

Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte

Begründet 1807

Herausgegeben von

K. Schmidt
München

und

A. Seilacher
Tübingen

unter Mitwirkung von

U. Rosenfeld, Münster/W.
R. Walter, Aachen

unter Mitwirkung von

D. Herm
F. Westphal

Jahrgang 1975 · Heft 1



E. SCHWEIZERBART'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG

(Nägele u. Obermiller)

Stuttgart 1975

N. Jb. Geol. Paläont. Mh.

Jg. 1975, H. 1

1—64

Stuttgart, Jan. 1975

Organische Tapeten im Ammoniten-Phragmokon und ihr Einfluß auf die Fossilisation

Organic linings of the ammonite phragmocone and their role in fossilization processes

Von Ulf Bayer, Deizisau

Mit 4 Abbildungen im Text

BAYER, U.: Organische Tapeten im Ammoniten-Phragmokon und ihr Einfluß auf die Fossilisation. [Organic linings of the ammonite phragmocone and their role in fossilization processes.] — N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1975, H. 1, 12—25, Stuttgart 1975.

Abstract: Ammonite shells from a Pliensbachian limestone concretion preserve organic, highly phosphatic, membranes that coat the septal chambers without passing from one chamber to the next underneath the septum. Pyrite formed along with the decomposition of the membranes presents peculiar structures, including "Rogenpyrit" reminiscent of bacterial colonies. The role of the membrane in different fossilization processes is discussed.

Key words: Ammonoidea, skeleton (phragmocone), organic matter, fossilization, Pliensbachian, limestone.

Zusammenfassung: An einigen besonders gut erhaltenen Ammoniten wird gezeigt, daß innerhalb des Phragmokons organische Membranen vorhanden sind, die die einzelnen Kammern auskleiden und zusammen mit dem Siphon ein geschlossenes System bilden. Nach einer Diskussion des Erhaltungszustandes dieser Ammoniten und den verschiedenen Zersetzungsstufen der Membranen werden die Ammonitengehäuse unter den wichtigsten Einbettungsbedingungen betrachtet und der Ablauf der jeweiligen Fossilisationsvorgänge erörtert. Von den Membranen werden auffallende Strukturen beschrieben, die nicht bestimmt werden konnten. Eine Deutung als Reste von Bakterienkolonien wird jedoch in Erwägung gezogen.

Einleitung

Einige besonders gut erhaltene Ammoniten des Ober-Pliensbachiums gestatteten neben der Untersuchung der Schalenstrukturen auch eine Reihe von Beobachtungen zu den in Ammonitengehäusen abgelaufenen Fossilisationsprozessen. Da die Kenntnis dieser Prozesse für viele paläontologische Fragestellungen bedeutsam ist, werden diese Beobachtungen hier relativ ausführlich dargelegt und anschließend der Versuch unternommen, die

verschiedenen typischen Erhaltungsformen von Ammonitengehäusen in Abhängigkeit vom Einbettungsmedium und den wichtigsten chemischen und physikalischen Parametern zu erklären. Auch wenn hier keine endgültige Antwort gegeben werden kann, so spielte bei dieser Betrachtung doch in erster Linie die Frage eine Rolle, ob die in vielen Sedimenten zu beobachtende Anhäufung von Ammonitengehäusen gegenüber anderen Fossilien nicht durch die während der Diagenese ablaufenden Fossilisationsvorgänge wesentlich beeinflusst wird.

Die Untersuchungen wurden am Rasterelektronenmikroskop des Geologisch-Paläontologischen Instituts Tübingen durchgeführt. Für die Möglichkeit, dort zu arbeiten, danke ich Prof. Dr. SEILACHER und Dr. HEMLEBEN und insbesondere Frl. FREUND für die Bedienung des Geräts und die Herstellung der Fotografien. Herrn Dr. STEWERT und Prof. Dr. B. ZIEGLER, Stuttgart, danke ich für die Diskussion des Manuskripts.

Die abgebildeten Stücke werden unter der Katalog-Nummer 1467 im Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Tübingen aufbewahrt.

Aufbau des Phragmokons

Das Material, an dem die wesentlichen Untersuchungen durchgeführt wurden, entstammt einer Konkretion aus Tonsteinen des oberen Pliensbachiums von Lühnde bei Hannover. Der Inhalt bestand aus ca. 20 Ammoniten der Gattungen *Pleuroceras* und vor allem *Amauroceras* sowie Resten von Muscheln und Gastropoden. Die Ammoniten waren innerhalb der Konkretion nicht gleichartig erhalten, sondern unterschiedlich stark mit Calcit verfüllt. Diese sekundäre Füllung ist bei den randlich in der Konkretion steckenden Ammoniten nahezu vollständig, während die im Zentrum gefundenen Stücke noch völlig leer sind. Vor allem bei diesem Material waren auch sämtliche Schalenstrukturen ausgezeichnet erhalten. Sie zeigten selbst bei sehr starker Vergrößerung keine Spuren von Umkristallisation. Die Untersuchung des Schalenbaus ergab im wesentlichen dasselbe, wie vor allem von ERBEN et al. (1969) beschrieben: Die Gehäuse-schale wird aus drei aragonitischen Schichten aufgebaut, einer Äußeren Prismenschicht, einer Perlmutter-schicht, die quantitativ gesehen den Hauptteil der Schale bildet, und einer Inneren Prismenschicht, die teilweise die Gehäuseinnenseite auskleidet. Die anorganischen Bauteile der Schale werden ausschließlich aus Aragonit gebildet.

