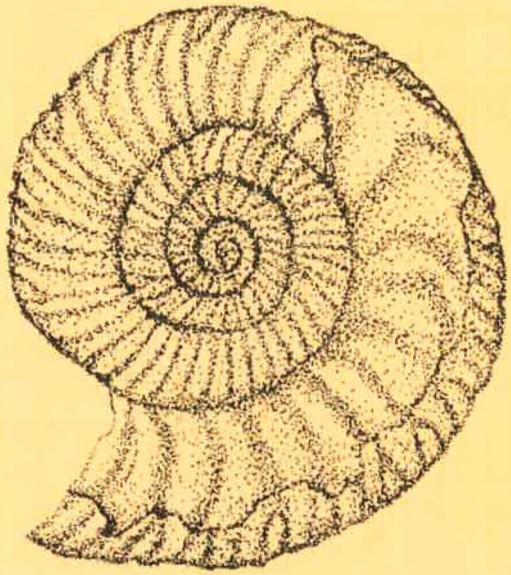
BERLINER
GEOWISSENSCHAFTLICHE
ABHANDLUNGEN

Reihe E Band 33

Björn Kröger

Schalenverletzungen an jurassischen Ammoniten – ihre paläobiologische und paläoökologische Aussagefähigkeit



FU • TU • TFH
Berlin
2000

BERLINER GEOWISSENSCHAFTLICHE ABHANDLUNGEN

Reihe A: Geologie und Paläontologie · Reihe B: Geophysik · Reihe C: Kartographie
Reihe D: Geoinformatik · Reihe E: Paläobiologie

Herausgegeben von geowissenschaftlichen Instituten der Freien und der
Technischen Universität Berlin sowie von der Technischen Fachhochschule Berlin

Reihe E: Paläobiologie

Schriftleitung: Prof. Dr. Helmut Keupp, FU Berlin

Editorial Board:
Prof. Dr. B. Erdtmann, TU Berlin
Prof. Dr. B. Krebs, FU Berlin
Prof. h.c. Dr. W. Krutzsch, FU Berlin
Prof. Dr. J. Reitner, Georg-August-Universität Göttingen
Dr. R. T. Becker, Naturkundemuseum, Humboldt-Universität Berlin

Umschlagbild:

Kranaosphinctes rabei aus dem Oxfordium von Sakaraha/SW-Madagaskar (Sammlung H. Keupp: PA-11525) mit einer schlitzförmigen Verletzung, die mehr als 180° vom Mundrand in die Wohnkammer zurück reicht. Schalenverletzungen dieser Art sind auf Krebsattacken zurückzuführen. Die Verletzung konnte verheilt werden. Die geringe Skulpturverzerrung der regenerierten Schale zeigt an, daß sich der Ammonit tief in die Wohnkammer zurückziehen konnte. Ca. 2 1/2 x natürliche Größe.

Dissertation am Fachbereich Geowissenschaften der FU Berlin
Disputationstermin: 17. November 1999

Berichterstatter: Prof. Dr. H. Keupp, FU Berlin
Prof. Dr. K. Bandel, Hamburg

D 188

Für den Inhalt sind die Autoren allein verantwortlich.

ISBN 3-89582-078-4 · ISSN 0941-7338
Selbstverlag Fachbereich Geowissenschaften, FU Berlin
Alle Rechte liegen beim Autor
Druck: G. Weinert GmbH, Saalburgstraße 3, D-12099 Berlin

Berliner geowiss. Abh.	E 33	97 S., 18 Tab., 45 Abb., 1 Tafel	Berlin 2000

Schalenverletzungen an jurassischen Ammoniten - ihre paläobiologische und paläoökologische Aussagefähigkeit

Björn Kröger

Zusammenfassung: Es wurden ca. 1500 jurassische Ammoniten mit regenerierten Verletzungen untersucht. Die Ammoniten stammen aus drei stratigraphischen Abschnitten: dem Unter-Toarcium (Süddeutschland, Südfrankreich, England) dem Ober-Callovium (Normandie / Frankreich) und dem Ober-Oxfordium (Madagaskar). Die ausgewählten Gattungen repräsentieren ein breites morphologisches Spektrum.

Die Phänomene, die in Folge von Verletzungen an den Ammonitengehäusen sichtbar werden, wurden seit langer Zeit erkannt, benannt und klassifiziert. Das erfolgreichste Modell einer Klassifikation pathologischer Phänomene an Ammonitengehäusen geht auf HÖLDER (1956) zurück. Problematisch am Hölderschen Klassifikationsmodell ist das Fehlen klarer Rahmenbedingungen für das Aufstellen einer neuen forma *aegra*. Aus diesem Grund kam es in der Vergangenheit zu vielen, sich überschneidenden, verwirrenden und unnützen forma-Bezeichnungen. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wird ein stringentes Klassifikationsprinzip vorgeschlagen und eine nachvollziehbare Einordnung in dieses Prinzip gefordert. Unter dieser Prämisse werden ausgewählte forma-Bezeichnungen diskutiert. Es wird vorgeschlagen, auf die forma-Bezeichnungen: forma *seccata* (HÖLDER 1956), forma *refecta* (REIN 1994a), forma *undaticarinata-undaticoncha* (HENGSBACH 1996) und forma *mordata* (HENGSBACH 1996) zu verzichten. Als neue forma-Bezeichnungen werden eingeführt: forma *augata* n.f., forma *umbilicata* n.f.

Als potentielle Verursacher regenerierbarer Schalenverletzungen konnten erkannt werden: durophage Fische (vor Allem: *Lepidotes*, *Dapedium*, *Mesturus*), dekapode Krebse (vor Allem: *Eryma*, *Mecochirus*) und Coleoideen. Für Verletzungen des Mantelrandepithelium (forma *verticata*) werden im Wesentlichen eryonide Krebse (z.B. *Coleia*, *Proeryon*, *Eryon*) verantwortlich gemacht. Diese Räuber lassen sich nur in Einzelfällen anhand ihrer Verletzungsspuren identifizieren. Die Ausbildung und Form der Verletzung wird im Wesentlichen von der Gehäusemorphologie bestimmt. Es lassen sich drei morphologische Variablen erkennen, die sensitiv für den Schutz vor Räubern waren: die Gehäuseform, die Wohnkammerlänge und die Skulpturierung der Schale. Dactylioceraten und Perisphinctiden, also Ammoniten mit geringer Windungsexpansionsrate, rundem Mündungsquerschnitt, langer Wohnkammer und kräftiger Skulptur waren am besten gegen räuberische Attacken geschützt. Harpoceraten und Hecticoceraten, also brevi-, mesodome, schlanke Ammoniten mit weniger kräftiger Skulptur waren schlecht gegen räuberische Attacken geschützt. Longidome Ammoniten (Dactylioceraten, Perisphinctiden) waren im Gegensatz zu den brevi-, mesodomen Ammoniten in der Lage, sich weit in die Wohnkammer zurückzuziehen. Sie konnten verletzte Schalenbereiche ausbessern, ohne dabei die Skulpturelemente wesentlich verzerren zu müssen. Longidome Ammoniten konnten aufgrund ihrer Gehäusemorphologie keine guten Schwimmer gewesen sein. Diese Ammoniten tolerierten laterale Abweichungen in der Windungssymmetrie als Verletzungsfolge und Abweichungen im Windungsquerschnitt, also Verletzungsfolgen die die Fortbewegung einschränken mußten, sehr viel besser als Morphotypen mit besseren hydrodynamischen Eigenschaften.

Ammoniten konnten Schalenverlust sehr viel besser tolerieren als der rezente *Nautilus*. Am untersuchten Material fanden sich Ammoniten die einen Schalenverlust von 10 - 20 % regenerieren konnten. Beim rezenten *Nautilus* ist ein Schalenverlust von mehr als 4 % letal (WARD 1986). Unter der Annahme, die Ammoniten lebten, ähnlich wie *Nautilus*, im annähernden Schwebegleichgewicht, verweist dies auf einen sehr viel effizienteren Gleichgewichtsapparat bei den Ammoniten.

Anhand des vorliegenden Materials können die als funktionell eingeschätzte Merkmale als Aptationen wahrscheinlich gemacht werden. Die relative Häufigkeit von Mehrfachverletzungen erweist sich dabei als guter Proxy für die Verletzbarkeit der Ammoniten.

Die relative Häufigkeit regenerierter Verletzungen korreliert nicht mit der Verletzbarkeit der Ammoniten. Sie scheint in erster Linie die Wahrscheinlichkeit widerzuspiegeln, mit der räuberische Attacken auf den Mundrand stattgefunden haben. Gesteuert wird dieser Faktor ganz offensichtlich von der Lebensweise der Ammoniten, der sich wiederum in der Gehäusemorphologie widerpiegelt.

Abstract: The investigation is based on 1500 ammonoids with sublethal injuries. The observed ammonoids are Lower Toarcian (from Southern Germany / Southern France / England), Upper Callovian (from Normandy / France) and Upper Oxfordian (Madagascar). The selected ammonoid fauna represents a wide spectre of morphotypes.

The healing pattern following the injuries of ammonoids have been subject to observation for a long time. The most successful model of a classification of these phenomena dates back to HÖLDER (1956). But the model of Hölder lacks a clearly defined framework for setting up a new forma *aegra*. For that reason many overlapping, confuse and useless forma types have been introduced. These investigation suggests a stringent principle of classification and calls for a comprehensive classification according to these principle. Following these premise, the current inventory of forma types is discussed. It is proposed to give up the terms forma *seccata* (HÖLDER 1956), forma *refecta* (REIN 1994a), forma *undaticarinata-undaticoncha* (HENGSBACH 1996) and forma *mordata* (HENGSBACH 1996). The forma-types forma *augata* n.f. and forma *umbilicata* n.f. are newly defined.

Durophagous fishes (mainly *Lepidotes*, *Dapedium* and *Mesturus*), crustaceans (mainly *Eryma* and *Mecochirus*) and coleoids are found to be responsible for the sublethal shell breakages. Eryonid crustaceans (*Coleia, Proeryon, Eryon*) are most probably responsible of the healed damages of the mantle epithelia of the peristome (forma *verticata*, Hölder 1956).

In almost all cases it is impossible to detect distinct predators by individual injuries. The character and shape of the shell breakage is defined mainly by the morphology of the shell. Three traits of the ammonoid shell are sensitive against predatory attacks: The morphology of the shell, the extension of the living chamber and the sculpture. Dactylioceratids and Perisphinctids which are longidome roughly ornamented morphotypes with a strong sculpture, a low whorl expansion and a subcircular area of aperture, are best armed against durophagous agressors. Instead Harpoceratids and Hecticoceratids, which are mesodome morphotypes with a smooth sculpture and high whorl expansion, are less armed by their shell.

The longidome Dactylioceratids and Perisphinctids where in contrast to the meso- and brevidome morphotypes able to withdraw deeply in their shell. These relatively plump morphotypes tolerated an eccentric growth of the whorl (in rare cases a consequence of injury) much better than the discus-shaped Harpoceratids.

Ammonoids in general tolerated a shell lost caused by a predatory attack much better than the recent *Nautilus*. The observed ammonoids where able to regenerate a maximal shell loss of 10 - 20 %. In the recent *Nautilus* a shell loss of more than 4 % is lethal. Under the assumption of a nearly neutral buoyant habit in life that gives evidence of a much higher efficiency of the buoyancy apparatus of the ammonoids.

The traits supposed to be functional are shown to be real aptations by the frequency of multiple injuries. Multiple injuries are a good proxy of the vulnerability of the observed ammonoids.

Instead the frequency of all healed injuries don't correlate with the vulnerability but seems to be controlled mainly by the probability of a contact with a predator. These factor is otherwise controlled by the habit of the ammonoids.

Schlüsselwörter: Ammoniten, Jura, Paläopathologie, Paläobiologie

Keywords: Ammonoids, Jurassic, Palaeopathology, Palaeobiology

Anschrift des Autors: Dr. Björn Kröger, Freie Universität Berlin, Institut für Paläontologie, Malteserstr. 74-100, Haus D. D-12249 Berlin. **e-mail:** buxcreau@gmx.de

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung 1
Abstract 3
Vorwort 3
1. Einleitung und Problemstellung 4
2. Methodik 8
2.1. Konzept und Fehlerquellen 8
2.2. Darstellungsweise und Terminologie 11
3. Material 13
3. 1. Ammoniten des Toarcium 13
3. 2. Ammoniten des Callovium 17
3. 3. Ammoniten des oberen Oxfordium 19
4. Klassifizierung pathologischer Ammoniten 21
4. 1. Klassifikationsmodelle: Historischer Überblick 21
4. 2. Symptome und Syndrome 23
4. 2. 1. Neuablagerung / Ankittung von Schale unter bereits bestehende Schale 23
4. 2. 2. Anomales Wachstum der Apertur 24
4. 2. 3. Störung des Gleichgewichtszentrums 27
5. Analyse traumatischer Pathologien 28
5. 1. Verletzungsform 28
5. 2. Verletzungsposition 32
5.2.1. Position der Schalenverletzungen 33
5.2.2. Position der Verletzungen des Mundrandepithel 39
5. 3. Toleranzgrenzen 43
5. 3. 1. Maximale Verletzungstiefe 43
5. 3. 2. Maximaler Gewichtsverlust 44
5. 4. Regenerationsverhalten 54
5. 4. 1. Regeneration von Schalenverletzungen 54
5. 4. 2. Regeneration von Verletzungen des Mundrandepithels 59
6. Diskussion 62
6. 1. Die potentiellen Räuber 62
6. 1. 1. Pisces 62
6. 1. 2. Dekapode Krebse 65
6. 1. 3. Cephalopoden 67
6. 1. 4. Zusammenfassung 69
6. 2. Die Robustheit des Ammonitengehäuses 69
6. 2. 1. Die Bedeutung der Gehäusemerkmale 69
6. 2. 2. Die Robustheit der untersuchten Ammoniten 73
6. 2. 4. Zusammenfassung 78
6. 3. Lebensweise und Habitat 78
6. 3. 1. Aussagefähigkeit der Verletzungshäufigkeit 78
6. 3. 2. Ammoniten des Toarcium 79
6. 3. 3. Ammoniten des Callovium 81
6. 3. 4. Zusammenfassung 83
7. Schlußbetrachtung 83
8. Dank 85
9. Literatur 85

Vorwort

"Ammoniten sind der Inbegriff der Fossilien." – Mit diesem Satz beginnt Niles Eldridge, einer der bekanntesten zeitgenössischen Paläontologen die Einleitung in eine jüngst erschienene Monographie zur Biologie der Ammonoideen (LANDMAN 1996). Er bringt damit die Faszination, die von diesen Fossilien ausging ebenso auf den Punkt wie die herausragende Bedeutung dieser Organismen für die naturhistorischen Wissenschaften.

Einer der Gründe für diese Faszination liegt in dem Wissen um die wechselhafte und letztlich tragische Geschichte dieser einzigartigen Mollusken. Die Ammonoideen erschienen im Unterdevon und erlebten im frühen Mesozoikum den Zenit ihres Erfolges. Immer wieder wechselten sich seit ihrem Erscheinen Zeiten maßlosen Erfolges mit existentiellen Krisen ab. Mit dem Ende des Mesozoikums starben sie schließlich aus. Bis heute ist nicht verstanden, welches die Ursachen von Erfolg, Krisen und letztlich vom Verschwinden der Ammoniten waren. Wir fangen erst an, das Fossil Ammonit als einstiges Lebewesen zu verstehen.

Diesem Ziel hat sich das DFG-Vorhaben "Paläobiologie und Evolutionsökologie von Cephalopoden", Ke 322/16-1 unter der Federführung von Prof. H. KEUPP (Freie Universität Berlin) verschrieben. Das interuniversitäre Forschungsvorhaben hat derzeit drei Arbeitsschwerpunkte: Die Erforschung des Kiefer- und Buccalapparates der Ammonoideen durch I. FINGER und PD Dr. T.Engeser (FU Berlin), die Untersuchung der Gewebeansatzstellen auf Ammonitengehäusen durch U. RICHTER und Prof. R. FISCHER (Universität Hannover) und drittens die Untersuchung von Anomalien an Ammonoideengehäusen als Schlüssel zur Paläoökologie. Letzterer bildete den Rahmen für die vorliegende Arbeit.

Verheilte Verletzungen an Ammonitenschalen können ökologische Hinweise in zweierlei Hinsicht liefern. Sie sind einerseits Spuren von Räuber-Beute-Interaktionen und damit synökologische Indikatoren. Sie sind andererseits Zeugnisse der Toleranz oder Empfindlichkeit der Ammoniten gegen Extrembedingungen und liefern uns damit wertvolle Hinweise über die Funktionsweise des Organismus. Sie sind in diesem Sinne autökologische Indikatoren. Verheilte Schalenverletzungen müssen daher als außerordentlich wichtige paläontologische Spuren angesehen werden. Dennoch beschränkt sich bis heute das *Gros* der Arbeiten zum Thema auf Einzelfallbeschreibungen und verweist Ammoniten mit verheilten Verletzungen auf diese Weise in eine Art Kuriositätenkabinett (vgl. KEUPP 1985a, b). Da sich die Ammonitenforscher durchaus über die Bedeutung der überlieferten Verletzungen bewußt sind, erschienen in regelmäßigen Zeitabständen mehr oder weniger umfangreiche Plädoyers für die Einbeziehung dieser wichtigen Spuren in die paläontologische Analyse (HÖLDER 1956, GEZCY 1965, KEUPP 1985a, b, LANDMAN & WAAGE 1986, HENGSBACH 1996). Umfangreiche Studien blieben jedoch die Ausnahme und gewannen erst in jüngster Zeit an Bedeutung (GUEX 1967, BAYER 1970, LANDMAN & WAAGE 1986, BOND & SAUNDERS 1989, KEUPP & ILG 1992, KEUPP 1996, 1997b). Dementsprechend lückenhaft bleibt das Wissen über die Aussagekraft der überlieferten Interaktionen. Es gibt verschiedenste Interpretationen der Häufigkeit verheilter Verletzungen. Die Diskussion dieser unterschiedlichen Ansätze ist wenig fortgeschritten. Zu sicheren ökologischen Aussagen können die Verletzungen daher bis heute nur in sehr geringem Umfang herangezogen werden. Hier soll die vorliegende Arbeit eine Grundlage schaffen. Anhand einer großen Anzahl verletzter Ammoniten aus der Sammlung H. KEUPP soll für drei stratigraphische Abschnitte des Jura exemplarisch eine ökologische Analyse vorgelegt werden, die den Aussagewert der regenerierten Verletzungen prüft.

1. Einleitung und Problemstellung

Der Beginn der ökologischen Diskussion um die Schalenverletzungen kann mit dem Erscheinen einer umfangreichen Abhandlung über pathologische Ammoniten durch den "Ammonitenpfarrer" Theodor ENGEL (1894) datiert werden. ENGEL glaubte, die Ammoniten seien ein passiv treibender Spielball der Meere, die der Unbill der Wetter schutzlos ausgeliefert waren:

> "Allein man muss doch immer auch an den Fall denken, dass je und dann solch ein Segler [der Ammonit, Anm. v. Verf.] durch Stürme oder Hochfluthen an die Küste verschlagen und durch den Aufprall an Felsen oder Korallenriffe in der genannten Weise verletzt wurde." (ENGEL 1894: 374)

Er vertrat damit eine Anschauung, die bis heute in weitverbreiteten Lehrbüchern auftaucht (z.B. LEHMANN 1990: 181).

Obwohl seit der Arbeit von ENGEL viel zur Pathologie von Ammoniten veröffentlicht worden ist (z.B.: BÜLOW 1917, LANGE 1932, 1941, SCHINDEWOLF 1934, HELLER 1958, 1964, HÖLDER 1956, LEHMANN 1974, 1975, KEUPP 1976), kam es erst ca. 70 Jahre später mit einer kleinen Studie von GEZCY (1965) zu einem neuen Impuls in der Erforschung verheilter Verletzungen an Ammonitenschalen. GECZY's Arbeit war in zwei Aspekten richtungsweisend für die zukünftige Arbeit mit pathologischen Ammoniten. Anders als ENGEL erklärte er die Schalenverletzungen nicht mehr vorwiegend durch passives Anstoßen der Ammoniten an den Meeresboden, sondern durch Attacken von Räubern. Ammoniten waren bei GECZY keine leblosen Gegenstände, die passiv an harte Gegenstände anschlugen und sich dadurch ihren Mundsaum verletzten (wie ENGEL 1894 und später auch BAYER 1970 meinten). Auch wenn bis in die jüngere Zeit diese Vorstellung immer wieder in verschiedenen Arbeiten vertreten wird (z.B. CHECA & WESTERMANN 1988), so gibt es doch keine Untersuchung, die je solche Verletzungsszenarien an *Nautilus* oder rezenten Gastropoden als Hauptursache von Schalenverletzungen beobachtet hätte. Bei den Ammoniten sprechen allein die Ausmaße vieler Schalenverletzungen gegen eine solche Erklärung. Von rezenten Gastropoden wissen wir, daß die überwiegende Mehrzahl der Schalenverletzungen auf Räuber-Beute-Interaktionen zurückgehen (PRESTON et al. 1996) und dies, obwohl die untersuchten Gattungen zum Teil im hochenergetischen Litoralbereich angesiedelt waren. Verheilte Verletzungen sind daher in erster Linie als Spuren von räuberischen Attacken zu verstehen, also als Spuren von Räuber-Beute-Interaktionen. Sie sind Spuren des Selektionsprozesses, eines der grundsätzlichen Antriebsmechanismen der Evolution.

Viel bedeutender als diese - von GEZCY bereits als selbstverständlich vorausgesetzte - Neubewertung von Ammonitenverletzungen ist jedoch seine quantitative Auswertung von Verletzungen. GEZCY ermittelte die Verletzungsraten ganzer Ammoniten-Populationen und forderte von zukünftigen Arbeiten, die spezifischen Verletzungsraten in die paläontologische Analyse miteinzubeziehen. Damit lenkte er den Blick vom Einzelphänomen auf die Population. Eine Herangehensweise, die im Kontext einer ab den 60er Jahren immer mehr in den Mittelpunkt der Forschung rückenden ökologischen Fragestellung zu verstehen ist. Autoren wie GUEX (1967) und BAYER (1970) griffen die Forderung von GEZCY auf und untersuchten eine größere Anzahl von Ammoniten aus dem Lias bzw. Dogger auf ihren Gehalt an regenerierten Verletzungen. Die Verletzungsraten wurden in beiden Arbeiten zu Interpretationen herangezogen, ohne daß eine eingehende Diskussion über deren Aussagefähigkeit stattgefunden hätte. Sowohl bei GEZCY als auch bei BAYER galten die Verletzungsraten *a priori* als ein Maß für tatsächlich stattgefundene Kontakte. In dieser Tradition bleiben auch die Arbeiten von KEUPP (1985a, b), die anhand eines großen Materials ein neuerliches Plädoyer für die Untersuchung der Schalenverletzungen an Ammoniten darstellten. KEUPP wertete Predationsattacken, die in ihrer Mehrzahl mutmaßlich auf Krebse zurückzuführen sind (KEUPP & ILG 1992, 1994, KEUPP 1997b), als benthisch gebundene Interaktionen. Die Verletzungsrate galt damit wie zuvor bei GECZY als Maß für die Benthosabhängigkeit der Ammoniten-Population.

Daß dies nicht die einzige Interpretationsmöglichkeit ist, zeigte GUEX (1967), der die Verletzungsraten (ebenfalls ohne weitere Begründung) als Ausdruck der Verletzbarkeit der Formen ansah. In der zweiten Hälfte der achtziger Jahre wurden die Ansätze von GUEX (1967) erneut aufgegriffen. Autoren wie LANDMAN & WAAGE (1986) und BOND & SAUNDERS (1989) ermittelten die Häufigkeiten von verheilten Schalenverletzungen an paläozoischen bzw. kretazischen Ammoniten. Beide Arbeiten enthielten sich weitestgehend einer Interpretation der Ergebnisse, werteten die Verletzungsraten jedoch vorsichtig als Ausdruck der "Verletzbarkeit". Grund dafür sind insbesondere die zuvor erschienenen Studien der Arbeitsgruppe um VERMEIJ (VERMEIJ 1977, 1978, 1982b, 1983, SCHINDEL et al. 1982). VERMEIJ und SCHINDEL et al. versuchten Verletzungsraten an Gastropoden in den Zusammenhang mit Schalenform und -skulptur zu stellen. Mit ihren Untersuchungen zeigte sich explizit, daß es keinen Zusammenhang zwischen realem Predationsdruck und den regenerierten Verletzungen gibt. Verletzungshäufigkeiten spiegeln, so die Autoren, den (Miß-)Erfolg bestimmter schalenbrechender Räuber wieder. Für die Gastropoden konnten sie in vielen Fällen zudem zeigen, daß viele Schalenmerkmale Anpassungen an den Schutz gegen schalenbrechende Räuber sind.

Die ökologische Aussagekraft der Häufigkeit regenerierter Verletzungen an Ammonitengehäusen ist also keineswegs geklärt und die Hinweise auf deren Aussagekraft bleiben eher spärlich. LANDMAN & WAAGE (1986) beschränkten sich in ihrer Studie auf die Wiederholung der VERMEIJ'schen Erkenntnis, daß Schalenverletzungen keinen Hinweis auf den realen Predationsdruck liefern. BOND & SAUNDERS (1989) konnten immerhin zeigen, daß bei den paläozoischen Ammoniten die Verletzungshäufigkeiten Ausdruck einer unterschiedlichen Verletzbarkeit gegenüber schalenbrechenden Räubern sind. In den Arbeiten von KEUPP & ILG (1992) und KEUPP (1996, 1997b) wurde mehr und mehr differenziert auf die ökologische Aussagekraft der Verletzungen hin argumentiert. Grundposition dieser Autoren war jedoch die Annahme, die Verletzungshäufigkeit sei proportional zur Anzahl real stattgefundener Kontakte - eine Annahme, die von BOND & SAUNDERS (1989) für die Ammoniten des Paläozoikum widerlegt wurde. Für eine ökologische Interpretation von Verletzungsraten muß daher sowohl die Wahrscheinlichkeit einer Interaktion, als auch die Wahrscheinlichkeit des Fehlschlagens einer Attacke abgeschätzt werden können.

Daß die Hinweise, die sich aus der Auswertung von Verletzungsraten ergeben könnten, ungenutzt bleiben, ist um so unverzeihlicher, als bereits WARD (1981b) auf anderem Wege nachweisen konnte, daß sich auch die Ammoniten in enger Rückkopplung mit ihren schalenbrechenden Räubern entwickelten. Es kann daher davon ausgegangen werden, daß bestimmte Schalenmerkmale Adaptionen an den Predationsdruck darstellten (vgl. KEUPP 1997b). Hier soll die vorliegende Arbeit ansetzen: Sie soll zeigen, welche Merkmale der Ammonitenschale eine Schutzfunktion (und welche) vor bestimmten räuberischen Attacken hatten. Dies eröffnet uns letztlich die Möglichkeit einer palökologischen Interpretation der verschiedenen Morphotypen.

Dazu ist es vorerst notwendig, den Prozeß des Räuber-Beute-Kontaktes zu analysieren. Eine potentielle Beute hat verschiedene Möglichkeiten, sich dem Zugriff eines Räuber zu entziehen: Sie kann ihm im Lebensraum ausweichen, sie kann flüchten, sich tarnen, sich aktiv oder passiv zur Wehr setzen. All diese Taktiken sind nach VERMEIJ (1982a, b) aus der Perspektive des Räubers an verschiedene Phasen des Beute-Machens gebunden. VERMEIJ unterschied in mehr oder weniger drei Phasen: Der Phase des Aufspürens, die der Jagd und die des Ergreifens. Die Taktik der Tarnung der Beute ist beispielsweise eine Reaktion auf den Versuch des Räubers, die Beute aufzuspüren ... usw. Nur die letzte dieser drei Phasen, die des Ergreifens, ist fossil überlieferbar und zeigt sich anhand reparierter oder letaler Verletzungen an der Beute. Die Analyse dieser Verletzungen hilft uns, die Abwehrtaktiken gegen den Griff des Räubers zu verstehen. Eine notwendige Grundlage, um diese Taktiken als solche zu benennen, ist der Nachweis eines funktionellen Merkmals. Viele Merkmale dienen jedoch einer ganzen Anzahl von Anforderungen oder könnten ihnen potentiell dienen. Wenn die Schale einer Ammoniten-Gattung dicker ist als die einer anderen, muß dies nicht heißen, daß die dicke Schale dem Schutz vor potentiellen Angreifern dient. Sie kann beispielsweise primär der Balance des Gleichgewichtes oder dem Schutz vor der hydrostatischen Last in der Wassersäule dienen. Das heißt: Ohne den Nachweis des tatsächlichen funktionellen Wertes kann es strenggenommen keine ökologische Wertung schalenmorphologischer Merkmale geben.

Der Nachweis eines echten funktionellen Merkmals, also einer Aptation *sensu* GOULD & VRBA (1982), ist kein leichtes Unterfangen. VERMEIJ (1982b) und SIH (1985) erkannten zwei Kriterien, die notwendig sind, ein Merkmal als Aptation hinsichtlich einer räuberischen Attacke zu bezeichnen:

1. Einige Individuen der Population müssen sich fortpflanzen können, nachdem sie die Attacke eines Trägers der Selektion ("*agent of selection*") überlebt haben oder nachdem sie dem Träger der Selektion ausweichen konnten.
2. Das Merkmal muß unter den Individuen, die eine Attacke überlebt haben, häufiger auftreten als unter denen, die in Folge einer Attacke getötet wurden.

