Berliner paläobiologische Abhandlungen	10	307-310	Berlin	2009-11-11

Der Septallobus als diagnostisches Merkmal für die Überfamilie Lytoceratoidea (Cephalopoda: Ammonitina)

Gerd Schreiber [1] & René Hoffmann [2]

Zusammenfassung: Die Lytoceraten lassen sich anhand des Merkmals Septallobus als monophyletische Gruppe begründen. Dieses wichtige Merkmal wurde, trotz der Bedeutung des Septalapparates für die Systematik aller Ammonoideen, oft übersehen oder ignoriert. Die Bedeutung dieses Merkmals konnte nur durch die konsequent-taxonomische Untersuchung aller Lytoceraten-Gattungen herausgestellt werden. Eine Möglichkeit der Erfassung, die mechanische Präparation, soll im Folgenden dargestellt werden. Es wird eine detaillierte Anleitung zur Freilegung der komplexen dreidimensionalen Struktur des Septallobus gegeben, um so eine positive Überprüfung zu vereinfachen.

Schlüsselwörter: *Lobolytoceras,* Lytoceratoidea, Systematik, Oxfordium, Jura, Präparation, Septallobus

Abstract: The Lytoceratoidea represent a monophyletic group characterized by the presence of a septal lobe. In contrast to the recognised significance of the septal apparate for ammonoid systematic the phenomenon septal lobe was often overlooked or ignored. The importance of the septal lobe turned out by consequent-taxonomic investigation of all known lytoceratid genera. One possibility to recognize the septal lobe was the mechanical preparation which is described in detail here.

Keywords: *Lobolytoceras*, Lytoceratoidea, systematics, Oxfordian, Jurassic, dipping, septal lobe

Anschrift der Autoren: 1 Gerd Schreiber, Westfälische Wilhelms-Universität Münster, Geologisch-Paläontologisches Institut, Corrensstrasse 24, D-48149 Münster. E-mail: gschr_01@uni-muenster.de

2 René Hoffmann, Ruhr-Universität Bochum, Institut für Geologie, Mineralogie und Geophysik, Universitätsstr. 150, D-44801 Bochum. E-mail: Rene.Hoffmann@rub.de

Einleitung

Ein erster Hinweis auf den Septallobus findet sich bei d´Orbigny (1842: Taf. 128 Abb. 2) für *Lytoceras eudesianum*. D´Orbigny versäumt jedoch die Beschreibung der Struktur, worauf Quenstedt (1846, 1852, 1857, 1858, 1885) bei fast jeder Gelegenheit in seinen Publikationen hinweist. Demnach hatte Eudes Deslongchamps das, später nach ihm benannte, Fundstück an d´Orbigny zur Beschreibung überreicht und explizit auf die neuartige Struktur hingewiesen. Daher ist es Quenstedt (1846: Taf. 17 Abb. 4) der den Septallobus zum ersten Mal ausführlich für *Kossmatella ventrocincta* beschreibt, gibt jedoch keine funktionale Interpretation. Den Begriff Septallobus, für die rückwärtig auf dem dahinter liegenden Septum anhaftenden Struktur, prägt Uhlig (1883: 60). Wiedmann (1966) erkennt die grundlegenden Unterschiede zwischen den Internloben der Phylloceraten und Lytoceraten und führt zusätzlich zu den allgemein anerkannten Abkürzungen für die Loben durch Wedekind (1916) die Abkürzung I_s für den Septallobus ein. Erste Ansätze einer funktionalen Interpretation finden sich bei Westermann (1971) und später ausführlicher bei Henderson (1984) am Beispiel eines *Pseudophyllites indra* bei dem der Septallobus besonders komplex ausgebildet ist. Eine ausführliche Zusammenstellung über die Funktion der Septen und des Septallobus im speziellen findet sich bei Keupp (2000), Hoffmann & Keupp (2008b) und Hoffmann (2009).