Neben den gut erhaltenen Schalenstrukturen fanden sich in den unverfüllten Kammern organische Membranen. Diese kleiden die einzelnen Kammern vollständig aus, wobei sie jedoch nicht unter den Septen hindurchziehen (vgl. RISTEDT, 1971, 174–175), sondern in jeder Kammer zusammen mit dem Siphon ein geschlossenes System bilden (Abb. 2). Die Septen sind daher beidseitig von einer Membran bedeckt. Diese Kammermembran geht an den Durchtrittsstellen des Siphon durch die Septen direkt

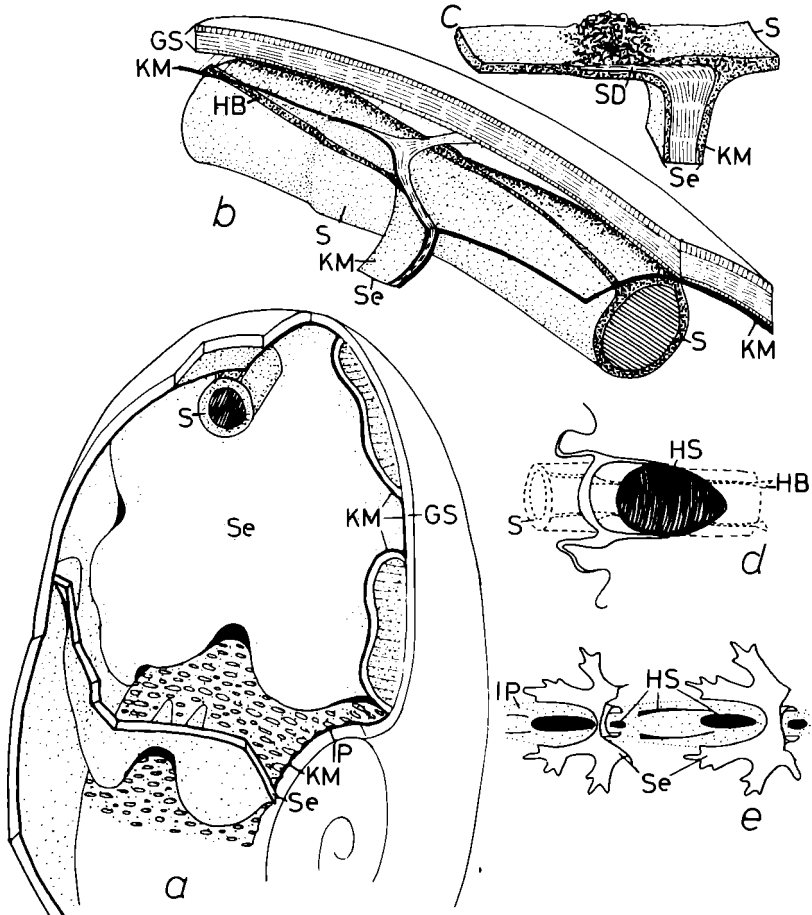


Abb. 1. Schematische Darstellung des Phragmokons eines Ammoniten: a) Übersicht einer Kammer, b) Aufhängung des Siphos, c) Schnitt durch die Siphonaldute, d) Anheftung des Siphos an der Gehäuseschale, e) Verlauf der Haftlinien des Siphos.

Fig. 1. Model of an ammonite phragmocone: a) view of a camera, b) suspension of the siphuncle, c) section through the siphonal neck, d) attachment of the siphuncle to the shell wall, e) lines of attachment of the siphuncle.

GS — Gehäuseschale (shell wall)

HB — Haftband des Siphos (lamella of the siphuncle)

HS — Haftlinien des Siphos (fastening-line of the siphuncle)

IP — Innere Prismenschicht (inner prismatic layer)

KM — Kammermembran (membrane of the camera)

S — Siphos (siphuncle)

Se — Septum

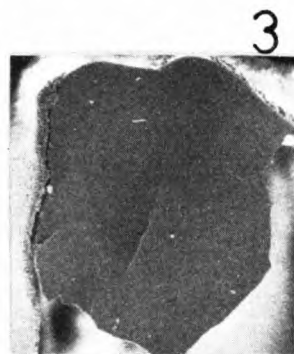
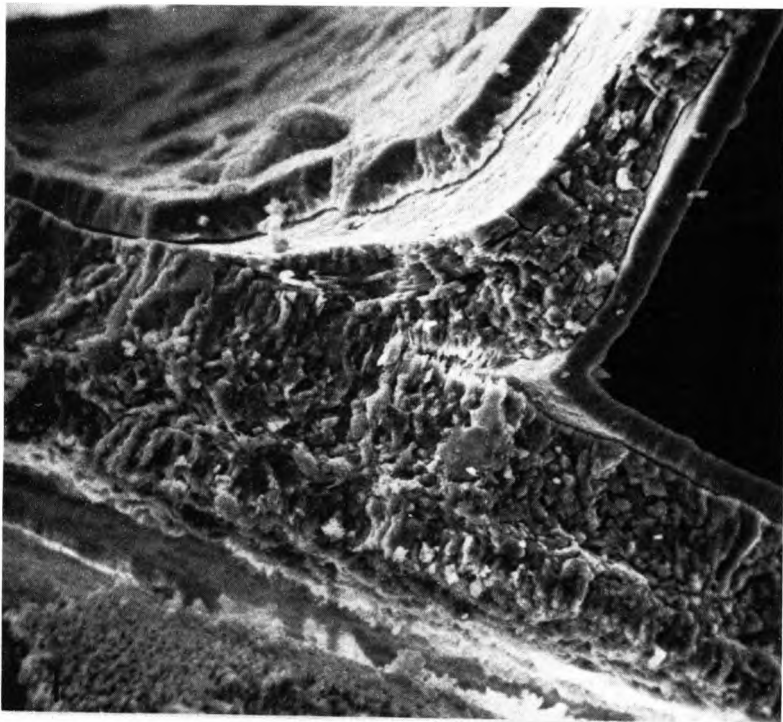
SD — Siphonaldute (septal neck)

