

Geschlechtsunterschiede bei Ammoniten: Ungewöhnliches Beispiel aus dem Oberjura

Günter Schweigert, Armin Scherzinger und Horacio Parent

In den 1960er Jahren publizierten der polnische Paläontologe Henryk Makowski und der englische Paläontologe John H. Callomon fast gleichzeitig, aber unabhängig voneinander, ihre Standardwerke über den Geschlechtsdimorphismus bei jurazeitlichen Ammoniten. Zwar waren diese beiden Forscher keineswegs die ersten gewesen, die aufgrund des paarweisen Auftretens bestimmter Ammoniten einen Geschlechtsdimorphismus vermutet hatten, aber nie zuvor war dies so explizit und überzeugend dargestellt worden. Die Jugendstadien beider parallel vorkommender Formen stimmen noch vollkommen überein, doch dann bildet sich bei einer Gruppe eine spezielle Altersmündung, die oft einen Fortsatz (Apophyse) trägt. Vermutlich handelt es sich dabei um die männlichen Individuen. Da dies mangels erhaltener Weichteile nicht bewiesen werden kann, wird bei diesen stets kleineren Formen oft neutraler von „Mikroconchen“ gesprochen. Die andere Gruppe wird deutlich größer und besitzt eine einfacher gestaltete Mündung. Dies sind vermutlich die Weibchen, die auch als „Makroconche“ bezeichnet werden (Abb. 1).

Dem Dimorphismus auf die Schliche gekommen

In der Folgezeit gab es einerseits enorme Fortschritte, Geschlechtsdimorphismus bei verschiedenen Ammoniten nachzuweisen, aber, wie nicht anders zu erwarten, auch krasse Fehlinterpretationen. Einige kritische Stimmen vermochten sich mit dem Gedanken unterschiedlicher Gehäuseformen bei ein und derselben biologischen Art nicht so recht anzufreunden und versuchten, Gegenargumente zu finden. Diese erwiesen sich allerdings in der Regel als nicht allzu stichhaltig, oder es konnte höchstens gezeigt werden, dass in Einzelfällen tatsächlich falsche Ammonitenpaare miteinander in Verbindung gebracht worden waren. So beschrieb Palframan (1966) aus dem englischen Oxford Clay recht überzeugend einen Dimorphismus zwischen der mikroconchen Art *Creniceras renggeri* (Oppel) und dem makroconchen Partner *Taramelliceras richei* (de Loriol), was dennoch – und letztlich nicht ganz zu Unrecht – Widerspruch hervorrief (Ziegler 1974). Heute weiß man, dass die makroconche Art *richei* nämlich gar nicht zur Gattung *Taramelliceras* gehört, sondern in die

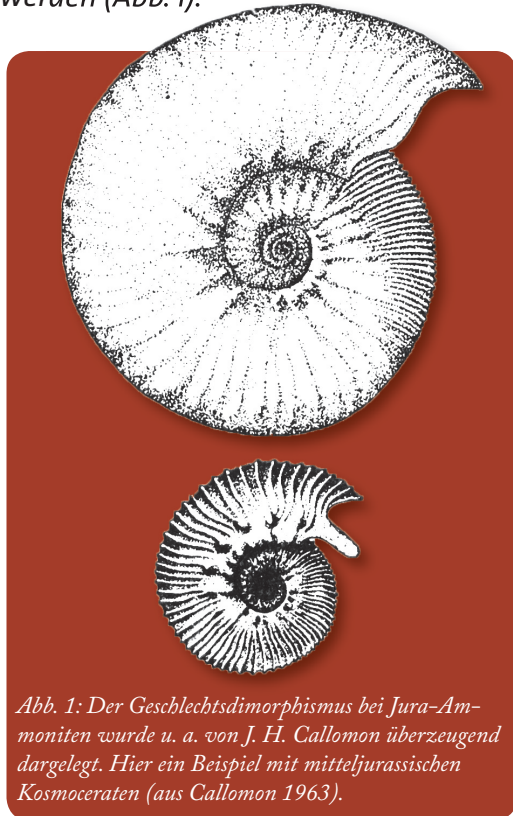


Abb. 1: Der Geschlechtsdimorphismus bei Jura-Ammoniten wurde u. a. von J. H. Callomon überzeugend dargelegt. Hier ein Beispiel mit mittelljurassischen Kosmoceras (aus Callomon 1963).

