

***Desmoceras (Pseudouhligella) intrapunctatum* n. sp. (Ammonoidea) aus dem Unter-Albium von NW-Madagaskar mit Ritzstreifen**

***Desmoceras (Pseudouhligella) intrapunctatum* n. sp. (Ammonoidea) from the
Lower Albian of NW Madagascar with „Ritzstreifen“**

HELMUT KEUPP, Berlin

mit 3 Abbildungen und 2 Tabellen

KEUPP, H. 2008. *Desmoceras (Pseudouhligella) intrapunctatum* n. sp. (Ammonoidea) aus dem Unter-Albium von NW-Madagaskar mit Ritzstreifen. – Paläontologische Zeitschrift **82** (4): 437–447, 3 Abb., 2 Tab., Stuttgart, 31. 12. 2008.

Kurzfassung: Aus den glaukonitischen Mergeln des Unter-Albiums von Ambatolafia im Mahajanga-Becken NW-Madagaskars wird *Desmoceras (Pseudouhligella) intrapunctatum* als neue Ammoniten-Art (Desmoceratoidea ZITTEL, 1895) eingeführt. Bei Steinkern-Erhaltung wird die gut entwickelte Ritzstreifung SANDBERGER & SANDBERGER 1850 sensu TOZER 1972 sichtbar, die durch schmale Leistenbildungen der Inneren Prismenschicht gebildet wird. Da die anderen Taxa der Desmoceratoidea, die mit der neuen Art vergesellschaftet sind und deren Schalen auch exzellent in ihrer primären Aragonitstruktur überliefert sind, keine Ritzstreifung aufweisen, geht dieses Merkmal in die Artdiagnose ein.

Schlüsselwörter: Ammonitina • Desmoceratoidea • Ritzstreifen • Madagaskar • Unter-Kreide

Abstract: The new ammonoid species *Desmoceras (Pseudouhligella) intrapunctatum* (Desmoceratoidea ZITTEL, 1895) is described and figured from the dark glauconitic marls of the Lower Albian of Ambatolafia (Mahajanga Basin of northwestern Madagascar). On the molds of its body chamber a well developed system of dotted lines is visible originally described from Palaeozoic ammonoids and nautiloids (= „Ritzstreifen“ SANDBERGER & SANDBERGER 1850 sensu TOZER 1972). These internal shell structures have been originated by small ridges of the inner prismatic layer as the result of an incomplete mineralization. „Ritzstreifen“ could not have observed in any other ammonoid species accompanied with *Desmoceras (Pseudouhligella) intrapunctatum*, despite of the same excellent aragonitic shell preservation. Therefore, this unique character is interpreted as taxonomically significant on species level.

Keywords: Ammonitina • Desmoceratoidea • Ritzstreifen • Madagascar • Lower Cretaceous

Einführung

Ein bis heute in seiner Terminologie umstrittener Merkmalskomplex der Cephalopoden-Schale (Nautiliden und Ammonoideen) ist die so genannte Runzelschicht (= „wrinkle layer“ FORD & CRICK 1897) bzw. sind die „Ritzstreifen“, die erstmals von KEYSERLING & KRUSENSTERN (1846) bei paläozoischen Ammonoideen beschrieben und durch SANDBERGER & SANDBERGER (1850) benannt wurden. Es besteht heute Konsens, dass es sich bei beiden Strukturen um spezielle Ausbildungen der Inneren Prismenschicht, nicht der Perlmutter-Schicht, wie HOUSE (1971), TOZER (1972) und TUREK (1975)

vermutet haben, handelt (BAYER 1974; DOGUZHAYEVA 1981; KEUPP 2000). Während SANDBERGER & SANDBERGER (1850) eine klare Trennung zwischen Ritzstreifung und Runzelschicht durch ihre ventrale bzw. dorsale Positionierung am Gehäuse postulierten, plädierten CLAUSEN (1969) und DOGUZHAYEVA (1981) dafür, beide Erscheinungsformen zu synonymisieren. TOZER (1972) sprach sich erneut für eine terminologische Trennung beider Strukturen aus, dem sich auch KULICKI (1996) anschloss, und definierte sie in Anlehnung an die ursprüngliche Beschreibung bei SANDBERGER & SANDBERGER (1850) wie folgt neu:

Anschrift des Verfassers: Helmut Keupp, Freie Universität Berlin, Institut für Geologische Wissenschaften, Malteserstr. 74-100, Haus D, D-12249 Berlin, e-mail <keupp@zedat.fu-berlin.de>.

Die **Runzelschicht** (= wrinkle layer) als eine dünne Schalenschicht mit einer an Fingerabdrücke erinnernden Ornamentierung, die dorsal auf der Außenseite der vorhergehenden Gehäusewindung aufgelagert wird. Die einzelnen Runzeln sind im Querschnitt asymmetrisch, steigen in Richtung der Gehäusemündung flach an, um nach vorne steil abzufallen. Fraglich bleibt, inwieweit strukturell abweichende Erscheinungen der Inneren Prismenschicht in derselben Position, wie z. B. die mehrschichtige Spiralstreifung bei Amaltheiden (= „Bauchstreifen“: QUENSTEDT 1881–1884), homologe oder analoge Bildungen sind (vergl. WALLISER 1970; KEUPP 2000). Runzelschichten wurden bei einer Vielzahl insbesondere paläozoischer und triadischer Taxa beschrieben (ERBEN 1960; CLAUSEN 1968; HOUSE 1971; WALLISER 1970; TOZER 1972; KORN 1985; KEUPP 2000). Nachweise bei Formen des Jura und der Kreide sind seltener (z.B. Graphoceraten: SENIOR 1971. *Holcophylloceras*: DOGUZHAEVA 1981; KEUPP 2000. *Amauroceras*: BAYER 1974; KEUPP 2000. *Quenstedtoceras*: KULICKI 1979. *Damesites*: DOGUZHAEVA 1981). Die Runzelschicht wird meist mit der Schwarzen Schicht (= „Black layer“) der Nautiliden gleichgesetzt, die im Mündungsbereich auf der Außenseite der vorhergehenden Gehäusewindung aufgelagert wird (DOGUZHAEVA & MUTVEI 1986; 1996; KLUG et al. 2004; KLUG & LEHMKUHL 2004), unterscheidet sich aber von ihr durch die aragonitische Mineralisierung.

Die **Ritzstreifen** sind dagegen runzelige Feinskulpturen auf der Innenseite der Wohnkammer, welche nicht nur dorsal im Überlappungsbereich der Gehäusewindungen angelegt werden, sondern den gesamten Innenraum auskleiden können. Sie werden in der Regel als feine Vertiefungen auf der Steinkern-Oberfläche überliefert. Auch ventral angelegte Ritzstreifen finden sich vornehmlich bei paläozoischen Taxa (z.B. *Manticoceras*, *Tornoceras*, *Maenioceras*: WALLISER 1970; HOUSE 1971), während jüngere Nachweise nur vereinzelt gelungen sind (*Megaphyllites*, *Nathorstites*: TOZER 1972; *Graphoceras*: SENIOR 1971; BAYER 1974).