in die Siphomembran über. Nach Röntgenspektralanalysen ergab sich, daß am Aufbau von Kammer- und Siphomembran Calciumphosphat und Calciumcarbonat beteiligt sind (vgl. ANDALIB, 1972). Sicher sind dies jedoch nicht die einzigen, wahrscheinlich auch nicht die wesentlichen Bestandteile. Am Aufbau der Membranen dürfte vor allem auch organisches Material beteiligt sein, das mit den angewandten Methoden nicht nachweisbar ist. Für die Beteiligung organischer Substanzen spricht, daß Bruchflächen der Membranen auch bei starker Vergrößerung im Rasterelektronenmikroskop nicht aufgelöst werden können (vgl. ERBEN & REID, 1971).

In den Gehäusen ist häufig zu beobachten, daß die Membranen in der Nähe der Wohnkammer sehr stark zerstört sind, während mit zunehmender Entfernung von dieser kaum noch Zersetzungsspuren auftreten. Gut erhaltene Membranen sind relativ dick, sie können die Dicke der Perlmutschicht des Septums erreichen, und vor allem sind sie tiefbraun gefärbt. Die Oberfläche ist je nach Zersetzungsgrad körnig bis blumenkohlartig. Bei fortgeschrittenem Abbau ist nur noch eine sehr dünne, im allgemeinen völlig transparente Membran vorhanden, die keinerlei auflösbare Oberflächenstruktur besitzt. Ganz ähnlich verhält sich der Siphon. Auch dort sind die gut erhaltenen Abschnitte dunkelbraun und zeigen eine dichte, körnige Struktur. Mit zunehmender Zerstörung wird die Oberfläche unregelmäßig, blumenkohlartig und schließlich löchrig (Abb. 2). In der letzten Windung ist der Siphon meist nicht oder nur relikthaft erhalten. Mit der fortschreitenden Zersetzung trat auch hier eine Entfärbung ein, die von dunkelbraun über ockergelb bis nahezu weiß gehen kann. Röntgenspektroskopische Analysen ergaben für die dunkel gefärbten Abschnitte einen hohen Calciumphosphatgehalt und einen relativ niedrigen Calciumcarbonatgehalt. Mit abnehmender Färbung sinkt der Calciumphosphatgehalt, und das Verhältnis kehrt sich um. Zum Teil ist von der Membran nur noch eine sehr dünne, strukturlose Lage übrig, die relativ hart und spröde wirkt.

Die Anfangs- („Embryonal“-)Kammer ist wie die folgenden Kammern von der Membran vollständig ausgekleidet. Der Siphon beginnt hier mit einem halbkugeligen Blindsack, dem Caecum, von dem mehrere Membranstränge zur Gehäusewand ziehen (Abb. 2, Fig. 2). Diese Membranstränge sind nach ihrer Lage dem Prosiphon gleichzusetzen. Dieser stellt damit kein gesondertes Bauelement der Anfangskammer dar, sondern entspricht einem, oder wie hier, mehreren Bändern der Kammer- bzw. Siphomembran.

Die beobachtete Membranauskleidung der Kammern des Phragmokon ist in doppelter Hinsicht von Interesse. Einmal ergeben sich einige ergänzende Gesichtspunkte zur Biologie der Ammoniten, zum andern sind derartige organische Bildungen ein wesentlicher Faktor bei Fossilisationsprozessen.



3

4

GRANDJEAN (1910) gab wohl die erste Beschreibung von organischen Membranen in Ammonitengehäusen. Später wurden seine Beobachtungen verschiedentlich bestätigt, ohne daß diese Strukturen allgemeine Beachtung fanden (vgl. ERBEN & REID, 1971, S. 26 f.). Erst in jüngerer Zeit, nachdem von DENTON & GILPIN-BROWN (1966) experimentelle Untersuchungen zum Flüssigkeitstransport im Nautilusgehäuse durchgeführt wurden, gewannen die organischen Membranen an Interesse. Eine Behandlung erfuhren sie insbesondere durch MUTVEI (1967) und ERBEN & REID (1971).