Beschreibung

Das hier beschriebene *Lobolytoceras costellatum* (Pavia, 2002) (Slg. Keupp MAn-3059) stammt aus dem oberen Jura (oberes bis mittleres Oxfordium, „Rauracien“ sensu Collignon, 1959) von SW-Madagaskar und misst 620 mm im Durchmesser (Hoffmann & Keupp 2008a). Das Gehäuse ist evolut aufgewunden. Die Windungshöhe übertrifft die Windungsbreite deutlich. Die Seiten sind abgeflacht und der Venter gerundet. Auch die Nabelkante und die Umbilikalwand sind gerundet. Das Gehäuse ist durch eine hohe Windungsexpansionrate gekennzeichnet. Die Rippen sind konkav im unteren Flankendrittel, schwach konvex auf der Mittelflanke und ziehen ohne Abschwächung über den ventralen Bereich. Die Rippen sind nur rückwärtig schwach

crenuliert und es sind keine Einschnürungen und Flares vorhanden. Im Streiflicht ist eine schwache Strigation erkennbar. Die Rippen der inneren Windungen sind nicht crenuliert. Unregelmäßig treten Spaltrippen auf unterschiedlichem Niveau auf.

Nach Wedekind (1916) wird der Lobus des dorsalen Gehäuseabschnittes als Internlobus (I), der dem ventralen Externlobus (E) gegenüberliegt (Abb. 1F), bezeichnet. Betrachtet man das vollständig freigelegte Septum (Abb. 1A) so ist dessen Zentrum in der Regel schwach konvex. In dorsaler Richtung ändert sich der konvexe in einen konkaven Bereich, wie dies auch in Richtung der anderen Loben (E, L und U) geschieht (z.B. Abb. 1D). Durch das starke nach Hinten ziehen des I bildet sich eine tunnelartige Röhre, der Septaltunnel (Abb. 1B-C). Dieser gekammerte Tunnel ist als dorsale Aussackung der Hauptkammer gut im exakten Medianschnitt erkennbar. Henderson (1984) spricht hier von einer „Phragmokon im Phragmokon Struktur“ da anders als bei der Siphonalröhre die Kammern darüber nicht mit einander verbunden sind. Der terminale Teil des Internlobus ist bifid und im Gegensatz zum Größtenteils des Internlobus auf der Gehäuseinnenwand aufgesetzt (Hoffmann & Keupp 2008b: Abb. 8 rechts). Dadurch wird der Septentunnel in seine zwei Hauptäste unterteilt, die vollständig auf dem dahinter liegendem Septum aufliegen (Abb. 1B). Der terminale, bifide I ist seinerseits lateral zerschlitzt und klettert teilweise die Wand des Septentunnels rückwärtig empor (Abb. 1C). Ein Septallobus liegt dann vor, wenn Teile des Internlobus, meist Derivate der Lateraläste, auf der Oberfläche des dahinter liegenden Septums angeheftet sind. Der Septallobus im Bereich der internen Sutur gelegen ist somit nicht sichtbar. Je nach Komplexität der äußeren Lobenlinie ist auch der Septallobus zum Rand hin stark gefaltet (Abb. 1A-B). Dabei erreicht der Septallobus im hier beschriebenen Fall etwa 1/3 der Höhe des Septums/Windungshöhe. Die Unterschiede im Winkel mit denen Sättel und Loben der Lobenlinie an der Innenseite der Gehäusewand angeheftet sind erscheinen beim Septallobus noch verstärkt. So treffen die „Sättel“ in einem spitzeren die „Loben“ des Septallobus in einem steileren Winkel auf die Septalfläche. Durch das Rückwärtsbiegen des terminalen I entsteht eine ovale Öffnung zum dorsalen Kammerabschnitt (Abb. 1A-B). Diese Öffnung wird von den beiden Hauptästen des Septallobus umschlossen, wobei sich deren Spitzen durchaus berühren können (Abb. 1B, G). Bei sorgfältiger Betrachtung fällt auf, dass auch bereits Teile des benachbarten Umbilikallobus (U) auf der Septaloberfläche des vorhergehenden Septums aufliegen (Abb. 1E). Konsequenterweise sollte diese Form der Ausbildung des U mit U_s bezeichnet werden.

Methoden

Die Präparation des Septums der zuletzt gebildeten Kammer stellt schon auf Grund der Größe des Objektes (620 mm Durchmesser) eine Besonderheit für den Präparator dar. Hinzu kommen die komplizierte Verfältelung der Kammerwand bis zur vierten Ordnung an der Ansatzstelle der Innenseite der Gehäusewand und die Ausbildung des Septallobus.