Die Funktion beider Erscheinungsformen wird bei Nautiliden und Ammonoideen übereinstimmend als Rau-Effekt zur besseren Verankerung des Weichkörpers im Gehäuse interpretiert (WALLISER 1970; RISTEDT 1971; DOGUZHAEVA & MUTVEI 1986). LEHMANN (1990) führt für die Runzelschicht den treffenden Vergleich mit einer Räschen-Funktion an: der asymmetrische Querschnitt der Runzeln bietet dem Weichkörper beim Vorkriechen im Gehäuse entsprechenden Widerstand, während bei seinem Zurückziehen mit Hilfe des kräftigen Retraktormuskelsystems der Widerstand minimiert wird. Entsprechend finden sich Runzelschicht und Ritzstreifung bevorzugt bei gering skulptierten Taxa. Die zunehmende Bedeutung von Gehäuseskulpturen bei mesozoischen Ammonoideen (WARD 1981) ist möglicherweise für das seltenere Auftreten von Runzelschichten/Ritzstreifen bei jüngeren Vertretern mit verantwortlich. KEUPP (2000: 28) kann bei einem *Amauro-*

ceras aus dem Pliensbachium zeigen, dass mit ontogenetischem Einsetzen einer feinen Berippung die im frühen, glattschaligen Jugendstadien angelegte Runzelschicht nicht mehr ausgebildet wird.

Das spezifische Verteilungsmuster der Ritzstreifen in der Wohnkammer von Ammonoideen und Nautiliden zeigt, dass ihre Funktion unterschiedlich ist. Die großflächige Anlage im Mündungsbereich lässt sich analog zur Interpretation der Runzelschicht mit der gängigen Auffassung einer besseren Haftung des gesamten Weichkörpers im Gehäuse (Räschenfunktion LEHMANN 1990) erklären. Dagegen nutzt die Anheftung des dominanten dorsolateralen Retraktormuskels entlang der Nabelkante (vgl. DOGUZHAEVA & MUTVEI 1991; KEUPP 2000; U. RICHTER 2002) die Ritzstreifung als myoadhäsive Struktur zur längerfristigen Anheftung (BANDEL 1982; DOGUZHAEVA & MUTVEI 1986; LANDMAN & BANDEL 1985; WEITSCHAT 1986).

Material und Methoden

Aus dem Unter-Albium von Ambatolafia/NW-Madagaskar (Mahajanga-Becken) liegen dem Autor 24 Individuen einer neuen Desmoceratiden-Art, *Desmoceras* (*Pseudouhligella*) *intrapunctatum* n. sp., vor, deren Fehlstellen in der Original-Perlmutschale im Wohnkammerbereich deutliche Ritzstreifung erkennen lassen. Es handelt sich dabei um den ersten Nachweis echter Ritzstreifung bei einem kretazischen Ammoniten. Bei den übrigen mit *Desmoceras* (*Pseudouhligella*) *intrapunctatum* n. sp. vergesellschafteten Desmoceraten und Vertretern anderer Ammonoideen-Familien, die in gleich exzellenter Erhaltung vorliegen, konnte auch unter tausenden durchgesehener Exemplare keine entsprechende Ritzstreifung gefunden werden. Der Autor schließt sich daher der Auffassung WALLISERS (1970) an, dass die Anlage und spezifische Ausbildung der Ritzstreifung mindestens ein artspezifisches Merkmal darstellt. Die Struktur-Untersuchung der Schalen erfolgte mit einem REM (Stereoscan S 360).

Um die verkehrstechnisch schwer erreichbare Ortschaft Ambatolafia südlich Mahajanga/NW-Madagaskar befinden sich mehrere Abbaue in den fossilreichen glaukonitischen Mergeln und Tonsteinen des Unter-Albiums, deren Ammoniten und Nautiliden über Fossilienhändler weltweit zugänglich gemacht werden (A.E. RICHTER 2002). Auch das hier beschriebene Material stammt aus kommerziellen Importen der Firma Lars Berwald, Selent.

Die Postrift-Sedimente des Unter-Albiums enthalten in den glaukonitischen Horizonten eine hoch diverse Mollusken-Fauna eines offenen Schelfmilieus mit Gastropoden (KIEL 2006), Bivalven, Nautiliden, Belemniten und vor allem Ammonoideen. Die Schalen sind in ihrer primären Mineralogie und Struktur erhalten. Die nicht alterierte Perlmutter-Struktur der Ammonoideen-Schalen ist für deren bunt-schillerndes Irisieren ver-

antwortlich. Die systematische Beschreibung und stratigraphische Einstufung der artenreichen Ammonoideen-Fauna geht auf COLLIGNON (1949, 1963) zurück. Er unterschied im Unter-Albium dieser Region drei Bio-

zonen, die den dort klastischen Ablagerungen des Aptiums aufliegen. Sie enthalten folgende charakteristische Ammonoideen (Auswahl derzeit bevorzugt importierter Taxa):

Zone des <i>Douvilleiceras inaequinodum</i>	<i>Argonauticeras besairiei</i> COLL., <i>Eogaudryceras numidum</i> (COQ.), <i>Puzosia mozambica</i> COLL., <i>Beudanticeras ambanjabense</i> COLL., <i>Douvilleiceras mammillatum</i> (SCHLOTH.), <i>D. inaequinodum</i> PAR. & BON., <i>D. albense</i> (SPATH), <i>Trochleiceras magneti</i> (COLL.)
Zone des <i>Cleonicerias besairiei</i>	<i>Phylloceras</i> (<i>Hypophylloceras</i>) <i>velledae</i> (MICH.), <i>Phyllopachyceras</i> cf. <i>baborense</i> (COQ.), <i>Gaudryceras</i> aff. <i>varagurense</i> (KOSSM.), <i>Eotetragonites umbilicostriatus</i> COLL., <i>Puzosia saintoursi</i> COLL., <i>Beudanticeras arduennense</i> BREISTR., <i>Beudanticeras revoili</i> PERV., <i>Melchiorites falcistriatus</i> ANTH., <i>Desmoceras latidorsatum</i> (MICH.), <i>Neosilesites madagascariensis</i> COLL., <i>N. maximus</i> COLL., <i>N. ambatolafiensis</i> COLL., <i>N. cf. ampakabensis</i> COLL., <i>Cleonicerias besairiei</i> COLL., <i>C. inaequale</i> COLL., <i>C. quercifolium</i> (D'ORB.), <i>C. madagascariense</i> COLL., <i>Sanmartinoceras</i> sp., <i>Desmoceras</i> (<i>Pseudouhligella</i>) <i>intrapunctatum</i> n. sp.
Zone des <i>Pseudosonneratia sakalava</i>	<i>Pseudosonneratia sakalava</i> COLL.

Sedimentmatrix und Erhaltungszustand der hier beschriebenen Vertreter von *Desmoceras* (*Pseudouhligella*) *intrapunctatum* n. sp. entsprechen der bei Ambatolafia bevorzugt abgebauten Zone des *Cleonicerias besairiei*, so dass ihre stratigraphische Zuordnung zu diesem Horizont wahrscheinlich ist. Die bisher unbeschriebene *Desmoceras*-Art muss nach ihrer planulaten Gehäusemorphologie und dem deutlich bisinuosen Verlauf der Anwachslineen in die Untergattung *Pseudouhligella* MATSUMOTO, 1938 gestellt werden.

Systematische Paläontologie

Ordnung Ammonoidea ZITTEL, 1884
Unterordnung Ammonitina HYATT, 1889
Überfamilie Desmoceratoidea ZITTEL, 1895
Familie Desmoceratidae ZITTEL, 1895
Unterfamilie Desmoceratinae ZITTEL, 1895

Desmoceras (*Pseudouhligella*) *intrapunctatum* n. sp.