GRANDJEAN stellte in den Siphomembranen Calciumphosphat als Bestandteil fest. Diese Beobachtung wurde von ANDALIB (1972) bestätigt, während sich ERBEN & REID (1971) gegen einen anorganischen Anteil in den Membranen aussprachen, da sie wie beim hier untersuchten Material auch bei sehr starker Vergrößerung keine kristallinen Strukturen finden konnten. MUTVEI & REYMENT (1973) deuteten den Calciumphosphat-Anteil in den Membranen schließlich als sekundäre Bildung. Nach den hier gewonnenen Ergebnissen müssen die älteren Beobachtungen wieder bestätigt werden. Das Calciumphosphat in den Membranen der unverfüllten Gehäuse spricht gegen eine sekundäre Zufuhr. Vor allem würde sich die oben beschriebene Verteilung des Calciumphosphats nicht mit einer solchen Annahme decken.

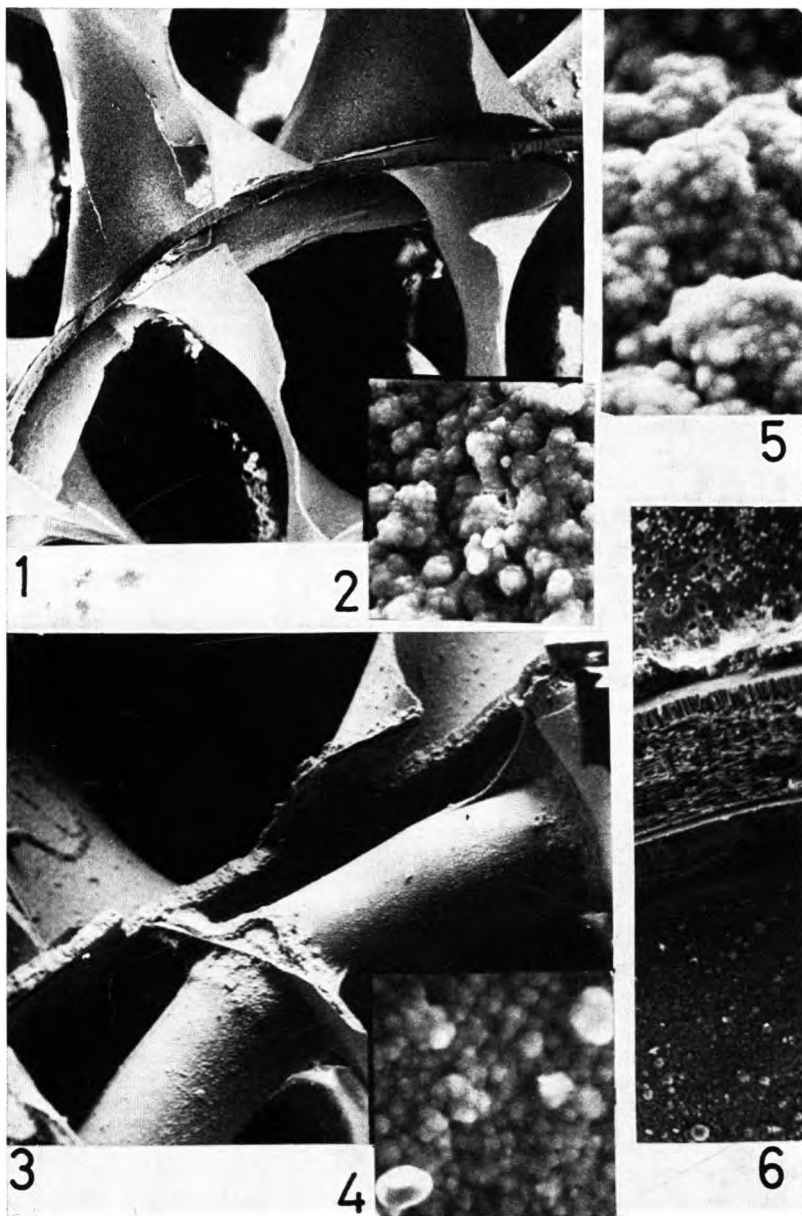
Ein weiterer Diskussionspunkt, der sich aus den Arbeiten von DENTON & GILPIN-BROWN (1966) und MUTVEI (1967) ergab, betrifft die Funktion der Kammermembranen. Auf die Tatsache, daß zumindest bei einem Teil der ectocochleaten Cephalopoden jede Kammer des Phragmokoms vollstän-

Abb. 2.

- 1: Ansatzstelle des Primärseptums an der Wand des Protoconchs. Die Kammermembran zieht nicht unter dem Septum durch, sondern kleidet jede Kammer gesondert aus. G. 86,2; $\times 1800$.
- 2: Anfangskammer, Caecum (C) und Prosipho (S). Der Prosipho besteht aus mehreren Membranbändern, die vom Caecum zur Gehäusewand gespannt sind. G 86,2; $\times 180$.
- 3: Strukturloser Rest der Kammermembran, der spröde und relativ hart wirkt. G 23; $\times 170$.
- 4: Vergrößerung aus Fig. 3. G 23; $\times 4500$.

Fig. 2.

