

# Organische Lamellen in einem Ammoniten-Gehäuse (*Craspedites*)

Helmut  
Keupp

*Anhand eines phosphatisch erhaltenen Craspedites aus dem Oberjura Rußlands wird die ursprüngliche Existenz von Conchiolin-Lamellen in den Gaskammern von Ammoniten-gehäusen demonstriert und ihre funktionelle Bedeutung diskutiert.*

## Einführung

Der jüngst in der Paläontologischen Zeitschrift erschienene Artikel von WEITSCHAT & BANDEL (1991), in dem sehr instruktiv anhand verschiedener phosphatisierter Trias-Ammoniten von Spitzbergen und Ostsibirien organische Lamellen innerhalb der Phragmokon-Kammern beschrieben und interpretiert werden, soll Anlaß sein, den Fund eines analogen Beispiels aus dem russischen Oberjura vorzustellen:

Den isolierten Phragmokon eines *Craspedites okensis* (d'ORBIGNY) aus dem Ober-Tithon (obere Wolga-Stufe: *nodiger-Zone*) verdanke ich der Aufmerksamkeit von Reinhard VETI, Velden/Vils. Laut Etikett soll das Stück aus Kaschpur (= Kaschpir) an der Wolga bei Syran/Rußland stammen. Ein Vergleich mit altem Sammlungsmaterial aus dem Naturkundemuseum der Humboldt-Universität, Berlin, macht aber aufgrund der charakteristischen Erhaltung die Herkunft aus dem mehr als 600 km nördlich gelegenen Makarjew an der Unscha wahrscheinlich. Bereits 1967 hat SCHNEDERWOLF an Exemplaren derselben Art und zum Teil auch desselben Fundgebietes solche Lamellen dargestellt, aber noch keine plausible Deutung des Phänomens gefunden.

## Beschreibung

Der beschriebene Ammonit hat einen

Durchmesser von 27 mm und liegt weitgehend als kalzitischer Steinkern vor (Abb. 3–4). Nur stellenweise sind dunkelbraune, schwach perlmuttartig irisierende Reste der Schale erhalten. Die Untersuchung dieser Schalenreste mit Hilfe eines Raster-Elektronenmikroskops zeigt, daß die Schale nicht mehr in ihrer ursprünglichen aragonitischen Perlmutterstruktur vorliegt, sondern in Kalziumphosphat mit sphärolithischer Struktur umgewandelt ist (Abb. 1). Auch SCHNEDERWOLF (1967) hat an seinem Material mit Hilfe einer röntgen-diffraktometrischen Aufnahme die phosphoritische Natur der Schale belegt. Die Umwandlung ist für die dunkle Färbung der Schalenreste verantwortlich. Daß aber trotz dieses Stoffaustausches und der damit verbundenen Strukturveränderung ein bunt schillernder Perlmutter-Effekt auftritt, ist durch die offensichtlich sehr schonende Umsetzung bedingt, bei der die beiden dünnen Prismenschichten über und unter der dominierenden Perlmutter-Schicht als getrennte Lagen erhalten geblieben sind (Abb. 1.1 und 1.3). Dadurch wird eine ähnliche Zerlegung des Lichtes in seine einzelnen Spektralfarben – vergleichbar einem Ölfilm auf dem Wasser – hervorgerufen (vgl. KETTER: FOSSILIEN 5/1990).

Der Steinkern präsentiert die dunklen, ebenfalls phosphorisierten Septen da-

durch besonders kontrastreich und ein-drucksvoll, daß die ehemaligen Kammern mit weißem, grob-spätigem Kalzit-Zement gefüllt sind. Die klar abgezeichneten, einfach gebauten, sinusförmigen und nur wenig gezackten Lobenlinien, deren zur Mündung vorspringende Anteile als Sättel und deren aborale Bestandteile als Loben bezeichnet werden, lassen zwischen dem median gelegenen, ventralen Siphonalrohr und der Nabelkante folgende Elemente erkennen (linke Skizze in Abb. 2): Externlobus (EL) – 1. Lateralsattel (LS<sub>1</sub>) – Laterallobus (LL) – 2. Lateralsattel (LS<sub>2</sub>) – 2. und 1. Umbilikallobus (U<sub>2</sub>, U<sub>1</sub>).