Abb. 1–3

- 2002 *Desmoceras medium* (JACOB). – RICHTER: 113, fig. 6.
non 1907 *Desmoceras* (*Latidorsella*) *latidorsatum* (MICHELIN, 1838 sp.) var. *media*. – JACOB: Taf. 4 Fig. 14a, b.
non 1963 *Desmoceras latidorsatum* (MICH.) var. *media* JACOB. – COLLIGNON: fig. 1180.

Derivatio nominis: Nach der im Punktreihen aufgelösten Ritzstreifung der Wohnkammer-Innenseite.

Holotypus: Vollständiges Gehäuse mit ausgebrochenem Mundsaum: PA-15167 (Sammlung H. KEUPP, Institut für Geologische Wissenschaften, Paläontologie, FU Berlin), Abbildung: Fig. 1A–C.

Maße des Holotypus:

Durchmesser: 68,2 mm; Relative Nabelweite: 22,7 %; Windungsbreite: 26,1 mm; Windungshöhe: 28,3 mm (W/H = 92 %); Einschnürungen: 12 auf der Außenwindung.

Stratigraphie: Unter-Albium, vermutlich Zone des *Cleonicerias besairiei*.

Material: Holotypus und 23 weitere Exemplare aus der Region um Ambatolafia, Mahajanga Becken/ NW-Madagaskar, aufbewahrt am Institut für Geologische Wissenschaften (Paläontologie, Sammlung H. KEUPP), Freie Universität Berlin (Tab. 1).

Diagnose: Mäßig weitnabeliger Desmoceratide (um 22 %) mit steiler Nabelkante und deutlich bisinuöser Anlage von Anwachsstreifen und Einschnürungen. Auf der Außenwindung treten durchschnittlich 12 Einschnürungen auf, die ventrolateral von Schalenwülsten begleitet werden. Der Windungsquerschnitt ist durch die Abplattung von Venter und Flanken zunächst trapezoid, bei Adulti infolge der zunehmenden Rundung der Ventralseite oval. Die Innere Prismenschicht entwickelt im vorderen Wohnkammerabschnitt und entlang des Nabelbuchs ein System von Ritzstreifen.

Diagnosis: Desmoceratid ammonite with a moderate wide umbilicus (ratio umbilical width to diameter about 22 %) and deep flattened umbilical edge. Bisinuuous growth lines and constrictions. 12 constrictions can be noted at the outer whorl connected with parallel running distinct bulgs crossing the ventro-lateral part of the shell. The whorl-section appears trapezoid during juvenile growth stage due to flattening of flanks and venter and become successively ovoid in adult specimens by increasing rounding of the ventral side. Inner prismatic layer with ritzstreifen of fine dotted lines on the mould of the last part of the body chamber and along the umbilical edges.

Beschreibung: Die bis ca. 7 cm groß werdenden, skulpturlosen Gehäuse zeigen bei einem abgerundet recht-eckigen bis trapezoiden Windungsquerschnitt (Windungsbreite: Windungshöhe 81–96 %, durchschnittlich 88,4 %) und mäßig weitem Nabel (durchschnittlich 23,4 %) deutlich abgeplattete Flanken. Die maximale Windungsbreite liegt nahe dem gerundeten Umbilikalwulst.

Tab. 1. Gehäusemaße des Typusmaterials von *Desmoceras (Pseudouhligella) intrapunctatum* n. sp.

Sammlungsnummer	Durchmesser (mm)	Nabelweite (mm) / %	Windungsbreite/ Windungshöhe mm (%)	Einschnürungen / letzte Windung
PA-15167 (Holotypus)	68,2	15,5 / 22,7	26,1 : 28,3 (92,2)	12
MAo-412	68,6	16,3 / 23,8	26,5 : 30,1 (88)	13
MAo-379	66,6	15,4 / 23,1	25,6 : 28,5 (89,8)	13
PA-27316	58	12,8 / 22	23,1 : 26,7 (86,5)	13
PA-20914	52,4	11,3 / 21,6	21,7 : 25,7 (84,4)	10
MAo-326	59,4	13,3 / 22,4	22,3 : 27,6 (80,8)	13
MAo-1090	52	10,9 / 21	21,2 : 23,9 (88,7)	13
MAo-1100	51,25	10,8 / 21,1	22,3 : 25,7 (86,8)	14
PA-20921	50,1	11,05 / 22	21 : 24,1 (87,1)	12
PA-20206	32,2	7,6 / 23,6	14,3 : 15,4 (92,8)	11
MAo-1021	43,4	7,8 / 18	18,6 : 20,8 (89,4)	13
PA-20909	33,5	7,2 / 21,5	15,7 : 17,5 (89,7)	12
PA-27317	46,3	10,4 / 22,5	19,4 : 22,4 (86,6)	13
PA-16156	47,4	10,8 / 22,8	20,45 : 22,65 (90,3)	14
MAo-360	37,95	8,3 / 21,9	16,9 : 18,45 (91,6)	12
PA-15241	33,4	7,85 / 23,5	15,2 : 16,5 (92,1)	11
PA-16598	37,6	9,2 / 24,5	15,1 : 18,45 (81,8)	11
PA-20207	31,5	7,15 / 22,7	13,9 : 15,3 (90,8)	8
PA-17734	32,3	7,6 / 23,5	12,7 : 14,5 (87,6)	8
PA-16161	35,7	7,8 / 21,8	15 : 16,9 (88,8)	10
MAo-359	40,9	9,1 / 22,2	16,2 : 19 (85,3)	12
PA-15251	34,8	8,8 / 25,3	14,9 : 15,5 (96,1)	12
PA-27319	37,1	8,45 / 22,8	15,9 : 18,1 (87,8)	12
PA-19189	35,35	7,5 / 21,2	14,65 : 17,1 (85,7)	(9)
durchschnittlich		/ 22,4	(88,4)	11,8

Die Nabelkante ist steil und abgeplattet. Die gerundete Ventralseite ist bei juvenilen Exemplaren (Fig. 1E) deutlich, bei größeren Individuen mäßig abgeplattet (Fig. 1B, C). Die Gehäuse sind mesodom mit einer Wohnkammerlänge von 210–220°. Die Anwachslineien ziehen im dorsalen Flankendrittel zungenförmig nach vorne, so dass ihr Gesamtverlauf bisinuos wird. Pro Millimeter treten 4–7 Anwachslineien auf, von denen 2–3 in unregelmäßigen Abständen (0,5–1 mm) stärker hervortreten. Der Verlauf der Anwachslineien lässt in jedem Wachstumsstadium im dorsalen Drittel der Mündung einen Apophysen-ähnlichen Vorsprung entstehen, der jedoch im Gegensatz zu mikroconchen Gehäusen kein ausschließlich terminales Element darstellt. Durchschnittlich befinden sich auf der Außenwindung 11–13 kräftige, ebenfalls deutlich bisinuos geschwungene Einschnürungen, die nur auf dem Steinkern sichtbar sind und sich in der inneren (dorsalen) Flankenhälfte stark abschwächen. Jedoch ist ihre Position auch bei Schalenhaltung äußerlich erkennbar, da ihre aborale Begrenzung auf der äußeren Flankenhälfte und auf der Ventralseite wulstartig aufgewölbt ist. Diese interimistischen Mündungslippen verebben – wie die innere Scha-

lenverdickung, welche die Einschnürungen hervorrufen – im Verlauf der inneren Flanke und sind deshalb vor allem auf der Ventralseite des Gehäuses relevant (Fig. 1D).