- 1: Section through primary septum and wall of the protoconch. The intracamerai membrane does not pass under the septum into the next camera.
- 2: Protoconch, caecum, and prosiphon. The prosiphon is equivalent several lamellae of the intra-camerai membrane.
- 3: Rest of the intra-camerai membrane without any structure.
- 4: Enlargement of No. 3.



dig von einer organischen Membran ausgekleidet ist, die nicht unter den Septen hindurchzieht, wies RISTEDT (1971) hin. Anhand seines Schliffmaterials war ihm jedoch eine definitive Aussage nicht möglich. Seine Vermutung konnte hier jedoch eindeutig bestätigt werden. MUTVEI (1967) stellte die These auf, daß die Flüssigkeitsmenge im Phragmokon über den Siphon und den organischen Belag der Septen nach dem „Fließpapiersystem“ geregelt wird. ERBEN & REID wandten gegen diese Theorie ein, daß die Größe der von ihnen beobachteten Kammermembranen im Laufe des Wachstums im Verhältnis zur Kammergröße sehr stark abnimmt und damit die Transportleistung bei größeren Gehäusen absinken müßte. Sie vertraten die Meinung, daß die Membranen nur der Befestigung des Siphons dienten. Diese letzte Aufgabe der Membranen ist eindeutig zu bestätigen. Am Siphon bildet die Kammermembran zwei Lappen, die sich nach

Abb. 3.

- 1: Siphon der 2. Windung mit unregelmäßiger Oberfläche — die Membranen sind etwas geschrumpft. G 23; \times 54.
- 2: Oberfläche des Siphons von Fig. 1; die Oberflächenstruktur ist locker, körnig. G 23; \times 1800.
- 3: Siphon der 1. Windung in ausgezeichnetem Erhaltungszustand. Bemerkenswert ist die Halterung des Siphons durch die an den Septen ansetzenden Haftbänder. G 23; \times 162.
- 4: Oberflächenstruktur von Fig. 3, sehr dicht, körnig, Zersetzungsspuren sind kaum vorhanden. G 23; \times 5220.
- 5: Oberflächenstruktur des Siphons der 2. Windung — „Blumenkohlstruktur“ als Anzeichen stärkerer Zersetzung. G 23; \times 5310.
- 6: Gehäusewand und Siphon. Oben ist noch ein Septum erkennbar. Die Gehäusewand setzt mit der Äußeren Prismenschicht ein, darunter folgt die dicke Perlmutterttschicht; die Innere Prismenschicht ist als sehr feine Lage vorhanden. Unter dieser hängt etwas abgelöst die Kammermembran. Das Haftband des Siphons ist durch Schrumpfung der Membranen abgerissen. G 23; \times 540.

Fig. 3.

- 1: Siphuncle of the second whorl with coating membranes slightly shrunk.
- 2: Surface of the siphuncle in No. 1. The structure is loose and granular.
- 3: Perfectly preserved siphuncle of the first whorl fastened to the septa by lamellae.
- 4: Granular, but more compact surface structure of the siphuncle in No. 3, showing less symptoms of decomposition.
- 5: Surface of siphuncle in the second whorl with "cauliflower-structure" indicating decomposition.
- 6: Shell wall and siphuncle. A septum can be seen on top. The shell wall begins with the outer prismatic layer, underlain by a thick nacreous layer. The inner prismatic layer is very thin. Below it we find the cameral membrane. The lamella of the siphuncle is detached from the shell due to shrinkage.

der ersten Windung an der Außenschale anheften. Es läßt sich jedoch auch die These MURVEIS bekräftigen. Die vollständige Auskleidung der Kammern mit der Membran führt mit der im Wachstum zunehmenden randlichen Verfallung der Septen zu einer Oberflächenentwicklung, die der Kammergröße proportional sein dürfte. Weiterhin fügt sich die voluminöse Ausbildung gut erhaltener Membranen in das Bild der These MURVEIS, da in diesen ein effektiver osmotischer Transport der Kammerflüssigkeit durchaus möglich ist.

WESTERMANN (1971, S. 25 ff.) wies darauf hin, daß sich der Siphon im Verhältnis zur Kammergröße stark negativ allometrisch entwickelt und vertrat die Auffassung, daß dessen Wachstum bei Annahme der „Fließpapiertheorie“ dem Kammervolumen proportional sein müßte. Da der Siphon der Ammoniten in Analogie zum *Nautilus* wohl wenigstens eine Arterie und eine Vene enthielt, gibt es für ihn jedoch einen unteren Minimaldurchmesser, der durch die physikalischen Bedingungen für laminaren Fluß vorgegeben ist und von Strömungsgeschwindigkeiten, Viskosität der Flüssigkeit und Röhrendurchmesser abhängt (vgl. RASHEVSKY, 1960). Das negative allometrische Wachstum des Siphons könnte durchaus dadurch bedingt sein, daß erst im Laufe des Wachstums ein genügender Abstand von der nach unten vorgegebenen Schranke erreicht wird, der die Ausbildung eines optimalen Sipholumens in bezug auf Flüssigkeitstransport und Materialverbrauch erlaubt.

