

Anomale Muskelleisten bei Ammoniten

Helmut Keupp

Zusammenfassung: Die Kenntnis pathologischer Phänomene bei Ammonoideen-Gehäusen wird durch den Nachweis von asymmetrisch angelegten internen Leisten, die als Muskelansatzstellen gedeutet werden, erweitert. Anhand von fünf meso- bis longidomen Ammoniten-Steinkernen (Dactylioceratiden, Perisphinctiden) des Jura (Toarcium / Süddeutschland, Oxfordium / SW-Madagaskar, Tithonium / W-Sibirien) werden pathologische Muskelansatzleisten mit und ohne vorausgehende Störungen im Gehäusebau beschrieben. Kriterien zur Unterscheidung von Rippenscheiteln, die im Steinkern ähnliche Phänomene hervorrufen, jedoch als Regeneration punktueller Mundsaumverletzungen völlig andere Ursachen haben, werden diskutiert. Die Ergebnisse zeigen, daß die Position des Retraktor-Ansatzes durch den Windungsquerschnitt beeinflußt wird.

Abstract: A new palaeopathological phenomenon in five specimens of meso- to longidome Jurassic ammonites (dactylioceratids and perisphinctids from Lower Toarcian / Southern Germany and Oxfordian / SE Madagascar, Tithonian / W Siberia, respectively) is described and figured. Longitudinal grooves at the steinkerns are considered to have been caused by an asymmetrical development of proposed ridges of muscle-scars inside the body-chamber. These anomalous structures are connected partly with, partly without previous disturbances of shell growth. They resemble the so called "Rippenscheitel" (forma aegra *verticata* Hölder 1956), which represent a characteristic regeneration-phenomenon of small damages of the peristomal epithelium. Some criteria to distinguish anomalous ridges of muscle-scars and true "Rippenscheitel" are given. The position of the attachment of the retractor muscles was controlled by changing whorl section.

Anschrift des Autors: Prof. Dr. Helmut Keupp, Institut für Paläontologie, Freie Universität Berlin, Malteserstr. 74-100, Haus D, D-12249 Berlin - E-mail: keupp@zedat.fu-berlin.de

1. Einführung

Die Erschließung der Weichkörperorganisation der an der Kreide/Tertiär-Wende ausgestorbenen Ammoniten erfordert den kriminalistischen Einsatz möglichst aller Hinweise, die uns das fossil überlieferte Gehäuse bietet, da direkte Nachweise des Weichkörpers selbst bisher nur spärlich und in ihrer Interpretation problematisch sind. Wie die Erkenntnisse der letzten drei Jahrzehnte zeigen (vergl. Keupp 2000b), berechtigen Ähnlichkeiten im Bau des gekammerten Außengehäuses mit dem des heute lebenden *Nautilus* keineswegs dazu, auch von einem vergleichbaren Weichkörper auszugehen. Vielmehr repräsentiert das aus Wohnkammer und Phragmokon (gekammerter Gehäuseabschnitt, der mit Hilfe des Siphos eine hydrostatische Auftriebsfunktion erfüllt) bestehende Gehäuse das plesiomorphe Grundmerkmal aller Kopffüßer. Reproduktionsmodus mit kleinem Schlüpfgehäuse (=Ammonitella), eine schma-

le Radula und die gemeinsame stammesgeschichtliche Wurzel in den Bacritida sprechen für eine Gruppierung der Ammoniten zu den Neocephalopoden, als Schwestergruppe der heutigen Coleoidea, die ihr Gehäuse in das Körperinnere verlagert und teilweise reduziert haben (Lehman 1976, Berthold & Engeser 1987). Gerade auch das mutmaßliche System von Retraktormuskeln war bei den Ammoniten wesentlich komplexer organisiert, als bei heutigen *Nautilus*, der nur über einen paarigen, ventrolateralen Retraktor verfügt, und bestätigt die grundsätzlichen Vorstellungen von Jacobs & Landman (1993), daß im Ammonitengehäuse ein besonders muskulöser und wesentlich beweglicherer Weichkörper steckte (Kröger, in Druck).

Da die Wohnkammer des Ammoniten nicht nur als Schutzgehäuse diente, sondern zugleich echte Außenskelett-Funktion erfüllte, war sie - während der Wachstumsphase des Gehäuses zumindest temporäres - Widerla-

ger für den Muskelapparat, der für Verankerung und Rückzug des Körpers im Gehäuse verantwortlich zeichnete.

2. Das Retraktor-Muskelsystem

Gewebeansatzstellen werden auf der Innenseite des Gehäuses oft durch spezielle Modifikationen der Inneren Prismenschicht (= myoadhäsive Strukturen) nachgezeichnet, so daß sie bei entsprechend günstigen Fossilisationsbedingungen auf der Schaleninnenseite beziehungsweise der Steinkernoberfläche erhalten werden können (Jordan 1968, Richter & Fischer 1999). Innerhalb der mesozoischen Ammonoideen finden sich insgesamt vier unterschiedliche, ursprünglich jeweils paarige Ansatzbereiche des Retraktorsystems (Abb. 1):

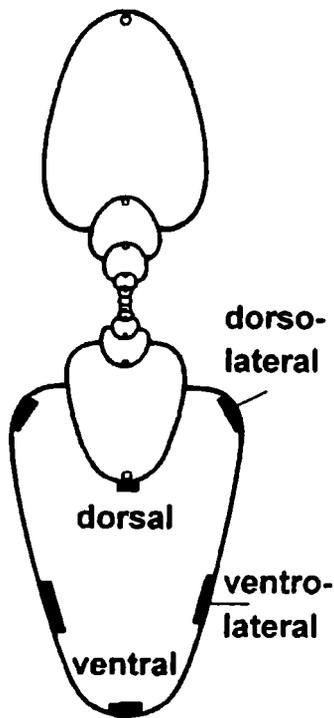


Abb.1: Schematische Darstellung der Position des Retraktor-Muskelsystems bei Ammonoideen (aus Keupp 2000b)