Das Besondere an dem vorgestellten Fossil ist, daß in insgesamt drei Interseptalräumen jeweils zusätzliche phosphatische Trennwände verlaufen. Ausgehend von einem Vergleich mit analogen interseptalen Lamellen, wie sie – abgesehen von den einleitend erwähnten Beispielen aus der Arbeit WEITSCHAT & BANDEL – auch bei verschiedenen Ammonoiten der Trias, des Jura und der Kreide bekannt geworden sind (vgl. WESTERMANN 1971, BAYER 1975, ERBEN & REID 1971, BANDEL 1981, 1982, WEITSCHAT 1986, LEHMANN 1990, HEWITT et al. 1991), können wir davon ausgehen, daß ihre ursprüngliche Substanz organischer Natur, vermutlich Conchiolin\*, war. Sie sind jeweils rückwärtsgerichtet zwischen den Septen und dem Siphonalrohr aufgespannt. Der ursprünglich „häutige“ Siphon ist in diesem Beispiel jeweils nur in den Kammern erhalten, wo auch die zusätzlichen Lamellen erkennbar sind. Es lassen sich zwei verschiedene Typen interseptaler „Transversal-Lamellen“ (TL), (WEITSCHAT & BANDEL 1991) unterscheiden:

1. Lange, schräg nach hinten verlaufende Phragmen, die symmetrisch auf beiden Gehäusesciten verfolgbar sind (vgl. auch SCHINDEWOLF 1967: S. 152; Taf. 7, Fig. 1–2). Sie fehlen im dorsalen Kammerbereich nahe der Nabelkante und beginnen jeweils auf Höhe des 2. Umbilikallobus. Zunächst sind sie zwischen dem 2. Umbilikallobus und dem Laterallobus aufgespannt und be-

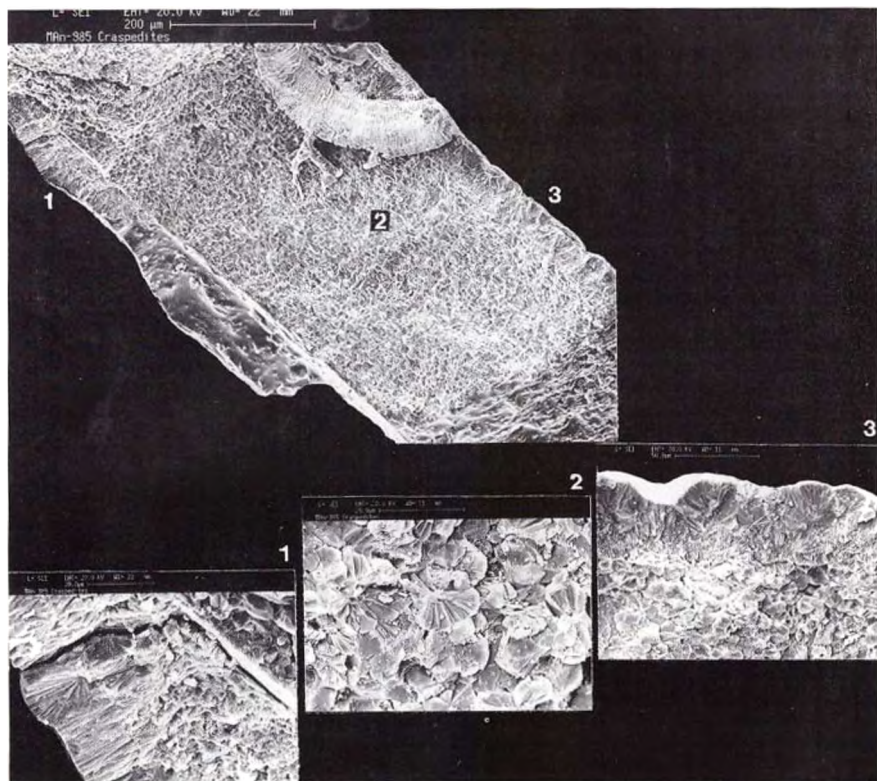
rühren jeweils deren aborale Enden (Abb. 2: TL<sub>1</sub>). Nach dem Kontakt mit dem Laterallobus biegen sie, schwach konvex gebogen, deutlich nach hinten und durchziehen diagonal das freie Kammerlumen, um schließlich kurz vor Erreichen des vorhergehenden Septums mit dem Siphonalrohr zu verwachsen. Dieser Phragmenttyp ist jeweils mit identischem Verlauf in insgesamt drei Kammern erhalten.