Charakteristisch sind die auf dem Steinkern erkennbaren Ritzstreifen, die etwa im selben Rhythmus wie die kräftigeren Anwachslineien der Schalenaußen-seite (2–3 pro Millimeter) auftreten. Auf dem dunklen Steinkern sind sie in Form feiner, in Punkte und Striche aufgelöster Linien erkennbar. Im hinteren Wohnkammerabschnitt bleiben sie auf den Bereich der Umbilikal-kante beschränkt. Sie bilden dort einen deutlich nach vorne weisenden Bogen, der an der Nabelkante zunächst noch parallel mit den Anwachslineien verläuft, um nach Passieren der Nabelschulter zunächst scharf nach hinten umzubiegen und im inneren Flankendrittel auszuklingen. Die Anwachslineien der Schalenoberfläche erreichen dagegen in diesem rückwärts gerichteten Ausklingen der Ritzstreifen ihre maximale adorale Ausbuchtung. Vom Mündungsbereich aus bis maximal eine viertel Windung zurückreichend breiten sich die Ritzstreifen von der Nabelkante über die gesamte Wohnkammer aus. Die annähernd parallel zur Anwachsstreifung der

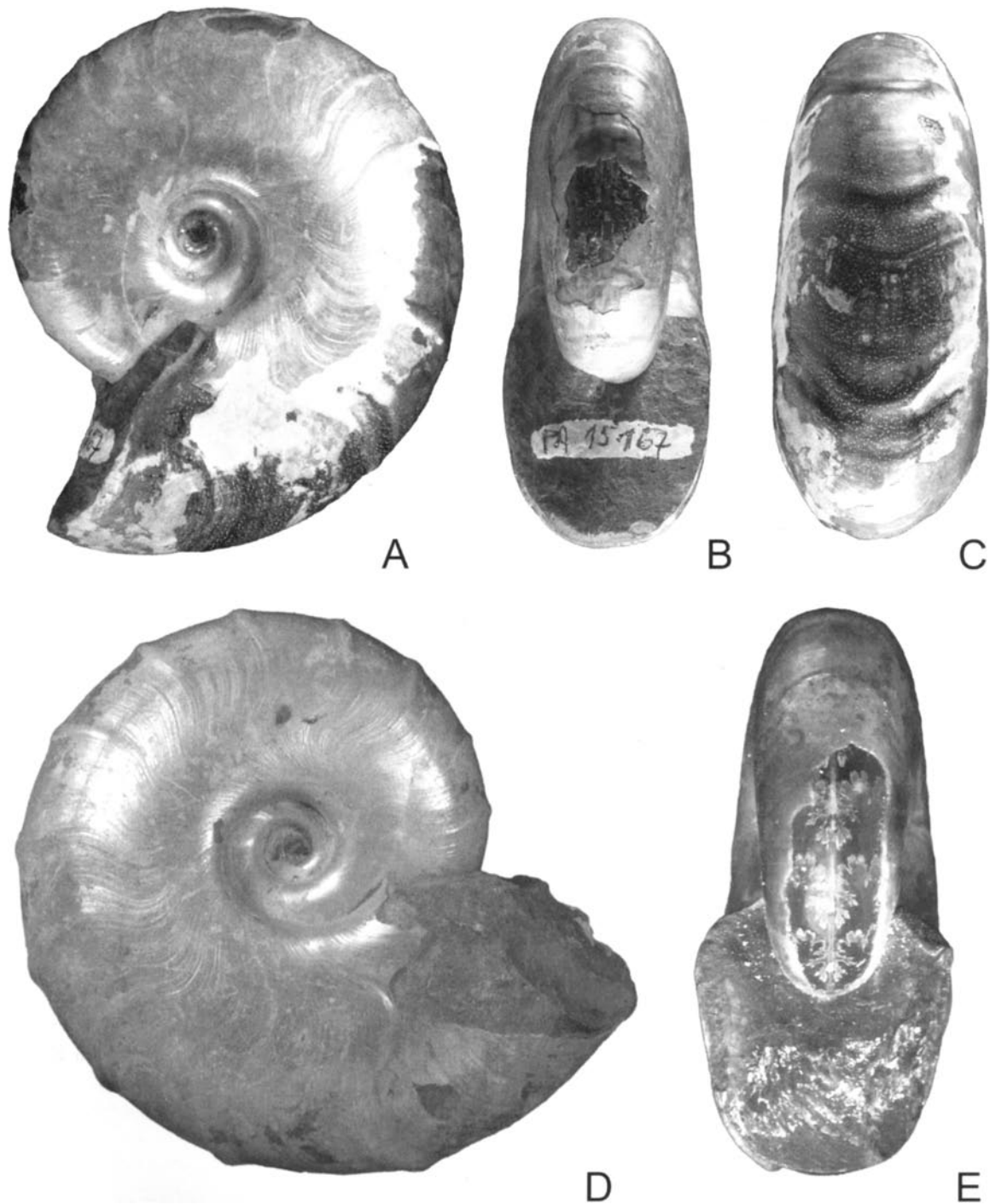


Abb. 1. *Desmoceras (Pseudouhligella) intrapunctatum* n. sp. aus dem Unter-Albium von Ambatolafia/ NW-Madagaskar. **A–C.** Holotypus (PA-15167) in Lateral- und Ventralansicht. Bei den adulten Individuen ist der Windungsquerschnitt infolge der zunehmend ventralen Abrundung oval. Durchmesser 68 mm; **D.** 67 mm großes, annähernd vollständiges Exemplar in Perlmuttschalen-Erhaltung (MAo-412); **E.** Bei juvenilen Exemplaren (PA-15241, 33 mm Durchmesser) ist der Windungsquerschnitt typisch trapezoidal.

Fig. 1. *Desmoceras (Pseudouhligella) intrapunctatum* n. sp. from the Lower Albian of Ambatolafia, NW Madagascar. **A–C.** Holotype (PA-15167) in lateral and ventral view. The whorl section of the adult specimen becomes ovoid due to increasing roundness of ventral side. Diameter 68 mm. **D.** Nearly complete specimen (MAo-412) showing the original aragonitic shell structure (mother of pearl); diameter 67 mm. **E.** The whorl section of the juvenile specimen (PA-15241, diameter 33 mm) exhibits the characteristic trapezoid outline.

Schalenoberfläche verlaufenden gepunkteten Linien gehen sowohl in den Schalenabschnitten zwischen den Einschnürungen, als auch in den Einschnürungen selbst über die gesamte Flanke und über die Ventralseite hinweg (Fig. 2A–D). Während die ventrale und laterale Ritzstreifung in den vorderen 60° kräftig entwickelt ist, werden die Punktlinien im Verlauf des aboral anschließenden 30°-Sektors zunehmend dünner und klingen allmählich aus, so dass in dem verbleibenden hinteren Teil (110–120°) die Ritzstreifung auf den Nabelbug beschränkt bleibt (Fig. 2E, F).