Verwandtschaft von *Streblites*. Deswegen ist die Gattung *Creniceras* tatsächlich nicht als der mikroconche Partner von *Taramelliceras*, sondern als der von *Streblites* und dessen Vorläufern anzusehen.

Ein überaus schlüssiges Beispiel für einen Sexualdimorphismus lieferte auch der französische Paläontologe Raymond Enay, der vermutete, die beiden morphologisch sehr unterschiedlichen oberjurassischen Ammonitenarten *Physodoceras hermanni* (Berckheimer) und *Sutneria subeumela* Schneid wären ein Dimorphenpaar (Enay 1966). Ursprünglich waren diese beiden Arten (Abb. 2-3) aus dem Schwäbischen und Fränkischen Jura beschrieben worden. Später fanden sie sich dann auch bei Le Pouzin in der Ardèche (Hölder & Ziegler 1959). Sie kommen auffälligerweise fast immer zusammen vor und können in ihrem Verbreitungsgebiet für einen relativ kurzen Zeitabschnitt im höheren Oberjura

le andere Forscher davon ausgehen, dass man Geschlechtsdimorphismus bestenfalls mittels statistischer Untersuchungen nachweisen könne, wobei sie aber oft nur Messungen an Makroconchen unterschiedlicher Größe vornahmen. So glaubten beispielsweise Thierry & Charpy (1982) bei der Gattung *Tornquistes* aus dem Oxfordium einen Geschlechtsdimorphismus nachweisen zu können, und nahmen sogar das gleichzeitige Vorkommen mehrerer „Arten“ an, was jedoch lediglich Ausdruck der Variabilität bei den makroconchen Formen ist. Die in Wirklichkeit mit *Tornquistes* korrespondierende mikroconche Gattung *Protophites* wurde in jener Studie nicht einmal in Betracht gezogen.

Im Fall von *Physodoceras* und *Sutneria* konnte die systematische Zusammengehörigkeit durch den

Nachweis eines bestimmten Kiefertyps, dem so genannten Laevaptychus, tatsächlich bewiesen werden. Funde von *Sutneria* mit dem Laevaptychus in der Wohnkammer konnten vor allem in den oberjurassischen Plattenkalken von Nusplingen und Solnhofen zahlreich dokumentiert werden (Oppel 1863; Schweigert 1998; Schweigert & Dietl 2001).

Der Aspidoceraten-Spezialist Antonio Checa von der Universität Granada, der sich in seiner Doktorarbeit ausschließlich mit den makroconchen Formen befasst hatte (Checa 1985), zog vor einigen Jahren bei einem Besuch am Stuttgarter Naturkundemuseum angesichts dieses Beweises symbolisch den Hut!

Die beiden Gattungen *Physodoceras* und *Sutneria* als Dimorphe zu erkennen, brachte einige Ordnung in die Ammoniten-Systematik, wo die beknotete Gattung *Physodoceras* zwar schon immer bei den Aspidoceraten eingeordnet war, *Sutneria* hingegen bis vor kurzem noch als ein Vertreter der Perisphinctiden gedeutet wurde (z.B. Schlegelmilch 1994; Olóriz & Rodríguez-Tovar 1996). Ein Blick auf die Lobenlinie von *Sutneria* (Abb. 2) hätte übrigens sofort gezeigt, dass es sich nicht um einen Perisphinctiden handeln kann!

Ein Weibchen wird zum Männchen!

Umfangreiches Material von *Physodoceras hermanni* (Berckheimer) und *Sutneria subeumela*



Abb. 2: *Sutneria subeumela* Schneid, Lectotypus (oben, Durchmesser 28 mm). Links, Ventralansicht desselben Exemplars mit Furche und Paratypus (oben rechts, mit farblich markierter Lobenlinie). Torleite-Formation, Ober-Kimmeridgium, Wellheim, Fränkische Alb. BSPM 1913 IX 183a/183 (leg. Th. Schneid).