2. Lediglich in der vorletzten (erhaltenen) Gaskammer tritt auf der rechten Flanke zusätzlich zu der TL<sub>1</sub> ein kurzes, stark konvexes Phragma auf, das zwischen dem Laterallobus und dem Externlobus innerhalb des 1. Lateralsattels aufgespannt ist (Abb. 2: TL<sub>2</sub>). Dieses Phragma findet seine Entsprechung bei den Abbildungen von SCHINDEWOLF (1967: Taf. 5, Fig. 3) und von WEITSCHAT & BANDEL (1991: Fig. 14).

### Zur Fossildiagense

Die Fossil-Erhaltung der ursprünglich organischen Phragmen und des Siphonalrohres bedarf sedimentärer Ausnahmsbedingungen, wie sie unter kalten Klimabedingungen begünstigt erscheinen. Die wesentlichen Aspekte der bis heute nicht vollständig geklärten Vorgänge der Phosphatisierung sind kurz bei WEITSCHAT (1986) und WEITSCHAT & BANDEL (1991) zusammengefaßt. Voraussetzung für die offensichtlich zweiphasige Phosphatisierung scheint ein sehr phosphatreicher Schlamm zu sein, der sich aus der Anreicherung organischer Reste ableiten läßt. Im Inneren des in ihn eingesunkenen Ammonitengehäuses wird im Verlauf der ersten Phosphoritisierungsphase binnen weniger Stunden durch Bakterien (vgl. HIRSCHLER et al. 1990, MEHL 1991) oder Pilze (DAHANAYAKE & KRUMBEIN 1985) im initialen Stadium der Zersetzung organischer Substanzen Ca-Apatit gefällt. So werden bevorzugt die organischen Reste über den Umweg des mikrobiellen Stoffwechsels phosphatisiert. Durch ähnliche Vorgänge war auch in wesentlich älteren Sedimenten (Kambrium, Ordovizium) die komplette, dreidimensionale Weichkörper-Erhaltung von Arthropoden und deren Larven möglich, da offensichtlich Chitin und vergleichbare Skleroproteine bei der Umwandlung in Phosphat begün-

\*Conchiolin ist eine organische, aus Chitin und Skleroproteinen bestehende, elastische Substanz.



stigt werden (z. B. MÜLLER 1979, MÜLLER & WALLOSSEK 1985, 1987, 1988, ANDRES 1989). Da die Erhaltungsfähigkeit der organischen Lamellen maßgeblich von der raschen Wirksamkeit des dafür notwendigen biochemischen Mikromilieus, das in jeder Phragmokammer unterschiedlich sein kann, abhängig ist, wird ihr selektives Auftreten nur in einzelnen Kammern verständlich. Wir können aber davon ausgehen, daß zu Lebzeiten alle Craspediten zusätzlich zu den kalkig mineralisierten Kammer-scheidewänden noch ein System von organischen Lamellen in den Kammern hatten. Die oben erwähnten Nachweise ähnlicher Phragmen bei anderen Ammonoideen machen sogar wahrscheinlich, daß alle mesozoischen Ammoniten entsprechende, mit dem Siphonalapparat in Verbindung stehende Lamellen

besaßen. Die zweite Phosphoritisierungsphase, für die ein längerer Zeitraum in Betracht gezogen werden kann, erfaßte dann die Schale. Ihre Umsetzung erfolgte Schritt für Schritt in demselben Maße wie die Auflösung des metastabilen Aragonits voranschritt, so daß Reste der ursprünglichen Schalenstruktur in der neuen Mineralphase übernommen wurden (Abb. 1).