Die Untersuchung der Schale mit dem Raster-Elektronenmikroskop zeigt eine diagenetisch unveränderte Struktur mit unverfüllten Mikrobohrspuren. Die äußere Prismenschicht ist bei den Außenwindungen in der Regel abgeblättert. Das in Abhängigkeit von der Gehäuseposition unterschiedlich dicke Ostrakum liegt in seiner charakteristischen Perlmutter-Struktur aus 6–7 µm breiten Stapeln von Aragonitplättchen vor. Die Einschnürungen werden durch deutliche Verdickungen der Perlmutter-Schicht hervorgerufen (vgl. BIRKELUND 1980). Struktur und Dicke der einlagigen Inneren Prismenschicht ändern sich innerhalb der Wohnkammer sehr deutlich. Zwischen den Einschnürungen erreichen die 5–10 µm breiten, streng senkrecht orientierten Aragonitprismen im ventrolateralen Gehäuseabschnitt Längen von mehr als 120 µm, um im Bereich der Einschnürungen keilförmig auszudünnen. Die Innere Prismenschicht erreicht dort teilweise nur 20–30 µm (Fig. 3 D). Die Innenflächen der vorderen Wohnkammer bzw. entlang des Dorsolateralbuchs, die durch Ritzstreifen charakterisiert sind, zeigen lediglich eine rudimentäre Innere Prismenschicht, die durch einzelne 5–25 µm breite Leisten von 10–20 µm Höhe gebildet wird (Fig. 3A, B), die teils der Perlmutter-Schicht unmittelbar aufliegen, teils in eine dünne, geschlossene Lage von radialen Prismen (um 10 µm dick) eingebunden sind (Fig. 3E, F). Die Leisten der Ritzstreifung werden aus unvollkommen auskristallisierten prismatischen Skelettkristallen (= „Whiskers“ von 0,1–0,2 µm Stärke: Fig. 3C) aufgebaut und stellen eine initiale, noch unvollständige Mineralisation der Inneren Prismenschicht dar. Die Höhe der Leisten beträgt bis zu 20 µm. Bei vollständiger Minerali-

isation der Inneren Prismenschicht werden die ursprünglich im Mündungsbereich auch bei juvenilen Individuen ausgebildeten Ritzstreifen (Fig. 2 C, D) in die zunehmend komplett mineralisierte, einheitliche Innere Prismenschicht integriert und dadurch im hinteren Wohnkammerbereich spurlos eliminiert.

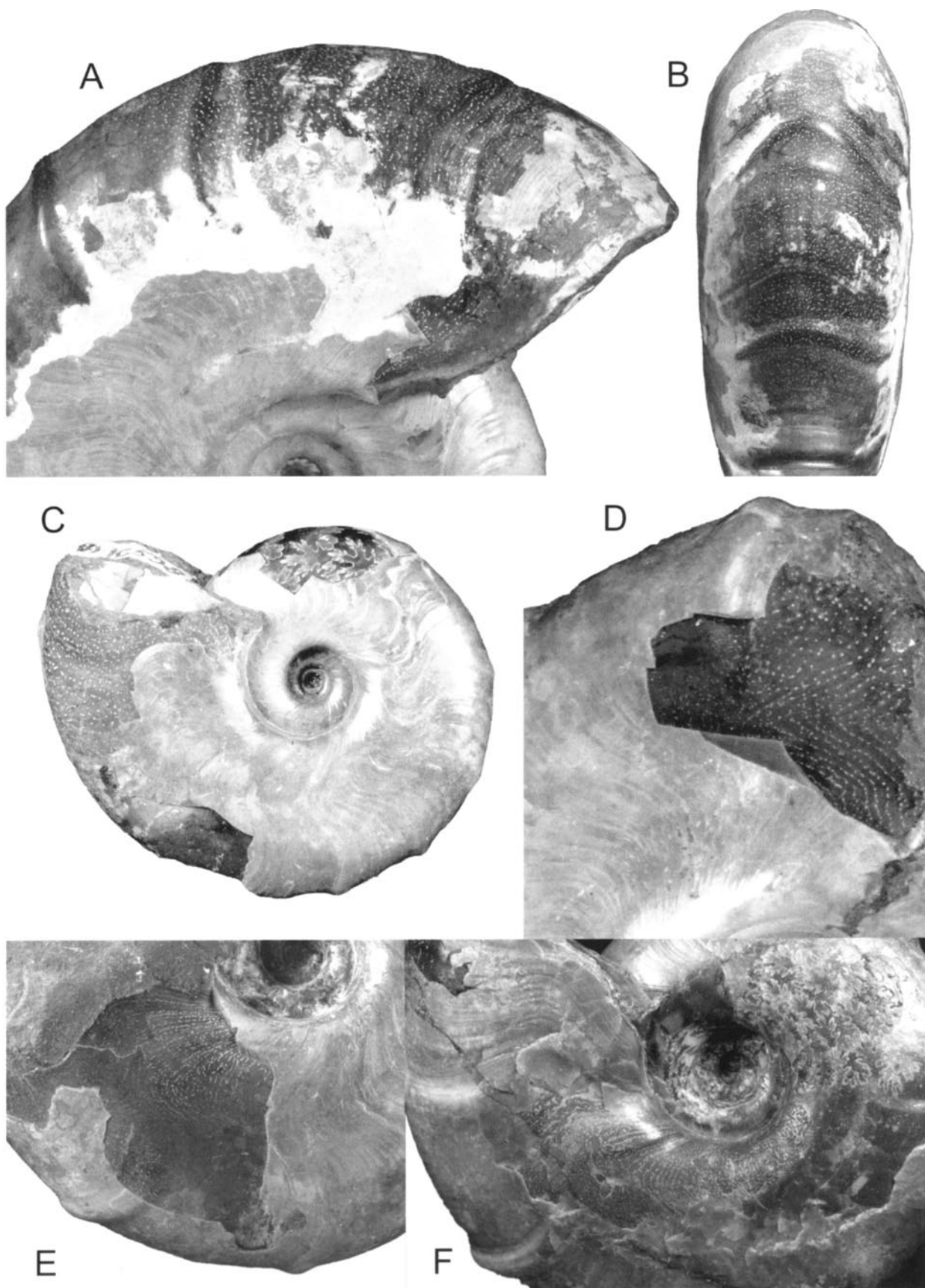
Differentialdiagnose: Die neue Art ist durch das Auftreten der Ritzstreifung charakterisiert, die bisher bei keinem anderen Taxon der Desmoceratoidea bekannt ist. Sie ist nicht vergleichbar mit der bei *Damesites* aus der Ober-Kreide beschriebenen Runzelschicht, die lediglich auf den Überlappungsbereich der Gehäusewindungen beschränkt ist (DOGUZHAYEVA 1981). Die Gehäusemorphologie erinnert an *Desmoceras latidorsatum* (MICHELIN) var. *media* JACOB, 1907, das von COLLIGNON (1963: Fig. 1180) aus dem Mahajanga-Becken beschrieben wurde, unterscheidet sich aber durch die deutlich ausgeprägte bisinuöse Anlage von Anwachsflächen und Einschnürungen. Die nur einfach geschwungenen Einschnürungen bei *Desmoceras latidorsatum* (MICHELIN) var. *media* JACOB zeigen die tatsächliche Zugehörigkeit in den Formkreis von *Desmoceras latidorsatum* (MICHELIN), dessen Windungsquerschnitt einer starken Variabilität unterliegt. Tabelle 2 zeigt einige metrische Vergleichswerte aus dem Formkreis von *Desmoceras latidorsatum* (MICHELIN 1838).

Vermutungen, die vorliegende Art sei das mikroconche Pendant zu *Desmoceras latidorsatum* MICHELIN (vgl. A. RICHTER 2002), sind eher unwahrscheinlich, da 1) die charakteristischen Unterschiede im Gehäusebau beider Formen bereits die frühen ontogenetischen Stadien betreffen und 2) die scheinbaren Mündungsapophysen bei *Desmoceras* (*Pseudouhligella*) *intrapunctatum* n. sp. aus der artspezifischen Konfiguration der Anwachsflächen resultieren und permanent auch während der präadulten Wachstumsphasen vorhanden sind. Bei den mikroconchen Desmoceratoidea (z. B. bei den Hauericeratinen oder bei *Yokohamaoceras* WRIGHT & MATSUMOTO, 1954) werden die Apophysen nur terminal angelegt.