– die so genannte Subeumela-Subzone der (sub-)mediterranen Beckeri-Zone – als ausgezeichnete Leitfossilien verwendet werden. Beide Ammoniten zeigen je nach dem Grad der Verdrückung mehr oder weniger deutlich ein sehr auffälliges Merkmal, eine Furche auf der Außenseite, was sowohl in der makroconchen Gattung *Physodoceras* als auch in der mikroconchen Gattung *Sutneria* einzigartig ist. Die kurze Notiz Enays wurde jedoch von der Fachwelt kaum wahrgenommen. Der Grund hierfür war vermutlich, dass vie-

Schneid konnte vor einigen Jahren in einem kleinen, inzwischen wieder zugeschütteten Schottersteinbruch beim Grabenstettener Segelflugplatz auf der mittleren Schwäbischen Alb aufgesammelt werden. Erst nach Frostwirkung geben die dortigen Oberen Felsenkalke ihren reichen Fossilinhalt nach und nach Preis, wobei kleinwüchsige Ammoniten mit Abstand dominieren (Abb. 3). Unter den von uns geborgenen Exemplaren von *Sutneria subeumela* dieser Fundstelle befanden sich zwei besondere. Beim ersten lag, wie bei den erwähnten *Sutneria*-Funden aus den Plattenkalken, noch der Aptychus in der Nähe der Wohnkammer. Wie eigentlich auch nicht anders zu erwarten, handelte es sich bei diesem auch um einen *Laevaptychus*. Das zweite, weit wichtigere Stück (Abb. 4) bestätigt eindrucksvoll den lange vermuteten Geschlechtsdimorphismus, zeigt aber gleichzeitig, dass die Biologie dieser Ammonitengattungen wohl noch viel komplexer gewesen sein muss (Parent et al. 2008). Dieses recht unscheinbare, beim Aufschlagen zufällig schräg durchgebrochene Fundstück ist bislang einzigartig. Es weist nämlich kurioserweise auf seinen inneren Windungen eine glatte Schale mit zwei seitlichen Knotenreihen auf, also die typische Skulptur eines *Physodoceras hermanni*. Dann entschied sich dieses Tier jedoch plötzlich anders und bildete die unverkennbare Berippung einer *Sutneria subeumela* aus. Wie soll man diesen Befund deuten? Offenkundig scheint das Geschlecht bei jugendlichen Ammoniten dieser Art noch nicht allzu streng festgelegt gewesen zu sein, sodass bis zu einem gewissen Stadium noch ein Geschlechtswechsel möglich war. Alternativ dazu könnte es sich bei dem speziellen Stück aber auch um einen Zwitter gehandelt haben.

Nur ein Einzelfall, oder steckt mehr dahinter?

Dieser nur ganz zufällig entdeckte Einzelfall sollte allen Ammonitenforschern und -sammlern zu denken geben. Wäre es möglich, dass solche Erscheinungen bei Ammoniten noch viel weiter verbreitet sind? Wir vermuten: Ja! Ein vergleichbarer Fall wurde tatsächlich bereits in der Fachliteratur abgebildet, aber damals nicht weiter interpretiert. Bei der Ammonitenart *Ringsteadia caledonica* Sykes & Callomon aus dem frühen Oberjura (Oxfordium) von Schottland bildete nämlich ein relativ kleines, engnabelliges Exemplar überraschenderweise eine eindeutige Mündungs-

apophyse aus, während dies eigentlich dem mikroconchen Partner *Microbiplices* vorbehalten gewesen wäre, der in denselben Schichten auftritt (Sykes & Callomon 1979). Das Dimorphenpaar *Ringsteadia/Microbiplices* ist



Abb. 3: *Physodoceras hermanni* (Berckhemer) (Mitte) und *Sutneria subeumela* Schneid (oben und unten) sind in der Oberen Felsenkalk-Formation der mittleren Schwäbischen Alb oft sehr häufig; hier beide zusammen auf einem Handstück von Grabenstetten. SMNS 67689 (leg. G. Schweigert), Breite des Handstücks ca. 4 cm.

aber nun nicht näher mit *Physodoceras/Sutneria* verwandt. Deswegen darf man ähnliche Phänomene auch in vielen anderen Ammonitengruppen erwarten.

Abb. 4: *Sutneria subeumela* Schneid, Exemplar mit mutmaßlichem Wechsel vom weiblichem zum männlichen Geschlecht, Obere Felsenkalke-Formation, Grabenstetten. SMNS 67288/1 (leg. A. Scherzinger), Durchmesser 23 mm.



