Parasiten (wobei offen bleibt, über wie lange Strecken) wurde eine Konstanz bedingt; auch bei der Annahme eines Absterbens oder Abwanderns (in Organe des Mantelsacks) über kurz oder lang dürfte ab einer bestimmten Stärke die Asymmetrie nicht mehr rückgängig zu machen gewesen sein. Offenbar konnten dann die schon früh befallenen Tiere nach dem »Hereinwachsen« in diesen paläopathen Zustand auch nach einem Abklingen (das u. U. nicht lange auf sich hätte warten lassen müssen) der Erkrankung die Asymmetrie nicht mehr abbauen (HENGSBACH 1986a). Ob es sich um kontinuierlich mitwachsende, stationäre Parasiten oder temporäre handelte, deren Auswirkungen später nicht mehr rückgängig gemacht werden konnten (wenigstens ab einer gewissen Dauer des Parasitierens), wird kaum nachvollziehbar sein; es sei denn, ein Abnehmen der Asymmetrie oder ähnliches gäben Hinweise. Das Wiedererlangen der medianen Anordnung bei bestimmten Gattungen mag für eine Ausheilung sprechen. Konnte andererseits der Befall (vielleicht viröser oder bakterieller) eingedämmt werden, mag pendelnde Asymmetrie (zumindest über gewisse Strecken) entstanden sein.

### Literatur

- BANDEL, K. 1982. Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. – *Facies* 7: 1–198, 109 Abb., 6 Tab., 22 Taf., Erlangen.
- BAYER, U. 1970. Anomalien bei Ammoniten des Aaleniums und Bajociums und ihre Beziehung zur Lebensweise. – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 135: 19–41, 2 Abb., 1 Tab., 4 Taf., Stuttgart.
- 1977. Cephalopoden-Septen. – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, Teil 1: Abh. 154: 290–366, 29 Abb.; Teil 2: Abh. 155: 162–215, 20 Abb., Stuttgart.
- 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* (MULLER) als Folge parasitärer Kastration. – *Arch. Molluskenk.* 82: 151–152, 2 Abb., Frankfurt/Main.
- DRUSHCHITS, V. V. & KHIAMI, N. 1970. Structure of the septa, protoconch wall and initial whorl in early Cretaceous ammonites. – *Paleont. J.* 1: 26–38, Falls Church.
- ENGEL, TH. 1889. Über kranke Ammonitenformen im Schwäbischen Jura. – *Nova Acta Leopold.* 61: 327–384, 3 Taf., Halle.
- FRAAS, O. 1863. Abnormitäten bei Ammoniten. – *Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg* 19: 111–113, 1 Taf., Stuttgart.
- GÖTTING, K.-J. 1974. Malakozoologie. – 320 S., 160 Abb., G. Fischer, Stuttgart.
- 1979. Durch Parasiten induzierte Perlbildung bei *Mytilus edulis* L. (Bivalvia). – *Malacologia* 18: 563–567.
- HAUER, F. v. 1854. Über einige unsymmetrische Ammoniten aus den Hierlatz-Schichten. – *Sitz.-Ber. k. Akad., math.-naturw. Kl.*, 1854: 401–410, 1 Taf., Wien.
- HELLER, F. 1958. Gehäusemißbildungen bei Amaltheiden. – *Geol. Bl. NO-Bayern* 8: 66–71, 1 Abb., Erlangen.
- 1864. Neue Fälle von Gehäuse-Mißbildungen bei Amaltheiden. – *Paläont. Z.* 38: 136–141, 1 Taf., Stuttgart.