Die Kammer und der Septallobus des Ammoniten wurde nur durch die Benutzung eines Druckluftstichels der Firma Krantz mit unschiedlichen, teils selbst gefertigten Spitzen, freigelegt. Lediglich das in der Mitte der Kammer reichlich vorhandene Sediment wurde mit einem großen Druckluftmeißel grob entfernt. Die teils schwierige Ausleuchtung erfolgte mit einer Schott Kaltlichtleuchte KL1500 electronic und einem doppelten Schwanenhalslichtleiter, ebenfalls Schott.

Zu Beginn der Arbeiten wurden Überlegungen zur Stabilität der Schale und des Septallobus angestellt. Durch den mehr oder weniger runden Querschnitt der Kammer stand von vornherein fest, dass die Präparation der Innenseite der Gehäuseröhre mit größtmöglicher Vorsicht durchgeführt werden musste, da der konkaven Innenform die sich selbst stützende Wirkung fehlte. Gleiches gilt für die gewölbte Form des Septaltunnels bei der Freilegung seines Innenraumes. Die Präparation wurde mit der Entfernung des Sedimentes im Inneren des Septaltunnel begonnen. Die benötige Festigkeit kam durch das ihn noch umgebende Sediment der Kammer.

Im oberen Teil konnte, bedingt durch die Größe, noch mit der normalen Stichelnadel gearbeitet werden. In der Tiefe verengt sich nicht nur der Querschnitt, sondern der Septaltunnel verzweigt sich immer mehr und seine Krümmung nimmt zu (Abb. 1C). Um noch an das untere Sediment zu gelangen, war die Benutzung von Stichelspitzen mit einem relativ langen Schaft unabdingbar. Diese wurden zur Lobenwand hin mehr schabend als stoßend eingesetzt. Mit zunehmender Krümmung der Seitentunnelwand verschwindet diese hinter der senkrechten Haupttunnelwand. Dadurch wird eine weitere Präparation unmöglich.

Die Entfernung des Sedimentes von der Oberfläche der Kammerscheidewand bereitete keine präparatorischen Schwierigkeiten. Die Fläche ist zwar gewölbt, hat aber eine glatte Oberfläche, so dass das Sediment hier gut trennt. Auch die geringe Stärke der Wand bereitete keine Probleme, da sie durch die Sedimentverfüllung der vorhergehenden Kammer gut gestützt wird.