- dorsal: Bereits im Protoconch angelegtes Muskelsystem, das schon in der Frühontogenese zu einem unpaaren Ansatz verwächst (Bandel 1982), und im jeweils hintersten Abschnitt der Wohnkammer vom Internlobus umwachsen wird. Beim Gehäusebau wird er mit jeder Neuanlage

einer Kammer episodisch abgelöst und vor der neuen Kammer erneut angeheftet. Er erscheint daher stets als ovaler, allseitig umgrenzter Muskelansatz. Im Gegensatz dazu rücken die Ansatzstellen der drei übrigen Muskelsysteme im Kontinuum mit dem Gehäusezuwachs vor und bilden dadurch auf der Schaleninnenseite langgezogene Spiralstrukturen:

- dorsoventral: beidseitig, nahe der Nabelkante im hinteren Wohnkammerabschnitt ansitzend.
- ventrolateral: beidseitig im äußeren Flankendrittel des hinteren Wohnkammerabschnitts ansitzend.
- ventral: teilweise zu einem Band verwachsenes Muskelfeld, das in der Mitte der Außenseite des hinteren Wohnkammerdrittels inserierte.

2.1 Fossile Nachweise des Retraktorsystems

Die fossile Überlieferung der Muskelansatzstellen unterliegt auch innerhalb derselben Arten deutlichen Unterschieden, die teils von speziellen Erhaltungsbedingungen abhängen, teils aber auch Ausdruck einer primär variablen Intensität in der Ausbildung dieses Merkmals sind. Erkennbar werden derartige Muskelansatzstellen auf der Schaleninnenseite durch lokale Strukturveränderungen der Inneren Prismenschicht, z.T. durch deren Verdickung. Auf dem Steinkern, insbesondere von Pyritsteinkernen, können die oft nur minimalen Strukturveränderungen der Schaleninnenseite durch rauhe bzw. in der Farbgebung unterschiedliche Fleckenmuster nachgezeichnet werden. Nennenswerte Verdickungen der Muskelansatzstellen durch die Innere Prismenschicht selbst führen auf den Steinkernen zu grubenartigen Eindellungen beziehungsweise leistenartigen Vertiefungen. Sie sind oft auch bei nicht pyritisierten Steinkernen sichtbar.

Am Beispiel ausgeprägter ventraler Muskelleisten der mitteltriadischen Ammonitengattungen *Czekanowskites* und *Arctohungarites* aus dem aktischen Sibirien konnten Dagys & Keupp (1998) zeigen, daß die Überlieferung solcher Muskelleisten dort auf einzelne Horizonte beschränkt ist und daher von besonders günstigen Fossilisationsbedingungen in den Kalkkonkretionen abzuhängen scheint. Andererseits treten interne Muskelleisten aber auch bei übereinstimmender Erhaltung der

Ammoniten in denselben Geoden nur maximal bei 22 % der Population auf, wodurch in der Ausbildung dieses Merkmals eine stark individuelle Variabilität belegt wird (vergl. auch Kennedy et al. 1999). Die Bewertung, warum bei einzelnen Individuen derselben Art die Muskelansatzstellen leistenartig verstärkt wurden - möglicherweise vergleichbar dem Schädelkamm (Carina) vieler Säugetiere, die besonders kräftige Kaumuskelatur dort anzuheften haben -, bei anderen nicht, ist schwierig und spekulativ. Vielleicht mag eine besondere Beanspruchung einzelner Muskelstränge dazu beigetragen haben.

2.2 Pathologische Muskelansatzstellen

Bei den Muskelleisten handelt es sich um ein Strukturelement, das grundsätzlich dem normalen Bauplan der Ammoniten angehört, dessen sichtbare Ausbildung jedoch einer individuellen Variabilität unterliegt und daher in der Fossilüberlieferung fakultativ ist. Auch wenn sich ihr Nachweis daher oft nur auf Einzelindividuen einer Population beschränkt, liegt nicht zwangsläufig eine Anomalie im Sinne einer pathologischen Erscheinung vor, unter der solche Gehäusemodifikationen verstanden werden, die nur einzelne Individuen einer Art betreffen und auf Krankheit oder Verletzung zurückgeführt werden können (Lehmann 1976). So ist die grundsätzliche Zuweisung solcher Einzelphänomene (ventrale, marginale und laterale Rinnen- bzw. Faltenbildungen) bei Ceratiten-Steinkernen des Germanischen Muschelkalks durch Rein (1988) als Anomalien, die überwiegend durch Verletzungen ausgelöst seien, nicht nachvollziehbar. Auch der den Muskelansatzleisten phänetisch ähnliche "mediane Fadenkiel" (Mundlos 1969, Rein 1987), der bei Ceratiten als interne Leiste durch die Innere Prismenschicht jedoch nahe der Gehäusemündung angelegt wird - und damit nicht dem Retraktorsystem zuordenbar ist -, unterliegt als mutmaßliche Gewebeansatzstelle der gleichen individuellen Variabilität. Eine Nutzung des Fadenkiels als diagnostisches Merkmal für die Gattung *Ceratites* DE HAAN, wie das Rein (1987) vorschlägt, ist nicht nur aufgrund des nur vereinzelt Auftretens bei *Ceratites* (0,5 % der Population: Mundlos 1969), sondern auch durch das Vorkommen bei anderen Gattungen (z.B. *Olenekites*, Unter-Trias arktisch Sibiriens) nicht möglich.