- HENGSBACH, R. 1978. Bemerkungen über das Schwimmvermögen der Ammoniten und die Funktionen der Septen. – Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin, N. F. 18: 105–117, 5 Abb., Berlin.
- 1979a. Zur Kenntnis der Asymmetrie der Ammoniten-Lobenlinie. – Zool. Beitr., N. F. 25: 107–162, 28 Abb., 3 Tab., 2 Taf., Berlin.
  - 1979b. Weitere Anomalien an Amaltheen-Gehäusen (Ammonoidea; Lias). – Senckenbergiana lethaea 60: 243–251, 2 Taf., Frankfurt/Main.
  - 1986a. Zur Kenntnis der Sutur-Asymmetrie bei Ammoniten. – Senckenbergiana lethaea, 67: 119–149, 24 Abb., 2 Tab., Frankfurt/Main.
  - 1986b. Ontogenetisches Auftreten und Entwicklung der Sutur-Asymmetrie bei einigen Psilocerataceae (Ammonoidea; Jura). – Senckenbergiana lethaea 67: 323–330, 6 Abb., Frankfurt/Main.
  - 1987. Zwei schwer erkrankte Ammoniten aus dem Lias von Reutlingen (Württemberg). – Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin, N. F. 27: 183–187, 2 Abb., Berlin.
  - 1990. Studien zur Paläopathologie der Invertebraten I: Die Paläoparasitologie – eine Arbeitsrichtung der Paläobiologie. – Senckenbergiana lethaea 70: 439–461, 9 Abb., Frankfurt/Main.
  - 1991. Studien zur Paläopathologie der Invertebraten II: Die Symmetropathie – ein Beitrag zur Erforschung sogenannter Anomalien. – Senckenbergiana lethaea. [im Druck]
- HENNIG, W. 1966. Phylogenetic Systematics. – VII+263 S., 69 Abb., Univ. Illinois Press, Urbana.
- 1982. Phylogenetische Systematik. – 246 S., 69 Abb., Paray, Berlin-Hamburg.
- HIEPE, TH. 1981. Lehrbuch der Parasitologie: Bd. 1, Allgemeine Parasitologie. – 150 S., 20 Abb., 10 Tab., G. Fischer, Jena.
- HÖLDER, H. 1956. Über Anomalien an jurassischen Ammoniten. – Paläont. Z. 30: 95–107, 9 Abb., Stuttgart.
- 1970. Anomalien an Molluskenschalen, insbesondere Ammoniten, und deren Ursachen. – Paläont. Z. 44: 182–195, 12 Abb., Stuttgart.
  - 1973. Miscellanea cephalopodica. – Münstersche Forsch. Geol. Paläont. 29: 39–76, 10 Abb., 3 Taf., Münster/Westf.
  - 1978. Ammoniten der Gattung *Parapatoceras* aus dem Oberen Mitteljura des Süntels (östliches Wesergebirge, Niedersachsen). – Paläont. Z. 52: 280–304, 16 Abb., 1 Tab., Stuttgart.
- HOUSE, M. R. 1960. Abnormal growth in some Devonian goniatites. – Palaeontology 3: 129–136, 4 Abb., 1 Taf., London.
- 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 *Dactylioceras* (Ammonoidea, Toarcien). – Paläont. Z. 53: 214–219, 1 Abb., Stuttgart.
  - 1986. Perlen (Schalenkonkretionen) bei *Dactylioceras* aus dem fränkischen Lias. – Natur und Mensch 1986: 97–102, 5 Abb., Nürnberg.
- KLOFT, W. J. 1978. Ökologie der Tiere. – 304 S., 86 Abb., 7 Tab., Stuttgart (UTB Ulmer).
- KULICKI, C. 1974. Remarks on the embryogeny and postembryonal development of ammonites. – Acta palaeont. polon. 19: 201–224, 8 Abb., 6 Taf., Warschau.
- 1979. The Ammonite shell: its structure, development and biological significance. – Palaeont. polon. 39: 97–142, 10 Abb., 25 Taf., Warschau.
- LANGE, W. 1932. Über Symbiose von *Serpula* mit Ammoniten im unteren Lias Norddeutschlands. – Z. dt. Geol. Ges. 84: 229–234, 9 Abb., 1 Taf., Berlin.
- LEHMANN, U. 1975. Über Biologie und Gehäusebau bei *Dactylioceras* (Ammonoidea) aufgrund einer Fraktur-Analyse. – Mitt. Geol.-Paläont. Inst., Hamburg 44: 195–206, 2 Abb., 1 Taf., Hamburg.
- 1976. Ammoniten – ihr Leben und ihre Umwelt. – 171 S., 143 Abb., 3 Tab., 1 Falttaf., Enke, Stuttgart.
- MAUBEUGE, P. L. 1949. Sur quelques échantillons anormaux d'Ammonites jurassiques. – Inst. Grand-Ducal Luxemb. 18: 127–147, 3 Taf., Luxemburg.
- MEISCHNER, D. 1968. Perniciöse Epökie von *Placunopsis* auf *Ceratites*. – Lethaia 1: 156–174, 10 Abb., Oslo.
- MERKT, J. 1966. Über Austern und Serpeln als Epöken auf Ammonitengehäusen. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 125: 467–479, 1 Taf., 1 Beil., Stuttgart.
- ORBIGNY, A. D' 1842–1849. Paléontologie française. Terrains jurassiques. Céphalopodes. – 2 Bde., Text u. Atlas: 642 S., 234 Taf., Paris.
- QUENSTEDT, F. A. 1856–1858. Der Jura. – 842 S., 100 Taf., Laupp, Tübingen.
- 1883–1888. Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. – 1140 S., 126 Taf., 3 Bde., Schweizerbart, Stuttgart.
- REYNES, P. 1879. Monographie des Ammonites; Lias. – XXIV + 72 S., 58 Taf.
- RIEBER, H. 1963. Ein *Cardioceras* (Ammonoidea) mit asymmetrischer Lage von Phragmokon und Kiel. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1963: 289–294, 2 Abb., Stuttgart.

- SCHINDEWOLF, O. H. 1934. Über Epöken auf Cephalopoden-Gehäusen. – Paläont. Z. **16**: 15–31, 2 Taf., Berlin.
- SEILACHER, A. 1960. Epizoans as a key to Ammonoid ecology. – J. Paleont. **34**: 189–193, 3 Abb., Tulsa.
- 1975. Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten-Septums. – Paläont. Z. **49**: 268–286, 8 Abb., Stuttgart.
- STAHL 1824. Verzeichnis der Versteinerungen Württembergs. – Correspondenzbl. württ. landwirthsch. Ver., Stuttgart (zit. nach HÖLDER 1956).
- STENZEL, H. B. 1964. Living Nautilus. – [In:] Treat. Inv. Paleont., part K: 59–93, Abb. 43–68, Univ. Kansas Press, Lawrence.
- SÜSS, E. 1865. Über Ammoniten. – Sitz.-Ber. k. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. **52**: 71–89, Wien.
- TASNADI-KUBACSKA, A. 1962. Paläopathologie. – 269 S., 293 Abb., VEB G. Fischer, Jena.
- TISCHLER, W. 1984. Einführung in die Ökologie. – X + 437 S., 100 Abb., G. Fischer, Stuttgart.
- WESTERMANN, G. E. G. 1975. Model for origin, function and fabrication of fluted cephalopod septa. – Paläont. Z. **49**: 235–253, 7 Abb., Stuttgart.
- ZIETEN, C. H. v. 1831–1833. Versteinerungen Württembergs. – 102 S., 72 Taf., Schweizerbart, Stuttgart.

Eingang des revidierten Manuskripts bei der Schriftleitung am 28. 4. 1990.