Zersetzung der Membranen

Mit dem Abbau der Membranen war in den meisten Gehäusen die Bildung von Pyrit verbunden. Besonders in Wohnkammernähe sind die Kammern z. T. vollständig von einer Pyrittapete überzogen. Mit zunehmender Entfernung von der Wohnkammer tritt der Pyrit zurück, und die Membranen sind besser erhalten. Hier kommen vor allem Pyritkugeln mit

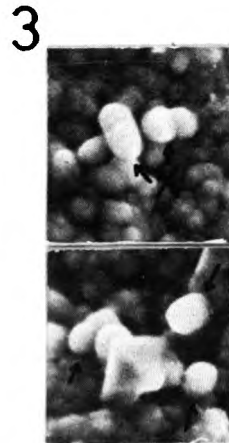
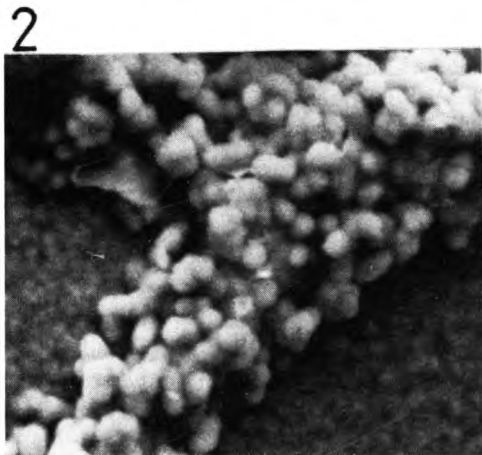
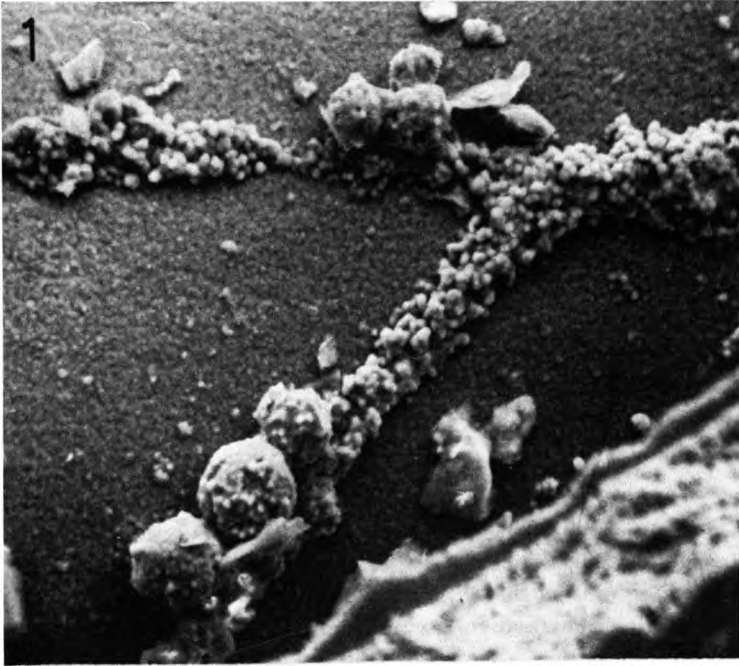
Abb. 4.

- 1: „Bandstrukturen“ auf dem Siphon. Die größeren Kugeln bestehen aus Pyrit. G 20; \times 1650.
- 2: Ausschnitt aus Fig. 1. G 20; \times 1650.
- 3: Siphonmembran mit einzelnen ovalen Körperchen, wie sie in den „Bandstrukturen“ auftreten. Die Zweigliederung durch eine mediane Furche ist deutlich erkennbar. G 20; \times 5800.

Fig. 4.

- 1: "String-structures" on the siphuncle. The larger spherules consist of pyrite
- 2: Detail of No. 1.
- 3: Membrane of the siphuncle with some oval particles resembling those of the "string-structure". Division by a furrow is clearly visible.

einem Durchmesser von ca. $10\ \mu$ vor, die sehr stark an Rogenpyrit erinnern. Wo Pyrit auf noch gut erhaltenen Membranen auftritt, ist er eng an auffallende Strukturen dieser Membranen gebunden. Es handelt sich um wulstartige Bänder, die den Membranen aufsitzen und sich hin und wieder verzweigen. Die Strukturen sind aus kleinen ovalen, meist gefurchten Kör-



perchen von 1,5 bis 2,0 μ Größe aufgebaut. Zunächst wurde daran gedacht, daß es sich um primäre Elemente der Membranen handeln könnte, da sie diese z. T. sehr dicht überziehen. Es zeigte sich jedoch, daß die Bänder völlig regellos verlaufen, und der Vergleich zwischen den einzelnen Kammern ergab keine auch nur ähnliche Verteilung. Schließlich ist der Aufbau aus Einzelkörperchen nicht gut mit einer primären Membranstruktur vereinbar. Wie schon erwähnt, weisen dagegen die Pyritsphären eine starke Ähnlichkeit mit Rogenpyrit auf, der u. a. als Füllung von Foraminiferengehäusen auftritt (FABRICIUS 1962, 1970). Diese Bildungen werden heute i. a. als Produkte von Bakterien gedeutet. Die einzelnen Körperchen der wulstartigen Bänder besitzen nun durchaus die Größe, wie sie von Bakterien erwartet werden kann, und auch die verschiedenen Zersetzungsstadien der Membranen weisen auf die Anwesenheit von Mikroorganismen hin, die über die Wohnkammer in den Phragmokon eingedrungen sind.

Möchte man die Strukturen als Bakterienkolonien deuten, so käme nach rein äußerlichen Merkmalen die Klasse der Actinomycetes in Frage. Die Furchung der Körperchen könnte auf die Gruppe der Coccales hinweisen. Dabei bleibt zu bedenken, daß eine Klassifizierung von Bakterien nach der äußeren Form äußerst fragwürdig ist. Aus dem Auftreten des Pyrits kann jedoch sicher geschlossen werden, daß beim Abbau der Membranen Schwefelwasserstoff frei wurde, der zur Eisensulfidbildung führte.