Ungeachtet der generellen Feststellung, daß die gelegentlich überlieferten Muskel- und

Gewebeansatzstellen in der Regel dem normalen Strukturinventar angehören, sollen hier seltene Einzelfälle von solchen Muskelleisten vorgestellt werden, deren asymmetrische und abnormale Anlage den pathologischen Charakter deutlich erkennen lassen. Ihre Beschreibung erscheint aus zwei Gründen sinnvoll:

1. Sie dokumentieren, daß offensichtliche Ausnahmebeanspruchungen der Muskelverankerung an der Schaleninnenseite leistenartige Verstärkungen hervorrufen können und somit als Argumentationsstütze für die Diskussion über die möglichen Ursachen der Variabilität in der regulären Ausbildung von Muskelleisten herangezogen werden.
2. Unterscheidungskriterien aufzuzeigen, welche eine auf den ersten Blick leicht mögliche Verwechslung mit Rippenscheiteln, dem charakteristischen Regenerationsphänomen des Mündungsepithels nach punktförmiger Verletzungen (*forma verticata* Hölder 1956), ausschließen.

2.3 Material

Anomale Muskelleisten finden sich an Steinkernen von überwiegend longi- bis mesodomen Ammoniten gelegentlich als Folge vorausgehender Störungen im Gehäusebau, selten aber auch ohne erkennbaren äußeren Anlaß. Die fünf hier gewählten Beispiele, die in der Sammlung Keupp (vergl. PA-Nummern) aufbewahrt sind, beziehen sich auf drei Fundkomplexe:

- Ein *Dactylioceras* (PA-528) aus dem Unter-Toarcium von Altdorf (leg. J. Schüssel) bei Nürnberg/Süddeutschland. In einer kondensierten Schichtfolge, die nur durch temporäre Aufschlüsse (Baugruben) im südlichen Stadtgebiet zugänglich ist, finden sich dort nur wenige cm über der Schichtlücke zum liegenden Amaltheenton (Oberes Pliensbachium) meist zwei nur wenige cm auseinanderliegende Geodenlagen ("Laibsteinhorizonte"), deren obere besonders fossilreich ist. Aufgrund des reichen Inventars von Ammonoiten kann sie der *falcifer*-Subzone zugeordnet werden (Kolb 1964, Urlichs 1993).
- Überwiegend aragonitschalig erhaltene Perisphinctiden aus Fe-oolithischen Mergelkalken des oberen Oxfordiums (= "Rauracien": Collignon 1949, 1959) von Sakaraha/SW-Madagaskar. Die drei Individuen (PA-13231, 13232, 13542) stammen aus kommer-

ziell durch Herrn L. Berwald, Selent, eingeführten Beständen.

- Der Perisphinctide *Strajevskya* (PA-9582) aus dem Tithon der mittleren Wolgastufe (*pavlovi*-Subzone der *panderi*-Zone: Krumholts et al. 1982), stammt vom östlichen Vorland des subpolaren Urals/Westsibirien, SW der Stadt Salekhard (Einfuhr durch J. Wörde-mann, Halstenbek). Die Beschreibung der Ammonitenfauna, die häufig *syn vivomit* Austern und Serpuliden bewachsenen ist (Keupp 1996), geht auf Ilovaisky (1917) zurück.

2.3.1 Anomale Muskelleisten ohne erkennbaren äußeren Anlaß

Fallbeispiel 1: *Kranaosphinctes* cf. *irregularis* Spath (PA-13231: Taf. 1/1):

Der 78 mm große Ammonit ist bis zum erhaltenen Ende gekammert. Während auf der linken Seite noch erhebliche Anteile der Aragonit-Schale vorliegen, ist die weiße Schale auf der rechten Seite weitgehend verlorengegangen. Im Nabel ist bis zu einem Durchmesser von ca. 32 mm ein schwaches Pendeln der Windungen (*forma undatispirata* Keupp & Ilg 1992) erkennbar, dessen geringe Undulatuion jedoch kaum für die bei einem Gehäusedurchmesser von 46 mm einsetzende Anomalie (nur) des rechten dorsolateralen Muskelansatzes verantwortlich gemacht werden kann. Verletzungsbedingte Störungen im Gehäusebau sind nicht zu erkennen. Die anomale Muskelleiste zeigt in ihrem über eine 3/4 Windung (250°) verfolgbar Verlauf "chaotische Merkmale" (Keupp 2000a), das heißt, sie sind durch einen mehrfachen (dreimaligen) Neuansatz gekennzeichnet. Die erste interne Leiste (im Steinkern eine Furche) beginnt etwa in der Flankenmitte (47% der Windungshöhe) und verläuft zunächst annähernd parallel zur Hauptrippe, um dann in einem halbmondförmigen Bogen nach vorne umzubiegen und bei der asymptotischen Annäherung an die Nabelkante auszuklingen. Ihre Länge beträgt etwa 9 mm. Der zweite Ansatz der Leiste erfolgt etwa im Umbiegungsbereich der ersten Leiste (bei 20 % der Windungshöhe), um eine knappe halbe Windung lang (135°) bei 10 % der Windungshöhe annähernd parallel zur Nabelkante zu verlaufen. Der dritte Neueinsatz der anomalen Muskelleiste erfolgt weit zurückgezogen bei 53 mm Gehäusedurchmesser am inneren Flankendrittel (35 % der Windungshöhe) und

verläuft oberhalb der vorhergehenden Leiste in einer schrägen Linie in Richtung auf die Nabelkante zu, so daß sich nach ca. 25 mm schwach konvergentem Annäherns die dritte Leiste mit der zweiten bei einer Position von 12 % der Windungshöhe vereint. Eine Windungseinschnürung bei 67 mm Gehäusedurchmesser lenkt den Verlauf der Muskelleiste noch einmal bogenförmig ab, so daß im Zenit der Ablenkung unmittelbar nach der Einschnürung vorübergehend eine Position von 21 % der Windungshöhe erreicht wird. Nachdem sie etwa 15 mm nach der Einschnürung wieder ihre "normale" Position bei 10 % der Windungshöhe eingenommen hat, klingt sie aus. Die Störung scheint bei einem Gehäusedurchmesser von 69 mm überwunden zu sein.