Nun ist es am fossilen Material quasi unmöglich, die Fälle erfolgreicher Räuberattacken zu ermitteln oder gar zu zählen. Die zweite Bedingung der VERMEIJ'schen Kriterien ist also in dieser Form nicht zu überprüfen, denn die Rate verheilter Verletzungen sagt *per se* nichts über die Rate von Verletzungen mit letaler Konsequenz aus. Um die Erfolgsquote von räuberischen Attacken abschätzen zu können, muß auf indirekte Hinweise zurückgegriffen werden. BOND & SAUNDERS (1989), die paläozoischen Ammonoideen auf Verletzungshäufigkeiten untersuchten, versuchten das Problem auf folgende Weise zu lösen:

Sie werteten eine hohe Zahl an Mehrfachverletzungen pro Individuum als Ausdruck einer geringen Verletzbarkeit der Formen. Wenn die toleranten Formen eine hohe Verletzungshäufigkeit aufweisen, so BOND & SAUNDERS, dann bestätigt sich damit eine geringe Erfolgsquote der Räuber. Damit kann nachgewiesen werden, welche Merkmale wirksam waren, also tatsächlich als Aptationen an den Griff des Räubers zu verstehen sind. Die Autoren folgten damit einer Argumentationsweise, die zuvor SCHINDEL et al. (1982) an paläozoischen Gastropoden vorgeführt hatten.

Mit dem vorliegendem Material soll dieser Ansatz ausführlicher verfolgt werden. Dazu wurden aus der umfangreichen Sammlung pathologischer Ammoniten von H. KEUPP für diese Untersuchung mehr als 1500 Exemplare mit regenerierten Verletzungen bearbeitet. Die Exemplare stammen von sechs Fundgebieten mit jeweils eng umrissener stratigraphischer Herkunft, so daß einzelne "Populationen" benannt werden können. Mehr als 730 Individuen gehören zu Gattungen des Untertoarcium, ca. 530 zu Gattungen des Calloviums und 283 zu Gattungen des Oberen Oxfordiums. Es wird versucht, ein möglichst breites morphologisches Spektrum an Ammoniten für jeden stratigraphischen Abschnitt zu erfassen. Sowohl cadicone und serpenticone Ammoniten, als auch involute, hochmündige Formen können jeweils in ihrem Gehalt an verheilten Verletzungen miteinander verglichen werden.

Um verstehen zu können, auf welche Art und Weise die betroffenen Ammoniten ihren Räubern entgehen konnten, und um Position und Form der Verletzungen zu erklären, muß in groben Zügen bekannt sein, von welchen Feinden sie stammen und wie sie erzeugt wurden. Es wird daher versucht, die potentiellen Predatoren der Herkunftsgebiete der Ammoniten zu erfassen. Dabei konnte auf die umfangreichen Faunenlisten der zum Teil sehr gut bearbeiteten Fundorte bzw. Regionen zurückgegriffen werden. Die unterschiedlichen Räuber hatten selbstverständlich verschiedenste Taktiken und Techniken, die Ammoniten zu überwältigen, aufzuknacken oder anderweitig an den Weichkörper zu gelangen. Von rezenten Vertretern dieser mutmaßlichen Feinde liegen zum Teil sehr detaillierte Berichte und Untersuchungen über das Verhalten bei der Ernährung durch Gastropoden und andere Mollusken vor (z.B. SCHÄFER 1954, HOLLMANN 1969, PALMER 1979, SAUNDERS et al. 1987).

Trotzdem kann mit den vielfältigen Hinweisen zu den Räubern keine paläontologische "*who-donnit*"-Forschung betrieben werden. Aus den Spuren der Attacken läßt sich zunächst einmal ablesen, inwieweit die Räuber in der Lage waren, den Ammoniten gefährliche Verletzungen zuzufügen. Bei unterschiedlicher Schalenform und Skulptur muß ein identischer Räuber unterschiedliche Spuren hinterlassen. Rückschlüsse auf die Räuber bleiben daher die Ausnahme. Rückschlüsse auf die Rolle bestimmter Schalenmerkmale zum Schutz vor den Räubern sind jedoch sehr wohl möglich und sollen im Kap. 5. 1. gezogen werden.

Mit den Spuren der Attacken läßt sich ebenfalls zeigen, inwieweit eine Gattung bestimmte Verletzungen tolerierte. Bei einer hinreichend großen Probenmenge kann davon ausgegangen werden, daß die größten regenerierten Verletzungen gleichzeitig die Toleranzgrenzen der Verletzbarkeit dokumentieren. Es sind theoretisch zwei begrenzende Faktoren für das Ausmaß einer Verletzung denkbar. Einerseits muß die maximal tolerierte Verletzungstiefe ausgehend vom interimistischen Mündungsrand begrenzt sein, denn mit zunehmender Tiefe wurde mehr und mehr Weichkörper schutzlos exponiert. Unter der Prämisse, daß die Ammoniten im annähernd neutralem Gleichgewicht lebten, stellte jeder Schalenverlust eine Anforderung an den Gleichgewichtsapparat dar. Denn jeder Schalenverlust durch eine räuberische Attacke bedeutete eine plötzliche Auftriebserhöhung, die auf eine bestimmte Weise kompensiert werden mußte, damit das verletzte Tier sein neutrales Gleichgewicht wiedererlangte. Der maximal beobachtete Schalenverlust stellt aus diesem Grund eine Toleranzgrenze für den Gleichgewichtsapparat dar.

Aber auch die Regenerationsfähigkeit der Ammoniten sagt etwas über die Verletzbarkeit aus, denn Formen, die eine effektivere Technik der Regeneration praktizierten, hatten wesentlich bessere Chancen, eine räuberische Attacke zu überleben. KEUPP (1985a, b) wies auf die großen gattungsspezifischen Unterschiede im Regenerationsvermögen der Schale hin. Ammoniten können auf Schalenverletzungen mit Skulpturverlust / bzw. -vereinfachung reagieren. Sie können die Bruchkante mit neu abgelagerter Schale unterfangen und verstärken oder / und im Verlauf der Regeneration Skulpturelemente verschieben und verzerren. Die gattungsspezifischen Unterschiede im Gebrauch dieser Möglichkeiten geben uns wichtige Hinweise auf funktionelle

Aspekte der Schalenmorphologie. Die unterschiedlichen Regenerationsmuster (nicht nur) nach Verletzungen sind das klassische Arbeitsfeld der Paläopathologie der Ammoniten. Als besonders grundlegende Arbeit sei hier die Studie von HÖLDER (1956) genannt. HÖLDER führte eine Nomenklatur pathologischer Ammoniten ein, die eine endgültige Loslösung der Paläopathologie der Ammoniten vom taxonomischen Kontext markierte. HÖLDER's hierarchielose, offene Klassifikation, in der immer wiederkehrende "genormte" Anomalien mit forma-Typen bezeichnet werden, hat jedoch einen entscheidenden Nachteil: Es gibt keine verbindlichen Bedingungen für die Einführung einer neuen forma. Dies führte in der Vergangenheit zu einer verwirrenden Vielfalt an Bezeichnungen von sich teilweise überschneidenden und unpräzise definierten forma-Typen. Es ist dringend notwendig, die Klassifikation zu überarbeiten und zu systematisieren. Hier wird der Versuch unternommen, die Klassifikation an medizinische Begriffe wie Symptom und Syndrom anzunähern.

Wir erhalten durch diese Untersuchungen ein Bild über die Widerstandsfähigkeit der Ammoniten gegenüber räuberischen Attacken, die Empfindlichkeit gegenüber bestimmten Verletzungen und über die Fähigkeit, Verletzungen zu reparieren. Wir können damit sehr genau einschätzen, ob bestimmte Formen dem Griff des Räubers gut oder schlecht gewachsen waren. An dieser Stelle kann geprüft werden, ob die Häufigkeiten regenerierter Verletzungen mit der Empfindlichkeit gegenüber Verletzungen im Zusammenhang steht. Nur wenn dies der Fall ist, wird das zweite Kriterium von VERMEIJ und SIH erfüllt und die relevanten Merkmale können als Aptationen nachgewiesen werden. Dies soll im Kap. 6. 2. geschehen.

Es sei dahingestellt, wie exakt die Organismen im Einzelnen an ihre Umwelt angepaßt sind (cf. GANS 1993). Als grundlegendes Prinzip naturhistorischen Denkens gilt jedoch immer, daß alle Organismen in irgendeiner Weise ihre Umwelt widerspiegeln. Dieses Prinzip eröffnet uns die Möglichkeit, anhand der Morphologie eines Organismus seine Umwelt zu rekonstruieren. Das Gebiet der Spekulation wird eine solche Rekonstruktion erst verlassen können, wenn einige morphologische Merkmale des Organismus als Aptationen an bestimmte Umweltparameter erkannt sind. Wenn eine Aptation im Einzelnen nicht mehr nachweisbar ist, muß man sich auf die heuristische Erkenntnis verlassen, daß Merkmale, die einem Zweck entsprechen, diesem Zweck in der Regel auch dien(t)en. Aufgrund dieser Tatsache kann im letzten Kapitel der Arbeit eine ökologische Interpretation folgen. Es soll ein Bild entworfen werden, in dem die unterschiedlichen Ammonitengattungen einen Platz im Paläo-Ökosystem zugewiesen bekommen. Dies kann selbstverständlich nicht anhand eines einzelnen Aspektes, wie dem Verhältnis der Ammoniten zu den räuberischen Attacken geschehen. Die Merkmale der Organismen dienen vielen Funktionen. Der Organismus selbst stellt einen mehr oder weniger gelungenen Kompromiß zwischen verschiedensten Ansprüchen dar. Die Morphologie der Ammonitenschale beweist dies. In zahllosen Arbeiten wurden bisher die unterschiedlichsten Zwänge, die dem Wachstum der Ammonitenschale auferlegt sind, dargestellt (z.B. RAUP 1967, WESTERMANN 1971, BAYER 1978, CHAMBERLAIN 1980, SAUNDERS & SHAPIRO 1986). Diese Zwänge sind komplex miteinander verwoben und können letztendlich nicht isoliert voneinander betrachtet werden. Die vorliegende Untersuchung soll einen Beitrag dazu leisten, die Bedeutung einer dieser vielen Facetten herauszustellen. WARD (1981b) beschrieb sie als "*defensive adaptation*", also die Anpassung der Ammoniten an ihre Räuber.

2. Methodik

2.1. Konzept und Fehlerquellen

Die Untersuchung greift auf eine Reihe biologisch-ökologischer Begriffe und Konzepte zurück, mit Hilfe derer ein methodisches Grundgerüst für die vorliegende Arbeit entworfen werden kann.

Eine zentrale Grundgröße in der Ökologie ist der Begriff der Population. Mit dem Begriff der "Population" wird im Gegensatz zum systematischen "Taxon" ein raumzeitlicher Bezug hergestellt, der für ökologische Untersuchungen wesentlich ist. In einer Population befinden sich verschiedene Organismen einer Art, die miteinander potentiell im genetischen Austausch stehen (REMMERT 1989). Der Gebrauch des Begriffes ist selbst in der Ökologie recht offen. Wesentlich ist jedoch, daß ein genetischer Austausch potentiell möglich ist. In der Paläontologie ist nicht mehr nachprüfbar, ob tatsächlich ein Genfluß zwischen den verschiedenen Individuen stattgefunden hat. Es kann jedoch bei Individuen einer Art in einer begrenzten Region in der Regel davon

ausgegangen werden. Darüber hinaus ist eine Population im paläontologischen Sinn innerhalb eines sehr viel weiteren zeitlichen Rasters gefaßt. Während die Rezent-Ökologie Populationen im Rahmen von Tagen bis Jahrhunderten erfaßt, muß die Palökologie in Hunderttausend bis Millionen von Jahren rechnen. In dieser Arbeit werden Ammonitenarten zu Populationen zusammengefaßt, die jeweils von Fundorten einer Region (Franken, Südfrankreich, Yorkshire, Normandie) aus dem gleichen stratigraphischen Abschnitt stammen. Diese stratigraphischen Abschnitte sind je nach Fundgebiet unterschiedlich bemessen: Während die Dactylioceraten der Yorkshire-Küste vermutlich aus dem gesamten Bereich der *tenuicostatum*- bis *bifrons*-Zone abgesammelt wurden, stammen die Dactylioceraten Nordbayerns ausschließlich aus einer stratigraphisch eng begrenzbaren Kalkbank der basalen *bifrons* Zone.

Es wird davon ausgegangen, daß jede Population spezifischen Umweltparametern ausgesetzt war, in denen sie eine "ökologische Nische" (HUTCHINSON 1957) besetzt hatte. Die ökologische Nische einer Gattung / Art ist durch spezifische organismische und physikochemische Wechselbeziehungen gekennzeichnet. Die Annahme, daß alle Merkmale eines Individuums einer Funktion angepaßt und die Summe aller Merkmale einer Art Ausdruck der Angepaßtheit an die ökologische Nische sind, ist seit geraumer Zeit umstritten (vgl. JANICH & WEINGARTEN 1999). Ob und inwieweit die Merkmale der untersuchten Organismen daher tatsächlich einen funktionellen Wert hatten, der auf Selektion beruht, ob gewisse Merkmale also "Adaptationen" im Sinne von GOULD & VRBA (1982) darstellten, kann korrekterweise erst überprüft werden, wenn der funktionelle Wert eines Merkmals und ein entsprechender Selektionsdruck nachgewiesen sind. Die auch in der Paläontologie verbreitetste Methode, die Funktion eines Merkmals wahrscheinlich zu machen, ist die "Vergleichende Methode" (FUTUYMA 1990). Bei dieser Methode werden unabhängige Taxa mit gleichen oder ähnlichen Merkmalen miteinander verglichen. (vgl. z.B. WARD 1981b). Es wird überprüft, ob Merkmale, denen ein funktioneller Wert zugesprochen wird, mit den Lebensbedingungen der verglichenen Formen korrespondieren. Der Selektionsdruck wird dabei als gegeben vorausgesetzt. Diese Herangehensweise birgt jedoch einige Unsicherheitsfaktoren. In der Paläontologie ist es oftmals schwierig die Umweltfaktoren der Formen zu rekonstruieren. Mehr noch: In der Regel werden die Umweltfaktoren umgekehrt von den mutmaßlich funktionellen Merkmalen hergeleitet. Dies birgt die Gefahr tautologischer Schlußfolgerungen. Eine andere Möglichkeit eröffnet sich durch die sogenannte "Paradigma-Methode", bei der bekannte funktionale Merkmale rezenter Beispielorganismen auf ähnliche fossile Formen übertragen werden. Aber auch diese Methode birgt ihre Unsicherheitsfaktoren. SEILACHER & LABARBERA (1995) weisen darauf hin, daß durch die Brille der Paradigma-Methode viele alternative Erklärungsmöglichkeiten übersehen werden. Sie zeigen anhand des Gleichgewichtsapparates der Ammoniten, daß es mit einem rigoros theoretischen Modell möglich ist, die Funktion eines Merkmals auf eine unkonventionelle Weise zu interpretieren.

Mit Schalenverletzungen an Ammoniten liegen uns Spuren vor, die als praktische Experimente für die Funktionalität der Schale angesehen werden können. Die vergleichende Methode, die aktualistische Paradigma-Methode, wie auch die theoretische Methode von SEILACHER & LABARBERA (1995) können auf diesem Weg umgangen werden. Mit den reparierten Schalenverletzungen können wir, ähnlich wie in der Rezentbiologie / -ökologie die Funktionalität bestimmter Merkmale direkt überprüfen. Bevor diese Experimente jedoch ausgewertet werden können, müssen ihre Rahmenbedingungen erkundet werden. Mit welchen Werkzeugen wurde die Schale der Ammoniten zerbrochen? Wie sind die mutmaßlichen Feinde bei einer Attacke vorgegangen usw.? Daher wird vor der Auswertung der Schalenverletzungen ein Szenario entworfen, in dem die vorgefundenen Verletzungen stattgefunden haben könnte. Nun kann gezeigt werden, auf welche Weise Verletzungsform / -größe und die Toleranzgrenzen mit bestimmten Schalenformen zusammenhängen. D.h. spezifische Auswirkungen von räuberischen Attacken können unter Umständen als Effekt eines Schalenmerkmals dargestellt werden. Um nachzuweisen, daß die Funktionalität der Schale eine Aptation an diese Anforderung darstellt, ist es nötig zu erfahren, welche Morphotypen die Verletzungen am besten tolerierten und regenerierten. Tritt bei Formen, die theoretisch die besten Überlebenschancen hatten, die höhere Verletzungshäufigkeit auf, dann kann davon ausgegangen werden, daß die Merkmale, die zum besseren Überleben von räuberischen Attacken führten, tatsächlich Aptationen dar-

stellten. Läßt sich die Häufigkeit regenerierter Verletzungen nicht mit bestimmten Merkmalen korrelieren, dann muß im Einzelfall abgeschätzt werden, mit welcher Wahrscheinlichkeit das Merkmal tatsächlich der vermuteten Funktion diente. Schließlich kann man diesen Aptationen unterstellen, daß sie auf Selektion beruhten, also Adaptionen *sensu* GOULD & VRBA (1982) waren. An dieser Stelle kann auf das Konzept der "ökologischen Nische" zurückgegriffen werden: Wenn davon ausgegangen wird, daß die Summe der Merkmale eines Organismus den Anforderungen an die ökologische Nische entspricht, dann können nämlich ausgehend vom Morphotyp palökologische Wertungen vorgenommen werden.

Die Arbeit ist nicht am Einzelphänomen ausgerichtet, das es ätiologisch zu klären gilt. Es werden daher vergleichsweise wenige Einzelexemplare bildlich dargestellt und beschrieben. Der Fokus der Arbeit zielt auf die quantitative Auswertung ganzer Ammoniten-Populationen. Dazu wurden alle Exemplare in einer elektronischen Datenbank mit ihren relevanten Merkmalen erfaßt und mit einem Tabellenkalkulationsprogramm ausgewertet. Es wurden Häufigkeitsverteilungen, bezogen auf einzelne Morphotypen, ermittelt.

Wenn die Häufigkeit der verheilten Verletzungen an Ammonitenschalen ausgewertet werden soll, dann muß zunächst über deren Aussagekraft nachgedacht werden. Im Vergleich mit den komplexen Organismen-Vergesellschaftungen der Gegenwart sind die Ökosysteme der fossilen Überlieferung nur schemenhaft nachgezeichnet. Durch diese "Schemenhaftigkeit" ist die Gefahr der Überbewertung einzelner Aspekte ungleich größer als bei Rezentbeobachtungen. Die vorliegenden Informationen müssen daher immer als residuale Spuren eines ursprünglich mannigfaltigen Systems gewertet werden. Das Filtersystem der Überlieferung muß immer als eigenständige Größe miteinbezogen werden. Nur unter dieser Voraussetzung ist es möglich, Häufigkeiten und quantitative Verteilungsmuster auszuwerten. Dies gilt insbesondere bei der Bearbeitung von Interaktionsspuren, die nur in Ausnahmefällen überliefert wurden. Bei der Wertung der Spuren müssen immer die vielfältigen Möglichkeiten, die eine Spur verhinderten, mitgedacht werden. Abgesehen von den aktiven Möglichkeiten des Individuums, sich einer Interaktion zu entziehen / zu erwehren gibt es unterschiedliche Erhaltungsbedingungen für Interaktionsspuren abhängig von Schalenmorphologie und Fossilisation. Sechs dieser "Erhaltungseffekte" sollen näher erläutert werden:

1. Da bei involuten Gehäusen die inneren Windungen von den äußeren sehr viel vollständiger überdeckt werden als bei evoluten Formen, ist bei ihnen das Erkennungspotential für regenerierte Schalenverletzungen geringer. Es hat sich jedoch gezeigt, daß auch bei den evoluten Formen nur ein verschwindend geringer Anteil der entdeckten Verletzungen auf den inneren Windungen liegt. Aus diesem Grund kann davon ausgegangen werden, daß hier im Wesentlichen nur Verletzungen Beachtung finden, die auf dem letzten Umgang des jeweiligen Exemplars liegen.
2. Formen, die langsam wachsen, haben ein höheres Potential schalenverletzenden Interaktionen ausgeliefert zu sein, als schnell wachsende Formen. Über die Wachstumsgeschwindigkeiten bei den Ammoniten ist bisher recht wenig bekannt. Es scheint jedoch sicher, daß Tiefwasserformen sehr viel langsamer wuchsen als Ammoniten, die mutmaßlich Flachwasserhabitate besiedelten und daß die makrokonchen Ammoniten längere Zeit wuchsen als die mikrokonchen (BUCHER et al. 1996). Beide Effekte spielen in der vorliegenden Arbeit keine wesentliche Rolle, da hier keine echten "Tiefwasserformen" (d.h. Phylloceraten o.ä.) bearbeitet wurden und da bei den Formen, die Dimorphismus aufweisen, ausschließlich die Mikrokonche oder juvenile Gehäuseteile bearbeitet wurden.
3. Die Wahrscheinlichkeit, daß juvenile Formen Schalenverletzungen aufweisen, ist geringer als bei adulten Formen. Dieser Effekt muß besondere Beachtung finden, wenn durch die Erhaltungsbedingungen die Juvenilstadien der Ammoniten überrepräsentiert werden. Da die jeweils miteinander verglichenen Formen in der vorliegenden Arbeit unter gleichen Bedingungen abgelagert wurden, spielt auch dieser Effekt hier keine Rolle.
4. Bei adulten, nicht mehr wachsenden Tieren häufen sich die Verletzungen am Mundsaum. Dieser Effekt kann vernachlässigt werden, da dieser Mundsaum nur in absoluten Ausnahmefällen fossil erhalten bleibt.

5. Bei der Steinkernerhaltung werden kleine und kleinste Verletzungen sehr viel schlechter sichtbar als bei Schalenerhaltung. Auch dieser Effekt kann in der vorliegenden Arbeit vernachlässigt werden, da die jeweils miteinander verglichenen Formen unter gleichen Bedingungen abgelagert und erhalten wurden.
6. KEUPP & ILG (1992) unterschieden bei ihren Untersuchungen zwischen Fragmenten und ganzen Exemplaren. Denn auch hier ergibt sich theoretisch ein unterschiedliches Erhaltungspotential. Fragmente können nicht als ganze Ammoniten betrachtet werden, da die Wahrscheinlichkeit eine Verletzung zu tragen bei Fragmenten geringer ist als bei ganzen Exemplaren. Aus der Untersuchung von KEUPP & ILG (1992, Tabelle 1) wird jedoch deutlich, daß der prozentuale Anteil der Verletzungen an den Fragmenten, wenn auch mit geringerer absoluter Häufigkeit, tendenziell der Gesamt-Häufigkeitsverteilung der unterschiedlichen Gattungen entspricht. Da die absoluten Häufigkeiten der unterschiedlichen Populationen in dieser Arbeit nur in ihren Relationen verglichen werden, kann auch dieser Fehler vernachlässigt werden.

2.2. Darstellungsweise und Terminologie

- Die **Beschreibung der Gehäuseformen** der Ammoniten folgt der bei ARKELL et al. (1957) aufgeführten Terminologie.

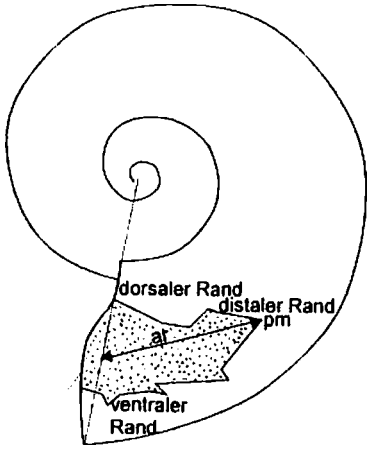


Abb. 1: Parameter einer Mundrandverletzung. **pm:** Punkt maximaler aboraler Reichweite, **ar:** aborale Reichweite.

- Die Lebensweise / der Lebensraum der Ammoniten wird im Allgemeinen mit umstrittenen bzw. für die Spezifika der Ammoniten unscharf bleibenden Begriffen beschrieben. Deshalb soll hier eine kurze Übersicht über die in der Arbeit verwendeten Bedeutung der Begriffe gegeben werden. Der Terminus "**benthisch**" wird in der vorliegenden Arbeit im wörtlichen Sinn gebraucht, also für Lebewesen, die ausschließlich am Meeresboden leben. Für Ammoniten, die zwar im Bezug zum Meeresboden lebten, jedoch frei in der Wassersäule schwimmen konnten und sich von diesem auch entfernen konnten, werden hier die Begriffe "**nektobenthonisch**" bzw. "**demersial**" *sensu* WESTERMANN (1996) verwandt. Ammoniten, von denen angenommen wird, sie bewegten sich ohne engeren Bezug zum Meeresboden mit dem Rückstoßprinzip aktiv fort, werden als "**nektonisch**" bezeichnet. Ammoniten, die sich lediglich träge fortbewegen konnten und die nicht im engeren Bezug zum Meeresboden lebten, werden mit dem Terminus "**quasi-planktonisch**" beschrieben. Damit soll diese Lebensweise gegenüber der echt planktonischer Organismen abgegrenzt werden.
- Die **Häufigkeitsverteilungen** werden in Histogrammen oder Tortendiagrammen dargestellt. Um quantitativ zu erfassen, wo die Verletzung am Mündungsrand erfolgte, wird die Windung aus der Lateralprojektion mit einer Prozentskala versehen. Ausgehend von der Nabelkante mit 0 % der Windungshöhe ergibt sich für den Venter 100 % der Windungshöhe. Die jeweilige Verletzungsposition wurde an dem Punkt gemessen, an dem die Verletzung am tiefsten hinter den interimistischen Mündungsrand zurückreichte (Punkt der maximalen aboralen Reichweite) (vgl. Abb. 1). Die resultierende Häufigkeitsverteilung dieser Punkte wurde als Häufigkeitsdiagramm dargestellt, bei dem ein Intervall der Position auf der Windung die Kategorie darstellt. Sie wurde damit quasi auf die Lateralprojektion der Mündung geblendet (vgl. Abb. 2). Bei dieser Darstellungsform ist zu beachten, daß die Windungsbreite der Formen nicht erfaßt wird. Bei breitmündigen Formen ergibt sich daher ein Verzerrungseffekt, da die ventralen Bereiche durch sehr viel mehr reale Angriffsfläche repräsentiert sind als in

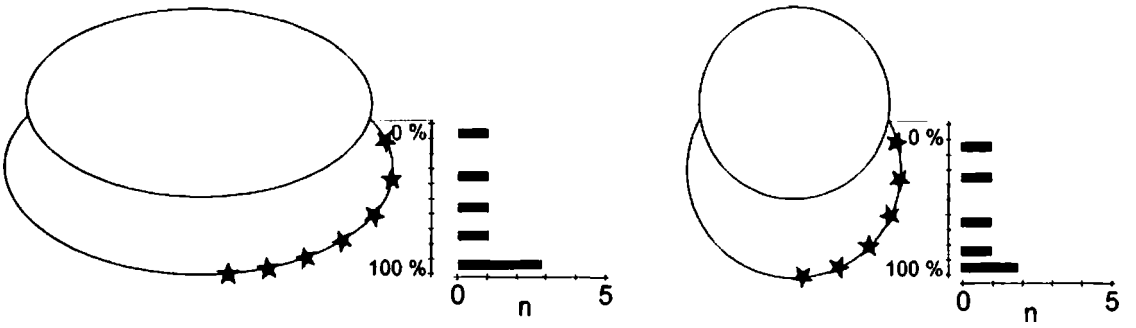


Abb. 2: Die Verletzungspositionen auf dem Mündungsrand (durch Sterne symbolisiert) werden in einem Histogramm dargestellt, deren Kategorien durch die prozentuale Aufteilung der Lateralprojektion der Windung gegeben sind (n = Exemplare). Dadurch ergibt sich in den Diagrammen bei breitmündigen Exemplaren eine scheinbare Häufung der Verletzungen auf den ventralen Bereichen der Mündung.

der Seitenansicht darstellbar. Ventrale Häufigkeitspeaks der breitmündigen Formen müssen daher entsprechend nach unten korrigiert werden. Dies ist quantitativ nur schwer möglich, wird daher bei der Interpretation eher qualitativ beachtet.

- Die entsprechenden **Längen- und Flächenmessungen** wurden in der Mehrzahl an einem Laser-Reflexmikroskop vorgenommen. Die Daten lagen bei dieser Meßmethode von Beginn an in elektronischer Form vor und konnten entsprechend weiterverarbeitet werden. Für die Flächenvermessungen wurde eine Anzahl von Oberflächenpunkten der Ammonitenschale als Koordinaten in einem 3D-Gitter aufgenommen. Je nach Größe und Skulptur des zu vermessenden Ammoniten wurden dazu zwischen 100-300 Datenpunkte ermittelt. Durch eine anschließende Dreicksvermaschung der Punkte konnte die Fläche berechnet werden. Die nötigen Berechnungen wurden auf einem UNIX-Rechner mit der Anwendung ENTEC® durchgeführt.