#### Funktionelle Deutung

Die Existenz der Conchiolin-Lamellen wirft vor allem folgende Fragen auf, für die SCHNEDWOLF (1967) noch keine Erklärung fand:

1. Welche Funktion erfüllten die Siphonallamellen und mit ihnen das gesamte System aus Septen und Siphonalapparat?
2. Wie kann man sich die Bildung der

*Abb. 1: Die ursprüngliche Aragonit-Schale läßt unter dem Raster-Elektronenmikroskop trotz der Umwandlung in sphärolithisches Ca-Phosphat die ursprüngliche 3-Schichtigkeit erkennen: 1: äußere Prismenschicht; 2: Perlmuttschicht; 3: innere Prismenschicht.*

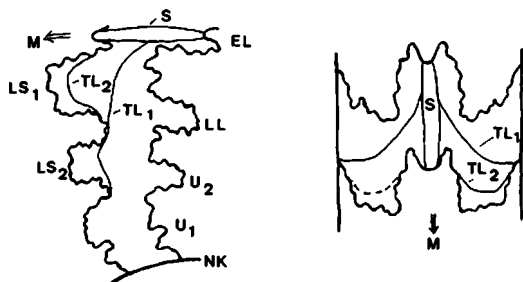


Abb. 2: Skizze der Lage von erster und zweiter Transversal-Lamelle (TL<sub>1</sub> und TL<sub>2</sub>) zwischen den Lobenlinien. Links: Lateralansicht, rechts Ventralansicht: S = Siphon; EL = Exterlobus; LS<sub>1</sub> und LS<sub>2</sub> = Lateral-sättel; LL = Laterallobus; U<sub>1</sub> und U<sub>2</sub> = Umbilikalloben; NK = Nabelkante; M = Richtung der Gehäusemündung.

Siphonallamellen innerhalb der abgeschlossenen Kammern vorstellen?

3. Was läßt sich daraus für die mutmaßliche Lebensweise der Ammoniten ableiten?

Bei allen heute lebenden Kopffüßern mit gekammertem Außen- oder Innen-Gehäuse, wie etwa *Nautilus* bzw. *Sepia*, kommt dem Phragmokon die Aufgabe zu, das Körpergewicht so zu kompensieren, daß das Tier im Gleichgewicht mit seiner Umgebung ist. Es ist dadurch in der Lage, ohne jegliche Bewegung in der Wassersäule zu verharren. Zur jeweiligen Gleichgewichtshaltung in unterschiedlichen Wassertiefen pumpt das Tier mit Hilfe des Siphonalapparates unterschiedliche Mengen Wasser in die Kammern bzw. aus den Kammern. Der Motor dafür ist ein osmotisches Druckgefälle zwischen dem Blut und der Kammerflüssigkeit (WARD & MARTIN 1978, WARD 1986). Bei *Nautilus* befindet sich deshalb in den letzten Kammern vor der Wohnkammer eine unterschiedliche Menge Wasser, die über eine saugfähige organische Schicht (= Pellicula), welche die Septen und die Innenseiten der Gehäusewand auskleidet (BANDEL & SPÄTH 1983), nach dem „Löschpapier-Prinzip“ (MUTVEI 1967) reguliert wird. Der Siphonalapparat ist somit von der schwappenden Wassermasse im Kammerinneren entkoppelt (DENTON & GILPIN-BROWN 1966). Auch für viele Ammoniten gelang der definitive Nachweis einer Pellicula (z. B. BAYER 1975, WEITSCHAT 1986), so daß kein Zweifel darüber besteht, daß der gekammerte Gehäuseabschnitt (= Phragmokon) der Ammoniten ebenfalls ein hydrostatisches Gleichgewichtsorgan war, das ähnlich dem des modernen *Nautilus* funktionierte. Die Oberflächenvergrö-