Der Anomalieverlauf belegt, daß der rechte Strang des dorsolateralen Muskels mit Einsetzen der Anomalie nicht in der Lage war, seine normale Anheftposition unmittelbar an der Nabelkante zu nutzen. Die Ursache muß spekulativ bleiben, könnte möglicherweise durch einen Parasiten bedingt sein. Durch die nun verzerzte Lage der Muskelanheftung wird die Bildung einer internen Schalenleiste angeregt. Das dreifache Neueinsetzen der Muskelleiste zeigt, daß trotz jeweils erreichter Einlenkung der Muskelansatzstelle in die Normalposition die prinzipiellen Probleme bis zum Ausklingen der anomalen Schalenleiste nicht aufgehoben waren.

1.3.2 Anomale Muskelleisten im Zusammenhang mit Störungen im Gehäusebau (Verletzungen)

Fallbeispiel 2: *Dactylioceras* cf. *anguinum* (Reinecke) (PA-528: Taf. 1/2)

Von dem 52 mm großen Steinkern ist nur die äußere Windung (Wohnkammer) freigelegt. Eine kräftige Verletzung des interimistischen Mundrandes, die den größten Teil der rechten Flanke betraf, wird bei einem Gehäusedurchmesser von 37 mm durch eine laterale Ausbeulung des Steinkerns markiert. Der gesamte Bereich der ursprünglichen Verletzung wurde großflächig durch sekundäre Schalen-schichten unterfangen, die das ursprüngliche interne Rippenrelief vollständig ausgeglättet haben. Vor der Ausbeulung, welche ein typisches Regenerationsphänomen beim Unterfangen größerer Schalenausbrüche darstellt (vergl. Fallbeispiel 4; Keupp 1998), ist die geglättete Schalenschicht deutlich unter das

normale Gehäuseniveau eingesenkt, so daß die Wohnkammer hier durch die sekundäre Schalenlamelle eingeengt war (forma *aptycha* Keupp 1977 = forma *conclusa* Rein 1989; vergl. Keupp 1994). Wohl infolge des abnormal veränderten Windungsquerschnitts führte die Anheftung des rechten dorsolateralen Retraktors zur vorübergehenden Ausbildung einer kräftigen Innenleiste. Die entsprechende Rinne im Steinkern setzt - zunächst nur flach - etwa 9 mm vor der durch die interne Ausglättung gekennzeichneten Verletzungsstelle in einer relativen Höhe von 17 % der Windungshöhe ein. Sie bleibt in derselben relativen Position im gesamten Bereich der sekundären Innenlamelle auf ca. 15 mm Länge als tiefe, nabelkantenparallele Rinne erkennbar. Im anschließend wieder berippten Anteil des Wohnkammer-Steinkerns, der nicht mehr in die sekundäre Schalenunterfangung einbezogen war, unterbricht zunächst noch eine sehr feine Linie die Berippung nahe der Nabelkante, bis schließlich 12 mm nach der Gehäuseanomalie die letzten Spuren der anomalen Muskelansatzleiste ausklingen.

Eine symmetrische Ausbildung von Muskelansatzleisten entlang der Nabelkante ist gerade bei den longidomen Dactylioceraten (Wohnkammerlänge $\geq 360^\circ$) ein nicht seltenes Phänomen des normalen Strukturinventars, das aufgrund der geometrischen Zwänge mit einer besonders kräftigen Zugbeanspruchung dieses Muskelsystems erklärt wird (Hengsbach 1978, Keupp 2000b). Die einseitig temporär angelegte anomale Muskelleiste, die das offensichtliche Resultat des veränderten Wohnkammerquerschnittes ist, stützt die Vorstellung, daß eine Leistenbildung im Muskelansatzbereich durch besondere Zerrbeanspruchung ausgelöst werden kann.

Fallbeispiel 3: *Kranaosphinctes (Pachyplanulites) subevolutus* Waagen (PA-13542: Abb. 2, Taf. 1/5): Der Ammonit ist mit einer erhaltenen Wohnkammer-Länge von ca. 90° unvollständig. Bei einem Gehäusedurchmesser von 39 mm unterbricht linksseitig eine haarfeine, ca. 0,1 mm breite und zunächst noch flache Spiralfurche im äußeren Flankendrittel die Berippung des Steinkerns knapp oberhalb der Rippenspaltpunktes (bei 74 % der Windungshöhe). Im weiteren Verlauf der Anomalie nimmt die Spiralfurche an Breite und Tiefe deutlich zu, so daß sie schließlich als scharf abgesetzte, ca. 0,6 mm breite Rinne

erscheint. Die Lage im äußeren Flankendrittel weist die Struktur als mögliche Muskelansatzleiste des ventrolateralen Retraktors aus. Auslöser für die abnormale Bildung der internen Schalenleiste war wohl eine ehemalige kleinere Gehäuseverletzung des interimistischen Mundrandes. Die durch sie ausgelöste nur geringfügige Störung im weiteren Gehäusebau läßt eine Einbeziehung des schalenbildenden Epithels selbst in die Verletzung unwahrscheinlich erscheinen (vergl. Keupp 1977, 1984/85).