Die **metrischen Kennwerte** der Ammoniten werden in dieser Arbeit anhand der Raup-Parameter angegeben. Diese Parameter gehen auf eine Arbeit von RAUP (1967) zurück, die den Zweck hatte, die Molluskenschalen auf der Basis mathematischer Modelle beschreiben zu können. Darüber hinaus stellen sie jedoch eine sehr praktikable Norm dar, die Grundgrößen der Ammoniten zu erfassen (vgl. z.B. SAUNDERS & WORKS 1996, DOMMERGUES et al. 1996). Für die Beschreibung der planispiralen Ammoniten reichen im Wesentlichen drei Parameter aus: W, die Windungsexpansionrate, D, der relative Abstand der Windung von der Drehachse und S, die Form der Windung. Die Abb. 3 stellt die Parameter dar. Das Besondere an diesen Größen ist, daß sie einerseits nah an den Größen liegt, die für die mathematische Beschreibung der logarithmischen Spirale der Ammonitenschale

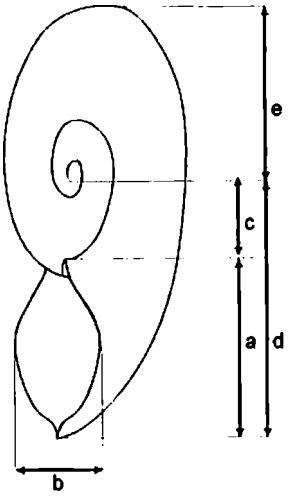


Abb. 3: Die Raup-Parameter (nach RAUP 1967). **W** = $(d/e)^2$, **D** = (c/d), **S** = (b/a).

notwendig sind, und daß sie andererseits Größen widerspiegeln, die seit jeher für die Beschreibung des Ammonitengehäuses genutzt werden. So beschrieb BUCKMANN (1889-92) die Ammoniten anhand von Parametern wie der *"inclusion"* und der Größe des Umbilikus, die angeben, wie evolut / involut ein Gehäuse ist, des *"spiral angle"*, mit dem das Wachstum der Spirale ausgedrückt wird, und mit der *"whorl breath"*, mit dem der Mündungsquerschnitt beschrieben wird. Die Inklusion und Größe des Umbilikus werden

nach RAUP (1967) durch D ausgedrückt (vgl. Abb. 3), der "*spiral angle*" durch die Windungsexpansionsrate W und die Breite der Windung durch S. In der vorliegenden Arbeit wird hauptsächlich die Windungsexpansionsrate als beschreibende Größe genutzt.

3. Material

Die bearbeiteten pathologischen Exemplare stammen aus verschiedenen Kollektionen die in der Sammlung H. KEUPP numeriert (PA-Nummern) aufbewahrt sind. Die meisten Funde stammen aus langjährigen Aufsammlungen verschiedener Sammler bzw. aus Verkaufskollektionen. Sie sind weitestgehend unhorizontiert aufgesammelt. Eine stratigraphische Eingrenzung läßt sich abgesehen vom Aussagewert der Ammoniten selbst, anhand der Fundpunkte trotzdem recht gut realisieren.

3. 1. Ammoniten des Toarcium

Alle untersuchten liassischen Exemplare stammen aus dem Untertoarcium. Insgesamt lagen der Untersuchung 737 pathologische Exemplare bei fünf bearbeiteten Gattungen vor (vgl. Tab 1).

Gattung	Exemplare
Catacoeloceras	66
Dactylioceras	459
Hildoceras	73
Harpoceras	85
Pseudolioceras	54

Tab. 1: Anzahl der bearbeiteten Ammoniten des Toarcium.

Catacoeloceraten sind mäßig große, longidome, cadicone Formen, die deutlich berippt sind (HENGSBACH 1985). Auf den schmalen Flanken liegen starke Hauptrippen, auf der breiten Externseite feine Sekundärrippen. Der Rippenspaltpunkt der Catacoeloceraten korrespondiert mit der Kante zwischen Flanke und Venter.

Dactylioceraten sind longidome, serpenticone Formen (HOWARTH 1973). Auch Dactylioceraten sind deutlich berippt. Bei etwa 60-70 % der Windungshöhe liegt ein Rippenspaltpunkt, an dem sich die breiten Hauptrippen der Flanke in feinere Sekundärrippen aufspalten. Die Sekundärrippen ziehen über den Venter hinweg.

Hildoceras ist eine mäßig evolute Form mit subquadratischem Mündungsquerschnitt (RIEGRAF et al. 1983). Die mesodome Gattung ist leicht berippt und besitzt einen Kiel. Die Berippung der Hildoceraten zieht bogenförmig von der mittleren Flanke bis zum Kiel. Auf der Flanke wird die Berippung schwächer oder setzt ganz aus. Dadurch entsteht eine Flankenfurche, die mit einem Mündungsvorsprung korrespondiert.

Harpoceras ist mäßig involut und besitzt eine höhere Windungsexpansionsrate als Catacoeloceraten, Dactylioceraten und Hildoceraten (RIEGRAF et al. 1983, HOWARTH 1992). Die hochmündig mesodome Gattung ist schwach sichelförmig berippt und besitzt einen Kiel.

Pseudolioceras ist hochmündiger und involuter als *Harpoceras* (RIEGRAF et al. 1983, HOWARTH 1992). Die Windungsexpansionsrate von *Pseudolioceras* ist die größte der untersuchten liassischen Formen. Die mesodome Gattung ist fein berippt oder glatt und besitzt einen Kiel. Die feinen Rippen laufen sichelförmig über die Flanke bis zum Kiel.

Die Faunenzusammensetzung in den vier Fundorten unterscheidet sich zum Teil deutlich. Daher sollen die Fundorte jeweils näher beschrieben werden. Der fränkische Jura wird mit Exemplaren aus Altdorf und Schlaifhausen repräsentiert. Aus dem Toarcium der Yorkshire Küste kommen Exemplare der Gegend um Whitby. Eine Population aus den Causses repräsentiert die Fauna des südfranzösischen Toarcium. Eine Übersicht über die Größe der entsprechenden Populationen gibt Tabelle 2.

Je nach Fundort variiert der stratigraphische Intervall der Absammlungen:

Die Ammoniten des **Fundortes Altdorf** (Mittelfranken) stammen aus Tagesaufschlüssen im Stadtgebiet, in denen Bereiche der Laibstein-Bank II zugänglich wurden. Die Laibstein-Bank II ist eine Kalkknollenlage im mittleren Posidonienschiefer (*falcifer*-Zone). Der Posidonienschiefer der Gegend von Altdorf ist bis in die jüngste Zeit immer wieder näher untersucht worden (KRUMBECK 1943, 1944, KOLB 1964, ARP 1989, URLICHS 1993). Die Arbeiten zeigen, daß die geringmächtige Posidonienschiefer-Fazies Nordbayerns regional stark gegliedert ist. Es treten engräumig verzahnt submarine Schwellen und Depressionen auf, die für die Unterschiede in der Mäch-

Fundort	stratigraphischer Intervall	Anzahl path. Exemplare
Altdorf (S-Deutschland)	*falcifer* Zone	174
Schlaifhausen (S-Deutschland)	basale *bifrons* Zone	259
SW Aveyron (S-Frankreich)	*bifrons* Zone	241
Whitby (England)	*tenuicostatum- bifrons* Zone	63

Tab. 2: Herkunft und Anzahl der pathologischen Exemplare des Toarciums.

tigkeit und Lithologie verantwortlich sind (vgl. Abb. 4). Zwischen grauen Kalkmergeln und bituminösen Schiefern sind einzelne Kalkknollenhorizonte und Kalkbänke eingeschaltet. Auch der Faunengehalt variiert geographisch. Für die Laibstein-Bank II gab ARP (1989) u.a. *Harpoceras elegans*, *Hildoceras* (*Hildaites*) *serpentinum*, *Dactylioceras*, *Nodicoeloceras* an. Neben den Ammoniten treten in der Laibstain-Bank II *Inoceramus*, *Palaeonucula* und *Goniomya rhombifera* auf.

Nach RÖHL (1998) deutet die endobenthonisch lebende *Palaeonucula* auf eine gute O_2-Verfügbarkeit am Meeresgrund. Die Durchlüftung des Meeresgrundes dürfte daher zumindest für diesen Teil des Profils recht gut gewesen sein. Holzreste in den Knollen der Laibstein-Bank deuten auf die Nähe zum Festland der Böhmischen Masse / Vindelizischen Halbinsel.

Die Exemplare vom **Fundort Schlaifhausen** (Oberfranken) stammen aus dem Horizont der *Dactylioceras*-Bank. Die *Dactylioceras*-Bank (= Communeplatte, = Monotisplatte/ -bank, BIRZER 1936) ist eine wenige Dezimeter mächtige Kalkbank im höheren Posidonienschiefer (Lias ε, basale *bifrons*-Zone) die durch ihre ausgesprochene Fossilhäufigkeit auffällt. Südlich der Ortschaft Schlaifhausen streicht sie auf einem Acker aus. Dort wurden die Schlaifhausener Ammoniten als Ackerlesefunde aufgesammelt. Durch die oberflächennahe Lage der Bank konnte eine äußerst schonende Huminsäure-Präparation wirksam werden, welche die Oberflächenmerkmale der Ammoniten exzellent erkennen läßt (vgl. SUCHOPAR 1995). Die Ammonitenschalen der *Dactylioceras*-Bank sind grobspätig rekristallisiert und mit feinoolithisch / sparitischem Kalk verfüllt. Die Ammoniten der *Dactylioceras*-Bank sind unverdrückt erhalten. Die Schlaifhausener Ammoniten-Population wurde bereits von KEUPP (1997b) eingehend bearbeitet. Aus dem Gebiet von Schlaifhausen liegen keine Profilbeschreibungen vor. KOLB (1964) stellte jedoch die Faziesentwicklung der *Monotis / Dactylioceras*-Bank im Raum Altdorf dar.

Die *Dactylioceras*-Bank, führt auf Schwellengebieten eine extrem reiche Ammonitenfauna mit überwiegend *Dactylioceras athleticum* sowie seltener *Dactylioceras commune*, *Hildoceras bifrons*, *Frechiella subcarinata* und *Pseudolioceras lytense* (KOLB 1964). Aufgrund der völlig unterschiedlichen Fauna wird im Bereich submariner Depressionen der Name Monotisbank geführt. Die Monotisbank enthält faßt ausschließlich die Muschel *Meleagrinella*. *Meleagrinella* belegt nach RÖHL 1998 eine eingeschränkte O_2-Verfügbarkeit.

Neben diesen Haupt-Faunenelementen treten gelegentlich Belemniten und Caenoceraten in der *Dactylioceras*- / Monotisbank auf. Dieses Fundgebiet mit seinem Massenvorkommen an *Dactylioceras* repräsentiert folglich die Schwellenfazies der Region.

Vom Untertoarcium-Meer Südwestdeutschlands bestand eine "ungestörte" Verbindung einerseits zum Gebiet der heutigen Nordsee bis nach England, andererseits "zur Tethys über die Schweiz nach Südfrankreich" (RIEGRAF et al. 1984). DEAN et al. (1961) konnten für ganz Europa, ausgenommen die Alpen und Pyrenäen, eine "Nord-Westeuropäische Provinz" postulieren, in der eine einheitliche stratigraphische Gliederung, basierend auf Ammoniten möglich ist. Auch die südfranzösischen Toarcium-Faunen der Causses gehören nach DEAN et al. (1961) in diese Nord-Westeuropäische Provinz. GUEX (1972) konstatierte jedoch eine enge Verzahnung ("*mèlange intime*") von Tethys-Faunen mit den typischen NW-Europäischen Faunen in der Causses. Für diese Arbeit liegt eine Ammonitenpopulation aus Aufsammlungen aus dem Bereich der Ortslage **Tournadous (SW Aveyron)** und näherer Umgebung vor.

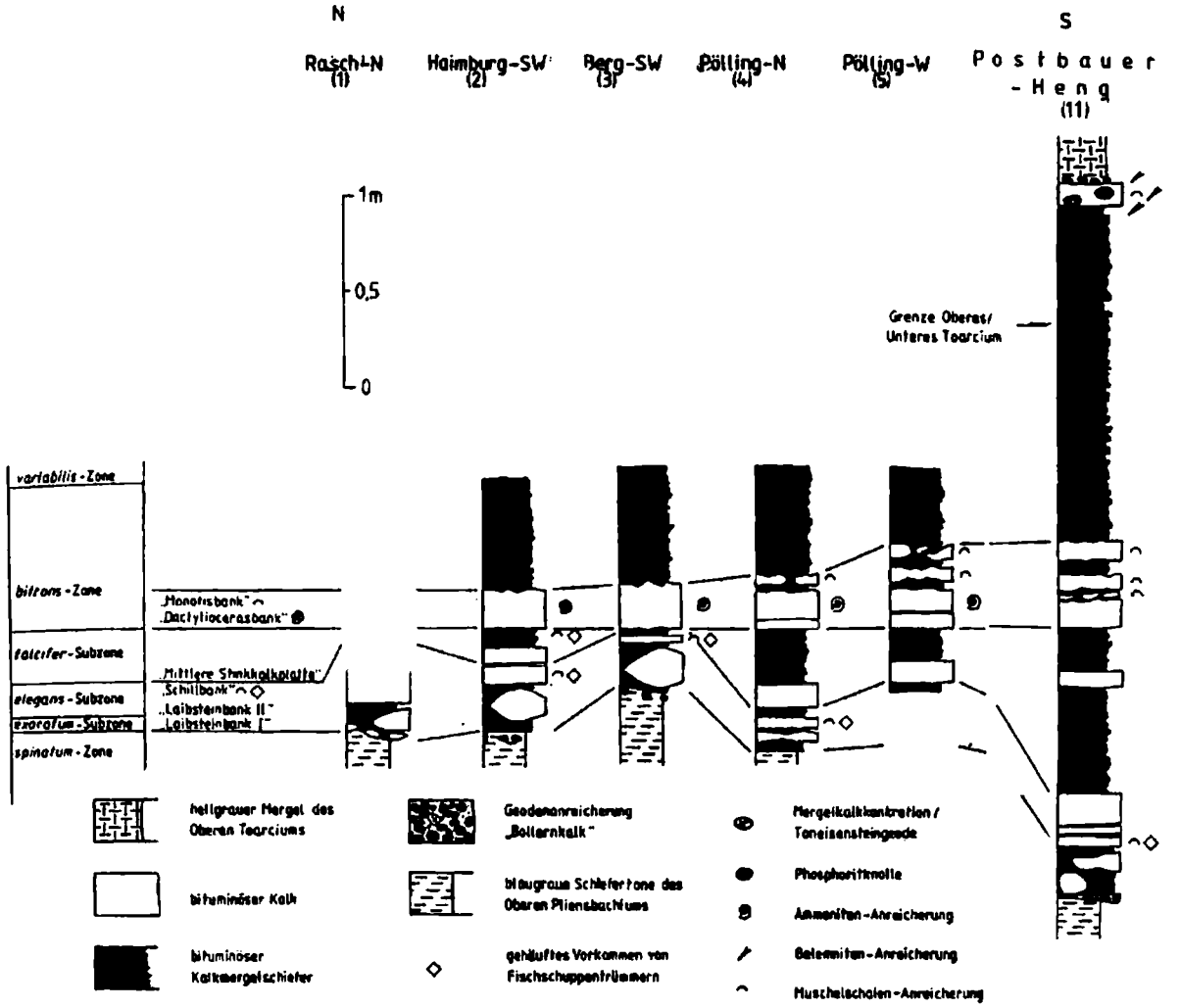


Abb. 4: N-S Traverse des Lias ε zwischen Altdorf und Neumarkt / Franken (leicht verändert nach ARP 1989). Entfernung zwischen Profil 1 und 11 ca. 10 km.

Die *bifrons*-Zone der südlichen Causses stellt sich als eine monotone Tonmergel-Abfolge dar. Im Liegenden wird sie durch die Teils bituminösen, pelitischen "*schists carton*", im Hangenden durch die Kalkmergel der *variabilis*-Zone begrenzt. Vom Liegenden zum Hangenden werden die Schichten toniger. Im höheren Teil der Abfolge werden die Mergel der *bifrons*-Zone durch eine Vielzahl von Tonfugen ("joints") unterteilt die lateral in geringmächtige Kalklinsen übergehen können GUEX (1972).

Diese Kalkbänkchen, die von GUEX (1972) als Kondensationshorizonte erkannt wurden, enthalten Anreicherungen verschiedener Lamellibranchiaten, von Belemnitenrostren und *Encrinus*-Stilgliedern. Die lateralen Faziesänderungen in der Region sind bis auf diese Erscheinungen sehr gering (vgl. Abb. 5).

Neben der Fauna in den Kondensationshorizonten ist eine reiche pyritisierte Fauna erhalten deren Hauptfaunenelement Ammoniten sind. Es treten vor allem *Hildoceras* div. sp., Coeloceraten, *Pseudolioceras* div. sp. und *Phymatoceras* div. sp. auf (GUEX 1972, GABILLY et al. 1971), Dactylioceraten fehlen fast völlig. Neben Ammoniten erwähnte RICHTER (1999) für das Unter-/ Mitteltoarcium der Causses Belemniten (*Dactyloteuthis*), Gastropoden, diverse Lamellibranchiaten und die Überreste eines dekapoden Krebses. Die Ammoniten der Tournadous-Population sind als unverdrückte pyritisierte (meist sekundär limonitisierte) Steinkerne erhalten. Aufgrund der Erhaltungsbedingungen liegt von den meisten Exemplaren lediglich das Phragmokon vor, Schalenreste sind generell nicht mehr vorhanden.

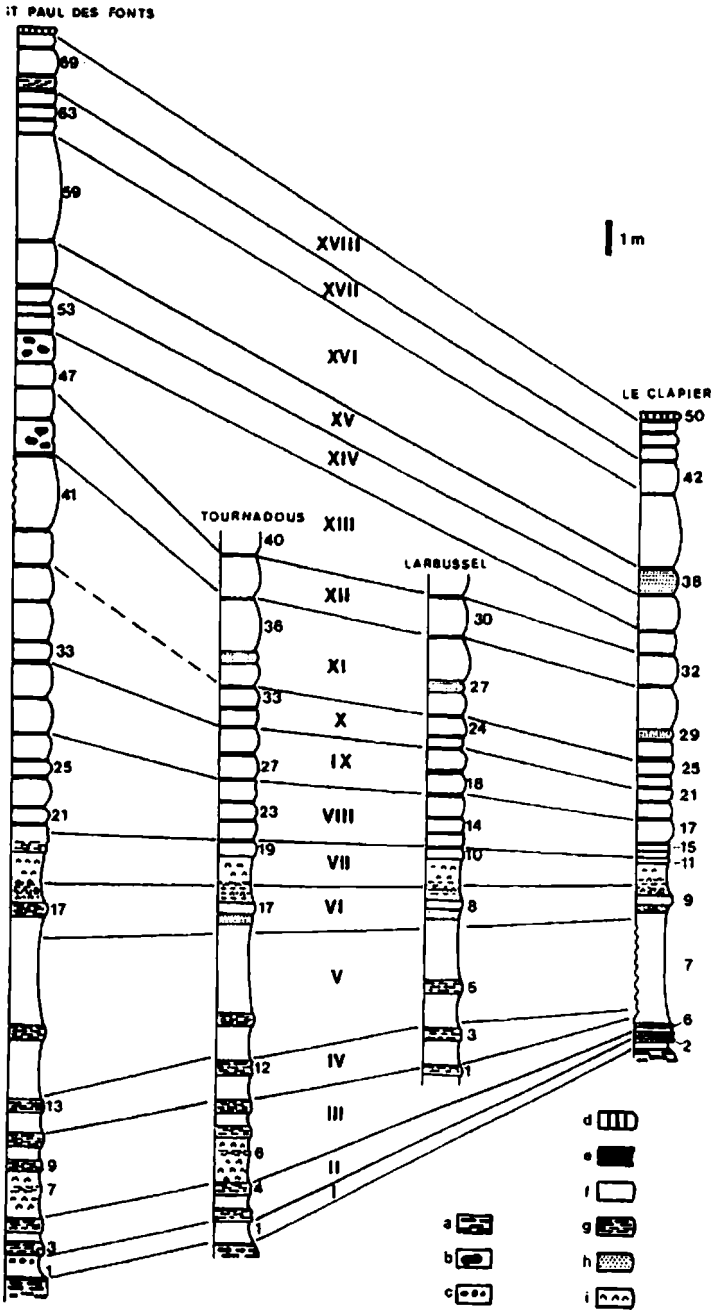


Abb. 5: NW-SE Traverse der *bifrons*-Zone (Horizonte I-XVIII) der Causses (nach GUEX 1972). Die Entfernung vom Profil St. P. de Fonts zum Profil Le Clapier beträgt ca. 20 km.

a) *"schists carton"*, b) Septarien, c) Kalkknollen (korrodiert), d) Kalkmergel-Bank, d) *"joints"* (siehe Text), f) graue Tonmergel, g) blättrige Tonmergel, h) aschfahle Tonmergel, i) Mergel reich an Schalenfragmenten.

Die Ammoniten der Yorkshire Küste stammen aus unhorizontierten Aufsammlungen rund um **Whitby (England)**. Nach der Zusammensetzung der Funde (hauptsächlich, *Dactylioceras commune, Dactylioceras tenuicostatum, Dactylioceras athleticum* und vereinzelt *Hildoceras bifrons, Harpoceras exaratum* und *Pseudolioceras lythense*) stammen die Exemplare aus dem Intervall *tenuicostatum*- bis *bifrons* - Zone. Nach HOWARTH (1962) werden diese Zonen an der Yorkshire Küste durch die Jet Rock und Alum Shale Serien repräsentiert. Diese mächtigen, monotonen, teilweise bituminösen Kalkmergelprofile werden durch sideritisch-pyritische Kalkknollenhorizonte gegliedert. Die Ammoniten sind meist in diesen Kalkknollen erhalten. HOWARTH (1962) beschrieb aber auch Lagen, die massenhaft zerbrochene und nicht in Knollen eingebettete Ammoniten enthalten. Die Ammonitenschalen der Knollen sind grobspätig rekristallisiert und inwändig mit einer feinen Pyritschicht überzogen. Vereinzelt (besonders im Bereich regenerierter Schalenverletzungen) kann partiell die originale Perlmutterschicht erhalten geblieben sein. Aufgrund der frühdiagenetischen Entstehung der Knollen sind alle Exemplare unverdrückt erhalten.

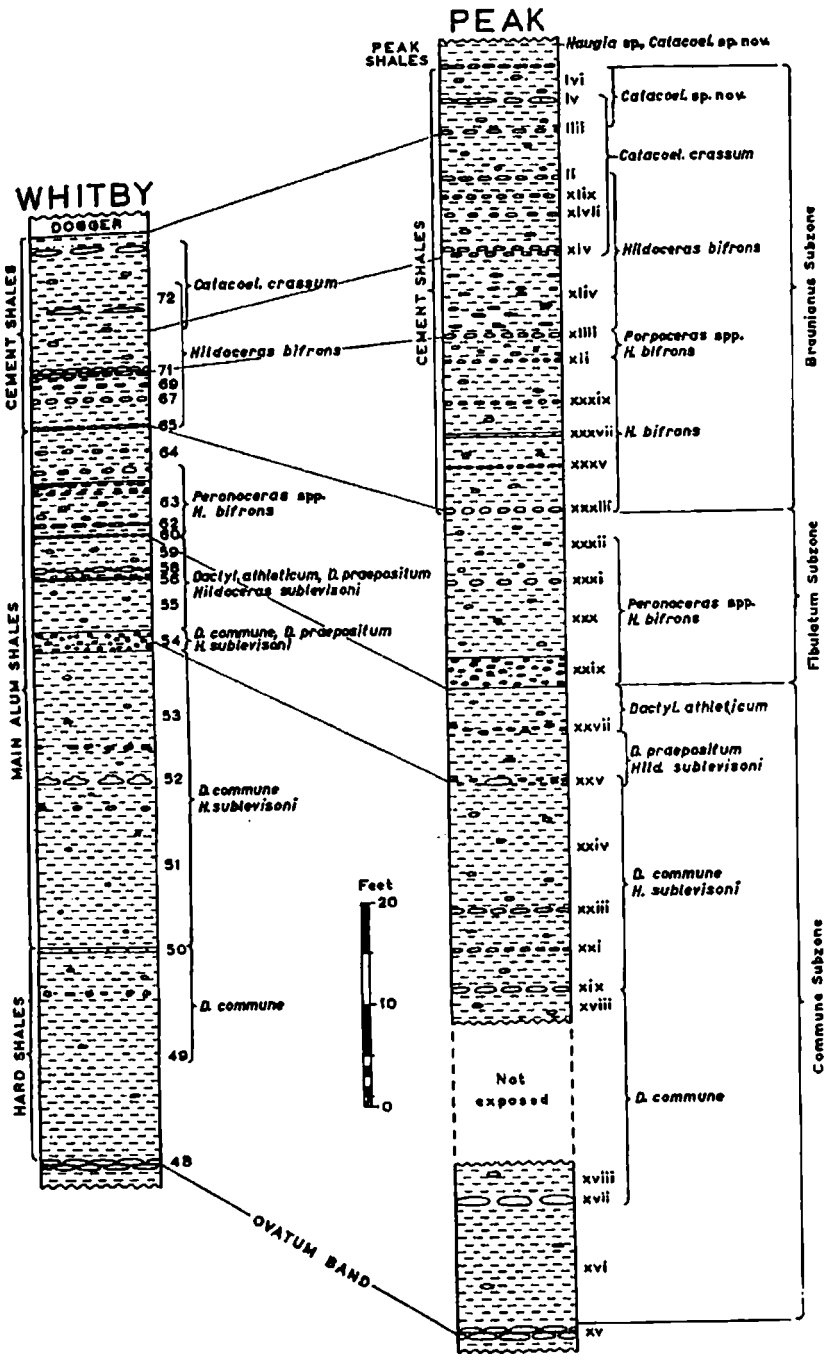


Abb. 6: Jet Rock und Alum Shale Serie der Yorkshire Küste (HOWARTH 1961). Entfernung zwischen beiden Profilen ca. 260 m (20 feet entsprechen ca. 6,1m).

Ammoniten sind das dominierende Faunenelement der Jet Rock und Alum Shale Serien. Neben den Ammoniten können zeitweise Belemniten und Muscheln (bei HOWARTH 1962 als *Inoceramus* bezeichnet, vermutlich *Pseudomytiloides dubius*) häufig werden. Aber auch Fische (*Gyrosteus mirabilis*) und Reptilia kommen vor. Die lateralen Faziesänderungen des Unteren Toarciums an der Yorkshire Küste sind nur unerheblich (vgl. Abb. 6).

3. 2. Ammoniten des Callovium

Aus dem obersten Callovium liegt eine umfangreiche Population aus den langjährigen Sammelaktivitäten von A. ILG (Düsseldorf) von den Kliffs der Vaches Noires (Villers sur Mer / Normandie) vor. Die pathologischen Ammoniten der Vaches Noires wurden bereits von KEUPP & ILG (1992, 1994) bearbeitet. Seit diesen Veröffentlichungen ist die Kollektion der Vaches Noires Ammoniten durch zusätzliche Aufsammlungen auf einen Bestand von über 530 pathologischen Exemplaren angewachsen. Dadurch werden neuere Untersuchungen

möglich. Aus der diversen Ammonitenfauna wurden 4 Gattungen + Perisphinctiden div. sp. für die Untersuchung ausgewählt (vgl. Tab. 3).

Gattung	Exemplare
Perisphinctiden div. sp.	68
Quenstedtoceras	337
Kosmoceras	65
Hecticoceras	60

Tab. 3: Anzahl der bearbeiteten Ammoniten des Callovium.

Die **Perisphinctiden** (im Wesentlichen *Grossouvria*, *Mirosphinctes*) sind in ihren hier ausschließlich vorliegenden Jugendwindungen breitmündig, cadicone Formen. Die longidomen Gattungen sind deutlich berippt und weisen Wachstumsunterbrechungen in Form von Parabelrippen auf. Ein Rippenspaltpunkt an der Kante Venter / Flanke markiert den Beginn feiner Sekundärrippen, die sich über die breite Externseite hinwegziehen.

Quenstedtoceras ist eine Gattung, die extreme intraspezifische morphologische Variationen aufweist. Die hier bearbeiteten Exemplare, die zum Formenkreis *Q. lamberti* sensu COLLOMON (1985) zählen, sind in ihrer Mehrzahl depressiforme Typen mit spitzem Venter. Aber auch eher breitmündige Formen mit einem runden Mündungsquerschnitt kommen vor. Die Wohnkammer des mäßig weitnabeligen Ammoniten ist mit ca. 180° sehr kurz. *Quenstedtoceras* besitzt sichelförmige Spaltrippen.

Auch ***Kosmoceras*** besitzt eine recht hohe Windungsexpansionsrate. Die mäßig weitnabelige, brevidome Gattung besitzt einen runden bis hochovalen Mündungsquerschnitt und ist stark skulpturiert. Auf jeder Seite des Ammoniten befinden sich zwei Dornenreihen. Eine auf der Flanke, eine auf dem seitlichen Venter. Die Wohnkammerlänge der Kosmoceraten beträgt ca. 260°. Die vorliegenden Exemplare gehören überwiegend der Untergattung *Spinikosmoceras* BUCKMANN an.