Die neue Art ähnelt in der Anlage von Anwachsflächen und Einschnürungen dem *Desmoceras* (*Pseudouhligella*) *mahabobokensis*, das COLLIGNON (1961)

Abb. 2. Die Ritzstreifung von *Desmoceras* (*Pseudouhligella*) *intrapunctatum* n. sp. wird nach Entfernen der Schale auf der Steinkern-Oberfläche sichtbar: Im vorderen Abschnitt der Wohnkammer (letzte 1/4 Windung) kleidet sie die gesamte Schaleninnenseite aus. **A, B.** Holotypus (PA-15167) in Lateral- und Ventralansicht. **C–E.** Auch bei kleineren (subadulten) Individuen ist der vordere Wohnkammer-Abschnitt mit Ritzstreifen versehen (C: PA-16598, Durchmesser 37,5 mm; D: MAO-360, Durchmesser 38 mm; E: PA-27316, Durchmesser 58 mm). **F.** Entlang des Nabelbuchs können die Ritzstreifen bis unmittelbar vor das letzte Septum zurückreichen (MAO-379, Durchmesser 66,5 mm).

Fig. 2. The “ritzstreifen” of *Desmoceras* (*Pseudouhligella*) *intrapunctatum* n. sp. are visible on the mold after removing the shell: It covers the inner surface of the entire adoral part of the body chamber (about the last 1/4 whorl). **A, B.** Holotype (PA-15167) in lateral and ventral view. **C–E.** The inner surface of the anterior body chamber exhibits ritzstreifen also in subadult specimens (C: PA-16598, diameter 37.5 mm; D: MAO-360, 38 mm in diameter; E: PA-27316, 58 mm in diameter). **F.** The “ritzstreifen” are present inside the entire body chamber only along the umbilical edge running back to the last septum (MAO-379, diameter 66.5 mm).

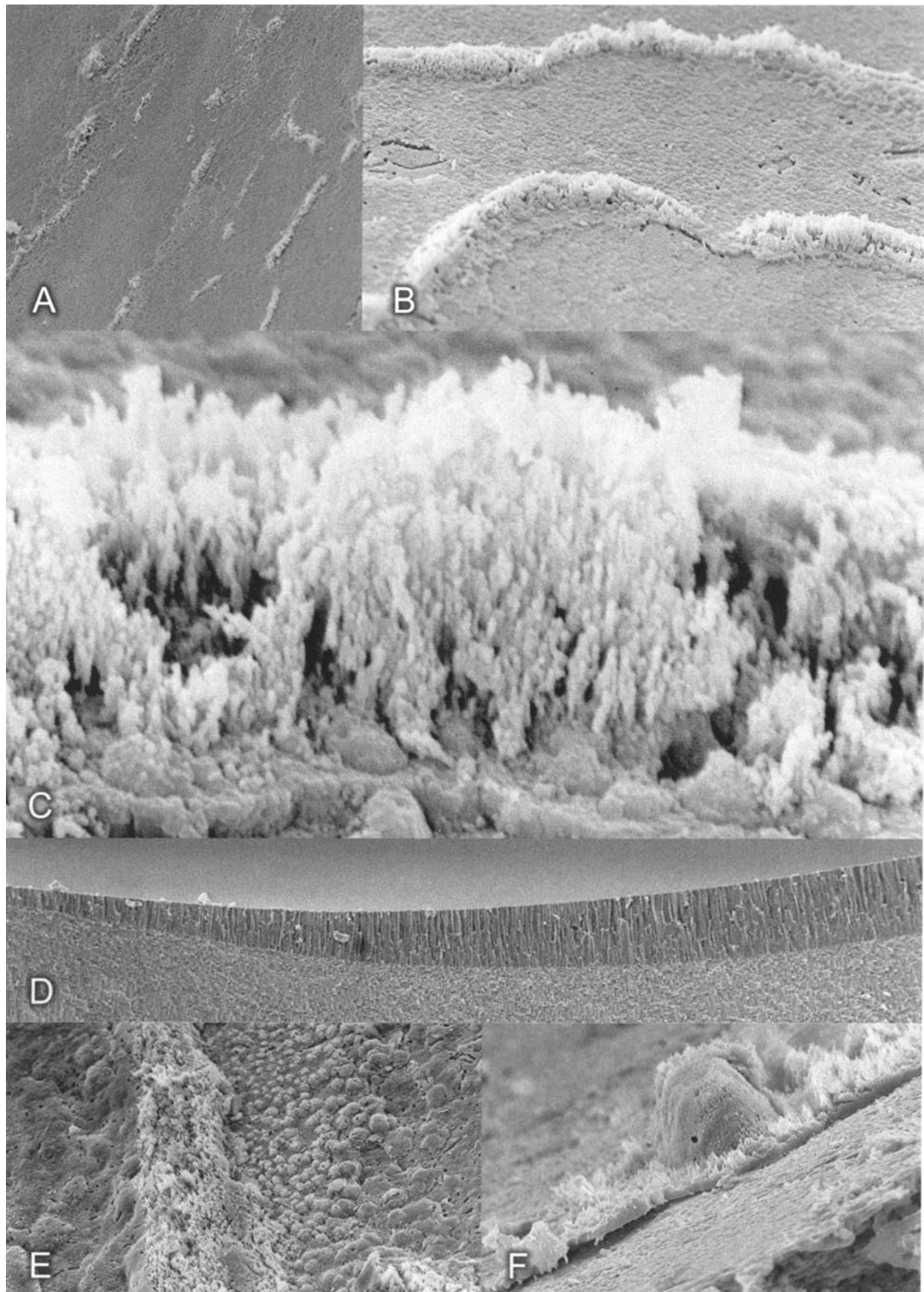


Tab. 2. Metrische Vergleichswerte aus dem Formenkreis um *Desmoceras*.

<i>Desmoceras latidorsatum</i> Abbildung bzw. Sammlungsnummer (coll. Keupp)	Durchmesser (mm)	Nabelweite (mm) / %	Windungsbreite / Windungshöhe mm (%)	Einschnürungen / letzte Windung
COLLIGNON 1963, Fig. 1180 var. <i>media</i>	55	12 / 22	22 : 26 (84,6)	? 10–11
COLLIGNON, 1963, Fig. 1176 <i>D. latidorsatum</i>	113	26 / 23	45 : 53 (84,9)	? 7
COLLIGNON 1963, Fig. 1178 <i>D. latidorsatum</i> s. strictu	46	10 / 21,7	22 : 22 (100)	?
COLLIGNON 1963, Fig. 1179 <i>D. latidorsatum</i>	44	8 / 18	19 : 21 (90,5)	?
COLLIGNON 1963, Fig. 1177 var. <i>inflata</i> BREIST.	50	8 / 16	27 : 25 (108)	?
COLLIGNON 1961, Fig. 3500 var. <i>inflata</i> BREIST.	56	14 / 25	30 : 27 (111)	?
MAo-323	79,2	16,6 / 21	36,53 : 37,5 (97,4)	7
MAo-866	64,7	13,2 / 20,4	31,2 : 31,9 (97,8)	8
PA-14229	70	16,4 / 23,4	34,3 : 33,5 (102,4)	? 7
PA-27259	64,4	14,9 / 23,1	29,1 : 29,2 (99,7)	10
PA-17702	44,5	9,2 / 20,7	25,3 : 22 (115)	7
Pa-17704	47,7	10,25 / 21,5	24,4 : 23 (106,1)	11
PA-17712	41	9 / 22	20,3 : 19,1 (106,3)	13
PA-19164	53,1	10,9 / 20,5	27,8 : 27,4 (101,5)	? 7
PA-19169	43,4	9,95 / 22,9	22 : 20,3 (108,4)	7–8
<i>Pseudouhligella mahabobokensis</i> COLLIGNON, 1961				
Holotypus, Nr. 3526	98	28 / 29	48 : 48 (100)	> 8
<i>Pseudouhligella japonica</i> (YABE, 1904)				
aus WRIGHT et al. 1996: S. L 85/3a	61	6,5 / 10,7	22 : 30 (73)	7–8