Die Mundrandverletzung des Gehäuses macht sich bei einem Durchmesser von 42 mm durch ein retrocostates Rippenstück nahe der Nabelkante bemerkbar, das mit der vorhergehenden Hauptrippe verwächst. Zudem erfolgt an der ventralen Außenseite durch eine unvermittelte Zunahme der Windungshöhe eine schwache "Ausbeulung". Die Verletzung scheint bereits bei der Anlage der nachfolgenden Spaltrippe vollständig regeneriert zu sein. Drei charakteristische Merkmale kennzeichnen die mutmaßliche Muskelleiste:

- 1) Die Intensität der Anomalie nimmt vom ersten Einsetzen als haarfeine Leiste zu, so daß sie im weiteren Verlauf tiefer und schärfer begrenzt erscheint.
- 2) Die von ihr unterbrochenen Rippen stoßen senkrecht an die Leiste und zeigen keinerlei Ablenkung. Dadurch wird deutlich, daß die Rippen bei der Anlage der anomalen Leiste präexistent waren. Die Leiste war also dem Wellblech-Relief der Schaleninnenseite sekundär aufgesetzt.
- 3) Der Verlauf der internen Schalenleiste ist bezüglich der relativen Lage zur Windungshöhe nicht konstant, sondern zeigt ein sinusförmiges Pendeln, dessen Absolutwerte durch den veränderten Gehäusequerschnitt nach Passieren der Verletzungsstelle von durchschnittlich 73,2 auf 64,2 % der Windungshöhe abnimmt:

Im Gegensatz zur anomalen Muskelleiste verhalten sich Skulpturelemente, die vom Mundsaum gebildet wurden (z.B. Rippenspaltpunkte) in ihrer Lage konstant.

Fallbeispiel 4: *Dichotomosphinctes germainii* Collignon (PA-13232: Abb. 3, Taf. 1/3-4):

Der 69 mm große Ammonit liegt überwiegend in aragonitischer Schalenerhaltung vor. Anteile der Wohnkammer sind nicht erhalten. Auf der rechten Flanke sind zwei regenerierte

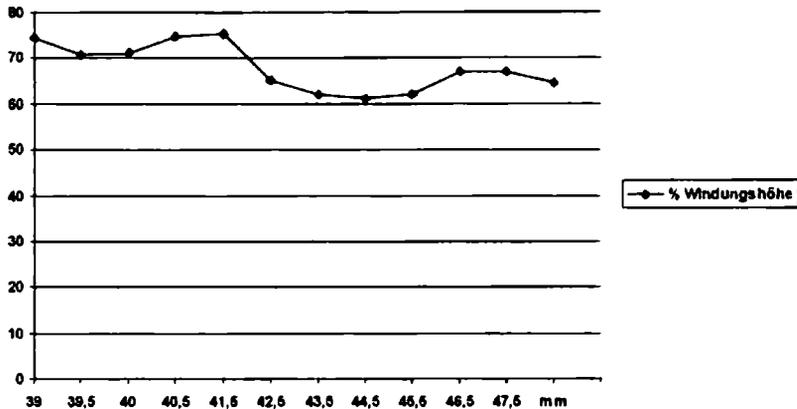


Abb. 2: Lageveränderung in % der Windungshöhe (d.h.: 0 % entspricht der Nabelkante, 50 % der Flankenmitte, 100 % der ventralen Medianen) der anomalen Muskelleiste bei *Kraniosphinctes (Pachyplanulites) subevolutus* Waagen (PA-13542) von ihrem Beginn bei 39 mm Gehäusedurchmesser bis zum Ende bei 49 mm Gehäusedurchmesser.

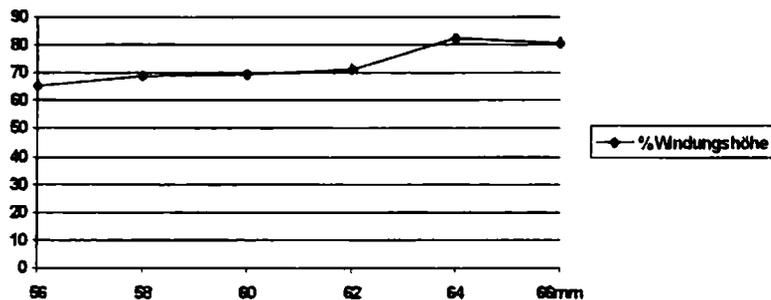


Abb. 3: Lageveränderung in % der Windungshöhe (d.h.: 0 % entspricht der Nabelkante, 50 % der Flankenmitte, 100 % der ventralen Medianen) der anomalen Muskelleiste *Dichotomosphinctes germanii* Collignon (PA-13232) ab ihrem Beginn bei 56 mm Gehäusedurchmesser.

Schalenverletzungen der jeweiligen interimistischen Mündung erkennbar, die erste - hier relevante - bei 55 mm Gehäusedurchmesser, eine zweite einfache Unterfangung eines flachen Schalenausbruchs (*forma substructa* Hölder 1973) unmittelbar am Ende des erhaltenen Phragmokons. Der U-förmige Schalenausbruch der ersten Verletzung erfaßte die äußere Flankenhälfte und kann aufgrund seiner Konfiguration möglicherweise auf eine Fischattacke zurückgeführt werden (Keupp 1997; Kröger 2000). Die rasche Regeneration der Verletzung, die nach ca. 10 mm bereits abgeschlossen ist und beim weiteren Gehäusebau keinerlei Skulpturstörungen aufweist, spricht für eine Verletzung nur des Gehäuses, bei welcher das schalenbildende Epithel verschont blieb. Die regenerierte Schale selbst erscheint - soweit der dort etwas beschädigte Steinkern dies rekonstruieren läßt - als nachträglich durch sekundäre Schalen-schichten von innen geglätteter, beulenartiger Wulst, wie er im Zuge der Ausheilung nach dem Prinzip der Unterfangung der Bruchkante mit neuem Schalenmaterial (*forma substructa* Hölder 1973) häufig zu beobachten ist (vergl. Fallbeispiel 2; Keupp 1998). Da im gesamten, regenerierten Bereich die Schale