Die vorliegenden **Hecticoceraten** sind in ihrer Mehrzahl scheibenförmige Ammoniten mit einem hochovalen Mündungsquerschnitt und einer hohen Windungsexpansionsrate der Untergattung *Lunuloceras* BONARELLI. Einigen Formen besitzen eine geringere Windungsexpansionsrate und einen spitzbogenförmigen Mündungsquerschnitt und gehören zur Untergattung *Putealiceras* BUCKMANN. Die Formen sind nur leicht skulpturiert und besitzen einen Kiel. Auf den Flanken befinden sich weitständige, flache sichelförmige Spaltrippen, die bei *Putealiceras* etwas kräftiger ausgebildet sind. Die Wohnkammerlänge der Hecticoceraten beträgt ca. 260°.

Alle Ammoniten entstammen nicht streng horizontierten Aufsammlungen aus der obersten *lamberti*-Zone (höchstes Callovium). Dieser stratigraphische Bereich bildet mit ausgedehnten Gezeitenflächen die Basis der Steilküste der Vaches Noires. Er wird durch mergelige, teils fossilreiche Tone repräsentiert: den Marnes de Dives (vgl. Abb. 7). Die ca. 26-27 m mächtigen hangenden Marnes de Villers (*mariae*-Zone, Oxfordium) sind im Gegensatz zu den monotonen Marnes de Dives in den höheren Bereichen durch einzelne Kalkknollenlagen gegliedert.

Einzelne Horizonte mit thallassinoiden Spurenfossilien und sporadische Krebsfunde (erymide Formen) belegen endobenthonisches Leben in den Marnes de Dives. Die Fauna der Tone ist reich an Brachiopoden, Gastropoden und Liogryphaeen (KEUPP & ILG 1992), Echinodermen treten vereinzelt auf. Unter den Fischresten, die hin und wieder gefunden werden, sind die Zähne von *Hybodus*, *Asteracanthus*, *Lepidotes*, *Mesturus* sowie Chimärenzahnplatten erwähnenswert (A. ILG pers. Mitt.). Neben anderen Mollusken sind die Ammoniten in den Marne de Dives außerordentlich häufig. Sie treten in einzelnen Horizonten massenhaft auf. KEUPP & ILG (1992) gaben die quantitative Zusammensetzung der Ammonitenfauna, auf Gattungsebene aufgeschlüsselt wieder. Von den 11340 gezählten Exemplaren sind beinahe die Hälfte Quenstedtoceraten (42 %), 26 % sind Hecticoceraten, 13 % Kosmoceraten, 13 % Perisphinctiden. Die restlichen 6 % verteilen sich auf Peltoceraten, Distichoceraten und Aspidoceraten. Die Ammoniten liegen zum überwiegenden Teil in Form von pyritisierten Steinkernen vor. Bei dem entsprechenden Fossilisationsvorgang (vgl. HUDSON & PALFRAMAN 1969) bleiben hauptsächlich die Phragmokone der Ammoniten erhaltungsfähig. Die Folge

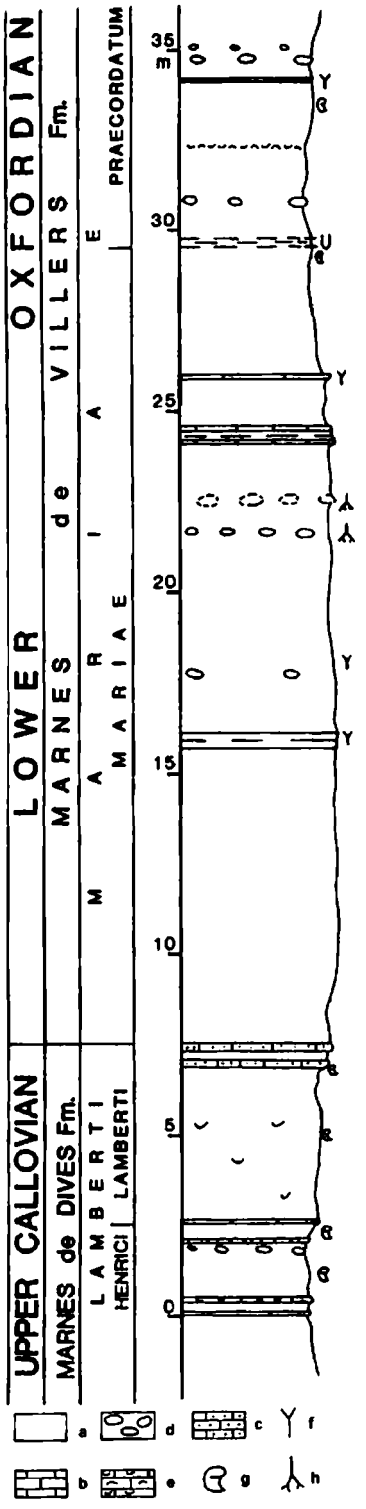


Abb. 7: Die Marne de Dives und Marne de Villers Formationen der Vaches Noires Kliffs zwischen Villers sur Mer und Houlgate (Normandie) (leicht modifiziert nach RIOULT et al. 1991). a) Mergel, b) tonige Kalke, c) siltige Kalke, d) Kalkknollen, e) Bioturbation, f) *Chondrites*, g) Ammoniten-Konzentration, h) *Thalassinoides*-Bauten.

ist, daß von den meisten erhaltenen Ammoniten lediglich die Phragmokone vorliegen (KEUPP & ILG 1992). Einzelne großwüchsige, makrokonche Gehäuse sind in Form von Phosphorit-Steinkernen erhalten. Da es zur Bildung von Phosphoritknollen bestimmter Ablagerungsbedingungen bedurfte, die sicher nur zu bestimmten Zeiten vorherrschten wird eine solche Erhaltungsform die Ausnahme dargestellt haben. Makrokonche Formen sind folglich im vorliegenden Material deutlich unterrepräsentiert.

3. 3. Ammoniten des oberen Oxfordium

Eine Anzahl von 283 pathologischen Ammoniten stammt von Sakaraha nordwestlich der Stadt Tulear (Madagaskar). Da das Material aus kommerziellen Beständen stammt, sind Fundort und Stratigraphie nicht mehr exakt nachvollziehbar. Die Ammoniten sind stratigraphisch in das obere Oxfordium einzuordnen, einen Bereich den COLLIGNON (1959) in Anlehnung an das europäische Pendant Rauracien nannte und das der europäischen *planula / bimammatum*-Zone entspricht (COMBÉMOREL 1988). Sakaraha liegt am Südostrand des Beckens von Morondava (BESAIRIE & COLLIGNON 1972). Das Becken enthält eine mächtige mesozoische Schichtenabfolge. Eine moderne biostratigraphisch-sedimentologische Arbeit über das Oxfordium von Madagaskar existiert bisher nicht. Anhand der Arbeiten von COLLIGNON (1949) und BASSE & PERRODON (1951) werden jedoch punktuelle Einblicke in das südostmadagassischen Oxfordium möglich. Die Autoren arbeiteten in einem Gebiet nahe Ankazoabo, das ca. 100 km nördlich von Sakaraha liegt. Das obere Oxfordium wird dort von eisenhaltigen oolithischen Serien gebildet. Ein hoher Gehalt an siliziklastischem Detritus in den grobkörnigen Sedimenten und eingeschaltete Bodenhorizonte verweisen auf ein flachmarines, küstennahes Ablagerungsmilieu. BASSE & PERRODON (1951) entwarfen für das Oxfordium das paläogeographisches Bild von einem schmalen, Nord-Süd gerichteten Seeweg zwischen Afrika und dem lemurischen Festland, an deren Westküste sich die madagassischen Sedimente ablagerten.

Gattung	Exemplare
Kranaosphinctes (*P.*) *rabei*	77
Kranaosphinctes (*P.*) *subevolutus* / *Divisiosphinctes besairiei*	132
Lithacoceras	74

Tab. 4: Anzahl der bearbeiteten Ammoniten des Oxfordiums.

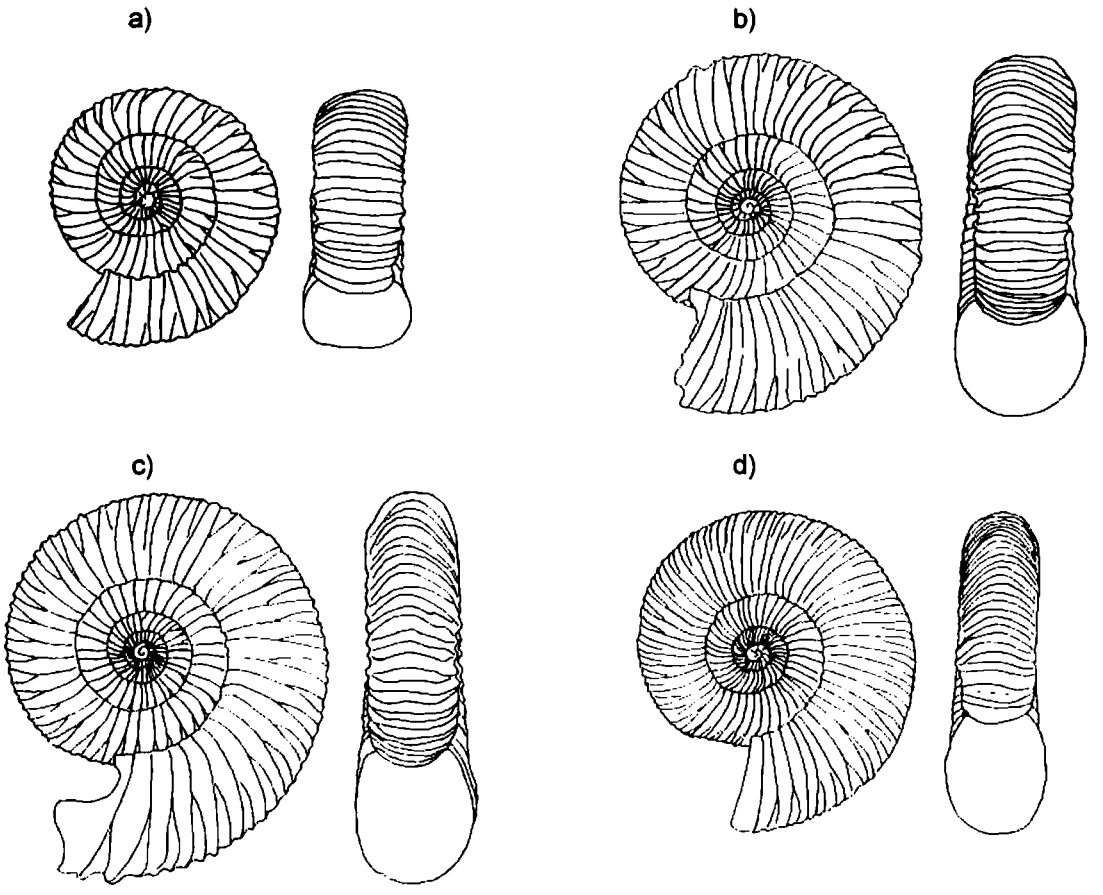


Abb. 8: Perisphinctiden des madagassischen Rauracien (Nachzeichnungen nach COLLIGNON 1959): a) *Kranaosphinctes (Pachyplanulites) rabei* COLLIGNON, b) *Kranaosphinctes (Pachyplanulites) subevolutus* WAAGEN, c) *Divisiosphinctes besairiei* COLLIGNON, d) *Lithacoceras torquatiforme* SPATH (1/2 nat. Größe).

Die Ammonitenfauna des Rauracien besteht zum überwiegenden Teil aus Perisphinctiden (*Kranaosphinctes*, *Lithacoceras*, *Dichotomo-*, *Proso-*, und *Divisiosphinctes*), Aspidoceraten, Taramelliceraten und seltener Phylloceraten und Lytoceraten (COLLIGNON 1959). Von den pathologischen Ammoniten wurden ausschließlich Perisphinctiden in die Untersuchung einbezogen. Die Exemplare konnten in vier Gruppen eingeordnet werden (vgl. Tab. 4)

Kranaosphinctes (Pachyplanulites) rabei (Abb. 8a) ist ein cadiconer, extrem breitmündiger Perisphinctide mit geringer Windungsexpansionsrate, der im vorliegendem Material vergleichsweise kleinwüchsig ist. Die kräftigen proradiaten Rippen spalten sich an der deutlichen Kante Flanke / Venter in feinere Sekundärrippen. Wie bei allen Perisphinctiden treten in regelmäßigen Abständen Parabelrippen auf.

Kranaosphinctes (Pachyplanulites) subevolutus (Abb. 8b) unterscheidet sich von *K. rabei* durch einen weniger breitovalen Mündungsquerschnitt. Die Windungsexpansionsrate und die Berippung sind bei beiden Formen sehr ähnlich. Die Berippung von *K. subevolutus* ist regelmäßiger und engständiger als die von *K. rabei.*

Divisiosphinctes besairiei (Abb. 8c) ist ein serpenticoner Ammonit mit ovalem Mündungsquerschnitt und kräftiger schwach proradiater Berippung. Der Rippenspaltpunkt liegt etwa bei 72 % der Windungshöhe. Die Windungesxpansionsrate ist gegenüber *Kranaosphinctes* leicht erhöht.

Lithacoceras (Abb. 8d) besitzt die höchste Windungsexpansionsrate der untersuchten madagassischen Perisphinctiden. COLLIGNON (1959) gab zwei Arten, *L. torquatiforme und L. mombassum* an, die hier nicht näher unterschieden wurden. Beide Formen sind relativ engständig berippt. Der Rippenspaltpunkt liegt mit ca. 61 % der Windungshöhe vergleichsweise weit auf der Flanke.

Die Ammoniten sind durchweg sehr gut erhalten. Ihre Schale liegt im aragonitischen Originalzustand vor, teilweise sind im Anschnitt Reste der organischen Siphonalröhre

sichtbar. Die Exemplare sind nicht verdrückt. Bei der Präparation wurden vielen Exemplaren die Wohnkammern abgesägt, so daß es nicht möglich war, die Wohnkammerlänge der ursprünglich vollständig erhaltenen Exemplare zu bestimmen. Die Schalen sind mit einem eisenhaltigen sparitisch mineralisierten Oolith verfüllt oder teilweise mit grobspätigem Kalzit ausgekleidet. Ein weiteres wichtiges Element der Makrofauna bilden die Belemniten. COMBÉMOREL (1988) beschrieb eine diverse, endemische Belemnitenfauna des jurassischen Madagaskar.

Über die reiche Fauna der dekapoden Krebse Madagaskars schrieb SECRETAN (1964) und nannte auch Funde aus dem Callovium-Kimmeridgium. Erwähnt wurden insbesondere einige *Erymaidae* und *Erymastacus* (der Region Haut-Sikily) sowie *Coleia* (von Antsalova).

4. Klassifizierung pathologischer Ammoniten

4. 1. Klassifikationsmodelle: Historischer Überblick

An dieser Stelle sollen kurz die wichtigsten Ordnungsansätze für pathologischer Phänomene an Ammoniten dargestellt und diskutiert werden, um die im Folgenden verwendete Klassifikation zu begründen.

Mit dem Beginn der modernen Paläontologie standen zunächst einmal taxonomisch-phylogenetische Probleme im Mittelpunkt der Forschung. Alle Arbeiten, die sich mit der Taxonomie der Ammoniten beschäftigten, hatten sich aus diesem Grund mit den Grenzfällen, mit den Übergangsformen und mit anderen, weit von der Norm des jeweiligen Taxon abweichenden Formen auseinanderzusetzen. Pathologische Formen wurden daher immer wieder, ob nun als eigene Taxa oder als Kuriosität, in den entsprechenden grundsätzlichen systematisch-taxonomischen Arbeiten beschrieben. Es ist daher auch nicht verwunderlich, daß die erste zusammenfassenden Arbeit "Ueber kranke Ammonitenformen" von ENGEL (1894) eben dieses Thema besonders intensiv aufgreift. Engel klassifizierte die kranken Formen in vier Gruppen:

> "1. - Ammonitenkrüppel ab ovo [...];
>
> 2. - Bastard-, oder senile Formen [...];
>
> 3. - wirklich kranke Ammoniten [...];
>
> 4. - verletzte Ammoniten [...]". (ENGEL 1894: 332)

Diese erste Zusammenfassung von, als "abnormal" aufgefaßten Ammoniten, spiegelt den Fokus auf die damals zentrale Problematik in der Paläontologie wieder, den Blick auf die Systematik. Alle Formen, die nicht in das geltende (morphologische) Artkonzept paßten, fielen unter die Kategorie "krank". Der Wert der Arbeit liegt aus der heutigen Sicht vor allem darin, daß hier zum ersten Mal eine Bestandsaufnahme der damals als "abnormal" aufgefaßten Ammoniten verfaßt wurde. Zahllose Arbeiten ergänzten in der folgenden ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts die Enzyklopädie der Pathologie der Ammoniten. Mit einem neu erwachsendem theoretischen Verständnis der Systematik in der Paläontologie (Chronospezieskonzept, SYLVESTER-BRADLAY 1951, Biospezieskonzept, MAYR 1963) in der Mitte des 20sten Jahrhunderts konnten die "*wirklich kranken Ammoniten*", und die "*verletzten Ammoniten*" immer deutlicher als Phänotypen bestimmter Arten erkannt werden. Dies war die Voraussetzung dafür, pathologische Formen jenseits der taxonomisch-systematischen Normen beschreiben zu können. HÖLDER formulierte 1956 in seinem Aufsatz "Über Anomalien an jurassischen Ammoniten" diese Loslösung vom taxonomischen Kontext. Er benannte "*charakteristische, bei verschiedenen Ammonitengattungen ähnlich auftretende Störungen*" explizit als forma *aegra*. Die Namen für einige dieser Krankheitsbilder übernahm er teilweise von den überkommenen taxonomischen Bezeichnungen früherer Beschreibungen (*Ammonites calcar* v. ZIETEN 1831-1833 wird so z.B. zur forma *[aegra] calcar*). Eine andere, in ihrer Form weniger breit anwendbare Klassifikation unternahm GUEX (1967). GUEX betrachtete ausschließlich die (regenerierten) Verletzungen und deren Konsequenzen an Ammoniten. Er unterschied dabei in vier Gruppen von Verletzungstypen und Resorptionsweisen:

1. Verletzungen, die keine nachhaltige Reaktion bedingen.
2. Verletzungen, die Veränderungen des Epithels und Verlust des Skulpturpotentials nach sich ziehen.
3. Verletzungen hinter der Mündung und Verletzungen die zu Deformationen der Röhre führen.
4. Verletzungen, die nicht nur das Epithel verletzt, sondern auch das Gleichgewichtszentrum gestört haben.

Damit unternimmt GUEX eine Einteilung, die im Gegensatz zur HÖLDER'schen nicht rein

deskriptiv ist - er klassifiziert nach den Folgen des Traumas. GUEX entwirft diese (wenn auch nicht konsequent durchgehaltene) sehr praktikable Klassifizierung in Hinblick auf eine funktionsmorphologische Interpretation. Auch wenn GUEX ausschließlich traumatische Fälle beschrieb, so können parasitischer Befall oder Krankheiten, die sich im Laufe der Ontogenie entwickeln, zu exakt denselben Konsequenzen führen. Kurz zusammengefasst sind die Folgen einer Krankheit / Verletzung:

(a) Neuablagerung / Ankittung von Schalenmaterial unter bereits bestehende Schale,

(b) Anomales Wachstum der Apertur,

(c) Störung der Lage des Gleichgewichtszentrums,

(d) Störung im Bau des Phragmokons.

Eine gute Klassifikation sollte immer zwei Grundsätzen folgen: Sie sollte einem einheitlichen (stringenten) Prinzip folgen und durch nachvollziehbare Diagnosen die Einordnung der Einheiten ermöglichen. Wenn unterschiedliche Ursachen (Parasitismus, Umwelteinflüsse, Verletzungen u.ä.), die im einzelnen nicht immer nachvollziehbar bleiben, gleiche Auswirkungen bedingen, dann ist es gerade in Hinblick auf eine funktionsmorphologische Interpretation sinnvoll, nach den Auswirkungen zu klassifizieren, wie GUEX dies tat. Die rein deskriptiven forma *aegra sensu* HÖLDER (1956) sind problemlos in eine Gruppierung nach den Verletzungs- / Krankheitsfolgen einzugliedern. Es wird damit auch möglich, die einzelnen Symptome wie z.B. fehlender Kiel und "Rippenscheitel" in Gruppen zusammenzufassen, die ein Gesamtbild der Erkrankung liefern. Dies erscheint sinnvoll, da die einzelnen forma *aegra* oftmals miteinander kombiniert vorkommen und zudem in einem ursächlichem Zusammenhang miteinander stehen. KEUPP (1985a, b) hatte daher vorgeschlagen einzelne forma-Bezeichnungen mit einem Bindestrich zusammenzufassen (z.B. forma *verticata-undaticarinata*). Im medizinischen Jargon werden die einzelnen "Symptome" (wie z.B. deutlich hervorstehende Augen und besondere Körpergröße) zu einem "Syndrom" zusammengefasst (hier: dem Basedow'schen Syndrom) um damit einen Sinnzusammenhang herzustellen (hier: Schilddrüsen-Fehlfunktion). LANDMAN & WAAGE (1986) griffen die medizinische Bezeichnung "Syndrom" auf, als sie an Scaphiten der Fox Hill Formation Süd Dakotas ein ähnliches Zusammenspiel verschiedener pathologischer Phänomene beobachteten wie zuvor MORTON (1983) an schottischen Graphoceratiden. "*Morton's syndrome*" nannten die Autoren pathologische Scaphiten die eine abweichende Symmetrieebene und auch verzerrte Skulpturelemente aufweisen.

Wie HENGSBACH (1996) bereits ausführte, sind die hier vorgestellten Klassifikationsversuche sehr unterschiedlich akzeptiert. Im anglo-amerikanischen Sprachraum ist keine einheitliche Klassifizierung verbreitet. In Europa und speziell im deutschsprachigem Raum sind die forma-Bezeichnungen HÖLDER'S breit angenommen und auf inzwischen über 30 forma *aegra*-Typen erweitert worden. Parallel dazu wird der von GUEX (1967) stammende Ausdruck "*compensation ornamentale*" für Formen mit Skulpturverlust / -verschiebung verwandt (vgl. KEUPP 1977).

Die Bezeichnungen der formae *aegra* sensu HÖLDER sind besonders hilfreich für die Beschreibung pathologischer Phänomene, da sie am ehesten mit dem medizinischen "Symptom" zu vergleichen sind. - Weist ein Ammonit beispielsweise die forma *juxtacarinata* HÖLDER 1956 auf, so wird damit ausgesagt, daß hier eine Verschiebung des Kiels vorliegt. Mit der Bezeichnung "*compensation ornamentale*" wird lediglich ausgesagt, daß Skulpturmerkmale verschoben werden. Mit der Bezeichnung "*Mortons syndrome*" wird ausgesagt, daß Skulpturverschiebung eines der Merkmale des pathologischen Ammoniten ist.

Die Genauigkeit, die mit der Klassifizierung Hölders möglich wäre, wird geschmälert durch das Fehlen von einheitlichen Bedingungen, die einer Neueinführung einer forma *aegra* vorangestellt wären. Die einzige Voraussetzung ist: Das Phänomen muß als pathologisch erkannt sein. Die fehlenden Bedingungen haben zu Überschneidungen / Doppelbezeichnungen und unnützen forma *aegra* Bezeichnungen geführt. Eine forma *mordata* (die zum Tode des betroffenen Ammoniten führt) wie sie HENGSBACH (1996) vorschlug, würde selbst diesen Rahmen überschreiten. Die HÖLDER'sche Klassifikation würde mit dieser Beliebigkeit zu einem nutzlosem Sammelsurium verkommen. Es wird vorgeschlagen, die Ursachen des Phänomens (z.B. Bißverletzung wie bei forma *seccata* HÖLDER 1956) nicht als konstituierendes Merkmal einer forma *aegra* heranzuziehen. Eine forma *aegra* sollte ein diagnostisch erfaßbares Merkmal im Sinne eines Symptoms bezeichnen. Eine forma *aegra* sollte nicht zwei völlig verschiedene Phänomene einschließen, wie z. B. forma

inflata, und forma *cacoptycha* (vgl. dazu Kap. 4. 2. 1. & Kap. 4. 2. 2.). Pathologien, die mehrere forma *aegra* aufweisen, die in einem offensichtlichen Sinnzusammenhang stehen, sollten mit dem Begriff "Syndrom" belegt werden.

Eine Abgrenzung des einen Phänomens vom anderen ist nicht immer problemlos möglich. Eine Diskussion einzelner, für diese Arbeit relevanter forma *aegra* ist daher notwendig und soll im folgenden Absatz erfolgen. Da Störungen im Bau des Phragmokons (häufige Pathologien sind Verzerrung der Suturlinie und Septendrängung, HENGSBACH 1979, 1996, LEHMANN 1974, 1975) als Verletzungsfolgen nicht beobachtet wurden, werden diese hier nicht näher beschrieben.

4. 2. Symptome und Syndrome

4. 2. 1. Neuablagerung / Ankittung von Schale unter bereits bestehende Schale

Die **forma *substructa* HÖLDER 1973** bezeichnet den typischen Ausheilmechanismus einfacher Schalenverletzungen. Der Ausheilmechanismus kann bei Ammoniten genauso wie bei Gastropoden und *Nautilus* eintreten. Am rezenten *Nautilus* zeigte KEUPP (1998) beispielhaft auf, welche Art und Weise die Regeneration verlorengegangener Schalenbereiche erfolgt (Abb. 9). *Nautilus* und analog die Ammoniten kitten zunächst direkt an die Bruchkante der verletzten Schale eine neue Schicht Periostrakum an. Dazu muß der schalenbildende Mantelrand an die Kante der Verletzung zurückgezogen werden und diese von unten umfassen. Die regenerierende, kalkige Schale wird sukzessive und bei unterschiedlichen Formen in unterschiedlichem Maße keilförmig unter die unverletzte Schale und das neugebildete Periostrakum angesetzt. Sind die Neuablagerungen dünn, ist die Bruchkante auch auf dem Steinkern deutlich sichtbar. Dadurch wird die neu angelegte Schale nur schwach als negatives Relief erkennbar. Wenn die alte Bruchkante stark unterfangen wird, kann die eigentliche Bruchkante in der Steinkern-Erhaltung völlig verschleiert und eine Einschnürung vorgetäuscht werden. (Taf. Abb. d) Die Ablagerungen können recht weit hinter die eigentliche Verletzung zurückreichen und bei Steinkern-Erhaltung eine Skulpturschwächung (Kakoptychie) vortäuschen. Diese Skulpturschwächung wird erzeugt, indem die neu abgelagerte Schale Skulpturelemente ausfüllt oder abdeckelt (Taf. Abb. d, f, q). Oftmals ist in der Steinkern-Erhaltung die auslösende Verletzung aus diesem Grund nicht mehr erkennbar. Die neugebildete, unterfangende Schale scheint besonders reich an organischer Substanz gewesen zu sein, denn oftmals sind im Bereich von regenerierten Verletzungen einzelne Schalenregionen original aragonitisch enthalten. Organische Membranen können die einzelnen Aragonitkristallite der Ammonitenschale in einer Art Container in einem leicht saurem, reduzierendem Mikromilieu erhalten (KENNEDY & HALL 1967, BIRKELUND 1980). Auf dieses Phänomen wiesen bereits BAYER (1970), REIN (1989) und KEUPP (1995) hin.

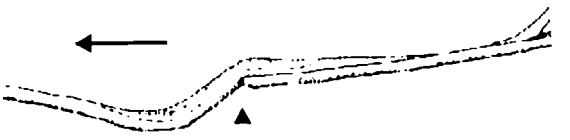


Abb. 9: Mit regenerierender Schale unterfangene Verletzung bei *Nautilus* (Nachgezeichnet nach KEUPP 1998). Pfeil in Wachstumsrichtung = 1 cm, Dreieck markiert Verletzungskante.

Bei berippten Ammoniten kann es im Zuge der Regeneration der Schalenverletzung zu Abweichungen in der Berippungsabfolge kommen. Der Mantelrand schiebt sich entsprechend der Bruchkante zurück und legt neue, skulpturierte Schale an. Dabei kann die Bruchkante eine Diskontinuität zur neuangelegten Berippung bilden oder die wulstartige unterfangende Schale eine scheinbares Rippental auf dem Steinkern erzeugen. In einigen Fällen kann somit eine (scheinbare) Rippenspaltung erzeugt werden. HENGSBACH (1979) benennt dieses Phänomen als **forma *syncosta* HENGSBACH 1979**. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wird die forma *syncosta* in dieser Arbeit unter der forma *substructa* subsummiert.

Mit **forma *seccata*** bezeichnete HÖLDER (1956) Ammonitengehäuse, die "wie mit einer Kinderschere zerschnitten erscheinen" und teilweise anschließend verheilten. Einerseits handelt es sich bei diesem Phänomen daher um einen Sonderfall der forma *substructa*. Andererseits repräsentiert sie Gehäuse, die in Scherben zerbrochen sind (HÖLDER 1956 bezieht sich auf Gehäusescherben von Ammoniten, die von ROLL 1935 beschrieben wurden). Ein in Scherben zerbrochenes Gehäuse ist kein Fossil eines pathologischen, sondern

eines erfolgreich von einem Räuber / Aasfresser zerlegten Ammoniten. Es wird daher hier vorgeschlagen, diese forma Bezeichnung in Zukunft nicht zu verwenden (Meines Wissens wurde die Bezeichnung forma *seccata* auch nie an anderer Stelle aufgegriffen).