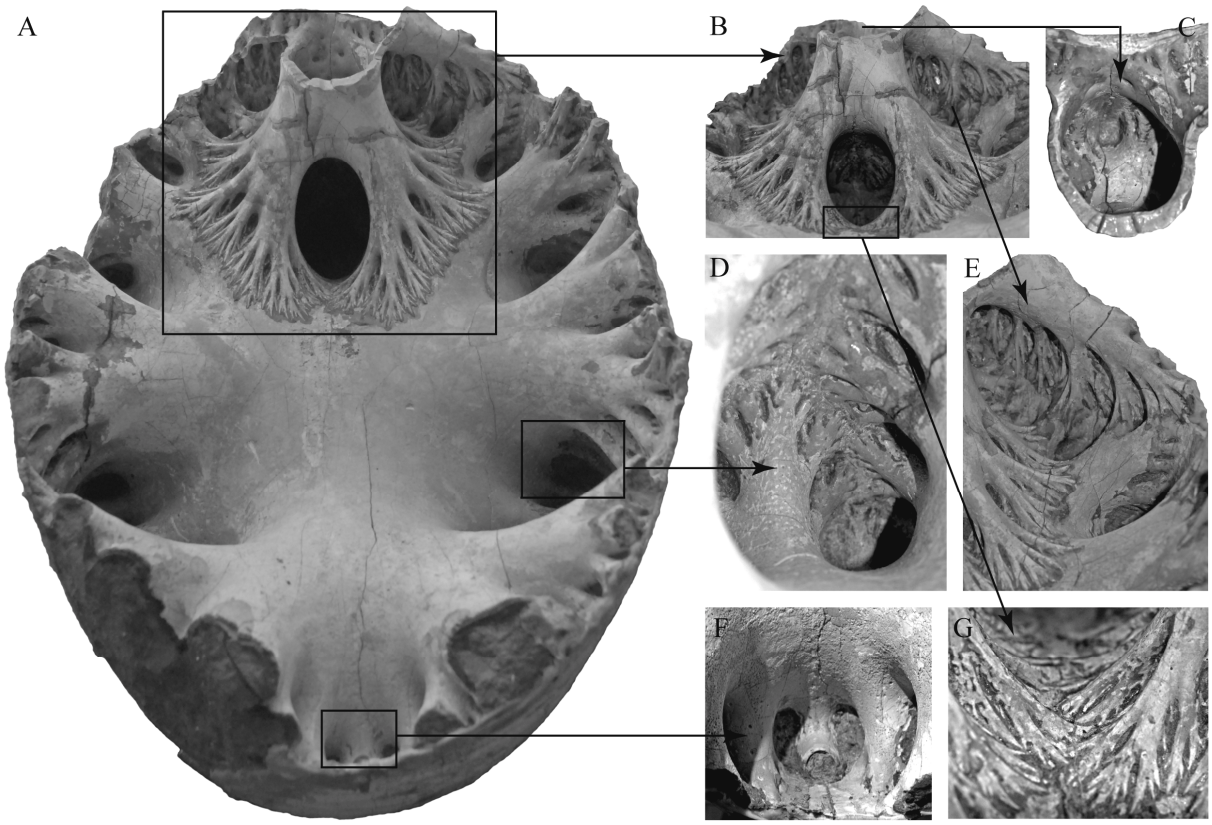

Abb. 1: A-G *Lobolytoceras costellatum* (Pavia, 2002), Slg. Keupp MAn-3059 aus SW-Madagaskar (Sakaraha bei Tulear), Oxfordium-Oberjura. **A)** Übersicht des frei präparierten Septums mit anheftendem Septallobus des dahinter liegenden Septums, etwa 320 mm lang und 280 mm breit. **B)** Septallobus (I_s) Frontalansicht mit der Außenansicht des Septaltunnels und den beiden Hauptästen die Öffnung zum dorsalen Kammerabschnitt umschließend. **C)** Innenansicht der Septaltunnels mit terminalem Ende des I angeheftet an der Gehäuse-Innenwand. **D)** Laterallobus im Kontakt mit der Gehäusewand. **E)** komplexe Fältelung am Rand des I_s, auch der Umbilikallobus (Pfeil) setzt auf dem vorhergehenden Septum auf. **F)** Externlobus mit Siphonaldute. **G)** sich gegenseitig berührende „Füßchen" der beiden Hauptäste des Septallobus.

Schwierig wird es erst in der Nähe der Kontaktflächen Scheidewand/Gehäusewand (Abb. 1D). Hier beginnen die komplizierten Fältelungen der Lobenlinie. Um die Zwischenräume zu präparieren, muss mit einer sehr feinen Stichelnadel gearbeitet werden. Dabei dürfen die Stichelarbeiten an der Außenwand der Kammer nur in einem spitzen Winkel erfolgen, da sich durch die konkave Krümmung einzelne Wandstücke (Prismen) sehr leicht nach außen drücken lassen.

Die Präparation der Außenfläche des Septaltunnels lässt sich im oberen Bereich relativ problemlos durchführen. Die Wandung ist dort ziemlich stark und bis zur Aufspaltung in die einzelnen Äste auch eben und glatt (Abb. 1B-C). Im unteren Teil fangen die Verzweigungen an, die Wandstärke nimmt ab und die Größe der Zwischenräume wird immer kleiner. Wie an den Randbereichen der Scheidewand muss auch hier mit einer feinen Präparierspitze gearbeitet werden. In der Nähe der terminalen Fältelung ist auch der Luftdruck des Stichels zu senken, da die feinen Enden nur locker auf der Kammerscheidewand aufsitzen. Durch eine starke Luftströmung besteht die Gefahr des Loslösens. Um einen Verlust der Spitzen zu vermeiden, werden die feinen Strukturen mit Cyanoacrylat Klebstoff der Firma Pattex auf der Scheidewand fixiert (Abb. 1E). Um ein großflächiges Verschmieren der Fossiloberfläche mit Sekundenkleber zu vermeiden, wird dieser mit einer an der Spitze rechtwinkelig umgebogenen Präpariernadel aufgetragen. Durch die zum rechten Winkel gebogene Spitze gelangt immer nur eine geringe Menge Kleber an das Fossil, wobei sich in dem Knick Material zum Nachließen befindet.