weitgehend entfernt ist, wird im Steinkern sichtbar, daß der Ammonit im Zuge des weiteren Größenwachstums in der durch die Verletzung ausgelösten Wohnkammer-Ausbeulung offensichtlich Probleme mit der Verankerung des ventrolateralen Retraktors hatte. So beginnt an der Vorderkante der regenerativen Steinkernbeule bei etwa 65 % der Windungshöhe eine zunächst flache, später tiefere etwa 1 mm breite Rinne. Sie unterbricht die Spaltrippen analog dem Fallbeispiel 3. Auch ihr Verlauf ist bezüglich der relativen Lage zur Windungshöhe nicht konstant, sondern wandert in einem flachen Sinusschwingung zunächst deutlich nach außen. Der eingeleitete Rückschwingung kann nicht mehr weiter verfolgt werden, da im letzten Windungsabschnitt die Muskelansatzleiste von der noch erhaltenen Schale maskiert wird:

Auf der gegenüberliegenden (linken), von der Schalenverletzung nicht betroffenen Gehäuseseseite läßt sich auf dem Steinkern zwischen 66 und 70 % der Windungshöhe eine parallele Muskelansatz-Störung erkennen. Sie macht sich anfangs durch ein ganz flaches Relief, das den Rippenverlauf zwar stört aber nicht völlig unterbricht, später (ab 64 mm Ge-

häusedurchmesser) durch eine farblich dunkler abgesetzte Linie im Steinkern bemerkbar. Sie belegt, daß ein paariges Organ, wie es für den ventrolateralen Muskelansatz zu fordern ist, insgesamt Anheftungsschwierigkeiten hatte.

Fallbeispiel 5: *Strajevskya strajevskyi* (Ilovaisky) (PA-9582: Taf. 1/6): Der 29 mm große Steinkern, dessen ursprünglich mesodome Wohnkammer (ca. 275°) nicht erhalten ist, zeigt eine starke Einengung des Windungsquerschnittes durch eine skulpturlose innere Schalenlamelle (forma *aptycha* Keupp 1977: vergl. Keupp 1994, 1996), deren maximaler Einschnürungsbetrag bei 26 mm Gehäusedurchmesser auftritt. Der skulpturlose Bereich umfaßt die gesamte rechte Flanke, den Venter und - weniger ausgeprägt - auch die linke Flanke. Das Ausklingen der Aptychie ist auf der besonders betroffenen rechten Flanke nicht mehr erhalten. Auslöser dieser sekundären inneren Schalenlamelle, welche die ursprüngliche Wohnkammerröhre mit ihren Skulpturlementen und ggf. verletzungsbedingten Schalenausbrüchen von innen auskleidet und daher auf dem Steinkern unsichtbar macht (vergl. Keupp 1998: Abb.7/8), ist naturgemäß nicht mehr nachvollziehbar. Durch die anomale Einengung der Gehäuseröhre unterlag die Anheftung des rechten dorsolateralen Retraktorstranges - ähnlich wie bei dem *Dactylioceras* im Fallbeispiel 2 - einer offensichtlichen *stress*-Situation. Infolgedessen setzt bereits 10 mm vor Beginn der forma *aptycha*, unmittelbar an der Nabelkante (relative Position zur Windungshöhe < 10 %) eine zunächst haarfeine Rinne ein, die im weiteren Verlauf zunehmend tiefer und kräftiger wird, um im Maximum der anomalen Gehäuseeinengung eine Breite von 1 mm zu erreichen. Mit der Zunahme der Intensität der ursprünglichen Muskelansatzleiste verlagert sie auch kontinuierlich ihre relative Position in Richtung auf die Flankenmitte (bis zu 26 % der Windungshöhe). Mit dem zunehmenden Rückbau der inneren Schalenlamelle und dem Wiedererlangen des normalen Windungsquerschnitts verlagert sich auch die anomale Muskelansatzleiste wieder unter deutlicher Abschwächung zur Nabelkante zurück.

Das Beispiel zeigt deutlich, daß abnormale Veränderungen des Windungsquerschnitts nicht nur *stress*-Situationen der Muskelan-

heftungsbefindungen, sondern auch ihre Position im Gehäuse verändern.

3. Anomale Muskelleisten versus Rippenscheitel: Unterscheidungskriterien

Bei der Interpretation quantitativer Analysen von paläopathologischen Phänomenen bei Ammonoiten hat sich neben der Verletzungsrate innerhalb einer Population das Verhältnis von charakteristischen Schalenverletzungen untereinander als brauchbares Kriterium zur Unterscheidung unterschiedlicher Lebensweisen der betroffenen Ammoniten herausgestellt (vergl. Keupp & Ilg 1992; Keupp 1984/85, 1992, 1997; Kröger 2000). Insbesondere die punktförmigen Mundsäumverletzungen, die nachhaltig auch das Mantelepithel betrafen und infolgedessen bei der Regeneration die Scheitelung von Anwachsflächen bzw. Skulpturelementen ausgelöst hat, läßt sich vielfach auf Attacken scherentragender Krebse zurückführen und damit als Indiz eines zumindest temporär bodennahen Aufenthaltes der Ammoniten deuten (Keupp 1992). In diesem Zusammenhang erscheint es besonders wichtig, der Rippenscheitelung und der ihren entsprechenden Regenerationsphänomenen, die je nach spezieller Ausbildung und Lage unterschiedliche Bezeichnungen erhalten haben (z.B.: Engel 1894: "Mantelzerreißen"; Hölder 1956: forma *verticata*; Hölder 1973: forma *pexa*; Hölder 1977: forma *semiverticata*; Fernandez-Lopez 1987: forma *pseudocarinata*), ähnliche Erscheinungsformen gegenüber zu stellen, da eine mögliche Verwechslung leicht zu Fehlinterpretationen führen kann.