Bildung der Konkretion

Der ausgezeichnete Erhaltungszustand der Fossilien in der Konkretion zeigt, daß die Konkretionsbildung schon früh, d. h. kurz nach der Einbettung erfolgt sein muß. Das Material fand sich zwar in Tonsteinen, die an sich schon abdichtend wirken können und die Beweglichkeit des Porenwassers stark herabsetzen, aber allein dadurch läßt sich die z. T. ausgezeichnete Erhaltung der organischen Membranen nicht erklären. Offensichtlich wurde deren Zersetzungsprozeß mehr oder weniger plötzlich gestoppt und der von der Wohnkammer ausgehende Abbau in seinen verschiedenen Phasen sozusagen „eingefroren“. Sicher hat dabei die Bildung der Konkretion um die Gehäuse abdichtend gewirkt und schließlich jeglichen Stoffaustausch unterbunden. Deutlich wird dies auch an der sekundären, wohl spätdiagenetischen Calcit-Füllung der Gehäuse, die mit Annäherung an die Peripherie der Konkretion zunimmt. Für eine frühdiaagenetische Kalkfällung kommt vor allem bakterielle Aktivität in Frage (s. u.), d. h. Bildung von Verwesungsfällungs-Kalk über Ammoniakproduktion. Dieser Fall kann mit ziemlicher Sicherheit für die vorliegende Konkretion angenommen werden. Die nötige organische Substanz war zur Bildungszeit sicher vorhanden, was die noch erhaltenen organischen Reste deutlich zeigen. Gewisse Deutungsschwierigkeiten bietet das gemeinsame Vorkommen von Calcit (in der Konkretion) und von Pyrit (in den Gehäusen), deren Bildungsbedingungen in

völlig anderen Stabilitätsbereichen liegen. Eine sekundäre, spätdiagenetische Bildung des Pyrits ist wenig wahrscheinlich, da er eng an eindeutige Abbaustrukturen der Membranen gebunden ist. Man muß dabei berücksichtigen, daß das Innere eines Ammonitengehäuses weitgehend von seiner Umgebung abgeschlossen blieb, solange die aragonitische Schale nicht beschädigt wurde. Eine Verbindung nach außen bestand nur über den Siphon, und die Pyritbildung beschränkte sich auf den Phragmokon, in welchem sie, der Eintrittsöffnung der Mikroorganismen entsprechend, von der Wohnkammer aus nach innen fortschritt. Es ist damit durchaus denkbar, daß in der Umgebung des Ammonitengehäuses und in der Wohnkammer aerobe Bakterien am Abbau der organischen Substanz beteiligt waren und ein relativ hoher pH-Wert die NH_3 -Produktion begünstigte, während innerhalb des Phragmokons schon hinter dem ersten Septum reduzierende Bedingungen herrschten, so daß anaerobe Bakterien unter H_2S -Produktion die organische Substanz zersetzen konnten.

Fossilisationsbedingungen der Ammonitengehäuse

Bei der Fossilisation von Ammonitengehäusen sind, wie oben zu zeigen versucht wurde, zwei Systeme zu betrachten: die aragonitische Schale und die organischen Kammermembranen. Der eigentliche Weichkörper spielte sicherlich ebenfalls eine wesentliche Rolle im Fossilisationsablauf; da über ihn jedoch praktisch nichts bekannt und vor allem unklar ist, ob er überhaupt mit dem Gehäuse bis auf den Meeresboden absank oder sich schon vorher von diesem ablöste, bleibt er hier unberücksichtigt. Da zwischen den Abbauprozessen des Weichkörpers und der Kammermembran keine grundsätzlichen Unterschiede zu erwarten sind, kann aus diesen mit Vorbehalten auch auf Fossilisationsbedingungen geschlossen werden, bei denen noch Weichkörperreste mitwirkten.

Um zu einem Modell der Fossilisationsvorgänge in Ammonitengehäusen zu kommen, ist es zweckmäßig, nur die besonders klaren Fälle zu berücksichtigen. Für die Erhaltung der beiden zu betrachtenden Stoffsysteme der Ammonitengehäuse sind vor allem die physikalisch-chemischen Bedingungen der Einbettung wichtig. Dazu gehören Strömung, Sedimentationsrate, die Art des sedimentierten Materials, die chemischen Zustandsgrößen und schließlich auch die Tätigkeit und Art der beteiligten Mikroorganismen. Diese Faktoren sind jedoch nicht unabhängig und frei kombinierbar, sondern eng miteinander verknüpft. So gehört zu einer verhältnismäßig starken Bodenströmung entweder eine nur geringe Sedimentationsrate bzw. Abtragung, oder es kommt zur Ablagerung grobkörnigen Materials. Gleichzeitig bedingen Strömungen i. a. eine verhältnismäßig gute Durchlüftung des Wassers, wodurch vor allem aerobe Mikroorganismen tätig werden. Dagegen können sich bei fehlender Strömung und Sedimentation sehr feinkörnigen Materials leichter stagnierende Bedingungen einstellen,

wobei Art und Menge der Tonminerale eine wesentliche Rolle spielen, da diese Bakterien und Pilze bzw. organische Substanzen absorbieren können.