Zwei Größenklassen von Weibchen

Gerade das Beispiel von *Physodoceras hermanni* und *Sutneria subeumela* ist indes noch weit aus komplizierter. Betrachtet man nämlich die ganze Ammoniten-Population, so fällt die ausgesprochen geringe Größe der weiblichen Individuen auf. Sie beträgt meistens nur um etwa 5 Zentimeter, was sogar als typisch für die Art *Physodoceras hermanni* angesehen wurde. Die Art ist nach dem eine Zeit lang in Grabenstetten wirkenden Pfarrer Theodor Hermann benannt, der seinerzeit ein leidenschaftlicher Fossiliensammler war und der wesentlich dazu beitrug, die Ammonitenfaunen des höheren Weißen Jura der Schwäbischen Alb bekannt zu machen (Berckheimer 1922; Berckheimer & Hölder 1959). Seine umfangreiche Fossiliensammlung gelangte kurz nach dem 2. Weltkrieg an das Stuttgarter Naturkundemuseum.

Gleichzeitig mit *Physodoceras hermanni*, allerdings immer verhältnismäßig selten, kommen auch großwüchsigeren Aspidoceren vor (Abb. 5). Diese erreichen über 10 Zentimeter Durchmesser, wie es in anderen Zeitabschnitten des Oberjura bei *Physodoceras* üblich ist. In älteren Faunenlisten der Subeumela-Subzone wurden diese größeren Stücke oft als *Aspidoceras bispinosum* (Zieten) oder ähnlich bezeichnet und überhaupt nicht mit *Physodoceras hermanni* in Verbindung gebracht. Dass die großen und die kleinen Exemplare aber tatsächlich zur selben biologischen Art gehörten, beweisen erneut die inneren Windungen, die

jeweils die typische ventrale Furche aufweisen. Sowohl bei den auffallend kleinen Makrocochen als auch bei den „normal“ großen kann man typische Altersmerkmale feststellen, nämlich ein Glatwerden der Schale und eine Drängung der Kammerscheidewände bzw. der zugehörigen Lobenlinien. Die kleinen Exemplare besaßen also offensichtlich eine beschleunigte Individualentwicklung. Die rascher erlangte Geschlechtsreife ermöglichte vermutlich eine schnellere Ausbreitung der biologischen Art. Wurden dann zur Fortpflanzung männliche Individuen benötigt, konnten sich notfalls einige noch nicht ausgewachsene Weibchen mittels zwittrig angelegter Geschlechtsorgane wieder in Männchen zurückverwandeln und so die Reproduktion gewährleisten.

Während im oberen Weißjura der mittleren Schwäbischen Alb *Sutneria subeumela* und *Physodoceras hermanni* – und zwar die kleinwüchsige Form – ungefähr gleich häufig sind, gibt es andernorts fast nur kleinwüchsige *Physodoceras hermanni*. Ein Beispiel hierfür ist das Plattenkalk-Vorkommen von Brunn in Ostbayern, wo die Gehäuse von *Physodoceras hermanni* (= „*Aspidoceras*“ in Keupp et al. 1999) oft schon zu Lebzeiten der Ammoniten von Entenmuscheln besiedelt worden sind. Großwüchsige Makroconche gehören dort ebenso wie *Sutneria subeumela* zu den allergrößten Seltenheiten.

Von manchen heutigen Tintenfischen ist bekannt, dass weibliche und männliche Indivi-

duen nicht permanent zusammenleben, sondern jährlich wandern und sich nur zeitweise an bestimmten Plätzen treffen. Ähnliches muss man wohl bei jurazeitlichen Ammoniten auch annehmen. Auch Phänomene zwischen den Geschlechtern, wie Zwitterigkeit, sind bei heutigen Kopffüßern tatsächlich möglich, was aber erst kürzlich entdeckt wurde (Hoving et al. 2006; Ortiz & Ré 2006). Vergleicht man unsere Beobachtungen allerdings mit den heutigen *Nautilus*-Arten, bei dem sich Männchen und Weibchen in ihrer Schalenmorphologie nur ganz geringfügig voneinander unterscheiden, so wird wieder einmal deutlich, dass der *Nautilus* als Modell für ein Ammoniten-tier nur sehr bedingt taugt.

Eine Art – zwei Gattungen?