Ein Sandstrahlgerät wurde für die Präparation nicht eingesetzt. Durch den Luftstrom des Strahlgerätes besteht immer die Gefahr der Ablösung des stark zerschlitzten, randlichen Bereichs der Anheftungsstelle des Septallobus auf dem vorhergehenden Septum. Um einer Zerstörung der feinen Oberfläche entgegenzuwirken

und auch keine der Verzweigungen zu zerstören, müsste auf jeden Fall beim Strahlen eine Stereolupe benutzt werden. Durch die Größe des *Lobolytoceras* und der Abmessung der vorhandenen Strahlkabine war dies nicht möglich. Außerdem sollte so empfindliches Material grundsätzlich nicht mit den üblichen Strahlmitteln, z.B. Eisenpulver, bearbeitet werden, da hierdurch immer die Gefahr der Vernichtung von feinsten Strukturen durch Verflachung besteht.

Ergebnisse

Durch die konsequent-taxonomische Erfassung des Septallobus für alle bekannten Lytoceraten-Gattungen konnte die Monophylie dieser Ammoniten-Überfamilie begründet werden. Die Anleitung zur Präparation erleichtert die Überprüfung auf das Vorhandensein des Septallobus, der nicht immer so deutlich ausgeprägt ist wie im beschriebenen Fall. Gerade bei phylogenetisch älteren (unterer Jura) oder juvenilen Formen ist diese Struktur zunächst nur schwach ausgeprägt. Bei fragwürdiger oder unzureichend geklärter systematischer Position ermöglicht die Überprüfung dieses Merkmals eindeutige Aussagen darüber ob ein Lytoceraten-Vertreter vorliegt oder nicht.

Literatur

Collignon, M. (1959): Atlas des fossiles caracteristiques de Madagascar – Fascicule IV (Argovien-Rauracien).- 131 p., Republique Malgache (Service Geologique Tananarive).

Henderson, R.A. (1984): A muscle attachment proposal for septal function in Mesozoic ammonites.- Palaeontology, **27(3):** 461-486.

Hoffmann, R. (2009): New Insights on the Phylogeny of the Lytoceratoidea (Ammonitina) from the Septal Lobe and its Functional Interpretation.- (unpubl. Ph.D.): 242 p.

Hoffmann, R. & Keupp, H. (2008a): A giant member of the genus Lobolytoceras Buckman, 1923 (Ammonitina, Lytoceratinae) from the Oxfordian of SW Madagascar.- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **250(1):** 53-64.

Hoffmann, R. & Keupp, H. (2008b): Ammoniten, die man kennen muss Lytoceraten.- Fossilien, **4/08:** 242-249.

Keupp, H. (2000): Ammoniten - Paläobiologische Erfolgsspiralen.- 165 p., Stuttgart (Thorbecke Verlag).

Orbigny, A. de (1840-1842): Paléontologie Francaise, Terrains Crétacés, 1, Cephalopodes.- 662 p. Paris.

Pavia, G., Cresta, S. & D´Arpa, C. (2002) : Revision of Jurassic Ammonites of the Gemellaro Collections.- Quaderni del Museo Geologico "G.G. Gemmellaro", **6:** 1-405.

Quenstedt, F.A. (1846-1849): Petrefactenkunde Deutschlands - Der ersten Abtheilung Erster Band - Cephalopoden.- 580 p., Tübingen (Ludwig Friedrich Fues).

Quenstedt, F.A. (1852): Handbuch der Petrefaktenkunde.- 792 p., Tübingen (Laupp).

Quenstedt, F.A. (1857): Der Jura.- 842 p., Tübingen (Laupp).

Quenstedt, F.A. (1858): Mitteilungen an Professor Bronn gerichtet.- Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefakten-Kunde, **1858:** 448-451.

Quenstedt, F.A. (1885): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura I. Band. Der Schwarze Jura (Lias).- 440 p., Stuttgart (E. Schweizerbart´sche Verlagshandlung (E. Koch.)).

Uhlig, V. (1883): Die Cephalopodenfauna der Wernsdorfer Schichten.- Denkschriften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, **46:** 127-290.

Wedekind, R. (1916): Über Lobus, Suturallobus und Inzision.- Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, **8:** 185-195.

Westermann, G.E.G. (1971): Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled mesozoic ammonoids.- Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum, **78:** 1-39.

Wiedmann, J. (1966): Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen - Ein Überblick (1. Teil).- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **125:** 49-79.