Unter den möglichen Fossilisationsbedingungen sei zunächst der Fall betrachtet, daß ein Ammonitengehäuse längere Zeit dem freien Meerwasser ausgesetzt ist. In den meisten Fällen kann hierbei von einer relativ guten Durchlüftung ausgegangen werden. Der Abbau der organischen Substanz erfolgt daher weitgehend durch aerobe Mikroorganismen und kann bis zur vollständigen Zerstörung aller Membranen führen. Gleichzeitig ist die Aragonitschale mechanischen Einflüssen unterworfen, vor allem dem strömungsbedingten Abrieb und Bruch. Eine starke mechanische Beanspruchung ist insbesondere dann zu erwarten, wenn das Sediment aus Material von Sandkorngröße besteht (intensiver Abrieb) oder wenn das Gehäuse lange frei liegt, so daß auch die organische Bindemasse der Schale zerstört wird und das Gehäuse zerfällt. Schließlich können kühlere Bodenströmungen oder bakterielle CO₂-Produktion die Löslichkeit des Aragonits erhöhen, so daß das Gehäuse aufgelöst wird. Andererseits kann das Gehäuse mehr oder weniger mit Sediment gefüllt werden. Solange die organischen Membranen noch weitgehend intakt sind, ist dies nur bei der Wohnkammer und einzelnen beschädigten Kammern des Phragmokons möglich. Mit zunehmendem Abbau des Siphos können einzelne Abschnitte des Phragmokons zwischen Wohnkammer und einer Schalenbeschädigung auch nach dem „Durchzugprinzip“ (SEILACHER, 1967) ausgefüllt werden. Bei vollkommenem Abbau der Kammermembranen kommt es unter Umständen zur Bildung vollständiger Steinkerne, wie sie besonders schön aus dem germanischen Muschelkalk bekannt sind. Derartige Steinkernbildung ist jedoch nicht auf die Trias beschränkt, sondern tritt sehr verbreitet auf; sie ist nur meist durch spätdiagenetische Vorgänge, wie z. B. Füllung der Rest-Hohlräume mit Calcit u. a., überprägt.

Bei relativ schneller Einbettung werden die Gehäuse vor mechanischer Zerstörung weitgehend geschützt. Die Erhaltungschancen sind hier zunächst von der Art des Sediments abhängig. In sehr feinkörnigem Material kann der Porenwasserfluß von vornherein so stark behindert sein, daß chemisch-biologische Einflüsse kaum wirksam werden. Dadurch können die Schalen weitgehend in ihrer ursprünglichen Substanz erhalten bleiben. Allerdings wird es kaum zu einer Ausfüllung der Hohlräume kommen, so daß die Gehäuse bei der diagenetischen Setzung des umgebenden Gesteins schließlich entlang von Schwächezonen zerbrechen und nur flachgedrückt erhalten bleiben, wie dies z. B. im süddeutschen Unter-Aalenium der Fall ist.

Literatur

- ANDALIB, F.: Mineralogy and preservation of siphuncles in Jurassic cephalopods. — N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **140**, 1, 33—48, 1972.

- DENTON, E. J., GILPIN-BROWN, F. R. S. & J. B.: On the Buoyancy of the Pearly Nautilus. — *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **46**, 3, 723—759, 1966.
- ERBEN, H. K., FLAJS, G. & SIEHL, A.: Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden. — *Palaentographica*, **A**, **132**, 1—54, Stuttgart 1969.
- ERBEN, H. K. & REID, R. E. H.: Ultrastructure of shell, origin of conellae and siphuncular membranes in an ammonite. — *Biomineralisation*, **3**, 22—31, Stuttgart 1971.
- FABRICIUS, F., VON RAD, U., HESSE, R. & OTT, W.: Die Oberflächensedimente der Straße von Otranto (Mittelmeer). — *Geol. Rdsch.*, **60**, 1, 164—192, 1970.
- GRANDJEAN, F.: Le siphon des ammonites et des belemnites. — *Bull. géol. Soc. France*, **4**, 10, 469—519, Paris 1910.
- MUTVEI, H.: On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. — *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **129**, 2, 157—166, Stuttgart 1967.
- MUTVEI, H. & REYMENT, R. A.: Buoyancy Control and Siphuncle Function in Ammonoids. — *Palaentology*, **16**, 3, 623—636, 1973.
- RASHEVSKY, N.: *Mathematical Biophysics*. Bd. 2. — 3. Aufl., New York 1960.
- REYMENT, R. A.: Some factors in the distribution of fossil cephalopods. — *Stockh. Contr. Geol.*, **I**, 97—179, 1957.
- RISTEDT, H.: Zum Bau der orthoceriden Cephalopoden. — *Palaeontographica*, **A**, **137**, 4—6, 155—195, Stuttgart 1971.
- SEILACHER, A.: Lobenlibellen und Füllstruktur bei Ceratiten. — *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **25** (Festband SCHINDEWOLF), 480—488, 1966.
- Sedimentationsprozesse in Ammonitengehäusen. — *Akad. Wiss. u. Lit.*, Jg. 1967, **9**, 1967.
- WESTERMANN, G. E. G.: Form, Structure and Function of Shell and Siphuncle in Coiled Mesozoic Ammonoids. — *Life Sci. Contr. Roy. Ontario Mus.*, **78**, Toronto 1971.

Bei der Tübinger Schriftleitung eingegangen am 28. Juni 1974.

Anschrift des Verfassers:

ULF BAYER, 7301 Deizisau, Neue Straße 2.