Abb. 3. *Desmoceras (Pseudouhligella) intrapunctatum* n. sp.: Auf der Schalen-Innenseite erscheinen die Ritzstreifen unter dem REM als schmale, unregelmäßige Leisten, die durch eine initiale, unvollständige Mineralisation (prismatische Skelettkristalle) der Inneren Prismenschicht entstehen. **A.** Ritzstreifen oberhalb des Nabelbuchs, Bildbreite 5,2 mm. **B.** Bildbreite 95 µm. **C.** Aragonit-Whisker, Bildbreite 14 µm. Die Ritzstreifen können unmittelbar der Perlmutter-Schicht aufsitzen (**E.** im Bild rechts neben dem Ritzstreifen ist die an ein Kopfsteinpflaster erinnernde innere Oberfläche der Perlmutter-Schicht erkennbar, Bildbreite 125 µm), oder in eine dünne Lage von Aragonitprismen integriert sein (**F.** Bildbreite 60 µm). Die Ritzstreifung wird bei der vollständigen Mineralisation im hinteren Wohnkammer-Abschnitt in die gut entwickelte Innere Prismenschicht spurlos integriert: **D.** Ausschnitt der Inneren, 120 µm dicken Prismenschicht, die über der verdickten Perlmutter-Schicht einer Einschnürung (im Bild links) auf 30 µm ausdünnst; Bildbreite 1,35 mm. – Aufnahmen A–D, F: PA-16161 bei ca. 32 mm Gehäusedurchmesser, E: MAo-1100, nahe dem Nabelbug bei 47 mm Durchmesser.

Fig. 3. *Desmoceras (Pseudouhligella) intrapunctatum* n. sp.: Using the SEM, the "ritzstreifen" form small, irregularly arranged ridges on the inner shell-surface constructed by prismatic whisker-crystals due to an incomplete initial mineralization of the inner prismatic layer. **A.** "Ritzstreifen" near the umbilical edge, display detail 5, 2 mm. **B.** Detail, width of picture 95 µm. **C.** Aragonitic whisker-crystals, display detail 14 µm. The "ritzstreifen" cover the underlying ostracum (mother-of-pearl-layer) sometimes immediately which is recognizable by the cobble-stone like structure (**E.** display detail 125 µm), sometimes it is involved in a small incompletely mineralized initial cover of inner prismatic layer, respectively (**F.** display detail 60 µm). After the complete mineralization of the inner prismatic layer, the previously built "ritzstreifen" have been integrated without leaving any traces: **D.** View on the 120 µm thick completely mineralized inner prismatic layer which becomes reduced (leftside in picture) to about 30 µm thickness below a constriction; display detail 1355 µm. – A–D, F: PA-16161 at about diameter of 32 mm, E: MAo-1100, near the umbilical edge at diameter of 47 mm.



aus dem Unter-Cenomanium Madagaskars beschrieben hat, unterscheidet sich aber durch seine geringere Gesamtgröße, eine geringere Nabelweite und den höheren Windungsquerschnitt (Tab. 2).

Die Typusart der Untergattung, *Desmoceras* (*Pseudouhligella*) *japonica* (YABE, 1904), stammt mutmaßlich aus dem Cenomanium, kommt aber auch im höheren Albium vor (MURPHY & RODDA 1996). Sie wurde ursprünglich als *Desmoceras dawsoni* WHITEAVES, 1900 var. *japonica* beschrieben. *D. (P.) poronai-cum* (YABE, 1904) ist ein jüngeres Synonym zu *D. (P.) japonica* (vgl. MATSUMOTO & NISHIDA 2004). Von *D. (P.) japonica* unterscheidet sich *Desmoceras (Pseudouhligella) intrapunctatum* n. sp. deutlich durch die größere Nabelweite, die niedrigere Windungshöhe, den gerundeten juvenilen Windungsquerschnitt (vergl. KAWABE & HAGGART 2003) sowie eine steilere Nabelkante (Tab. 2).

Die von MCLEARN (1972) aus dem Albium Nordamerikas beschriebenen Arten der Untergattung *Pseudouhligella*: *D. (P.) bearkinense* MCLEARN, 1972, *D. (P.) dawsoni* (WHITEAVES, 1884) und *D. (P.) subzeanum* MCLEARN, 1972 unterscheiden sich durch ihren engeren Nabel, eine geringere Amplitude der bisinuösen Anwachslien und Einschnürungen sowie die Anlage der Einschnürungen, welche ohne nennenswerte Abschwächung bis zur Nabelkante ziehen. *D. (P.) barryae* (ANDERSON, 1958) und *D. (P.) argonauticum* (ANDERSON, 1958) unterscheiden sich durch ihre Engnabeligkeit und den auch im juvenilen Stadien gerundeten Windungsquerschnitt (vgl. MURPHY & RODDA 1960).

Dank

Herrn Lars Berwald, Selent, sei für die Unterstützung bei der Beschaffung der Ammoniten, Herrn Jan Evers, FU Berlin, für die Hilfe bei der Erstellung der Abbildungen gedankt. Mein herzlicher Dank gebührt den Reviewern Dr. J. Lehmann, Bremen, und Dr. G. Schweigert, Stuttgart, für ihre konstruktiven Anregungen.