Fassen wir daher die morphologischen Befunde der vorgestellten anomalen Muskelleisten zusammen, ergeben sich folgende Unterschiede zu den Rippenscheitelungen (siehe Tabelle auf S. 286)

Dank

Die Untersuchungen wurden im Rahmen des Forschungsprojektes "Paläobiologie der Cephalopoden" durch die DFG unterstützt (Ke-322/16). Den aufmerksamen Sammlern, die mich bei der Materialbeschaffung unterstützt haben, namentlich L. Berwald (Selent), J. Wördemann (Halstenbek) und J. Schüssel (Nürnberg) sei herzlichst gedankt! Frau P. Großkopf, FUB, half bei der digitalen Erstellung der Fototafel.

Merkmals	Anomale Muskelleisten	Rippenscheitel
Anlage	Schaleninnenseite hinter dem Mundrand	Schalenaußenseite am Mundrand
Erkennbarkeit	nur Schalen-Innenseite/ Steinkern	Schalen-Außen- und Innenseite (Schalenerhaltung + Steinkern)
Lage am Gehäuse	im Bereich der Muskelansatzstellen, in der relativen Lage inkonstant, auf Querschnittsänderungen der Gehäuseröhre reagierend.	beliebig, im Weiterbau lagebeständig
Rippenunterbrechung	abrupt, die Rippenäste stoßen verzerrungsfrei an die Leiste	scheitelartiges Zurückziehen der Rippenäste an der Narbenlinie
Anomalie-Verlauf	Intensität teilweise zunehmend	Intensität gleichbleibend oder abnehmend, niemals progressiv

Literatur

- Bandel, K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken.- *Facies*, 7:1-198
- Berthold, T. & Engeser, T. (1987): Phylogenetic analysis and systematization of the Cephalopoda (Mollusca).- *Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg, N.F.*, 29: 187-220
- Collignon, M. (1949): L'Oxfordien dans le Sud-Quest de Madagascar.- *Ann. Hébert et Haug.*, Tom. VII: 85-97; Paris
- Collignon, M. (1959): Atlas de fossils caractéristique de Madagascar.- *Serv. Geol., Fasc.IV; Tananarive*
- Dagys, A. & Keupp, H. (1998): Internal ventral keels in Triassic ceratid ammonoids: description and functional interpretation as muscle-scars.- *Z. dt. geol. Ges.*, 149: 81-89
- Engel, T. (1894): Über kranke Ammonitenformen im Schwäbischen Jura.- *Nov. Acta Leopold.*, 61: 327-384
- Fernandez-Lopez, S. (1987): Necrocinesis y colonización postmortal en *Bajocisphinctes* (Ammonoidea) de la Cuenca Ibérica. Implicaciones paleoecológicas y paleobatimétricas.- *Boll. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Geol.)*, 82: 151-184
- Hengsbach, R. (1978): Bemerkungen über das Schwimmvermögen der Ammoniten und die Funktion der Septen.- *Sitz.-Ber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin (N.F.)*, 18: 105-117
- Hölder, H. (1956): Über Anomalien an jurassischen Ammoniten.- *Paläont. Z.*, 30: 95-107
- Hölder, H. (1973): *Miscellanea cephalopodica*.- *Münster. Forsch. Geol. Paläont.*, 29:39-76
- Hölder, H. (1977): Zwei ungewöhnliche Erscheinungsformen anomaler Jura-Ammoniten der forma *aegra verticata*.- *Paläont. Z.*, 51: 254-257
- Ilovaisky, D. (1917): Les ammonites du Jurassique supérieur du pays de Liapine.- *Ouvr. Sect. Géol. Soc. Imper. Am. Sci. Nat. Moscou*, 1: 180 S. [russisch]
- Jacobs, D.K. & Landman, N.H. (1993): *Nautilus* - a poor model for the function and behavior of ammonoids? *Lethaia*, 26: 101-111
- Jordan, R. (1968): Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach den Strukturelementen der Gehäuse-Innenwand.- *Beih. Geol. Jb.*, 77: 64 S.
- Kennedy, W.J., Cobban, W.A. & Klinger, H.C. (1999): Muscle attachment and mantle-related features in Upper Cretaceous *Baculites* from the United States Western Interior.- *V. Intern. Symp. Cephalopods-Present and Past, Wien 1999, Abstracts*: 55.
- Keupp, H. (1977): Paläopathologische Normen bei Amaltheiden (Ammonoidea) des Fränkischen Lias.- *Jb. Coburger Landesstiftung*, 1977: 263-280
- Keupp, H. (1984/1985a): Pathologische Ammoniten, Kuriositäten oder paläobiologische Dokumente, Teil 1 und 2.- *Fossilien* 6/1984: 258-262, 267-275; 1/1985: 23-35
- Keupp, H. (1992): Rippenscheitel bei Ammoniten-Gehäusen.- *Fossilien*, 5/1992: 283-290
- Keupp, H. (1994): Volumenvermindernde Gehäuse-Anomalien bei Jura-Ammoniten.- *Fossilien*, 1/1994: 38-44
- Keupp, H. (1996): Paläopathologische Analyse einer Ammoniten-Vergesellschaftung