KEUPP (1976) führte die **forma *inflata*** ein. Grundlegendes Merkmal dieser forma *aegra* ist die krankhafte Volumenvergrößerung und Aufblähung eines Bereiches der Konothek. KEUPP (1976) gab zwei grundsätzlich unterschiedliche Ausbildungsweisen für forma *inflata* an: Wird eine Schalenverletzung im hinteren Bereich der Wohnkammer als forma *substructa* verheilt, kann die neu ausgeschiedene, skulpturlose Schale stark aufgebläht sein (z.B. KEUPP 1995, Abb. 2, a, b, c, LEHMANN 1975, diese Arbeit Abb. 35). KEUPP (1976, 1995) führte dies auf Parasiten zurück, die sich im verletzten Bereich in dem Weichkörper ansiedeln konnten und den Mantel stark anschwellen ließen.

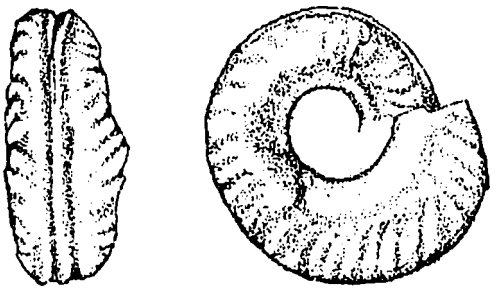


Abb. 10: *Hildoceras* cf. *bifrons* (BRUGIÉRE), forma *duplicarinata-augata* n.f.: Nach einer Verletzung kam es zur zeitweiligen Kielverdopplung und zu einer Aufblähung auf der Flanke. x 1,8.

Die zweite Variante wird durch eine primär während des Wachstums an der Apertur angelegte anomale Vergrößerung von Skulpturelementen erzeugt. Oftmals befindet sich diese Skulpturanomalie auf dem Venter und erzeugt dadurch höckerartige Ausbuchtungen der Schale (vgl. KEUPP 1976, Abb. 5b). Bei einigen Hildoceraten kommt es zu einem ganz ähnlichem Phänomen nach Verletzungen: Auf der nicht verletzten Flanke bläht sich die Flankenfurche zu einem Höcker oder Knoten auf (Abb. 10). Es wird vorgeschlagen, die anomale Vergrößerung von Skulpturelementen mit der **forma *augata* n.f.** (lat. augere: vergrößern) zu bezeichnen. In Abgrenzung zur forma *augata* wird nun vorgeschlagen, den Begriff forma *inflata* lediglich für Formen zu verwenden, bei denen nach einer Schalenverletzung das aufgeblähte Mantelgewebe mit regenerierter Schale verheilte.

4. 2. 2. Anomales Wachstum der Apertur

a) Formae ohne Skulpturverlagerung:

HÖLDER schrieb 1956:

> "Die wohl auffallendste und auch häufigste dieser genormten Anomalien ist eine Anomalie, die wir in Anlehnung an ENGEL (1894, S. 370: 'wie mit einem Kamme gescheitelt') Rippenscheitelung nennen können." (HÖLDER 1956: 6)

Nach dem lateinischen *vertex* für Scheitel benennt HÖLDER dieses Phänomen als forma *verticata*. Grundlegendes Merkmal der **forma *verticata* HÖLDER 1956** sind rückwärts geknickte Skulpturelemente längs einer nabelkantenparallel verlaufenden Linie oder Furche (Taf. Abb. b, e, h, p). Als Ursache für diesen Knick in den Skulpturelementen erkannte ENGEL einen Defekt /Verletzung des Mundrandepithels ("Mantelzerreißung"). Das Mundrandepithel ist das Gewebe, welches die Schale des Ammoniten primär anlegt. Es ist daher auch verantwortlich für Form und Skulptur der Ammonitenschale. Vom Mundrandepithel wird das Periostrakum ausgeschieden, dessen Unterfläche die Matrix für die später angelegten Aragonitkristalle bildet (CLARK 1976, BANDEL 1981). Die ersten Kristallkeime, die auf dem Periostrakum wachsen, bilden die Grundlage für die äußere Prismenschicht der Ammoniten. Nachträglich wird die Prismenschicht durch die Perlmuttschicht und die innere Prismenschicht verstärkt. Die Ausscheidung eines Periostrakum als Matrix für eine daruntergesetzte Kalkschicht haben alle schalenbildenden Mollusken gemein. Es ist daher nicht verwunderlich, daß sich die Folgen einer Schädigung des Mundrandepithels bei unterschiedlichen Mollusken sehr ähnlich sehen. ENGEL führte bereits eine Weinbergschnecke mit der forma *verticata* an. KEUPP (1992) zeigte, wie sich die Verletzung des Mundrandepithels auf den weiteren Schalenbau auswirkt. Er vergleicht die Auswirkungen beim rezenten *Nautilus* mit den Ammoniten und der rezenten Weinbergschnecke (*Helix*). Alle diese Organismen waren aufgrund eines geschädigten Mundrandepithels nicht in der Lage, die primären Schalenschichten (Periostrakum und äußere Prismenschicht) regelmäßig aufzubauen (vgl. Abb. 11). Die fehlende primäre Anlage der Schale

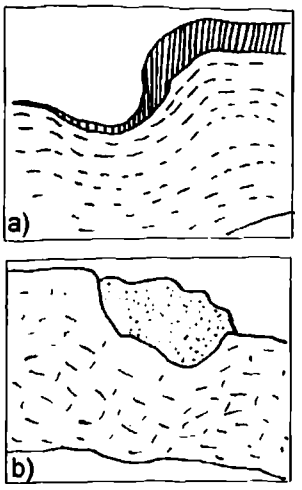


Abb. 11: Querschnitte durch den Bereich der Schale der nach einer Mantelrandverletzung abgelagert wurde (nachgezeichnet nach KEUPP 1992) bei *Nautilus* (Vergr. 90 x) (a) und *Helix* (Vergr. 120 x) (b). Der schraffierte Bereich kennzeichnet bei *Nautilus* die deutlich ausgedünnte primäre (prismatische) Schalenschicht, unter der eine normal ausgebildete Perlmuttschicht lagert. Der punktierte Bereich kennzeichnet bei *Helix* einen unregelmäßig strukturierten Pfropf, unter dem eine normal ausgebildete Kreuzlamelle mineralisiert wurde. (siehe Text).

wurde später durch eine untersetzte Perlmuttschicht, bzw. Kreuzlamelle ausgeglichen. *Helix* bildet zuvor einen unregelmäßig strukturierten reparierenden Schalenpfropf.

Wenn es zu breiteren Verletzungen des Mundrandepithels kommt, können sich bei den Ammoniten sogenannte "Spiralrinnen" (HÖLDER 1956: 99) oder "Spiralfurchen" (HÖLDER 1956: 100) bilden. BAYER (1970) beschrieb Spiralfurchen an Sonninien etwas genauer. Er stellt fest, das die Anwachsstreifen der Sonninien bis zu einem zentralen Bereich rückwärtsknickend an die skulpturlose Furche heranreichen. Der zentrale Bereich der Furche ist lediglich mit einer verstärkten Conellenschicht ausgefüllt. BAYER konnte zeigen, daß dieser Bereich erst in hinteren Abschnitten des Mantels mit Schale verschlossen wurde. Später konnte KEUPP (1992) an einem *Cadoceras* zeigen, daß sich im Falle einer Spiralfurche tatsächlich eine eine Art Schlitzband gebildet hatte. Das heißt, eine Spiralfurche /-rinne unterscheidet sich vom Rippenscheitel nur graduell in der Breite/ Intensität der Störung des Mundrandepithels: Im Fall eines Rippenscheitels kommt es zu einer punktförmigen Wachstumshemmung des Mundrandepithels, bei der Spiralfurche ist ein mehr oder weniger flächenhafter Bereich des Mundrandepithels nicht mehr in der Lage, Schale auszuscheiden. Ist dieser Bereich seines schalenbildenden Potentials nicht völlig beraubt, dann wird die gehemmte Schalenbildung mit zahlreichen Wachstumsunterbrechungen / -unregelmäßigkeiten angezeigt. Dies erzeugt eine typische mundrandparallele Riffelskulptur auf der betroffenen Schalenpartie die von HÖLDER (1973) als "Riffelnarbe", bzw. **forma *pexa*** bezeichnet wurde (Taf. Abb. b, c).

Tritt forma *verticata* unmittelbar an der Nabelkante auf, wird seit HÖLDER (1977) der Terminus **forma *semiverticata*** (Taf. Abb. k) verwand. Die Nabelkante scheint bei einigen Taxa für Parasitenbefall besonders empfindlich gewesen zu sein (vgl. KEUPP 1979). Es treten aus diesem Grunde oftmals eindeutig nicht von Verletzungen verursachte Anomalien auf, die von KEUPP (1979) als "Nabelkantenanomalien" bezeichnet wurden. Die Nabelkante wurde hier verzögert und einen v-förmigen Schlitz bildend vom Mundsaumepithel ausgeschieden. Diese "Nabelkantenanomalie" tritt möglicherweise auch bei Quenstedtoceraten auf (Taf. Abb. s). Zur Abgrenzung von traumatischen Rippenscheiteln (forma *semiverticata*) erscheint es angebracht, eine eigenständige Bezeichnung für die Anomalie einzuführen. Es sei hier die Bezeichnung **forma *umbilicata* n.f.** vorgeschlagen.

Die vorübergehende, lokale Skulpturschwächung wird seit LANGE (1941) als **forma *cacoptycha*** bezeichnet. HÖLDER (1956) diskutierte bereits die verschiedenen Ursachen für Kakoptychie: Er führte unter anderem ökologische Veränderungen oder innere Krankheiten an. KEUPP (1977) diskutierte eine Vernarbung des Mantelepithels und einen damit einhergehenden Verlust der Funktionsfähigkeit des Epithels als Ursache für Kakoptychie. Die Fälle, die KEUPP (1977) beschrieb (KEUPP 1977: Abb. 58, 12, Abb. 59, 24), sind als Extremfälle von forma *verticata* anzusehen. Bei diesen Fällen kommt es zu einer echten Skulpturschwächung im Bereich der Verletzung des Mundrandepithels. Wenn bereits abgelagerte Schale mit normaler Skulptur von einer sekundären Schale unterlagert wird, kommt es auf dem Steinkern zu einer scheinbaren Skulpturschwächung. Sie darf konsequenterweise nicht zur forma *cacoptycha* gerechnet werden.

Als übergeordneten Begriff für die forma *verticata* schlug HÖLDER (1956) die **forma *abrupta*** vor. Unter der forma *abrupta* faßt HÖLDER alle Phänomene zusammen, die

"längs einer Störungslinie Bruch und Versatz" zeigen. Dieser zusammenfassende forma *aegra*-Typ wurde jedoch spätestens mit der Einführung von forma *substructa* hinfällig, da nun auch die einfachen Schalenverletzungen (die meistens zu einer Diskontinuität in der Skulpturierung führen) in einer Bezeichnung zusammengefaßt waren. Die Bezeichnung "forma *abrupta*" taucht in jüngeren Arbeiten zur Pathologie der Ammoniten folglich nicht mehr auf.

b) Formae mit Skulpturverlagerung:

Die pathologische Skulpturverlagerung wird seit GUEX (1967) als "*compensation ornamentale*", skulpturelle Kompensation, bezeichnet. Es wird von "Kompensation" gesprochen, weil die Verschiebung von Skulpturelementen an der Mündung den Verlust von Skulpturpotential an einer anderen Stelle der Apertur voraussetzt bzw. bedingt. Wie bereits bei der Diskussion der forma *verticata* besprochen, kann es insbesondere nach Verletzungen und Parasitenbefall des Mündungsepithels zum lokalen Verlust des schalenbildenden Potentials kommen. Es ist ein ammoniten-spezifisches Phänomen, daß die Bildung der Skulptur im Mündungsepithel offenbar genau festgelegt ist. Wenn größere Bereiche des Mündungsepithels geschädigt werden, dann versucht das betroffene Tier den geschädigten Bereich zu kompensieren, indem es das angrenzende Epithelgewebe zur geschädigten Stelle hin zieht. Dabei kommt es zur Dehnung des Mantels und zur Verzerrung und Verlagerung von Skulpturelementen in Richtung zu den geschädigten Bereichen. Besonders wenn die Verzerrung schon seit dem Juvenilstadium anhält (und es scheint so, daß traumatische Ereignisse gerade im Juvenilstadium zu dauerhaften Skulpturverzerrungen führen), ist die Ursache der skulpturellen Kompensation nicht mehr feststellbar. Dies führte in der Vergangenheit zu vielfachen taxionomischen Konfusionen (vgl. ausführliche Diskussion in KEUPP 1997a). Ganze Gattungen wurden aufgrund von Exemplaren mit skulpturellen Kompensation begründet (z.B. "*Monestieria*" COSSMANN 1922). Abhängig von der Skulptur der betroffenen Taxa und der Dauerhaftigkeit der skulpturellen Kompensation während der Ontogenese wurden seit HÖLDER (1956) verschiedene forma-Typen benannt, welche die Phänomene der skulpturellen Kompensation näher bezeichnen:

Insbesondere nach Verletzungen der externen Flanke kommt es oftmals zur temporären Verschiebung des Kieles in Richtung des verletzten Bereiches. Wenn sich das Mundrandgewebe an die Bruchkante der Schalenverletzung anpaßt, kann es unter Umständen deutlich gezerrt werden. Der neu angelegte Kiel wird dabei zeitweise in diese Verzerrung mit einbezogen. Ist die Verletzung ausgeglichen, nimmt auch der Kiel wieder seine normale Position ein. Heller (1958) bezeichnet eine phänotypisch ähnliche, wellenförmige Lateralverschiebung des Kiels als **forma *undaticarinata***. Das von HELLER (1958) abgebildete, quasi als Holotypus der forma *undaticarinata* dienende *Pleuroceras spinatum* zeigt jedoch einen wellenförmig verlaufenden Kiel der ganz eindeutig nicht durch eine Verletzung zum Pendeln gebracht wurde. Mit dem Kiel verzerrte sich der gesamte ventrale Bereich der Windung. Dadurch kam es zu einer Störung der Gleichgewichtslage. In der vorliegenden Arbeit wurden die traumatisch ausgelösten kurzzeitigen Kielverlagerungen (vgl. Taf. Abb. o, p, q) aufgrund ihrer abweichenden Ursache nicht der forma *undaticarinata*, deren Phänomen sowohl der skulpturellen Kompensation, als auch den pendelnden Anomalien zugerechnet werden muß, zugewiesen.

Bei Schalenverletzungen an der äußeren Flanke die den Kiel unberührt lassen, aber große Teile der Flanke beschädigen kann es dazu kommen, daß sich das Mundrandgewebe seitlich in die verletzte Region hinein unter den Kiel verschiebt / verzerrt. Dabei kann der Kiel während der Regeneration seitlich neben dem bereits angelegten Kiel neu angesetzt werden. KEUPP (1976) beschrieb eine solche scheinbare Kielverdoppelung an *Pleuroceras* als **forma *duplicarinata* KEUPP 1976** (Abb. 10).

HÖLDER (1970) beschrieb "eine chaotisierte Arietenskulptur" die dadurch gekennzeichnet ist, daß die gesamte Skulptur des betroffenen Arieten periodisch stark zum linken Umbilikus hin verzerrt wird. Auffälligstes Merkmal dieses Phänomens ist, daß der auf die linke Flanke gezerrte Doppelkiel mehrmals abrupt neu vom Venter ansetzt, um von neuem auf die Flanke zu ziehen. Die gesamte Skulptur des Arieten ist von dieser Anomalie betroffen. Der Anomalie liegt kein ersichtliches traumatisches Ereignis zu Grunde. KEUPP (1977) beschrieb ganz ähnliche "sägezahnartige" Kielverschiebungen an Amaltheiden und benennt sie mit **forma *chaotica***. HENGSBACH (1979) faßte

den Begriff "forma *chaotica*" weiter. Er führt unter ihm alle Phänomene mit chaotisch erscheinender Skulptur zusammen. Auf Taf. 1, Fig. 5 seiner Arbeit bildet er zur Illustration der forma *chaotica* einen juvenilen *Amaltheus* sp. ab. Das abgebildete Exemplar kann jedoch hinreichend mit der forma *verticata-undaticarinata* beschrieben werden. Das für KEUPP (1977) wesentliche Merkmal, die mehrmals abrupt einsetzende Rückversetzung von Skulpturelementen, wird an diesem Exemplar nicht beobachtet. Im Sinne der Übersichtlichkeit wird vorgeschlagen, den Begriff "forma *chaotica*" sensu KEUPP (1977) zu verwenden. Die forma *chaotica* kann infolge von Verletzung wie auch durch mutmaßliche Parasitosis hervorgerufen werden.

4. 2. 3. Störung des Gleichgewichtszentrums

Schon ENGEL (1894) diskutierte die anomale Windungsexzentrizität bei verschiedenen Formen. Er führt diese Abweichungen vom bilateralsymmetrischen Windungsverlauf im Wesentlichen auf diagenetische Veränderungen der Ammonitenschale zurück. HÖLDER (1956) verwies auf eine Erscheinung, "die bei weitnabeligen Formen nicht selten ist" und die er als Pathologie erkennt. Er benennt diese als **forma *aegra excentrica*** und führt dafür ausschließlich trochospirale Formen als Beispiele auf. Eine erste genauere Beschreibung von Formen mit pathologischer Windungsexzentrizität lieferte MORTON (1983) von Graphoceraten des Aaleniums von Skye (Schottland). Bei den beschriebenen Graphoceraten tritt die Abweichung von der Windungsebene in einem Kanon verschiedenster Abweichungen von Skulptur und Mündungsquerschnitt auf. LANDMAN & WAAGE (1986) beschrieben ähnliche Phänomene von Scaphiten der Fox Hill Formation (Süd Dakota) und benennen sie als "**Morton's syndrome**". Charakteristisch am Morton's-Syndrom ist das allmähliche Einsetzen der Anomalie ohne ersichtliche traumatische Ursache.

Im Zusammenhang mit der forma *chaotica-undaticarinata* (vgl. Kap. 4. 2. 2.) erwähnte KEUPP (1977) einen *Pleuroceras* (KEUPP 1977, Abb. 58, 10) mit einer Abweichung von der Windungsebene. Er stellte fest: "*daß zusammen mit der chaotischen Skulptur auch die gesamte Windung ihre Richtung ändern kann*". Das abgebildete Exemplar kann problemlos als Beispiel eines *Pleuroceras* mit dem Morton's Syndrom gelten.

Für die pendelnde Anlage der gesamten Konothek führten KEUPP & ILG (1992) zusätzlich den Begriff "**forma *undatispirata***" ein. Forma *undatispirata* beschreibt KEUPP (1996) an Pavlovien aus dem Oberjura Westsibiriens. Bei den beschriebenen Exemplaren kommt es nach Epökie auf dem Venter und entsprechender ausweichender Wachstumsrichtung zum Pendeln der Konothek. Als mögliche Ursache kommen in seltenen Fällen aber auch Verletzungen (Taf. Abb. j, m, n) oder innere Wachstumsstörungen in Frage. Neben der ungenügend beschriebenen forma *excentrica* HÖLDER 1956 und ihrem möglichen Synonym forma *undatispirata* KEUPP & ILG 1992 bekommt die Abweichung von der Windungsebene bei HENGSBACH (1996) einen weiteren Namen. HENGSBACH verwies auf die bei KEUPP (1977) beschriebenen Beziehungen / Übergänge von forma *undaticarinata* zu Formen mit anomaler Windungsebene. Mit der Erweiterung der forma *undaticarinata* zu **forma *undaticarinata-undaticoncha*** möchte er diesen Beziehungen gerecht werden. Tatsächlich jedoch sind die Übergänge von forma *undaticarinata* zu forma *undatispirata* nicht fließend (vgl. Abb. 12). Forma *undaticarinata* bezeichnet die Verschiebung des Kiels auf einer weitgehend normal wachsenden Windung, während forma *undatispirata* die Verzerrung der gesamten Röhre aus der planispiralen Wachstumsrichtung bezeichnet. Als wesentliches Merkmal der Windungsexzentrizität mag daher hier die Abweichnung der Nabelkante von der normalen Wachstumsrichtung gelten. Mit einer neuen Bezeichnung möchte HENGSBACH auch eine forma *aegra* mit dauernd, bzw. einseitig von der Windungsebene abweichenden Konothek (forma *undaticarinata-undaticoncha*) von einer pendelnden Konothek (forma *undatispirata*) unterscheiden.

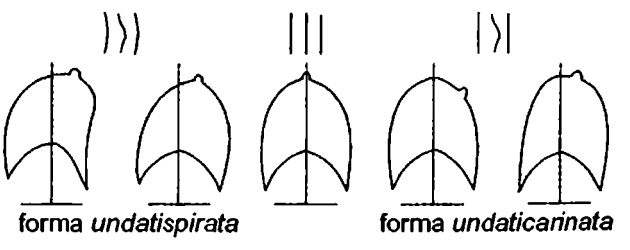


Abb. 12: Varianten der forma *undaticarinata* (rechts) und forma *undatispirata* (links) im Querschnitt und in der Aufsicht (schematisch).

Diese Unterscheidung erweist sich bei genauerer Betrachtung als unmöglich: Jede Abweichung der Windungsebene wird in planispiral aufgerollten Ammoniten einer bestimmten Periode folgend in entgegengesetzter Richtung ausgeglichen werden müssen, um das Gleichgewichtszentrum auf der Wachstumsebene zu halten (CHECA & JIMÉNEZ-JIMÉNEZ 1997 beobachteten ein ganz ähnliches Regenerationsverhalten bei planorbiden Gastropoden). Jede forma *undaticarinata-undaticoncha* wird nach entsprechendem Wachstum aus diesem Grund zur forma *undatispirata*. Beide formae sind daher als Synonyme aufzufassen. Es wird vorgeschlagen, die Bezeichnung forma *undatispirata* als Bezeichnung für eine pathologische Exzentrität der Windung zu favorisieren.

5. Analyse traumatischer Pathologien

5. 1. Verletzungsform

Die Formen der Bruchkanten einfacher Schalenausbrüche vom Mundrand können morphologisch klassifiziert werden. Übergeordnet werden drei Bruchkantenmuster unterschieden:

typus parvus (Abb. 13d, 14b): - Kleine, unspezifische Bruchkantenmuster, teilweise große Bereiche des Mundsaums betreffend. Mehrere synchrone Verletzungen sind typisch. Aborale Reichweiten sind kleiner als 10°.

typus stupidus (Abb. 13a, b, 17, 18): Teilweise sehr große Bruchkantenmuster mit stumpfen distalen Rand. Von U- förmig bis stumpf V- förmig in allen Übergängen vorhanden. Der distale Rand kann glatt oder unregelmäßig gezackt sein. Die Verletzungen können <10° bis > 100° hinter dem Mündungsrand zurückreichen.

typus acutus (Abb. 13c, 14a, 16): V-förmige Bruchkantenmuster mit spitz zulaufendem distalen Rand. Die aborale Reichweite ist selten größer als 20°. Die Ränder sind immer glatt, oftmals leicht gebogen.

Unterhalb dieser Klassifikationsebene lassen sich die Bruchkantenmuster vom *typus stupidus* weiter differenzieren. Diese Unterteilung ist, da sie detaillierter ist, stärker an bestimmte Skulpturen oder Formen gebunden.

Um Verwechslungen zu vermeiden werden diese Verletzungstypen als "Muster" bezeichnet.

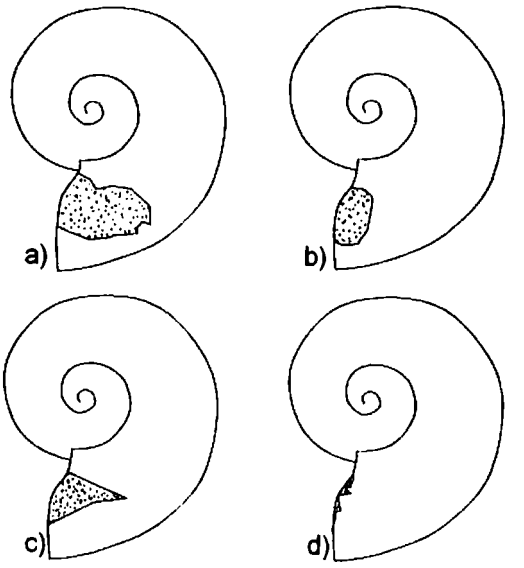


Abb. 13: Verletzungstypen: a) und b) *typus stupidus*, c) *typus acutus*, d) *typus parvus* (schematisch).

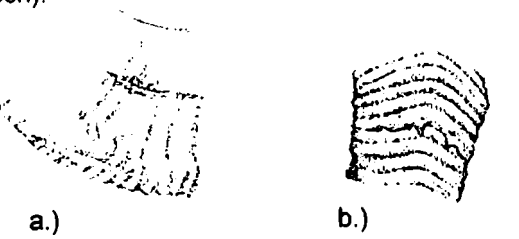


Abb. 14: Verletzungstypen: a) *typus acutus* (*Dactylioceras* sp. PA 3552), b) *typus parvus* (*Quenstedtoceras* sp. PA 5144), Maßstab: a) ca. 1:1, b) ca. 3:.

Muster-h (Abb. 15c, Taf. Abb. a, b): Diese Bruchkantenmuster sind stumpf V-förmige, bis U-förmige Verletzungen. Die hintere Begrenzung der Bruchkante ist oftmals zackig und endet niemals im spitzen Winkel. Bei Verletzungen der Flanke läuft der ventrale Rand der Bruchkante meist parallel zum Kiel / zur ventralen Mittellinie, die dorsale Begrenzung der Verletzung im spitzen Winkel zum Mündungsrand. Bei ventralen Verletzungen laufen beide Ränder anfangs im spitzen Winkel aufeinander zu. Die Verletzung tritt in dieser typischen Form nur bei Hildoceraten auf, ist aber bei *Quenstedtoceras* und *Hecticoceras* in ähnlicher Form ein charakteristisches Element des *typus stupidus*.

Muster-c (Abb. 15a): Ein Bruchkantenmuster, welches an die Skulptur und Form der weitnabelig, niedrigmündigen Catacoeloceraten und *Kranaosphinctes rabei* gebunden ist wird als "Muster-c" bezeichnet.

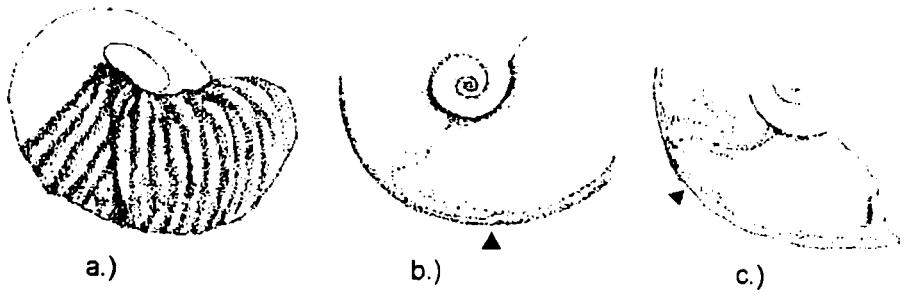


Abb. 15: Verletzungsmuster. a) Muster-c (*Catacoeloceras* sp., PA 7063), b) Muster-f (*Harpoceras* sp, PA 10569), c) Muster-h (*Hildoceras bifrons, PA 4942*). Maßstab: ca. 3:1, Dreiecke markieren Position des interimistischen Mundrandes zum Zeitpunkt der Verletzung.

Es markiert einseitige Verletzungen, welche von der Flanke bis auf den breiten Venter der betroffenen Ammoniten reichen. In der Regel ist die distale Begrenzung der Verletzung mundrand-parallel. Ventral des Rippenspaltpunktes verläuft die distale Begrenzung meist im flachen Winkel zum Mundrand. Die Begrenzung der Verletzung ist in den allermeisten Fällen eine glatte Bruchkante. Verletzungen vom Muster-c sind meist nicht tiefer als 20°.

Muster-f (Abb. 15b): Diese Bruchkantenmuster sind Verletzungen an Exemplaren mit hochovalem Mündungsquerschnitt (*Harpoceras, Pseudolioceras*). Die Verletzungen reichen über die gesamte Flanke von der Nahtlinie bis zum Venter / Kiel. Die distale Begrenzung der Verletzung verläuft etwa mundrandparallel. Die ventrale Begrenzung verläuft parallel zum Venter / Kiel. Die Bruchkanten sind generell glatt. Es treten Verletzungen mit beachtlichen aboralen Reichweiten auf (max. 94°).

Abb. 16: *Hildoceras* (*Hildaites*) *serpentinum* (REINECKE), PA 7697, forma *substructa*: Regenerierte Verletzung vom *typus acutus*.

Muster-s (Abb. 17, 18, 19, 25, 27, 29, Taf. Abb. d, i): Diese Bruchkantenmuster sind sehr tiefe schlitzförmige Verletzungen der Schale ("Bandschnitte"), die parallel bis subparallel zur Nabelkante verlaufen. Die Verletzungen befinden sich hauptsächlich im Flankenbereich, selten auf dem Venter. Die hintere Begrenzung der Verletzung verläuft parallel zur Berippung. Typisch für die Verletzungen ist eine Ausweitung im distalen Bereich (vgl. Abb. 17, 18). Die nabelkantenparallelen Ränder sind zackig und unregelmäßig. Die Bruchkanten sind nach den Skulpturelementen ausgerichtet. Besonders häufig tritt dieses Verletzungsmuster bei serpenticonen Formen, wie *Dactylioceras* und *Kranaosphinctes subevolutus / Divisosphinctes besairiei* aber auch bei *Hildoceras* und bei *Hecticoceras* (*Putealiceras*) auf.