Noch einige Bemerkungen zur Benennung von Dimorphenpaaren seien uns erlaubt. Nur ganz selten gelingt es, die beiden zusammengehörigen Partner einer (paläo-)biologischen Art so eindeutig festzustellen wie im Fall von *Sutneria subeumela* und *Physodoceras hermanni*. Wenn man fossile Arten ebenso wie heutige biologische Arten behandelt, so müsste man im vorliegenden Fall konsequenterweise nicht nur für die Mikroconche, sondern auch für die Makroconche den Artnamen *Sutneria subeumela* verwenden, denn sowohl der Gattungsname *Sutneria* als auch der Artnamen *subeumela* wurden früher in die Literatur eingeführt als *Physodoceras* bzw. *hermanni* und hätten folglich nach den internationalen zoologischen Nomenklaturregeln Priorität. Wenn man dann allerdings auch noch den Zeitfaktor ins Spiel bringt, so stellt sich oft heraus, dass sich die zeitliche Reichweite von Mikro- und Makroconchen nicht immer völlig deckt. Einmal veränderten sich die Makroconche, ein anderes Mal – wie in unserem Fall – die Mikroconche morphologisch schneller. Aber nur die morphologischen Kriterien – und zwar diejenigen der erhaltungsfähigen Hartteile – sind bei Ammoniten objektiv feststellbar und messbar, alles andere ist weitgehend Interpretation oder Spekulation. Von Weichteilen oder gar DNA ist ja nichts mehr vorhanden.

Ein ganz wesentliches Ziel bei der Benennung einer fossilen Art ist die Erkennung und Bestimmung konkreter Stücke. Dies schließt natürlich die Kenntnis der innerartlichen Variabilität mit ein, die mitunter erheblich sein kann. Wir ziehen es des-

wegen in gut begründeten Fällen vor, für die beiden Geschlechter den jeweils gültig eingeführten Gattungs- und Artnamen beizubehalten. Bei ganz neu in die Literatur eingeführten Gattungen und Arten mag man hingegen erfolgreich den anderen Weg gehen, ohne dass die über einen Zeitraum von über 150 Jahren entwickelte Ammoniten-Systematik wie ein Kartenhaus in sich zusammenstürzt.

Dank: Für Diskussionen und Hinweise danken wir Prof. Dr. John H. Callomon (†), Dr. Gerd Dietl (Stuttgart), und Dr. Martin Röper (Solnhofen).

Literatur

- Berckheimer, F. (1922): Beschreibung wenig bekannter und neuer Ammonitenformen aus dem oberen Weißen Jura Württembergs. Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, 78: 68–80.
 Berckheimer, F. & H. Hölder (1959): Ammoniten aus dem Oberen Weißen Jura Süddeutschlands. Beih. Geol. Jb. 35: 1–135.

Abb. 5: Nur selten erreichte Physodoceras hermanni Berckheimer Durchmesser von über 10 cm. Eigentlich sind dies die „normalen“ Makroconche. Obere Felsenkalke-Formation, Ober-Kimmeridgium, Lenningen-Schopfloch. SMNS 67293 (leg. G. Schweigert), Durchmesser 11 cm.