- aus dem Oberjura Westsibiriens.- Fossilien, **1/1996**: 45-54
- Keupp, H. (1997): Paläopathologische Analyse einer „Population“ von *Dactylioceras athleticum* (Simpson) aus dem Untertoarcium von Schlaifhausen/Oberfranken.- Berliner geowiss. Abh., **E 25**: 243-267
- Keupp, H. (1998): Mundsaumverletzungen bei *Pleuroceras* (Ammonoidea).- Fossilien, **1/1998**: 37-42
- Keupp, H. (2000a): Chaos mit System.- Fossilien, **4/2000**: 238-245
- Keupp, H. (2000b): Ammoniten - Paläobiologische Erfolgsspiralen.- 160 S. Stuttgart (Thorbecke-Verlag)
- Keupp, H. & Iig, A. (1992): Paläopathologie der Ammonitenfauna aus dem Obercallovium der Normandie und ihre paläökologische Interpretation.- Berliner geowiss. Abh., **E 3**: 171-189
- Kolb, H. (1964): Der Lias epsilon im Gebiet zwischen Altdorf und Neumarkt.- Geol. Bl. NO-Bayern, **30**: 135-147
- Kröger, B. (2000): Schalenverletzungen an jurassischen Ammoniten - ihre paläobiologische und paläoökologische Aussagefähigkeit.- Berliner Geowiss. Abh., **E 33**: 97 S.
- Kröger, B. (in Druck): On the aibility of withdrawing of some Jurassic ammonoids.- Proceedings of the V. Intern. Symp. Cephalopods - Present and Past, Wien.
- Krumholts, G.Y., Mesezhnikov, M.S. & Westermann, G.E.G. (eds.)(1982): The Jurassic Ammonite Zones of the Soviet Union.- Geol. Soc. America, Spec. Publ., **223**: 116 S.
- Mundlos, R. (1969): Medianrinne auf Ceratiten-Steinkernen.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **132** (3): 309-316
- Rein, S. (1987): Der mediane Fadenkiel bei Ceratiten.- Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, **1987**: 71-74
- Rein, S. (1988): Rinnen-, Rillen- und Furchenbildung auf Ceratitensteinkernen.- Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, **1988**: 66-79
- Rein, S. (1989): Über das Regenerationsvermögen der germanischen Ceratiten (Ammonoidea) des Oberen Muschelkalks (Mitteltrias).- Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **4**: 47-54
- Richter, U. & Fischer, R. (1999): Soft-tissue attachment structures on pyritized internal moulds of ammonoids.- V. Intern. Symp. Cephalopods-Present and Past, Wien, Abstracts: 95
- Ulrichs, M. (1993): Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie des Untertoarciums (Lias) bei Altdorf/Mittelfranken.- Geol. Bl. NO-Bayern, **43**: 201-226

Tafel 1

Fig. 1: 78 mm großer *Kranaosphinctes cf. irregularis* Spath aus dem oberen Oxfordium von Sakaraha/SW-Madagaskar (PA-13231): Die ohne erkennbare äußeren Ursachen auftretende anomale Leiste des dorsolateralen Muskelansatzes setzt dreimal, jeweils zur Flankenmitte hin versetzt, neu ein. Im Bereich der Windungseinschnürung bewirkt die Querschnittseinengung eine vorübergehende nach außen gerichtete Verlagerung der anomalen Muskelleiste.

Fig. 2: Steinkern eines 52 mm großen *Dactylioceras cf. anguinum* (Reinecke) aus dem Unter-Toarcium von Altdorf/Mittelfranken (PA-528; legit: J.Schüssel). Eine großräumig durch sekundäre Schalenschichten unterfangene Gehäuseverletzung (forma *substructa* Hölder 1973 → *aptycha* Keupp 1977) löste eine anomale Leistenbildung am Ansatz des dorsolateralen Retraktors aus.

Fig. 3-4: 69 mm großer *Dichotomosphinctes germainii* Collignonaus dem oberen Oxfordium von Sakaraha/SW-Madagaskar (PA-13232). Eine Gehäuseverletzung der rechten Flanke (Fig.3: Pfeil) löste die Bildung einer anomalen Ansatzleiste des rechten ventrolateralen Retraktor-Astes aus, dessen relative Position nach der Verletzungsanomalie nach außen wandert. Auf der nicht durch die Verletzung beeinträchtigten linken Gehäuseflanke erscheint ebenfalls eine - wenn auch deutlich schwächere - Spiralstruktur, die auf eine gestresste Anheftung auch des linken Astes des ventrolateralen Retraktors hinweist (Fig.4: Pfeil).

Fig. 5: *Kranaosphinctes (Pachyplanulites) subevolutus* Waagen aus dem oberen Oxfordium von Sakaraha/SW-Madagaskar (PA-13542). Durchmesser: 50 mm. Eine kleine Gehäuseverletzung (Pfeil) löste die spätere Bildung einer leistenförmigen Vertärkung des ventrolateralen Muskelansatzes aus, deren relative Position am Gehäuse vom sich ändernden Windungsquerschnitt beeinflusst wird

Fig. 6: 29 mm großer Steinkern einer *Strajevskya strajevskyi* (Ilovaisky) aus dem Tithon (mittlere Wolgastufe) SW von Salekhard/ an der E-Flanke des subpolaren Urals/ Russland (PA-9582). Infolge der starken anomalen Einengung der Gehäuseröhre (forma *aptycha* Keupp 1977) ist der Ansatz des dorsolateralen Retraktors leistenartig verstärkt. Die kräftiger werdende anomale Muskelleiste wandert in Abhängigkeit von dem sich ändernden Windungsquerschnitt vorübergehend in Richtung der Flankenmitte.