Die relative Häufigkeit der unterschiedlichen Verletzungsmuster kann verglichen werden. Die Tabelle 5 zeigt, daß vom unteren Jura bis in den höchsten Jura der Anteil des ***typus acutus*** deutlich abnimmt. Bei den Formen des Toarciums sind diese Verletzungen am häufigsten, bei den Gattungen des Callovium weniger häufig, bei den Perisphinctiden des Oberen Oxfordiums fehlen sie beinahe völlig. V-förmige Verletzungen können am ehesten von Coleoideen oder Nautiloideen erzeugt worden sein. Auch wenn sich andere Verursacher nicht ausschließen lassen, verweist dieser Verletzungstyp auf Interaktionen mit diesen Organismen (vgl. Kap. 6. 1. 3.). Eine einfache Korrelation vom Schema: Je mehr Verletzungen vom *typus acutus* desto mehr Kontakt mit räuberischen Cephalopoden ist jedoch nicht zulässig. Denn bei stark skulpturierten Formen werden die wirkenden

Gattung	Exemplare gesamt	*typus parvus* in %	*typus stupidus* in %	*typus acutus* in %
Catacoeloceras	53	58	17	25
Dactylioceras	425	47	36	17
Harpoceras	92	20	34	46
Hildoceras	75	10	59	31
Pseudolioceras	44	13	31	56
Perisphincten (Callovium)	55	63	16	11
Kosmoceras	56	46	45	9
Quenstedtoceras	282	40	43	6
Hecticoceras	55	38	25	22
K. rabei	51	47	52	1
K. subevolutus / D. besairiei	98	49	49	2
Lithacoceras	64	50	50	0

Tab. 5: Relative Häufigkeit der drei Klassen von Bruchkantenmustern. Die Häufigkeitsverteilung ist im Wesentlichen von der Skulptur der Morphotypen abhängig. Dies wird besonders deutlich beim Vergleich der drei Morphotypen des Oxfordiums (unterster Tabellenabschnitt).

Gattung	Schalenverletzungen (gesamt)	davon "Bandschnitte" (in %)
K. rabei	53	13
K. subevolutus	79	27
D. besairiei	23	17
Lithacoceras	67	16

Tab. 6: Prozentualer Anteil der "Bandschnitte" an allen Schalenverletzungen bei Perisphinctiden des Oxford.

Scherkräfte abgelenkt und damit andere, unspezifische Bruchkantenlinien erzeugt. Dieser Effekt wird besonders deutlich, wenn die Häufigkeit der v- förmigen Verletzungen innerhalb der jeweiligen stratigraphischen Bereiche verglichen wird: Im Toarcium fallen die wenig skulpturierten Formen *Pseudolioceras* und *Harpoceras* durch ihren hohen Anteil an Verletzungen vom *typus acutus* auf. Im Callovium findet sicht der *typus acutus* am häufigsten beim schwach skulpturierten *Hecticoceras*. Bei Dactylioceraten, Perisphinctiden, *Kosmoceras* und *Quenstedtoceras* ist dieser Verletzungstyp dagegen relativ selten.

Verletzungen des ***typus parvus*** sind bei den Catacoeloceraten, Dactylioceraten und Perisphinctiden besonders häufig. Diesen Formen ist gemeinsam, daß sie eine sehr deutliche Skulptur und eine longidome Wohnkammer besitzen. Das Phänomen soll jedoch an anderer Stelle (Kap. 6. 2. 1.) näher interpretiert werden.

Bei den Hildoceraten, Kosmoceraten und Quenstedtoceraten sind Verletzungen vom ***typus stupidus*** häufig. Bei der Wertung dieser Erscheinung bedarf es eines Blickes in die Zusammensetzung des sehr weit gefaßten "*typus stupidus*": Bei den betreffenden drei Gattungen sind viele der Verletzungen sehr flach. Da diese Verletzungen aber vielfach ein immer wiederkehrendes Muster mit stumpfem, distalem Rand bilden, wurden sie konsequenterweise nicht zum *typus parvus* gerechnet. Die Häufigkeit des *typus stupidus* verweist in diesem Falle wiederum auf die Funktion der deutlichen Skulptur der drei Gattungen: Die Bruchlinien wurden nach einem übereinstimmenden Muster mundrandparallel umgelenkt. Andere Verletzungen vom *typus stupidus* wurden als "Muster" bezeichnet: Bei Hildoceraten tritt besonders häufig die Schalenverletzung vom **Muster-h** auf. Dieses Bruchkantenmuster ist am ehesten von Fischbissen herzuleiten. Denn die glatten ventralen / dorsalen Ränder sind nicht durch mehrere Bisse oder Scherengriffe die nacheinander einwirkten, sondern nur durch einmaliges Zuschnappen / Zugreifen zu

erklären. Es ist jedoch nicht auszuschließen, daß auch einmalige Scherengriffe vergleichbare Verletzungen bewirkten. Denn auffällig ist auch hier, daß die Bruchkanten des Muster-h mehr oder weniger parallel zur Skulptur verlaufen. Möglicherweise begünstigte die Sichelrippen-Skulptur der Hildoceraten und Harpoceraten die Ausbildung dieses Bruchkantenmusters. Es wird somit der Eindruck erweckt, daß diese Gattungen häufiger von Fischen verletzt wurden. Auch die **Muster-c und -f** sind an bestimmte Schalenformen gebunden. Der breite berippte Venter (bei den breitmündigen), bzw. der Kiel (bei den plati-/ oxyconen Gehäusen) lenkte die Bruchlinien entsprechend um und verhinderte dadurch eine gefährliche Ausbreitung des Schalenausbruchs. Die "Bandschnitte" (**Muster-s**) treten besonders bei serpenticonen Formen auf, sind aber auch bei *Hecticoceras* (*Putealiceras*) und bei *Hildoceras* recht häufig. Wenn man bedenkt, daß die schlitzförmigen Verletzungen die Folge von Krebsattacken sind, dann läßt sich leicht erklären, warum dieses Verletzungsmuster bei den hochmündigen Formen nicht vorkommt. Denn die Ammoniten wurden vermutlich durch den Krebs flach auf den Boden gedrückt, damit die Scheren mit den Dactyliopoditen in die Wohnkammer eindringen konnten. Anschließend bewirkten gegeneinander gerichtete Auf- und Abwärtsbewegungen der Scheren das allmähliche Aufbrechen der Schale (vgl. Kap. 6.1.2). Die Kraft, die durch die Scheren ausgeübt wurde, wirkte bei hochmündigen Ammoniten über die gesamte Flanke und wurde erst am Kiel umgelenkt. Dadurch entstanden bei diesen Morphotypen breite und gelegentlich auch tiefe Schalenverletzungen, die für das betroffene Tier sehr viel gefährlicher waren, als die schmalen Schlitze an den Flanken der niedrigmündigen Formen. Bei den breitmündigen Formen (*Catacoeloceras*, Perisphinctiden des Calloviums, *Kranaosphinctes rabei*) resultieren dem entsprechend gefährliche breite Verletzungen auf der Externseite. Die serpenticonen Formen (*Dactylioceras*, *Kranaosphinctes subevolutus*) bieten auf dem Venter sowie auf der Flanke eine relativ zur Gesamtschale geringe Angriffsfläche und minimieren dadurch das Risiko eines Schalenverlustes. Beim Vergleich der beinahe identisch skulpturierten, jedoch in ihrer Schalenform voneinander abweichenden Perisphinctiden des Oberen Oxfordiums, wird dieser Effekt besonders deutlich. In Tab. 6 wird sichtbar, daß *Kranaosphinctes subevolutus*, eine Form mit einem subquadratischen Mündungsquerschnitt, gegenüber *Kranaosphinctes rabei*, einer Form mit einem breitem Venter, bzw. *Lithacoceras* und *Divisosphinctes besairiei* mit einer relativ hohen Flanke deutlich mehr schlitzförmige Verletzungen aufweist.

Auffällig ist bei allen stark skulpturierten Ammoniten, daß die Frakturlinien häufig parallel zu den Skulpturelementen verlaufen, bzw. umbiegen (vgl. Abb. 17, 18). Bei stark berippten Formen sind die Verletzungen vom *typus stupidus* dadurch oftmals U-förmig.

Abb. 17: a) *Harpoceras falcifer* (SOWERBY), PA 10494, forma *substructa*: Schlitzförmige Verletzung (Muster-s) mit typischer distaler Ausweitung. Die Bruchkanten der Verletzung orientieren sich an der Skulptur. x 1.5.

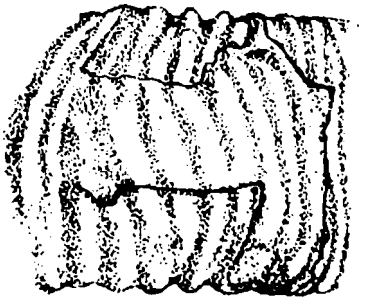


Abb. 18: *Kranaosphinctes* (*P.*) *rabei* COLLIGNON, PA 11548, forma *substructa*: Die Bruchkanten der schlitzförmigen Verletzung verlaufen parallel, bzw. rechtwinklig zur Berippung. Die Verletzung weitet sich am distalen Ende aus. x 3.

Eine andere Darstellungsform macht den Einfluß der Berippung auf die Verletzungsform besonders deutlich. Wenn nämlich eine starke Berippung die Bruchkanten mündungsparallel umlenkt, dann muß dies auch bedeuten, daß die stärker berippten Formen relativ weniger tiefe Verletzungen aufweisen als die schwach skulpturierten. Dies kann durch die mittlere Verletzungstiefe ausgedrückt werden (vgl. Tab. 7). Bei Formen, bei denen die Verletzungen häufig flach waren ist die mittlere

Gattung	Exemplare (gesamt)	mittl. Verletzungstiefe in °
Catacoeloceras	39	17,3
Dactylioceras	400	18,7
Hildoceras	65	29,1
Harpoceras	80	28,6
Pseudolioceras	36	25,6
Perisphincten (Callovium)	41	7,9
Kosmoceras	53	11
Quenstedtoceras	205	11,6
Hecticoceras	48	15,8

Tab. 7: Die mittlere Verletzungstiefe der untersuchten Gattungen. Bei den deutlich skulpturierten Formen des jeweiligen stratigraphischen Abschnittes ist die mittlere Verletzungstiefe geringer als bei den schwach skulpturierten Formen.

Verletzungstiefe tatsächlich geringer. Die mittlere Verletzungstiefe ergibt einen eindeutigen Trend: Schwächer skulpturierte Formen (*Harpoceras*, *Pseudolioceras, Hecticoceras*) weisen einen deutlich höheren Anteil an tiefen und sehr tiefen Verletzungen auf als stark skulpturierte Formen (*Dactylioceras*, Perisphinctiden). Flache Schalenverletzungen sind offensichtlich bei diesen Formen selten, da räuberische Attacken schnell tiefe Verletzungen zur Folge hatten. Damit wird noch einmal deutlich, wie groß der Einfluß der Skulptur bei der Begrenzung von Schalenverletzungen war.

Zusammenfassend kann festgestellt werden:

- Beim Vergleich der Schalenverletzungen zeigt sich klar, daß es nicht möglich ist, bestimmte "Feindprofile" anhand typischer Schalenverletzungen zu entwerfen. Krebsattacken hatten beispielsweise bei den platyconen Formen ganz andere Auswirkungen als bei cadiconen Formen. Andererseits konnten Krebse Verletzungen erzeugen, die denen der Fische identisch sind. Die Bruchkantenmuster wurden hauptsächlich von Gehäuseform und -skulptur bestimmt.
- Eine kräftige Berippung lenkte die Frakturlinien in mündungsparallele Richtungen ab und verringerte damit das Risiko tiefer Verletzungen. Bestätigt wird diese Beobachtung dadurch, daß bei stärker berippten Formen weniger häufig flache Verletzungen auftreten. Breitmündige Formen zeigen breite Verletzungen auf dem Venter, lateral abgeflachte Formen zeigen großflächige Verletzungen auf der Flanke. Diese Verletzungen werden durch die Kante zur Flanke, bzw. durch den Kiel begrenzt.
- Die ungefährlichsten Schalenverletzungen resultierten bei stark berippten serpenticonen Formen. Schalenverletzungen wurden bei diesen Formen durch die Kante Venter / Flanke und die Rippen eingegrenzt. Diese Formen sind es auch, bei denen lange schlitzförmige Verletzungen, die auf Krebse zurückgeführt werden, am häufigsten aufweisen. Interessant erscheint darüber hinaus, daß Verletzungen des *typus parvus* (also unspezifische, flache Verletzungen des Mundrandes) am häufigsten bei longidomen Formen auftreten.

5. 2. Verletzungsposition

Von allen erkannten regenerierten Verletzungen an Ammoniten des Toarcium und Callovium (1420 Fälle) lagen nur fünf (!) zum Zeitpunkt der Verletzung hinter dem Mündungsrand. (z.B. PA 10491, *Harpoceras falciferum* Abb. 19). Bei den madagassischen Perisphinctiden (ca. 340 Fälle) wurden immerhin sechs regenerierte Verletzungen registriert (z.B. Abb. 35), die hinter dem interimistischen Mündungsrand lagen. Insgesamt bleiben Verletzungen hinter dem Mündungsrand damit die Ausnahme. Diese Verletzungen konnten von Krebsscheren, die tief hinter der Mündung in die Wohnröhre eingriffen, erzeugt worden sein. Oder sie stammen von fehlgeschlagene Attacken von Fischen oder Krebsen, die das gesamte Gehäuse in den Zangengriff nahmen. Alle Verletzungen die hinter der Mündung lagen sind relativ begrenzt und betrafen ausschließlich die Wohnkammer. Daraus läßt sich schließen, daß Verletzungen

Abb. 19: *Harpoceras falcifer* (SOWERBY), PA 10491, forma *substructa*: Regenerierte Verletzung vom Muster-s (Bandschnitt). Im Bereich der Verletzung folgte eine weitere Verletzung. Diese Verletzung lag zum Verletzungszeitpunkt hinter dem interimistischen Mündungsrand. x 2.

des Phragmokons letale Konsequenzen hatten. Selbst wenn alle Verletzungen hinter dem Mündungsrand von Attacken zeugen würden, die nicht auf den Mundrand der Ammoniten zielten, sondern auf das Gehäuse als Gesamtes, würde dies heißen, daß diese Verletzungen extrem selten vorkamen. Dies könnte bedeuten, daß die entsprechenden Attacken sehr selten waren (was bei dem großen Repertoire an schalenknackenden Fischen extrem unwahrscheinlich ist). Wahrscheinlicher ist, daß Attacken, die das gesamte Gehäuse in den Griff nahmen, für den betreffenden Ammonit sehr gefährliche waren.

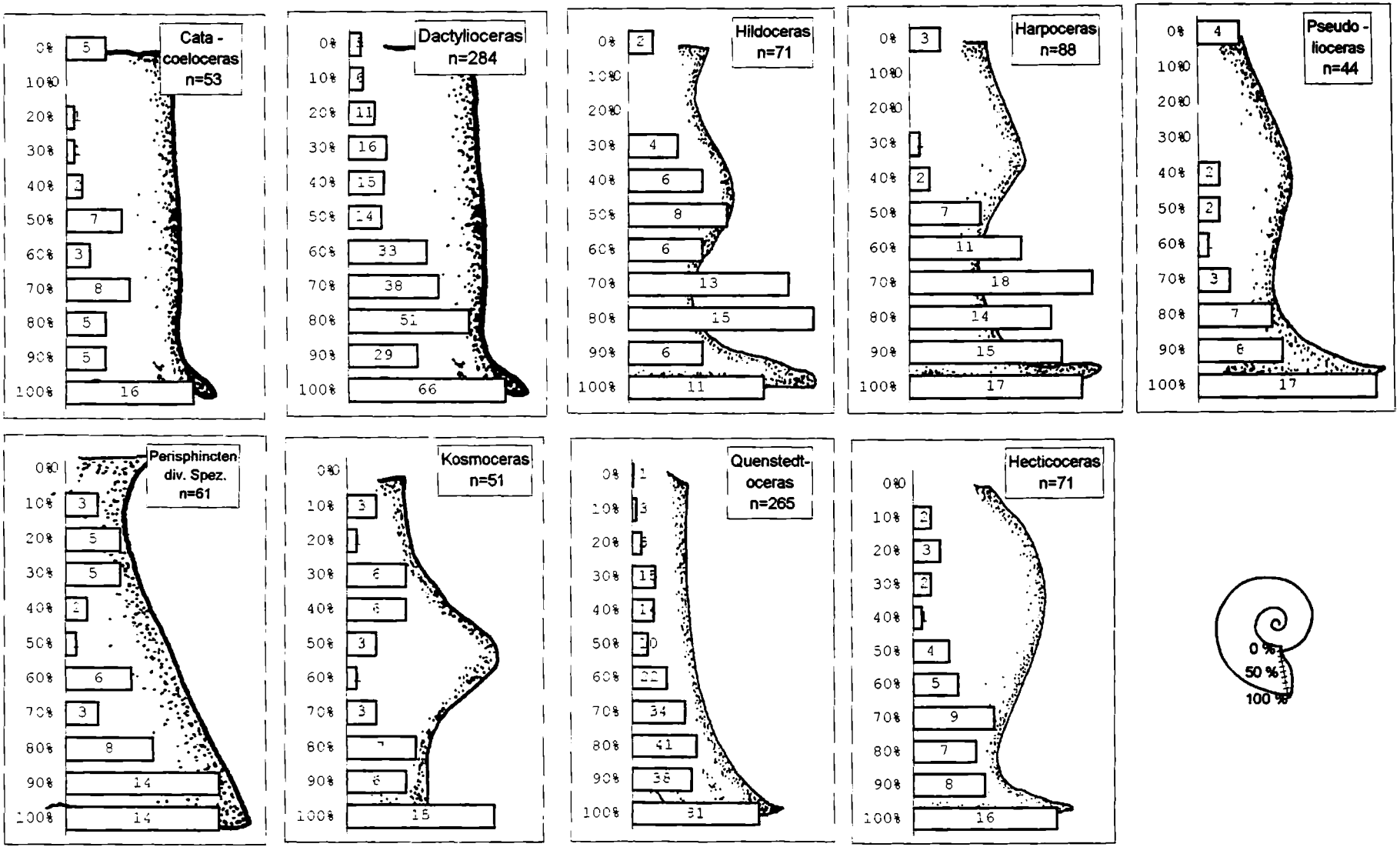
In jüngster Zeit untersuchte KEUPP (1997b) an jurassischen und triassischen Ammoniten, welche Positionen des Mündungsrandes am häufigsten verletzt wurden. Ziel dieser Untersuchungen war es, funktionelle Schalenmerkmale zu erkennen. KEUPP (1997b) schlußfolgerte aus seinen Ergebnissen, daß die Skulpturierung eine Anpassung an bestimmte Angriffsmuster der Räuber sei. Den Anregungen von KEUPP soll hier noch einmal ausführlich gefolgt werden. Es soll untersucht werden, an welchen Mündungsbereichen die untersuchten Ammoniten am häufigsten verletzt wurden. Gezählt wurde die Position der Schalenverletzungen (forma *substructa*) und der Mundrandepithel-Verletzungen (forma *verticata*).

Um darzustellen an welcher Position die meisten Verletzungen lagen wurden die Verletzungen auf dem Mündungsrand über einem Raster, welches die Windungshöhe erfaßt ausgezählt. Als Maß für die Position gilt eine Prozentskala, die die Windung von innen nach außen erfaßt. Die Windung wird dabei von der Lateralansicht auf eine Ebene projeziert. D.h. die Windungsbreite kann bei dieser Meßmethode nicht berücksichtigt werden. In Abb. 20, 21, 23, 24 werden die resultierenden Histogramme über die typischen interimistischen Mundränder geblendet. Auf den ersten Blick fällt bei diesen Abbildungen ein Zusammenhang zwischen der Morphologie des Mundsaums und dem entsprechendem Histogramm auf. Ein genauerer Blick ist jedoch nötig. Wie bereits erwähnt berücksichtigt die Abbildungsform nicht die Windungsbreite. Bei den breitmündigen Formen (Dactylioceraten, Perisphinctiden) werden daher die weiten Mündungsbereiche des Venters, die auf der obersten Skala der Prozentleiste erscheinen, unterrepräsentiert (vgl. Kap. 2). Dadurch treten die gezählten Verletzungen in diesen Bereichen scheinbar häufiger auf. Wenn man beispielsweise den breiten Venter der Catacoeloceraten betrachtet erklärt sich das ventrale Häufigkeitsmaximum als ein Effekt der Lateralprojektion. Dies gilt ebenfalls für *Dactylioceras* und die Perisphinctiden (hier besonders *K. rabei*).

5.2.1. Position der Schalenverletzungen

Die interimistischen Mündungsränder der untersuchten Gattungen lassen sich grob in zwei große Gruppen einteilen: Mündungsränder mit einem Ventrolateralsinus (*Hildoceratacea*e, *Hecticoceras*) und Mündungsränder ohne Ventrolateralsinus (Dactylioceraten, *Quenstedtoceras*, *Kosmoceras* und Perisphinctiden). Die untersuchten Morphotypen mit einem Ventrolateralsinus sind hochmündig, engnabelig und meso- bis brevidom. Ihre Skulpturierung ist generell schwächer. Die Formen weisen einen ventralen Sporn auf. Dorsal vom Ventrolateralsinus befindet sich ein mehr oder weniger ausgebildeter Schalenvorsprung. Bei *Hildoceras* bleibt dieser Schalenvorsprung skulpturlos und bildet im Zuge des Gehäusevorbaus die Flankenfurche. Die Ammoniten ohne differenzierten Mündungsrand sind breitmündiger, weitnabeliger und stärker skulpturiert. Alle hier untersuchten Ammoniten dieses Morphotyps sind berippt. Ihr Venter ist jeweils mit Sekundärrippen feiner berippt als die Flanke, auf der bis zum Rippenspaltpunkt nur Hauptrippen auftreten. Bei *Kosmoceras* treten vier Knotenreihen auf.

Zusätzlich ist der Mündungsrand durch einen im Laufe der Ontogenese zunehmenden Vorsprung auf der Flanke gegliedert. Im Bereich dieser Vorsprünge befindet sich jeweils eine Knotenreihe von *Kosmoceras*. Abhängig von


Cata - coeloceras n=53
Dactylioceras n=284
Hildoceras n=71
Harpoceras n=88
Pseudo - lioceras n=44
Perisphincten div. Spez. n=61
Kosmoceras n=51
Quenstedt- oceras n=265
Hecticoceras n=71
0 %
50 %
100 %

⇐ **Abb. 20:** Häufigkeit der Position der maximalen aboralen Reichweite (tiefster Punkt der Verletzung) auf dem Mündungsrand (Ammoniten des Toarcium und Callovium).Ventrale Flanken sind am häufigsten von Verletzungen betroffen. (siehe Text). **n:** Anzahl der Fälle.

Skulptur und Schalenform lassen sich bei Beachtung des Darstellungseffektes bestimmte Verteilungsmuster für die Schalenverletzungen erkennen (vgl. Abb. 20, 21): Bei *Catacoeloceras*, *Dactylioceras* und allen Perisphinctiden häufen sich die Verletzungen auf dem Venter und auf der exponierten Flanke. Die vermittelnden Bereiche sind recht selten von Verletzungen betroffen. Die Position des Maximums auf der Flanke variiert von der inneren Flanke (bei den Perisphinctiden des Callovium) zur mittleren Flanke (bei *K. rabei*, *K. subevolutus* und *Divisiosphinctes*) bis hin zur externen Flanke (bei *Catacoeloceras*, *Dactylioceras* und *Lithacoceras*). Die Häufigkeitsmaxima auf der externen Flanke fallen mit dem Bereich zusammen, an dem sich die Hauptrippen in Sekundärrippen aufspalten (Rippenspaltpunkt). Bei *Kosmoceras* ergibt sich eine deutlich zweigipfelige Häufigkeitskurve. Die wenigsten Verletzungen treten bei *Kosmoceras* auf der Höhe der Flankenknoten auf. Auch die Häufigkeitsverteilung bei *Quenstedtoceras* ergibt eine zweigipfelige Kurve. Neben einem Maximum am exponierten ventralen Sporn sind Verletzungen besonders häufig auf der externen Flanke und untergeordnet auf der inneren Flanke. Die Formen mit einem Ventrolateralsinus auf dem Mündungsrand weisen ein grundsätzlich ähnliches Verteilungsmuster auf: Der ventrale Sporn ist recht häufig verletzt, daneben gibt es ein Häufigkeitsmaximum im Bereich des Ventrolateralsinus auf der äußeren Flanke und ein untergeordnetes Maximum auf der inneren Flanke. Mit diesem Maximum korrespondiert oftmals ein bauchförmig vorgebauter Schalenbereich der Mündung.

Es zeigt sich somit, daß die Wahrscheinlichkeit einer Verletzung vom Venter zum Umbilikus hin bei allen betrachteten Ammoniten abnimmt. Dieser Tendenz folgend, lassen sich zwei Bereiche erkennen, die besonders häufig von Verletzungen betroffen werden: Dies ist die externe Flanke, ein Bereich der bei den hochmündigen Formen durch eine Schaleneinbuchtung, den Ventrolateralsinus gekennzeichnet ist, und der Venter. Daneben treten untergeordnete Maxima auf der mittleren und inneren Flanke auf. Bei den Formen mit einem Ventrolateralsinus ist die Dreigipfeligkeit der Häufigkeitsverteilung anhand der Mündungsform erklärbar. Der Sinus ist die tiefste Öffnung der Wohnkammer und daher für räuberische Attacken prädisponiert. Hier werden potentielle Räuber die größten Chancen gesehen haben, an das Innere der Wohnkammer zu gelangen. Der bauchförmig vorgebaute Bereich des Peristoms ist andererseits, wie auch der ventrale Sporn allein, durch seine Exposition den Verletzungen stärker ausgesetzt. Unterstellt man der Morphologie des Peristoms eine Funktionalität, dann müsste geschlossen werden, daß auch die Anlage des lateralen Sinus ein funktionelles Merkmal ist. Er wird angelegt, obwohl er damit den vorderen Abschnitt des Weichkörpers schutzlos räuberischen Angriffen preisgibt. Um dies zu erklären mus zunächst bemerkt werden, daß der ventrale Sporn und der bauchförmige Vorbau nicht von der Entstehung des lateralen Sinus getrennt werden können. Sie mußten zwangsläufig bei der Anlegung des Sinus gebildet werden, ähnlich wie das menschliche Kinn zwangsläufig durch die Verkürzung der Mandibula / Unterkiefer entstand. Folglich können sie, auch wenn sie eine gewisse Schutzfunktion des Weichkörpers innehatten, nicht als eigenständige funktionelle Elemente angesehen werden. Es kann also davon ausgegangen werden, daß die Ausbildung eines Ventrolateralsinus nicht im Zusammenhang mit schalenverletzenden Attacken stand. Vielmehr gab der tiefe Ventrolateralsinus den vorderen Weichkörper potentiellen Räubern relativ schutzlos preis. Der Ausbildung der Mündungsform wird daher in dieser Hinsicht kein funktioneller Wert zukommen. Bei *Kosmoceras* treten im Bereich der kräftigen Knotenreihe auf den Flanken deutlich weniger Mundrandverletzungen auf als an anderen Bereichen (vgl. Abb. 20). Dies ist dadurch erklärbar, daß besonders Krebse, untergeordnet auch Fische, beim Zugreifen / Zubeißen entweder von den Skulpturelementen abrutschten oder diese von vornherein als Angriffspunkt mieden. Die Funktion der Knoten / Stacheln wird jedoch nicht in erster Linie darin gelegen haben, die Verletzungen, die vom Mündungsrand ausgingen zu kanalisieren, sondern, wie dies PALMER (1979) herausstellte, die Kräfte die bei einem Fischbiß auf zufällige Bereiche der Schale auftrafen an

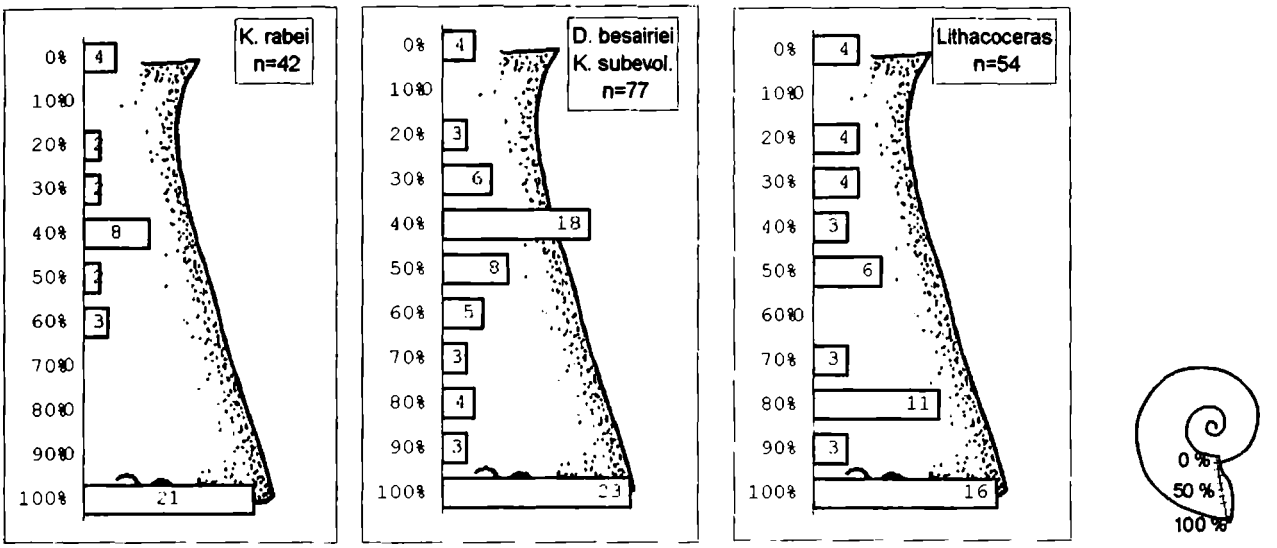


Abb. 21: Häufigkeit der Position der maximalen aboralen Reichweite (tiefster Punkt der Verletzung) auf dem Mündungsrand (Ammoniten des Oxfordium). **n:** Anzahl der Fälle.