ßerung der Ammoniten-Septen durch die komplexe Ausbildung der Lobenlinien muß somit im Zusammenhang mit einer verstärkten Aufnahme von Ballastflüssigkeit in der Pellicula gesehen werden, die dadurch für den als Pumpe fungierenden Siphon unter rascherem Zugriff stand. Die zusätzlichen organischen Lamellen, die das Kammerlumen durchziehen, führten durch die enorme Vergrößerung der verfügbaren Oberflächen wahrscheinlich zu einer vollständigen Bereithaltung der Kammerflüssigkeit in dem „Löschpapier“ und versetzten die Ammoniten dadurch wohl in die Lage, sehr effizient und rasch vertikale Bewegungen in der Wassersäule zu kompensieren. WEITSCHAT & BANDEL (1991) schätzten, daß die Ammoniten etwa zehnmal soviel Wasser in ihrer Pellicula parat hatten wie der rezente *Nautilus*. Bei *Nautilus*, der nur relativ wenig Wasser in seiner Pellicula unter sofortigem Zugriff hat und bei weiterem Nachsaugen von Wasser aus dem Kammerinneren erst dessen Oberflächenspannung überwinden muß, geht der Druckausgleich nur langsam vonstatten. Bei rascheren Vertikalbewegungen gelingt häufig nicht der vollständige Gewichtsausgleich. Die Vergrößerung der saugfähigen inneren Oberfläche bei den Ammoniten findet ihre Analogie wohl in der fein lamellierten Innenschale (= Schulp) der modernen *Sepia* (BANDEL & BOILETZKY 1979).

Die übereinstimmende Anordnung der Conchiolinlamellen bei dem vorgestellten *Craspedites* mit den von SCHNIDEWOLF beschriebenen Individuen zeigt, daß ihre Bildung auf eine strenge genetische Steuerung zurückgeht. Für ihre Anlage ist die Existenz von Epithelien, die zu Ausscheidung befähigt sind, erforderlich. Nach Fertigstellung einer Gaskammer sind solche Epithelien aber nicht mehr verfügbar. Die Conchiolinlamellen müssen daher jeweils während der Bildung einer neuen Gaskammer in dem kurzen Zeitraum zwischen dem Vorschieben des Weichkörpers in die Wohnkammer und der abschließenden Formierung und Mineralisierung des neuen Septums erfolgt sein (WEITSCHAT & BANDEL 1991).

Die Lebensweise der meisten Ammoniten wird heute aufgrund unterschiedlichster Argumentationsketten (vgl.

Fotos und Zeichnung: Helmut Keupp



Abb. 3: Rechte Seite des Steinkerns von *Craspedites okensis* aus dem Ober-Tithon von Rußland (Erläuterungen siehe Abb. 2).

LEHMANN 1990, KRUPP & IJG 1992) schelfbezogen (d. h. kaum tiefer als 250 m) und bodenabhängig („nekto-benthonisch“) angenommen. Die Wohnkammer nimmt bei *Craspedites* etwas mehr als die gesamte letzte Windung ein. Bei einer solchen Konstruktion wäre der Ammonit bei dem Ver-

such, sich mit Hilfe des an der Gehäusmündung ansetzenden Rückstoßes horizontal fortzubewegen, wohl eher rotiert. In Verbindung mit der radialen Gehäuseberippung, die bei freiem Schwimmen Turbulenzen hervorgerufen hätte, am Boden aber eine wirksame Stabilisierung der Schale darstellt, ist



Abb. 4: Linke Seite desselben Stückes mit Resten der phosphatisierten Schale und drei deutlich erkennbaren Transversallamellen zwischen den Lobenlinien.

auch für *Craspedites* eine bodenbezogene Lebensweise wahrscheinlich. Die funktionelle Deutung der Conchiolinlamellen jedoch, die eher für gewandte Schwimmer spricht, scheint im Widerspruch mit der postulierten bodenbezogenen Lebensweise zu stehen. Er läßt sich aber mit der Annahme entkräften, daß die Ammoniten aufgrund ihres eher passiven Verhaltens dadurch eine schnelle vertikale Fluchtmöglichkeit hatten, dem Angriff zahlreicher, ebenfalls am Meeresboden lebender Feinde zu entkommen.