- Callomon, J. H. (1963): Sexual dimorphism in Jurassic Ammonites. *Trans. Leicester lit. phil. Soc.* 57: 21-56.
- Checa, A. (1985): Los Aspidoceratiformes en Europa (Ammonitina, fam. Aspidoceratidae, subfamilias Aspidoceratinae y Physodoceratinae). Tesis doctorales Univ. Granada 136: XVII + 413 S.
- Enay, R. (1977): A propos du dimorphisme chez les ammonites Jurassiques. Quelques reflexions. *Haliotis* 6: 97-118.
- Hölder, H. & B. Ziegler (1959): Stratigraphische und faunistische Beziehungen im Weißen Jura (Kimmeridgien) zwischen Süddeutschland und Ardèche. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.* 108: 150-214.
- Hoving, H. J. T., M. A. C. Roeleveld, M. R. Lipinski & J. J. Videler (2006): Nidamental glands in males of the oceanic squid *Ancistrocheirus lesueurii* (Cephalopoda: Ancistrocheiridae) – sex change or intersexuality? *J. Zool.* 269: 341-348.
- Keupp, H., M. Röper & A. Seilacher (1999): Paläobiologische Aspekte von syn-vivo-besiedelten Ammonoiten im Plattenkalk des Ober-Kimmeridgiums von Brunn in Ostbayer. *Berliner geowiss. Abh.* E30: 121-145.
- Makowski, H. (1962): Problem of sexual dimorphism in Ammonites. *Acta Geol. Polon.* 21: 321-340.
- Olóriz, F. & F. J. Rodríguez-Tovar (1996): The ammonite *Sutneria* from the Upper Jurassic of southern Spain. *Palaeontology* 39: 851-867.
- Oppel, A. (1862-1863): III. Über jurassische Cephalopoden. *Paläont. Mitt. Mus. Kgl. Bayer. Staat.* 1: 127-262.
- Ortiz, N. & M. E. Ré (2006): First report of pseudohermaphroditism in cephalopods. *J. Mollusc. Stud.* 72(3): 321-323.
- 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: 290-311.
- Schlegelmilch, R. (1994): Die Ammoniten des süddeutschen Malms. Stuttgart, Jena & New York. Verlag G. Fischer.
- Schneid, Th. (1915): Die Geologie der Fränkischen Alb zwischen Eichstätt und Neuburg/Donau. I. Stratigraphischer Teil. *Geogn. Jh.* 27: 59-172.
- Schweigert, G. (1998): Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Baden-Württemberg). *Stuttgarter Beitr. Naturkde.* B267: 1-61.
- Schweigert, G. & G. Dietl (2001): Die Kieferelemente von *Physodoceras* (Ammonitina, Aspidoceratidae) im Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Schwäbische Alb). *Berliner geowiss. Abh.* E36: 131-143.
- Sykes, R. M. & J. H. Callomon (1979): The *Amoeboceras* zonation of the Boreal Upper Oxfordian. *Palaeontology* 22: 839-903.
- Thierry, J. & N. Charpy (1982): Le genre *Tornquistes* (Ammonitina, Pachyceratidae) à l'Oxfordien inférieur et moyen en Europe occidentale. *Géobios* 15: 619-677.
- Ziegler, B. (1974): Über Dimorphismus und Verwandtschaftsbeziehungen bei „Oppelien“ des oberen Juras (Ammonoidea: Haplocerataceae). *Stuttgarter Beitr. Naturkde.* B11: 1-42.

Schweigert, G., A. Scherzinger & H. Parent: Sexual dimorphism in ammonites – an unusual example from the Upper Jurassic

Sexual dimorphism is a phenomenon which is well-known in Jurassic ammonites since several decades. In the Upper Jurassic of SW Germany and SE France, the two nominal taxa *Physodoceras hermanni* (Berckhemer) and *Sutneria subeumela* Schneid unequivocally represent a dimorphic pair. Moreover, in this special case the macroconchs occur in two distinct size classes. An accelerated ontogeny led to miniaturized macroconchs as the predominant female morph. The herein recorded example of change in sex from a juvenile female to an adult male specimen suggests that also hermaphroditism occurred in this polyphenic ammonite species. For practical reasons we usually prefer retaining different genera and species names for coupled sexual dimorphs.

Dr. Günter Schweigert, Jahrgang 1964, ist am Staatlichen Museum für Naturkunde für die Sammlungen der Invertebraten aus Jura und Kreide sowie der Mikropaläontologie zuständig. Seit 2009 ist er einer der beiden Chefredakteure der Zeitschrift FOSSILIEN, für die er auch zahlreiche populärwissenschaftliche Artikel schreibt.

Armin Scherzinger, Jahrgang 1972, sammelt seit seiner Jugend Fossilien, mit Schwerpunkt im höheren Weißjura der Schwäbischen und Fränkischen Alb. Inzwischen befasst er sich in enger Zusammenarbeit mit mehreren Wissenschaftlern auch mit oberjurassischen Ammonitenfaunen aus anderen Regionen, wie der Wolga-Region Russlands oder dem Neuquén-Mendoza-Becken Argentinien.

Prof. **Horacio Parent**, Jahrgang 1962, forscht am Instituto de Fisiografía y Geología in Rosario (Argentinien) und leitet die dortige Paläontologie-Abteilung. Sein Hauptinteresse gilt oberjurassischen Ammoniten und der Evolution und Paläobiologie von Mollusken. Außerdem gibt er die Zeitschrift „Boletín del Instituto de Fisiografía y Geología“ heraus.