einem Punkt aufzufangen. Die so gebündelten Kräfte konnten gezielt auf das gesamte Gehäuse verteilt werden (Die Säulen eines gotischen Gewölbes könnten ein Modell mit umgekehrter Kraftrichtung darstellen). Damit wird eine extreme Stabilität gegenüber Fischbissen erzielt. Die hier beobachtete Kanalisierung der Verletzungen auf dem Mündungsrand kann als Nebeneffekt der Skulpturierung interpretiert werden. Einen anderen Zusammenhang von Skulptur und Verletzungsposition beobachtete KEUPP (1997b) an Dactylioceraten und Orthosphincten. Er fand eine Übereinstimmung in den Positionen des Rippenspaltpunktes und des Häufigkeitsmaximums von Schalenverletzungen auf dem Mundrand. Eine Erscheinung die hier zusätzlich bei *Lithacoceras* beobachtet wird (vgl. Abb. 21). Der Rippenspaltpunkt markiert den Beginn der Sekundärrippen, die die Externseite der Windung überziehen. An dieser Stelle sind die Hauptrippen besonders kräftig, teilweise beinahe zu Knoten verstärkt. Angreifer, die diese Bereiche trafen, hatten daher einen besonders hohen Schalenwiderstand zu überwinden. Da die Position des Rippenspaltpunktes bei Dactylioceraten eine andere ist als bei Orthosphincten, schlußfolgerte KEUPP (1997b: 254), daß die Position des Rippenspaltpunktes eine "adaptive Reaktion auf jeweils spezifische Angreifer" sei. Diese Schlußfolgerung muß diskutiert werden. Denn abgesehen davon, welche spezifischen Feinde für die Verletzungen an der äußeren Flanke herangezogen werden - KEUPP (1997b) nennt vor allem Crustaceen - werden diese Feinde bei unterschiedlicher Gehäuseform ganz unterschiedliche Angriffspositionen eingenommen haben. Bei einem cadiconen Ammoniten wird es beispielsweise ein breitmäuliger Fisch schwer gehabt haben die Flanke des Mundrandes anzugreifen, er wird daher bevorzugt den breiten Venter verletzt haben. KEUPP (1997b) entwarf in seinem Beispiel ein sehr spezifisches Szenario, in dem Krebse die Hauptrolle spielen. Demnach würden die zweigipfeligen Häufigkeitskurven verschiedenen Positionen im Aktiv / Ruhe-Zyklus eines Ammoniten wiederspiegeln. In der Ruhephase, so KEUPP, zieht sich der Weichkörper in die Wohnkammer zurück. In dieser Phase kippt die Wohnkammer entsprechend der Verlagerung des Gewichtszentrums nach oben. Potentielle Angriffe auf die Mündung wären folglich eher am Venter zu erwarten. In der Aktivphase, in der die Mündung des Ammoniten zum Boden gerichtet ist träfen die Attacken hauptsächlich die Flanken der Mündung. Der KEUPP'sche Entwurf bleibt in vielen Punkten spekulativ. So ist nicht geklärt, ob Krebse tatsächlich Hauptverursacher der beobachteten Verletzungen sind. Weiter bleibt die Frage ungeklärt, auf welche Weise Krebse ihre Beute ergriffen. Haben sie gezielt die Schalenöffnung attackiert oder ergriffen sie mit Scheren oder anderen Gliedmaßen nach dem gesamten Tier? Sind die Verletzungen beim Ergreifen oder beim Aufknacken des Ammoniten entstanden? Warum sollten die

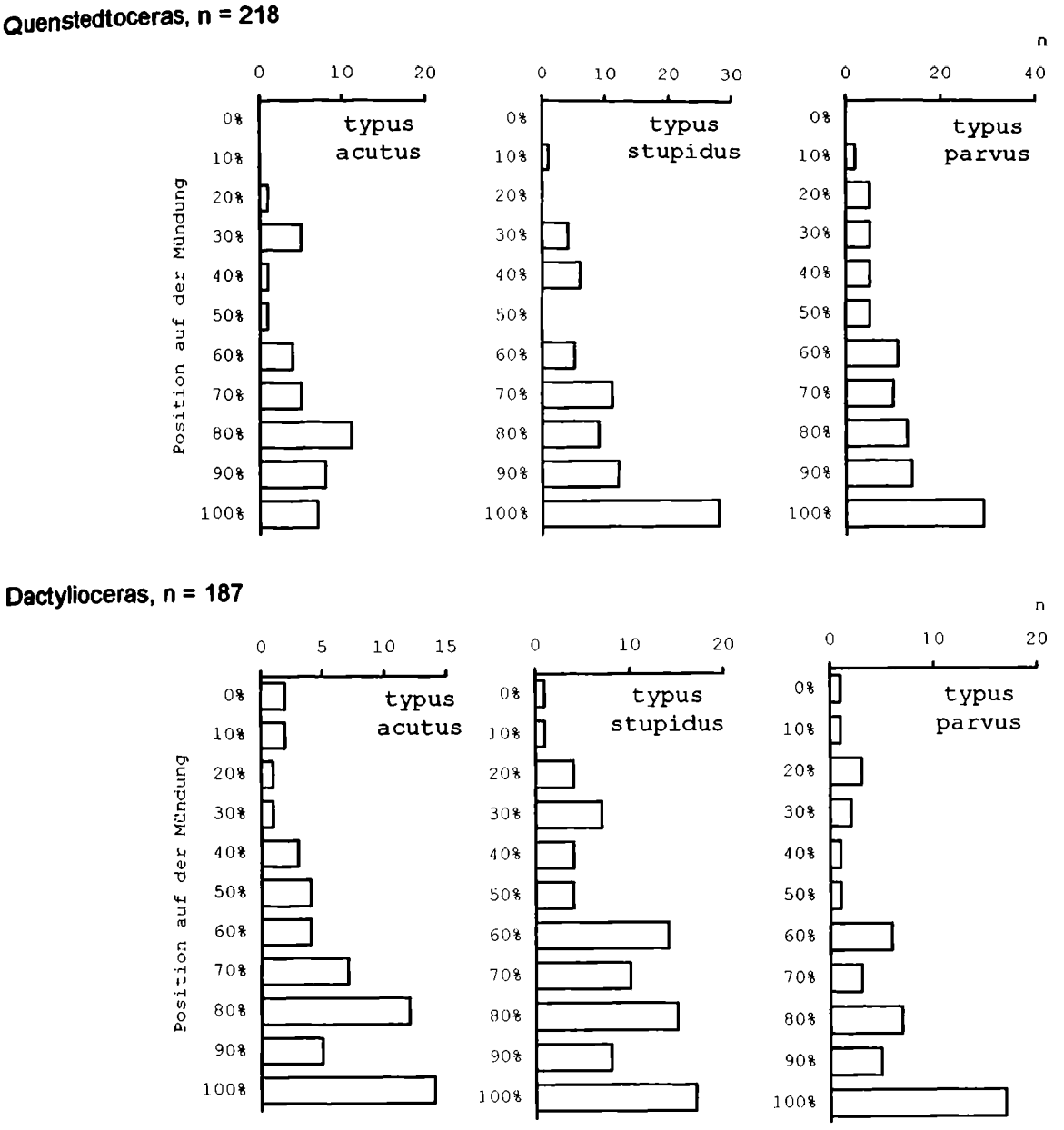


Abb. 22: Verletzungspositionen (Position max. aborale Reichweite) unterschiedlicher Verletzungstypen bei *Dactylioceras* und *Quenstedtoceras*. Es zeigt sich, daß die Häufigkeitsverteilungen der unterschiedlichen Verletzungstypen nicht grundsätzlich differieren. Lediglich bei *typus acutus* von *Quenstedtoceras* zeigt sich eine gewisse Abweichung gegenüber den anderen Verletzungstypen. typus acutus trit am häufigsten auf der externen Flanke auf. **n:** Anzahl der Fälle.

Verletzungen bei aufrecht stehender Mündung eher am Venter getroffen haben? Die Scheren müßten in dieser Position nach unten in die Wohnkammer stechen. Ob sie dabei den Venter oder die Flanke treffen, dürfte dabei von der grundsätzlichen (und zufälligen Position) des Krebses zum Ammoniten abhängig sein.

Um hier eine klare Aussage treffen zu können, muß zunächst gefragt werden, ob und inwieweit spezifische Angreifer für bestimmte Verletzungsmaxima verantwortlich gemacht werden können. Abb. 23 zeigt die Häufigkeitsverteilungen der Verletzungen auf dem Mündungsrand für verschiedene Bruchkantenmuster. Nur von *Dactylioceras* und *Quenstedtoceras* lag eine Datenmenge vor, die es erlaubte, die Häufigkeitsverteilung nach verschiedenen Bruchkantenmustern aufzuschlüsseln. Die Histogramme zeigen in erster Linie, daß die Verteilungen der unterschiedlichen Bruchkantenmuster einander sehr ähnlich sind. Das heißt, die Minima / Maxima sind nicht durch Überschneidungen unterschied-

Abb. 23: Entwicklung des interimistischen Mundrandes innerhalb eines Schalenbildungszyklus von Hauptrippe zu Hauptrippe. Schematisch.

licher Bruchkantenmuster hervorgerufen. Bei *Dactylioceras* liegen die Bruchkantenmuster vom *typus stupidus* tendenziell eher auf der Flanke, bei *Quenstedtoceras* eher auf der Externseite. Das mag daran liegen, daß bei den Dactylioceraten die schlitzförmigen Verletzungen vom Muster-s (die zum *typus stupidus* gerechnet werden) häufiger vorkommen. Diese Verletzungen betreffen in der Regel die Flanke. Verletzungen vom *typus acutus* liegen eher auf den externen Flanken, die vielen unspezifischen Verletzungen des *typus parvus* sind auf der Externseite am häufigsten. Auf den ersten Blick läßt sich nicht erklären, wie es zu den charakteristischen Verteilungskurven bei den Ammoniten kommt.

Krebse ergreifen ihre Beute vorerst mit den Scheren oder mit anderen Gliedmaßen, um sie danach auf den Boden gedrückt festzuhalten. Erst dann beginnen sie ihre Beute zu zerlegen (HOLLMANN 1969). Dazu mußten die Krebse die Ammoniten seitlich auf den Boden drücken, um sie festzuhalten. Nur in dieser Position konnten sie ihre Beute gezielt mit den Scheren bearbeiten. Neben vielen kleineren Aktionen, die möglicherweise die Beute abtasteten, werden die kräftigen Schereneinsätze bevorzugt in Positionen stattgefunden haben, in denen die Scheren ihre Kräfte besonders einsetzen konnten. Wenn der Krebs auf dem Ammonit lag während er seine vorderen Chelipeden einsetzte, dann müssen dies die (sub-)vertikalen und (sub-) horizontalen Positionen gewesen sein. Die Aktionen trafen daher den Venter und die Flanke des Ammoniten, wie sie durch die häufige Position der "Bandschnitte" auf Venter und Flanke belegt werden. Fischbisse werden dagegen bevorzugt die externen Flanken des Ammoniten getroffen haben. In dieser Position befindet sich der Kopf des Fisches im spitzen Winkel zur vertikalen Position des Ammoniten und ist damit nicht in ganzer Breite der Mündung des Ammoniten ausgeliefert. Dieses Verhalten kann die Häufigkeitsmaxima der externen Flanke erklären. (Die Verletzungen des Muster-h, die am ehesten als Fischbisse identifiziert werden könnten, treten tatsächlich auf der externen Flanke am häufigsten auf.) Damit verwiesen die Verletzungen an der inneren und mittleren Flanke tendenziell auf Krebsattacken, Verletzungen der externen Flanke eher auf Fischattacken. Nachgewiesen werden kann dies freilich nur im Falle der "Bandschnitte". Für Rückschlüsse auf spezifische Feinde der unterschiedlichen Gattung reichen diese Daten nicht aus. Bemerkenswert bleibt trotzdem, daß der Bereich des Rippenspaltpunktes bei drei von fünf untersuchten Gattungen, die diesen aufwiesen, mit einem Häufigkeitsmaximum an regenerierten Verletzungen korrespondiert. Dafür läßt sich eine einfache Erklärung finden. Nach CHECA & WESTERMANN (1988) und BUCHER et al. (1996) wird die Skulptur der Ammoniten in aller Regel mundrandparallel angelegt. Die Berippung spiegelt daher verschiedene Stadien des interimistischen Mundrandes wieder. Wenn die Entwicklung des interimistischen Mündungsrandes in einem Zyklus von Hauptrippe zu Hauptrippe dargestellt wird, dann wird sichtbar, daß der Rippenspaltpunkt zeitweise eine exponierte, bzw. eine zurückgesetzte Position auf dem Mündungsrand einnahm (vgl. Abb. 22). Bei *Dactylioceras*, *Orthosphinctes* und *Lithacoceras* läuft dieser Zyklus nach demselben Muster ab: Auf der Flanke wird die neue Schale grundsätzlich subparallel in einem festen Winkel nach und nach angeschweißt. Der Rippenspaltpunkt markiert eine Diskontinuität in der Wachstumsrichtung. Denn zeitweise fällt die Wachstumsfront der Flanke hinter die des Venters zurück (proradiate Sekundärrippen bei teilweise bei *Lithacoceras*) oder die Wachstumsfront des Venters fällt umgekehrt hinter die der Flanke zurück (retroradiate Sekundärrippen vorwiegend bei *Dactylioceras*), um später diesen Rückstand aufzuholen. Die Folge sind die typischen Spaltrippen, deren Scharnier der Rippenspaltpunkt ist. In diesem Szenario bildet der Rippenspaltpunkt über einen längeren Zeitraum einen Winkel der Mündung in dem viele Attacken gut ansetzen konnten. Ob dieser Winkel nun eine exponierte Kante (im Falle der retroradiaten Sekundärrippen) oder einen einspringenden Winkel (im Falle der proradiaten Sekundärrippen) bildet, bleibt zweitrangig. Wichtig ist, daß dadurch in beiden Fällen über einen gewissen Zeitraum ein bestimmter Bereich des Mündungsrandes bevorzugt von den

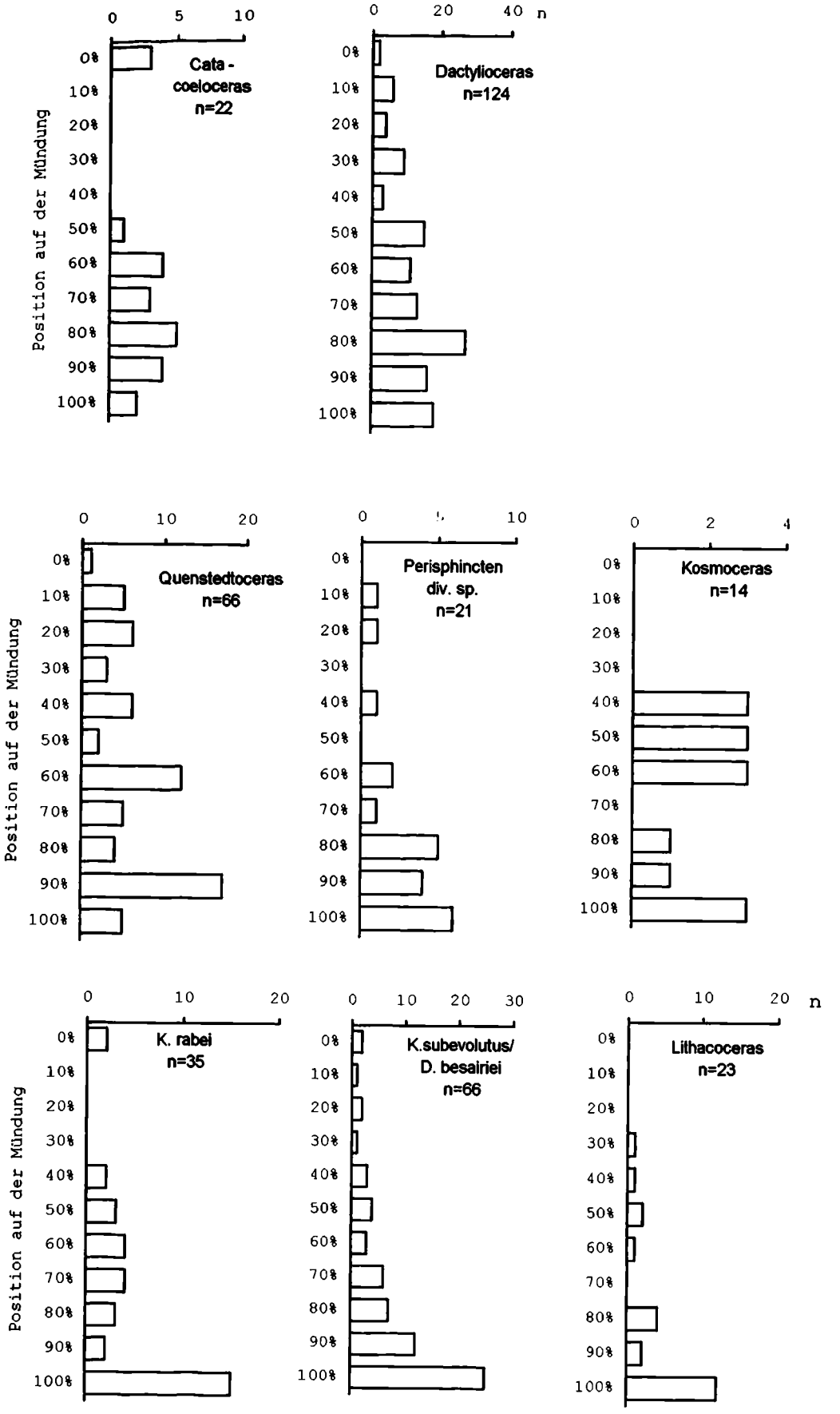
Scheren dekapoder Krebse getroffen werden konnte. Dies könnte die Häufigkeitspeaks in eben diesem Bereich erklären, ohne die vielen Unwägbarkeiten, die durch den Kontakt mit den Räubern aufkommen, heranzuziehen. Eine andere Erklärung für die Position des Rippenspaltpunktes lieferte HEWITT (1996): Auf dem Ammonitengehäuse lastete ein hydrostatischer Druck dem das Gehäuse gewachsen sein mußte. Dieser Druck verursachte auf dem Gehäuse verschiedene Spannungen und Scherkräfte. Den Bereich der größten Windungsbreite kennzeichnete ein Umschwung der resultierenden Spannungen entlang der Wachstumsachse von Kompression zu Zugspannung. Dadurch ergab sich in diesem Bereich eine enorme mechanische Beanspruchung. Nach HEWITT (1996) reduzieren die Rippen in ihrer spezifischen Aufteilung in Haupt- und Sekundärrippen diese Biegungskräfte, die bei den evoluten Morphotypen am größten sind, und versteifen das Gehäuse. Es erscheint damit am wahrscheinlichsten, daß die spezifische Häufigkeitsverteilung der Verletzungen auf dem Mündungsrand eher sekundärer Effekt als auslösender Faktor für die Morphologie des Mundrandes der im Wachstum befindlichen Ammoniten gewesen ist.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, daß es für alle untersuchten Ammoniten eine ähnliche Häufigkeitsverteilung der Mundrandverletzungen gibt. Sie ist durch Maxima auf dem Venter, der externen Flanke und untergeordnet der inneren / mittleren Flanke gekennzeichnet. Der Venter ist generell öfter von Mundrandverletzungen betroffen als die innere Flanke.

- Für die einzelnen Peaks der Häufigkeitskurven müssen multikausale Erklärungen gesucht werden. Verletzungshergang, Weichkörperorganisation (Geruchs-, Farbreize u.ä.) sowie Mündungsdifferenziationen müssen in die Erklärung mit einbezogen werden. Dies ist im Einzelnen nicht mehr möglich.
- Der spezifischen Häufigkeitsverteilung wird bei allen, besonders jedoch bei den hochmündigen Morphotypen nur schlecht mit einem differenziertem Mündungsrand Rechnung getragen. Auch wenn der Venter und die mittlere Flanke bei den hochmündigen Formen noch durch einen ventralen Sporn bzw. einen bauchförmigen Vorbau geschützt war, reicht der Ventrolateralsinus bis tief in die Wohnkammer hinein. Dadurch waren diese Formen im Bereich der externen Flanke, der besonders häufig räuberischen Attacken erlitt, relativ schutzlos den Angriffen ausgeliefert. Bei *Dactylioceras* und *Lithacoceras* scheint das Häufigkeitsprofil mit dem Berippungsmodus zu korrelieren. Die Verletzungen treten bei diesen Formen besonders häufig im Bereich des Rippenspaltpunktes auf. KEUPP (1997b) wertete diese Häufigkeitspeaks als Ausdruck einer bimodalen Lebensstellung der betroffenen Ammoniten. Da der Rippenspaltpunkt Produkt eines zeitweise leicht differenzierten Mündungsrandes ist, kann angenommen werden, daß die Häufigkeitspeaks Ausdruck dieser Differenziertheit sind. Die Vermutung, der differenzierte Mündungsrand der untersuchten Ammoniten sei eine Anpassung an den Schutz vor durophagen Räubern muß daher grundsätzlich hinterfragt werden. An *Kosmoceras* wird deutlich, daß kräftige Knoten / Stacheln die Position der Mündungsverletzungen beeinflussen können. Dies kann jedoch eher als Nebeneffekt dieser Skulptur gewertet werden. Insgesamt entsteht dadurch der Eindruck, daß der Form des interimistischen Mündungsrandes bei den untersuchten Ammoniten kein besonderer funktioneller Wert hinsichtlich räuberischer Attacken zukommt.

5.2.2. Position der Verletzungen des Mundrandepithels

ENGEL (1894) beschrieb spezifische Narbenstrukturen auf den Schalen von Ammoniten und bei der rezenten Weinbergschnecke (*Helix pomatia*). Diese Narbenstrukturen erkennt er als Folge von "Mantelzerreißungen", d.h. der Beschädigung des schalenbildenden Mundrandepithels. Untersuchungen der Ultrastruktur der Ammonitenschale belegen (z.B. KULICKI 1979, BANDEL 1981), daß Ammoniten, wie auch andere schalentragende Mollusken primär ein organisches Periostrakum anlegten. Das Periostrakum bildet bei Mollusken die Kristallisationsmatrix der regulären Kalkschale und ist somit Grundlage der Schalenfom und -skulptur (CLARK 1976). Es wird von einer spezifischen Mantelfalte gebildet, dem Mantelepithel. Wenn es zur Beschädigung dieses Epithels kommt, kann punktuell zunächst keine Schale gebildet werden. Erst von den hinteren Abschnitten des Mantels wird


Position auf der Mündung
Cata-
coeloceras
n=22
Dactylioceras
n=124
Quenstedtoceras
n=66
Perisphincten
div. sp.
n=21
Kosmoceras
n=14
K. rabei
n=35
K.subevolutus/
D. besairiei
n=66
Lithacoceras
n=23
n

⇐ **Abb. 24:** Verletzungpositionen bei forma *verticata*. Die Diagramme machen deutlich, daß der Großteil der Verletzungen im Bereich der externen Flanke erfolgten. Die Verteilungsmuster sind gattungsspezifisch. **n:** Anzahl der Fälle.

eine, die Lücke ausfüllende, reparierende Schale ausgeschieden. Die Folge ist die von ENGEL gezeigte und von HÖLDER (1956) als forma *verticata* benannte Narbenstruktur (vgl. Kap. 4.2.2.). Es können verschiedene Ursachen für Beschädigungen des Mundrandepithels angenommen werden. Naheliegend ist es, an Räuber zu denken, die mit scharfen Zähnen oder Scheren das Gewebe zerstören können. Aber auch Parasiten müssen in Betracht gezogen werden. Schließlich wird auch immer wieder eine Ursache in Erwägung gezogen, die ursprünglich von ENGEL (1894) eingebracht wurde: Die Ammoniten könnten durch eigene Kraft oder durch starke Strömungen an harte Gegenstände oder den Meeresboden gestoßen sein und sich dadurch den fragilen Mundsaum samt anliegendem Epithel verletzt haben. Diese Auffassung wird bis in die jüngere Zeit immer wieder vertreten (z.B. BAYER 1970, CHECA & WESTERMANN 1988), obwohl es meines Wissens keine Untersuchung gibt, die je solch eine Beobachtung an *Nautilus* oder rezenten subaquatischen Gastropoden dokumentiert hätte. Das Epithel ist im Gegensatz zum Periostrakum sehr elastisch. Damit es verletzt werden konnte, mußten entweder spitze bzw. scharfe Gegenstände wirksam werden, oder die Wucht, mit der das Tier an einen Gegenstand stieß, mußte entsprechend groß sein. Beides erscheint im Hinblick auf die Ammoniten, die sich, wenn überhaupt, eher langsam fortbewegten (vgl. CHAMBERLAIN 1980, 1993), recht unwahrscheinlich. Zumal, wie schon KEUPP (1992) anführte, diese Verletzungen bei den Ammoniten auf den Venter beschränkt sein müßten.

Bei pulmonaten Landschnecken (z.B. *Helix*) sind Verletzungen, die auf spontane Unfälle wie beispielsweise Abstürze von Bäumen und Sträuchern zurückgehen, denkbar. Aber welche Kollisionen können bei Ammoniten vorgekommen sein, die vorwiegend im eher ruhigeren Sublitoral lebten (WESTERMANN 1996)? Da bereits für marine Gastropoden im Litoralbereich, also in einem Bereich in dem mechanische Kollisionen am wahrscheinlichsten sind, gezeigt werden konnte (PRESTON et al. 1996), daß die Mehrzahl der Verletzungen auf räuberische Attacken zurückgeht, scheint dies auch für die Ammoniten die weitaus häufigere Verletzungsursache gewesen zu sein.

Auch Parasiten können Beschädigungen am Mundrandepithels verursachen. KEUPP (1979) beschrieb Dactylioceraten, die auffällig häufig die eine forma *umbilicata* n.f. aufweisen, die direkt an der Nabelkante positioniert ist (vgl. Kap. 4.2.2.). Der Unterschied dieser Anomalie zur traumatisch bedingten forma *verticata / semiverticata* besteht jedoch nicht nur in ihrer typischen Position auf dem Mündungsrand, sondern vielmehr in ihrer spezifischen Ausbildung selbst. Im Gegensatz zu traumatischen Ereignissen setzt die forma *umbilicata* allmählich ein. Die Rückbiegung der Skulpturelemente erfolgt nicht mit einer deutlichen Narbenbildung sondern durch eine verzögerte und leicht unregelmäßige Schalenmineralisation.

Es ist daher anzunehmen, daß die überwiegende Mehrzahl aller traumatischen Verletzungen des Mundsaumepithels auf aggressive Interaktionen anderer Organismen zurückzuführen ist. Wie können wir uns solche Interaktionen vorstellen? Das Mundsaumepithel lag der Schaleninnseite an und umschloß beim Schalenbau das Peristom. In der inaktiven Phase war es durch die Schale von außen, den überlagernden Weichkörper von innen geschützt. Um das Mundsaumepithel zu verletzen, mußten die Waffen des Räubers entweder große Bereiche des Weichkörpers verletzen, was für das Tier lebensgefährlich war, oder eine feine spitze Waffe traf genau den Bereich des Mundsaumepithels, während andere Körperteile weitestgehend unbeschädigt blieben. Letztere Verletzungen dürften die besten Heilungschancen besessen haben und damit auch die besten Chancen der Überlieferung. Auffällig ist, daß weniger als 10 % aller Fälle von forma *verticata* mit einer deutlichen Schalenverletzung einhergehen. Diese Schalenverletzungen sind zudem in der Mehrheit der Fälle nur sehr gering. Verletzungen, die forma *verticata* verursachten, müssen daher auf Organismen zurückgeführt werden, die entweder nur eingeschränkt in der Lage waren, die Schale der Ammoniten zu knacken, oder eine andere Strategie verfolgten.