Literatur

- BANDEL, K. 1982. Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken. – *Facies* **7**: 1–198.
- BAYER, U. 1974. Die Runzelschicht – ein Leichtbauelement der Ammonitenschale. – *Paläontologische Zeitschrift* **48** (1/2): 6–15.
- BIKELUND, T. 1980. Ammonoid shell structure. – In: HOUSE, M.R. & SENIOR, J.R., eds., *The Ammonoidea*. – Systematics Association Special Volume **18**: 177–214.
- CLAUSEN, C.-D. 1968. Oberdevonische Cephalopoden aus dem Rheinischen Schiefergebirge, I. Orthoceratida, Bactritida. – *Palaeontographica* (A) **128**: 1–86.
- COLLIGNON, M. 1949. Recherches sur les faunes albiennes de Madagascar, I. L'Albien d'Ambarimanga. – *Annales Géologiques de Madagascar* **16**: 1–128.
- COLLIGNON, M. 1961. Ammonites Néocrétacées du Menabe (Madagascar), VII.-Les Desmoceratidae. – *Annales Géologiques de Madagascar* **31**: 1–115.
- COLLIGNON, M. 1963. Atlas des fossils caractéristiques de Madagascar (Ammonites), Fasc. X (Albien). – 185 S., Tananarive (Service Géologique).
- DOGUZHAYEVA, L.A. 1981. The wrinkle-layer of the ammonoid shell. – *Palaeontological Journal* **1981** (1): 26–35.
- DOGUZHAYEVA, L. & MUTVEI, H. 1986. Functional interpretation of inner shell layers in Triassic ceratid ammonites. – *Lethaia* **19**: 195–209.
- DOGUZHAYEVA, L. & MUTVEI, H. 1991. Organization of the soft body in *Aconeceras* (Ammonitina), interpreted on the basis of shell morphology and muscle scars. – *Palaeontographica* (A) **218**: 17–33.
- DOGUZHAYEVA, L. & MUTVEI, H. 1996. Attachment of the body to the shell in ammonoids. – In: LANDMAN, N.; TANABE, K. & DAVIS, R.A., eds., *Ammonoid Paleobiology*: 43–63; New York (Plenum Press).
- ERBEN, H.K. 1960. Primitive Ammonoidea aus dem Unterdevon Frankreichs und Deutschlands. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **110**: 1–128.
- FORD, A.H. & CRICK, G.C. 1897. Catalogue of the Fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History), part 3: 33 + 303 S.; London.
- HOUSE, M. 1971. The goniote wrinkle-layer. – *Smithsonian Contributions to Paleobiology* **3**: 23–32.
- HYATT, A. 1889. Genesis of the Arietidae. – *Smithsonian Contributions to Knowledge* **673**: XI + 238.
- JACOB, C. 1907. Études paléontologiques et stratigraphiques sur la partie moyenne des terrains crétacés dans les Alpes françaises et les régions voisines. – *Annales de l'Université de Grenoble* **19** (2): 221–534.
- KAWABE, F. & HAGGART, J.W. 2003. The ammonoid *Desmoceras* in the Upper Albian (Lower Cretaceous) of Japan. – *Journal of Paleontology* **77** (2): 314–322.
- KAYSERLING, A. & KRUSENSTERN, P. 1846. Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora-Land im Jahre 1843. – 465 S., St. Petersburg.
- KEUPP, H. 2000. Ammoniten, paläobiologische Erfolgsspiralen. – 164 S., Stuttgart (Thorbecke).
- KIEL, S. 2006. New and little-known gastropods from the Albian of the Mahajanga Basin, Northwestern Madagascar. – *Journal of Paleontology* **80** (3): 455–476.
- KLUG, C.; KORN, D.; RICHTER, U. & URLICHS, M. 2004. The black layer in Cephalopods from the German Muschelkalk (Triassic). – *Palaeontology* **47** (6): 1407–1425.
- KLUG, C. & LEHMKUHL, A. 2004. Soft-tissue attachment structures and taphonomy of the Middle Triassic nautiloid *Germanonautilus*. – *Acta Geologica Polonica* **49** (2): 243–258.
- KORN, D. 1985. Runzelschicht und Ritzstreifung bei Clymenien (Ammonoidea, Cephalopoda). – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* **1985** (9): 533–541.
- KULICKI, C. 1979. The ammonite shell: its structure, development and biological significance. – *Palaeontologica Polonica* **39**: 97–142.
- KULICKI, C. 1996. Ammonoid shell microstructure. – In: LANDMAN, N.H.; TANABE, K. & DAVIS, R.A., eds., *Ammonoid Paleobiology*: 65–101, New York/London (Plenum Press).
- LANDMAN, N. & BANDEL, K. 1985. Internal structures in the early whorls of Mesozoic ammonites. – *American Museum Novitates* **2823**: 1–21.
- LEHMANN, U. 1990. Ammoniten, Leben zwischen Skylla und Charybdis. – *Haeckel-Bücherei* **2**. – 257 S., Stuttgart (Enke).
- MATSUMOTO, T. 1938. Preliminary notes on some of the more important fossils among the Gosyoneura fauna. – *Journal of the Geological Society of Japan* **45**: 13–24.
- MATSUMOTO, T. & NISHIDA, T. 2004. A revised taxonomy of the ammonoid genus *Desmoceras* from Japan and southern Sakhalin. – *Proceedings of the Japan Academy* (B) **80**: 225–229.
- MCLEARN, F.H. 1972. Ammonoids of the Lower Cretaceous Sandstone Member of the Haida Formation, Skidegat Inlet, Queen Charlotte Islands, Eastern British Columbia. – *Geological Survey of Canada Bulletin* **188**: 1–78.

- MICHELIN, H. 1838. Note sur une argile dependant du Gault, observée au Gaty, commune de Gérodot. département de l'Aube. – Mémoires de la Société Géologique de France (1) **3**: 97–103.
- MURPHY, M.A. & RODDA, P.U. 1960. Mollusca of the Cretaceous Bald Hills Formation of California: Part 1. – Journal of Paleontology **34** (5): 835–858.
- MURPHY, M.A. & RODDA, P.U. 1996. The Albian-Cenomanian boundary in northern California. – Bulletin of the Geological Society of America **108** (2): 235–250.
- QUENSTEDT, F.A. 1881–1884. Petrefaktenkunde Deutschlands, Leipzig (Fues).
- RICHTER, U. 2002. Gewebeansatz-Strukturen auf pyritisierten Steinkernen von Ammonoideen. – Geologische Beiträge Hannover **4**: 1–113.
- RICHTER, A.E. 2002. Madagaskars schönste Ammoniten. – Fossilien **2002** (2): 110–116.
- RISTEDT, H. 1971. Zum Bau der orthoceriden Cephalopoden. – Palaeontographica (A) **137**: 155–195.
- SANDBERGER, G. & SANDBERGER, F. 1850–1856. Systematische Beschreibung und Abbildung der Versteinerungen des Rheinischen Systems in Nassau. – 136 S., Wiesbaden.
- SENIOR, J.R. 1971. Wrinkle-layer structures in Jurassic ammonites. – Palaeontology **14** (1): 107–113.
- TOZER, E.T. 1972. Observations on the shell structure of Triassic ammonoids. – Palaeontology **15** (4): 637–654.
- TUREK, V. 1975. Genus *Kosovoceras* gen. n. in the Silurian of Central Bohemia (Nautiloidea). – Sbornik Geologických Vedeckých, Paleontologie **17**: 7–44.
- WALLISER, O.H. 1970. Über die Runzelschicht bei Ammonoidea. – Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie **5** (H. Martin-Festschrift): 115–126.
- WARD, P. 1981. Shell sculpture as a defensive adaptation in ammonoids. – Paleobiology **7**: 96–100.
- WEITSCHAT, W. 1986. Phosphatisierte Ammonoideen aus der mittleren Trias von Central-Spitzbergen. – Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Hamburg **61**: 249–279.
- WRIGHT, C.W. & MATSUMOTO, T. 1954. Some doubtful Cretaceous ammonite genera from Japan and Saghalien. – Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University (D) **4**: 107–134.
- WRIGHT, C.W.; CALLOMON, J.H. & HOWARTH, M.K. 1996. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4 (revised). – 362 S., Lawrence, KS (The Geological Society of America & The University of Kansas).
- YABE, H. 1904. Cretaceous Cephalopoda from the Hokkaido, part 2. – Journal of the College of Science, Imperial University of Tokyo **20**: 1–45.
- ZITTEL, K.A. 1884. Handbuch der Paläontologie, Band 1: 329–522 (Cephalopoda); München/ Leipzig (Oldenbourg).
- ZITTEL, K.A. 1895. Grundzüge der Paläontologie. – VIII + 971 S.; München/ Leipzig (Oldenbourg).

Manuskripteingang / manuscript received 22. 4. 2008;
Manuskriptannahme / manuscript accepted 17. 10. 2008.