### Literatur

- ANDRES, D. (1989): Phosphatisierte Fossilien aus dem unteren Ordoviz von Südschweden. – Berliner geowiss. Abh., A 106: 9–19
- BANDEL, K. (1981): The structure and formation of the siphuncular tube of *Quenstedtoceras* compared with that of *Nautilus* (Cephalopoda). – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 161: 153–171
- BANDEL, K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei cochliferen Mollusken. – Facies, 7: 1–198
- BANDEL, K. & BOLETZKY, S. v. (1979): A cooperative study of the structure, development and morphological relationships of chambered cephalopod shells. – The Veliger, 21 (3): 313–354
- BANDEL, K. & SPAETH, C. (1983): Beobachtungen am rezenten *Nautilus*. – Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg, 54: 9–26
- BAYER, U. (1975): Organische Tapeten im Ammoniten-Phragmokon und ihr Einfluß auf die Fossilisation. – N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1975 (1): 12–25
- DAHANAYAKE, K. & KRUMBEIN, W. E. (1985): Ultrastructure of a microbial mat-generated phosphorite. – Mineral Deposita, 20: 260–265
- DENTON, E. J. & GILPIN-BROWN, J. B. (1966): On the buoyancy of the Pearly Nautilus. – J. mar. biol. Ass. U. K., 46: 723–759
- ERREN, H. R. & REID, E. H. (1971): Ultrastructure of shell, origin of conellae and siphuncular membranes in an ammonite. – Biomineralisation, 3: 22–31
- HEWITT, R. A., CHEKA, A., WESTERMANN, G. E. G. & ZABORSKI, P. M. (1991): Chamber growth in ammonites inferred from color markings and naturally etched surfaces of Cretaceous vascoceratids from Nigeria. – Lethaia, 24: 271–287
- HIRSCHLER, A., LUCAS, J. & HUBERT, J. C. (1990): Bacterial involvement in apatite genesis. – FEMS Microbiol. Ecol., 73: 211–220
- KEUPP, H. (1990): Pseudoperlmutter. – Fossilien, 5/1990: 209–211
- KEUPP, H. & ILLG, A. (1992): Paläopathologie der Ammonitenfauna aus dem Obercallovium der Normandie und ihre paläokologische Interpretation. – Berliner geowiss. Abh., Reihe F, 3 (in Druck)
- LEHMANN, U. (1990): Ammonoideen. – Haeckel-Bücherei, 2: 257 S. (Enke)
- MEHT, J. (1991): Phosphatization of cephalopod soft parts in the Liassic Holzmaden Black Shales and its implications of environment and fossilization processes. – 1. Gentner Symp. on Geosciences, Jerusalem 1991, Abstracts: 32–33
- MÜLLER, K. J. (1979): Phosphatocopine ostracods with preserved appendages from the Upper Cambrian of Sweden. – Lethaia, 12: 1–27
- MÜLLER, K. J. & WALLOSSEK, D. (1985): Skaracarida, a new order of Crustacea from the Upper Cambrian of Västergötland, Sweden. – Fossil and Strata, 17: 65 S.
- MÜLLER, K. J. & WALLOSSEK, D. (1987): Morphology, ontogeny, and life habit of *Agnostus pisiformis* from the Upper Cambrian of Sweden. – Fossil and Strata, 19: 124 S.
- MÜLLER, K. J. & WALLOSSEK, D. (1988): External morphology and larval development of the Upper Cambrian maxillipod *Bredocaris admirabilis*. – Fossil and Strata, 23: 70 S.
- MUTVEI, H. (1967): On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. – N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 129 (2): 157–166
- SCHINDEWOLF, O. H. (1967): Analyse eines Ammoniten-Gehäuses. – Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Mathem.-Naturw. Kl., 1967 (8): 1–54
- WARD, P. (1986): Compensatory buoyancy change in *Nautilus macromphalus*. – The Veliger, 28: 356–368
- WARD, P. & MARTIN, A. (1978): On the buoyancy control of the Pearly Nautilus. – J. experimental Zoology, 205: 5–12
- WEITSCHAT, W. (1986): Phosphatisierte Ammonoideen aus der Mittleren Trias von Central-Spitzbergen. – Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg, 61: 249–279
- WEITSCHAT, W. & BANDEL, K. (1991): Organic components in phragmocones of Boreal Triassic ammonoids: implications for ammonoid biology. – Paläont. Z., 65 (3/4): 269–303
- WESTERMANN, G. E. G. (1971): Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids. – Life Sci. Contrib. Royal Ontario Mus., 78: 39 S.