Krebsscheren, ob nun die großen vorderen Chelipeden oder die feineren hinteren Pereiopoden, konnten Verletzungen, die derart lokal begrenzt gewesen waren, am ehesten verursachen. Besonders eryonide Dekapoden, wie *Coleia*, mit ihren elongaten, pinzetten-förmigen Scheren erscheinen prädestiniert für Verletzungen des Weichkörpers ohne Schalenverletzungen. Fischbisse dagegen sind eher ungenau positioniert und verletzen nicht wie eine Nadel oder Pinzette, sondern rissen große Teile des Weichkörpers entzwei. Darüberhinaus ist davon auszugehen, daß bei Fischattacken in der Regel die Schale mitverletzt wurde. Aus demselben Grund erscheinen auch Attacken von Cephalopoden unwahrscheinlich. Auch Nautiliden oder Coleoideen werden nicht in der Lage gewesen sein, gezielte Bereiche der Mündung zu verletzen ohne dabei die Schale zu beschädigen. Die Ausführungen schließen zwar nicht aus, daß einzelne Fälle von forma *verticata* auch auf solche Attacken zurückgehen, das *Gros* der Mundsaumverletzungen wird aber, wie KEUPP (1992) und KEUPP & ILG (1992) vermutet haben, auf Attacken von Krebsen zurückzuführen sein. Eryonide Krebse mit ihren zum Brechen der Schalen ungeeigneten Scheren kommen am ehesten als Verursacher von Mantelrandverletzungen in Frage. Erymide Krebse spielen statistisch gesehen nur in den Fällen eine Rolle, in denen die Schale ebenfalls verletzt wurde (d.h. in weniger als 10 % der hier beobachteten Fälle von forma *verticata*). Es könnte folgendes Szenario entworfen werden: Eryonide Krebse waren bodenbewohnende Formen. Im Falle einer spontanen Verteidigungs- / Angriffssituationen haben sich die Ammoniten daher wahrscheinlich von oben dem Krebs genähert. Die Krebse griffen mit ihren spitzen und scharfen Scheren nach dem ihnen zugewandten Mundrand des Ammoniten. Diese Situation mußte notwendigerweise die meisten Verletzungen an der Externseite und an den äußeren Flanken hinterlassen haben. Zweitens wird es häufiger vorgekommen sein, daß ein Eryonide einen Ammoniten ergreifen und festhalten konnte. Er wird dann ähnlich wie dies HOLLMANN (1969) beim rezenten Hummer beschrieb, seine Beute auf den Boden gedrückt gehalten haben. Die resultierenden Weichkörperverletzungen dürften dann tendenziell von der Mündungsform unabhängig gewesen sein. D.h. die Verletzungen fanden eher an zufälligen Positionen statt.

Die Verletzungspositionen des Mundsaumepithels sind wie schon die Verletzungspositionen einfacher Schalenverletzungen nicht zufällig über die Mündung verteilt (vgl. Abb. 24). Die überlieferten Verletzungen des Mundsaumepithels sind daher in ihrer Mehrzahl ganz offensichtlich Spuren von spontanen Verteidigungs- oder Angriffssituationen. Im Vergleich mit den Verletzungspositionen einfacher Schalenverletzungen liegt forma *verticata* bei den meisten Gattungen eher auf der Flanke. Dies trifft nicht für die Perisphinctiden des Oxfordiums zu. Bei diesen Formen liegt das Häufigkeitsmaximum deutlich auf dem Venter. *K. rabei* weist jedoch ein zweites deutliches Maximum auf dem äußeren Flankendrittel auf. Bei *Catacoeloceras*, *Dactylioceras*, *Quenstedtoceras* und *Kosmoceras* liegen die meisten Verletzungen auf der Flanke (vgl. Abb. 24). Wenn der Großteil dieser Verletzungen als Spuren von spontanen Kontakten mit eryoniden Dekapoden angesehen wird, kamen die Verletzungen beim Ergreifen der Ammoniten zustande. Dabei trafen die Krebse bei der einen Gattung eher den Venter, bei der anderen eher die Flanken. Aus der Datenmenge wird nicht ersichtlich, aus welchem Grund sich die Unterschiede in den Verteilungskurven ergeben. Es müssen wie schon bei der Erklärung der Schalenverletzungen (Kap. 5.2.1) multikausale Erklärungen gesucht werden. Im Gegensatz zu den Schalenverletzungen mußte für die Verteilung der Epithelverletzungen die Organisation des Weichkörpers eine entscheidende Rolle spielen. Diese ist heute nicht mehr nachzuvollziehen. Eine gewisse Rolle spielte sicherlich auch hier die Mündungsform. So fällt bei den Dactylioceraten wiederum das Häufigkeitsmaximum der Positionen von forma *verticata* mit dem Rippenspaltpunkt zusammen. Der Bereich des Rippenspaltpunktes war innerhalb des Schalenbildungszyklus, der von Hauptrippe zu Hauptrippe gerechnet wird, hauptsächlich eine exponierte Kante an der externen Flanke (vgl. Kap. 5.2.1). Bei den Kosmoceraten fällt das Häufigkeitsmaximum mit einem Bereich der Mündung zusammen, der weit vorgebaut und dadurch besonders exponiert ist.

Zusammenfassend läßt sich die Mehrzahl aller formae *verticatae* auf spontane Verteidigungs- / Angriffssituationen eryonider Krebse, die den Mundrand betrafen, zurückführen.

- Die Verletzungen des Mundsaumepithels ergeben ähnliche Verteilungskurven, wie die Schalenverletzungen. Die höchste Wahrscheinlichkeit, von Verletzungen getroffen zu werden, lag bei vielen Formen in einem Bereich auf der externen Flanke, einem Bereich also, der für Attacken durophager Feinde am exponiertesten war.
- Wenn die Verletzungen auf der externen Flanke besonders häufig waren, sollte angenommen werden, daß die Mündungsform dem in irgendeiner Weise angepaßt war. Dies ist ganz offensichtlich nicht der Fall. Es gibt keine Hinweise darauf, daß die häufig verletzten Mündungsabschnitte besser vor den Attacken der Eryoniden geschützt hätten.
- Daß die Mündungsformen Reaktionen auf die Attacken der Räuber gewesen seien, ist daher eher unwahrscheinlich. Der Zusammenhang zwischen präferierten Mündungspositionen und dem Berippungsmuster erscheint in diesem Zusammenhang eher als sekundärer Effekt des spezifischen Modus des Schalenzuwachses.

5. 3. Toleranzgrenzen

5. 3. 1. Maximale Verletzungstiefe

Die tiefsten Schalenverletzungen sind "Bandschnitte", die durch das geduldige Aufschälen von Dekapoden verursacht wurden. Es erscheint zwingend, daß die maximalen Verletzungstiefen bei Ammoniten mit langer Wohnkammer auftreten. Wenn nämlich eine Schalenverletzung, die vom Mundrand ausging, eine bestimmte Tiefe erreichte mußte sie für den Ammoniten lebensgefährlich werden. Das Tier fand keinen Halt mehr, lebenswichtige Organe waren Parasiten und Räubern schutzlos ausgeliefert. Je länger jedoch die Wohnkammer war, desto weiter erstreckte sich der gesamte Weichkörper. Lebensgefährliche Verletzungen waren dann potentiell erst in tieferen Bereichen der Wohnkammer möglich. Zudem war der Halt der Ammoniten in einer tiefen Röhre effektiver als in einer kurzen Wohnkammer. Die untersuchten longidomen Formen sind evolut, niedrigmündig und besitzen eine geringe Windungsexpansionsrate. Diese Gehäuseform hatte den Vorteil, daß sie gut gegen Feinde schützte, die ihre Opfer vom Mundrand her aufschälten (vgl. Kap. 5. 1.). Denn Flanken und Venter, die bei diesen Formen sehr schmal relativ zur Wohnkammerlänge sind, lenkten die Bruchlinien der Verletzung um und minimierten dadurch den Schaden an der Schale. Die Räuber gelangten dadurch nicht mit wenigen Bissen oder Scherengriffen an den Weichkörper, sondern sie mußten ihre Beute geduldig aufschälen.

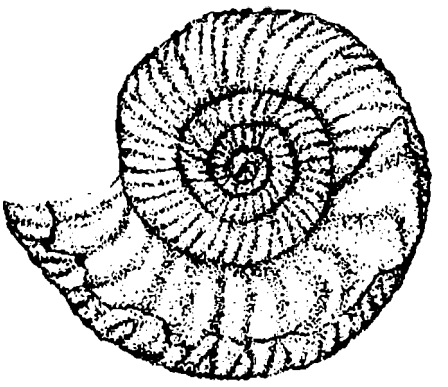


Abb. 25: *Kranaosphinctes rabei* (PA 11525) mit schlitzförmiger Verletzung >180° aboraler Reichweite. (ca. 1 ½ x natürliche Größe).

Erwartungsgemäß erscheinen in der Tab. 8 die tiefsten Verletzungen bei den longidomen Gattungen (Perisphinctiden, Dactylioceraten). Den Rekord stellt ein *Kranaosphinctes rabei* (PA 11525) (Abb. 25) mit einer extrem schmalen, schlitzförmigen Verletzung auf der Flanke. Diese ca. 180° zurückreichende Verletzung betraf etwa die Hälfte der gesamten Wohnkammerlänge. Aber auch bei *Kranaosphinctes subevolutus* und bei *Dactylioceras* kommen "Bandschnitte" vor, die tiefer als 150° vom Mündungsrand zurückreichen. Eine lange Wohnkammer läßt jedoch nicht zwingend auf eine hohe Toleranz tiefer Verletzungen schließen. Bei den sehr breitmündigen Perisphinctiden des Calloviums (vorwiegend *Grossouvria*) fehlen sehr tiefe Verletzungen völlig. Und bei den extrem breitmündigen *Catacoeloceras* und *Kranaosphinctes rabei* kommen schlitzförmige Verletzungen ebenfalls nur selten vor (vgl. Kap. 5. 1.). Die extrem tiefe Verletzung an dem *Kranaosphinctes rabei* (PA 11525) stellt daher eine absolute Ausnahme innerhalb dieser Gattung dar. Alle anderen "Bandschnitte" reichen nicht tiefer als 100° hinter den Mündungsrand zurück. Möglich wurde das Überleben des Tieres nur dadurch, daß die Verletzung ausschließlich die sehr schmale Flanke in Mitleidenschaft zog. Der Grund für dieses Phänomen wurde bereits unter Kap. 5. 1. erläutert. Schalenbrechende Räuber werden bei den breitmündigen Ammoniten, wenn sie Erfolg haben wollten, nicht die schmalen Flanken, sondern die breiten Venter aufgebrochen haben. Diese

Gattung	max. aborale Reichweite		max. Wohnkammerlänge
	in°	in % Wohnkammerlänge	
Perisphinctiden (Oxfordium)	180	49	370°
Dactylioceras	155	40	390°
Hildoceras	94	36	260°
Harpoceras	88	34	260°
Hecticoceras	85	34	250°
Quenstedtoceras	81	45	180°
Kosmoceras	73	37	200°
Pseudolioceras	51	23	220°
Catacoeloceras	51	14	360°
Perisphinctiden (Callovium)	47	13	360°

Tab. 8: Maximale aborale Reichweite von Schalenverletzungen im Vergleich mit max. auftretender Wohnkammerlänge.

Verletzungen waren für die betroffenen Ammoniten sehr gefährlich da sie große Bereiche der Wohnkammer öffneten. In der Regel werden die Räuber daher die Externseite aufgebrochen haben. Nur in Ausnahmefällen blieb die Verletzung auf die Flanke begrenzt. Auch die hochmündigen, brevi- bis mesodomen Gattungen wie z.B. *Pseudolioceras* tolerierten keine tiefen Verletzungen. Bei *Pseudolioceras* reicht die tiefste regenerierte Verletzung gerade 51° zurück. Neben der kürzeren Wohnkammer, wird die ungünstige Schalenform für die Empfindlichkeit gegenüber einem Schalenausbruch verantwortlich gewesen sein. Verletzungen, die die hohe Flanke trafen, konnten sehr schnell sehr gefährliche Ausmaße annehmen. Viele der hochmündigen Ammoniten hatten keine deutliche Skulptur. Dadurch konnten die Bruchkanten der Verletzungen nur schlecht umgelenkt werden (vgl. Kap. 5.1.). Tiefe und sehr tiefe Schalenverletzungen sind bei den hochmündigen Formen mit geringer Skulptur (*Harpoceras*, *Pseudolioceras*, *Hecticoceras*) aus diesem Grund signifikant häufiger als bei longidomen Formen (vgl. Tab. 8). Wenn ein durophager Räuber einen dieser hochmündigen Ammoniten einmal ergriff, war dessen Überlebensschance sehr viel geringer als bei einem longidomen Vertreter. Die Verletzung hatte in der Regel ein gefährlicheres Ausmaß und konnte noch dazu weniger gut toleriert werden.

Zusammenfassend muß konstatiert werden deutlich, daß die maximal regenerierbare Verletzungstiefe nicht durch einen einzelnen Faktor, wie etwa die Wohnkammerlänge bestimmt wird. Bei breitmündigen Formen, die sehr lange Wohnkammern besitzen, sind tiefe Verletzungen sehr selten und auch die maximale Verletzungstiefe bleibt bis auf Ausnahmen deutlich hinter den anderen Ammoniten zurück. Dies ist darauf zurückzuführen, daß die Schalenverletzungen bei den breitmündigen Ammoniten sehr viel schneller gefährliche Ausmaße annehmen konnten als bei den serpenticonen. Auch bei hochmündigen Formen konnten Verletzungen, die keine extreme aborale Reichweite hatten, aber die gesamte Flanke betrafen, schnell lebensbedrohliche Ausmaße annehmen. Die Gehäuseform muß daher neben der Wohnkammerlänge immer als wichtige begrenzende Größe für tiefe Verletzungen in Betracht gezogen werden. Tiefe "Bandschnitte" treten daher bevorzugt bei serpenticonen Formen mit rundem / (sub) quadratischem Windungsquerschnitt auf.

5. 3. 2. Maximaler Gewichtsverlust

Jeder Schalenverlust bedeutet auch einen Gewichtsverlust für das Tier. Anders als bei Gastropoden konnte für Ammoniten, die dem Griff des Räubers entschlüpften, der plötzliche Gewichtsverlust nach einer Schalenverletzung ein lebensentscheidend werden. Denn ein Ammonit fiel nicht wie eine Schnecke auf den Meeresgrund wenn er dem Räuber entglitt, sondern trieb in Richtung Meeresoberfläche. Dies bedeutet, daß er einem benthisch lebenden Räuber vorerst entkam. Andererseits mußte er für das weitere Überleben den plötzlichen Gewichtsverlust möglichst rasch wieder ausgleichen.

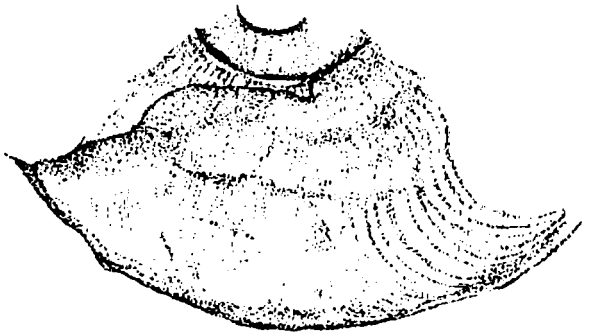


Abb. 26: *Hildoceras* (*Hildaites*) *serpentinum* (REINECKE), PA 10492, forma *substructa-verticata-pexa*: Größte beobachtete regenerierte Verletzung bei *Hildoceras*. Der Schalenverlust bei dieser Verletzung lag etwa bei 14 % der Gesamtschale. (etwa nat. Größe).

Das Auftreiben war im Gleichgewichtsapparat der Ammoniten begründet. Ammoniten besaßen mit dem gasgefüllten Phragmokon ein Organ, mit dem sie ihr spezifisches Gewicht regulieren konnten. In diesem Aspekt sind die Ammoniten dem rezenten *Nautilus* sehr ähnlich. *Nautilus* wird daher oftmals als Paradigma für die Gleichgewichtsregulierung der Ammoniten herangezogen.

Lange Zeit wurde angenommen, daß *Nautilus* mit dem Gas im Phragmokon seine spezifische bathymetrische Position steuert. Die Ideen, wie dies geschehen sollte, waren vielfältig. Die ursprüngliche Vorstellung war, daß *Nautilus* aktiv Gas in die Kammern pumpt (zurückgehend auf HOOK 1765, vgl. JACOBS 1992). MEIGEN (1870, S.29) vertrat die Annahme, die später auch auf die Ammoniten übertragen wurde (SCHMIDT 1925):

> "Die Möglichkeit des willkürlichen Steigens und Sinkens im Wasser liegt in dem Vorhandensein des in dem hinteren Theile der Wohnkammer befindlichen abgesperrten Luftraums von veränderlichem Volumen, das im Ganzen aber wenige Kubikcentimeter nicht zu überschreiten braucht."

Die Untersuchungen von DENTON & GILPIN-BROWN (1966) zeigten jedoch, daß die gasgefüllten Kammern von *Nautilus* im Unterdruck zur Umgebung stehen. Sie schlußfolgerten daher auf einen osmotischen Prozeß, der die Kammern sukzessive leert. Die Hypothese von DENTON & GILPIN-BROWN konnte von GREENWALD et al. (1982) grundsätzlich bestätigt werden. GREENWALD et al. (1982) konnten im Sipho von *Nautilus* ein Transportepithelium nachweisen, in welchem durch einen lokalen osmotischen Prozeß Flüssigkeit aus dem Phragmokon gepumpt wird. Mit diesem relativ langwierigen und einseitig gerichteten Prozeß war es nicht mehr möglich, die tägliche Tiefenmigration von *Nautilus* als vom Phragmokon gesteuert zu erklären. Vielmehr nutzt *Nautilus* den Gleichgewichtsapparat hauptsächlich, um die langfristige ontogenetische Gewichtszunahme auszugleichen (vgl. COLLINS et al. 1980). Trotzdem ist *Nautilus* in der Lage, die Flüssigkeitsmenge im Phragmokon in einem gewissen Rahmen kurzfristig zu verändern und damit auf plötzliche Ereignisse zu reagieren (WARD 1981a, WARD & GREENWALD 1981, WARD 1986). Diese Fähigkeit hat jedoch besonders beim adulten Tier ihre engen Grenzen. WARD (1986) konnte zeigen, daß kurzfristig die gesamte im Phragmokon enthaltene Flüssigkeitsmenge abgepumpt werden kann, um eine plötzliche Gewichtszunahme zu kompensieren. Beim adulten *Nautilus* beläuft sich diese Restflüssigkeit auf wenige Gramm in einem 160-180 cm^3 großem Phragmokon. Bei juvenilen Tieren ist der Flüssigkeitsgehalt im Phragmokon viel höher, da neu eingebaute Kammern in der Regel erst nach und nach leer gepumpt werden. Folglich ist die abpumpbare Flüssigkeitsmenge bei juvenilen Nautiloideen um ein vielfaches höher als bei adulten Tieren. Zu einer mehr oder weniger plötzlichen Gewichtszunahme kann es nach der Nahrungsaufnahme oder durch Epökenaufwuchs kommen. Epöken auf Ammonitenschalen sind keine Seltenheit. Spätestens seit SCHINDEWOLF (1934) und MEISCHNER (1968) ist bekannt, daß sich viele dieser Organismen zu Lebzeiten der Ammoniten auf den Gehäusen angesiedelt hatten. HEPTONSTALL (1970) quantifizierte das Gewicht von *syn-vivo* Epöken eines *Buchiceras* und stellte fest, daß dieser Ammonit eine große Flüssigkeitsmenge in seinem Phragmokon besessen haben muß, um das zusätzliche Gewicht kompensieren zu können. Viel problematischer als die Kompensation einer unerwarteten Gewichtszunahme erscheint die Kompensation einer plötzlichen Gewichtsabnahme, wie sie nach größeren Schalenverletzungen auftrat. Um eine Gewichtsabnahme zu kompensieren, müßte *Nautilus* Flüssigkeit in das Phragmokon zurückführen. Im Rahmen des akzeptierten osmotischen Modells ist ein solcher Vor-

gang nicht erklärbar. Trotzdem konnte von WARD (1986) gezeigt werden, daß *Nautilus* kurzfristig maximal ca. 5g Flüssigkeit in die Kammern zurückführen kann. Der Gewichtsverlust ist bei *Nautilus* daher ein wichtiger begrenzender Faktor für den maximalen Schalenverlust. Wenn die Schalenverletzung entsprechend groß ist, treibt das Tier an die Wasseroberfläche auf und ist dort bis zu seinem (wahrscheinlich) schnellen Tod gefangen. Analog dazu müßte bei den Ammoniten der jeweils größte beobachtete regenerierte Schalenverlust den maximal kompensierbaren Gewichtsverlust nahekommen.

KEUPP (1997b) deutete bereits an, daß der tolerierbare (d.h. regenerierbare) Schalenverlust bei einigen Ammoniten sehr viel höher gewesen sein muß als beim rezenten *Nautilus*. Er konnte jedoch keine quantitativen Angaben über den Schalenverlust der betroffenen Ammoniten machen. Am vorliegenden Material werden diese Beobachtungen noch einmal bestätigt. Gerade die tiefen Bandschnitte der serpenticonen Ammoniten, aber auch große Verletzungen auf den Flanken der hochmündigen Formen scheinen sehr viel größere relative Ausmaße besessen zu haben, als wir sie vom rezenten *Nautilus* kennen. Der absolute maximale Schalenverlust wurde daher bei einigen Formen bestimmt (*Dactylioceras athleticum* PA 2182, Abb. 29, *Harpoceras* [*Hildaites*] *serpentinum*, PA 10492, Abb. 26, Taf. Abb. c, *Hecticoceras* [*Putealiceras*] *arkelli* PA 5348, Abb. 27 und *Lithacoceras torquatiforme* PA 10675, Abb. 30). Dazu wurde die Oberfläche des verletzten Bereiches digitalisiert und mittels einer Dreiecksvermaschung berechnet. Wenn die mittlere Schalendicke an der verletzten Stelle bekannt war, konnte das Volumen des Schalenbruchstückes bestimmt werden.

Abb. 27: *Hecticoceras* (*P.*) *arkelli* ZEISS, PA 5348, forma *substructa*: Größte bei *Hecticoceras* beobachtete regenerierte Verletzung. Der Schalenverlust bei dieser Veletzung betrug etwa 15 % von der Gesamtschale. x 3.5.

Damit die Ergebnisse vergleichbar werden, muß der Schalenverlust als relativer Wert dargestellt werden. Dafür bieten sich zwei Möglichkeiten an. Die einfachere Möglichkeit ist es, den Schalenverlust prozentual zur Gesamtschale auszudrücken. Wenn man davon ausgeht, daß der verletzte Ammonit den plötzlichen Gewichtsverlust nur dadurch ausgleichen konnte, daß er ins gasgefüllte Phragmokon Flüssigkeit einfüllt, dann ergibt sich eine zweite Darstellungsform: Der Schalenverlust wird ausgedrückt mit der Flüssigkeitsmenge (in % zum Phragmokonvolumen) die es zu seiner Kompensation brauchte. Im ersten Fall wird es notwendig, das Schalengewicht zu ermitteln, im zweiten Fall wird das Phragmokonvolumen benötigt. Beide Methoden setzen Volumenberechnungen am Ammonitengehäusen voraus.

Volumenberechnungen an Ammonitengehäusen sind auf verschiedenen Wegen möglich. Die meist angewandte Möglichkeit geht von der Spirale der Ammonitenschale aus. Hier war es MOSELEY (1838), der die grundlegende Arbeit verfaßte. Von MOSELEY stammen eine Reihe von Volumenformeln für Mollusken, die später von RAUP & CHAMBERLAIN (1967) leicht abgewandelt wurden, um mit den zuvor von RAUP (1967) eingeführten metrischen Parametern rechnen zu können. Damit wurden praktische Volumenberechnungen möglich, die später unter anderen von SAUNDERS & SHAPIRO (1986) durchgeführt wurden. Zuvor hatte bereits TRUEMAN (1941) Volumenberechnungen an Ammoniten durchgeführt. Dazu entwarf er eine Volumenformel, die von RAUP & CHAMBERLAIN (1967) mit der MOSELEY-Gleichung verglichen wurde. Es stellte sich heraus, daß die TRUEMAN-Formel lediglich in einem begrenzten Bereich hinreichend genaue Ergebnisse liefert. Zudem mußte HEPTONSTALL (1970) einige Korrekturen an den Berechnungen von TRUEMAN (1941) vornehmen, da inzwischen genauere Dichtewerte für Weichkörper und Schale von *Nautilus* bekannt waren. Eine anderer Versuch stammte von EBEL (1983), der die Volumina ausgehend von fiktiven spiralig aufgerollten Körpern berechnete. Die Volumenberechnungen von EBEL (1983, 1990) blieben jedoch mit ihren stark abstrahierten Ammonitengehäusen recht ungenau und sind entsprechend umstritten (WESTERMANN 1993). Ein völlig anderer Weg wurde von STONE (1997) eingeschlagen, der die Oberflächen und Volumina anhand einer *"whorl by whorl"* Methode berechnet. Diese auf Differentialgleichungen beruhende, eher

theoretisch orientierte Methode ist ebenfalls schlecht dafür geeignet, praktische Berechnungen am fossilen Material durchzuführen. Dazu eignet sich am besten die Volumenformel (Gleichung 1) von RAUP & CHAMBERLAIN (1967), die entwickelt worden ist, um praktische Untersuchungen zu ermöglichen. Mit ihr wird das Volumen eines spiralig aufgerollten Kegels berechnet, dessen Grundfläche durch die Fläche der Apertur (K) bestimmt ist. Die Spirale wird durch die Windungsexpansionsrate (W), die totale angulare Länge (θ) über die Drehachse und durch R_α, den Abstand des Schwerpunktes der Spirale von der Drehachse, ausgedrückt. Alle Variablen der Gleichung sind recht einfach am Material zu messen, bzw. zu berechnen.

$$V = \frac{2}{3}\pi\left(\frac{KR_\alpha}{\ln W}\right)(1 - W^{-3\theta/2\pi}) \quad \textbf{Gleichung 1}$$

Das Volumen des Ammoniten wird als Zwischenschritt benötigt, um das Volumen der Schale bestimmen zu können. Wenn nämlich die Fläche der Schale im Querschliff bekannt ist, dann kann durch eine einfache Differenz der Volumina von $K_{\text{mit Schale}}$ minus $K_{\text{ohne Schale}}$ das Schalenvolumen berechnet werden.

Da die untersuchten Ammoniten eine Skulptur besitzen, birgt diese einfache Rechnung einen Fehler: Denn skulpturierte Gehäuse weisen an unterschiedlichen Querschnitt-Positionen unterschiedliche Aperturflächen auf. Das Problem kann für einfache Skulpturen (Berippung) gelöst werden. Rippen können vereinfacht als radial verlaufende gedämpfte Sinuswellen der Schale angesehen werden. Da die Querschnitte immer in irgendeinem Winkel zur Berippung verlaufen, repräsentieren sie einen Mittelwert zwischen Aperturfläche des Rippenbergs und des Rippentals. Für die Bestimmung des Schalenvolumens hat dieser Fehler jedoch keinen Einfluß, da hier ausschließlich die Differenz der beiden Querschnittsflächen in die Berechnung eingeht. Trotzdem verändert sich mit zunehmender Berippung die Schalenfläche und folglich das Schalenvolumen. Der Einfluß der Berippung kann durch eine Skulpturfaktor (F_s) ausgedrückt werden. er berechnet sich aus dem Verhältnis der Längen zwischen einer glatten Schale, die auf eine Spirale aufgerollt ist, zu einer spezifisch gewellten Schale:

$$F_s = \frac{ls}{lo} \quad \textbf{Gleichung 2}$$

Wobei mit lo die Kurvenlänge$_{\text{ohne Skulptur}}$ und mit ls die Kurvenlänge$_{\text{mit Skulptur}}$ bezeichnet wird. ls kann als Integral dargestellt werden:

$$ls = \int_0^{\theta} \sqrt{1 + \left[\frac{d}{dx} ae^{-zx}\sin(bx)\right]^2}\, dx \quad \textbf{Gleichung 3}$$

Die Sinuskurve wird durch a, die mittlere Rippenhöhe des Ammoniten (angegeben als relativer Wert bezogen auf den zugehörigen Schalenradius) und b, die Anzahl der Rippen pro Umgang bestimmt. Der Faktor z bestimmt die Dämpfung der Kurve und wurde hier willkürlich mit 0. 1 festgelegt. Wenn die Berippung durch Haupt- und Sekundärrippen gekennzeichnet war, wurde der Skulpturfaktor entsprechend der Verteilung beider Berippungstypen über die Windung durch einen Durchschnittswert ausgedrückt. Mit diesem Skulpturfaktor kann man der Skulptur einfach berippter Formen annähernd gerecht werden. Fehler ergeben sich dadurch, daß die Berippung niemals exakt radial verläuft und keine ideale Sinuskurve darstellt. Weiterhin ist die Dämpfung (z) lediglich grob geschätzt. Da sich der Skulpturfaktor der untersuchten Exemplare in einer Spannbreite zwischen 1. 04 und 1. 12 bewegt, ist der Fehler, auf das Gesamtvolumen bezogen nicht signifikant. Der wichtigste Parameter für die Berechnung des Schalenvolumens ist selbstverständlich die Schalendicke der untersuchten Exemplare. REYMENT (1958) stellte fest, daß durch diagenetische Prozesse die Schalendicke bei der Substitution von Aragonit durch Kalzit halbiert werden kann. Für drei der vier verletzten Formen standen Modellexemplare zur Verfügung, deren Schale aragonitisch erhalten war und keine Anzeichen von Umkristallisation zeigten. Von *Dactylioceras* liegt ein Modellexemplar (Fundort Whitby) vor, dessen Schale kalzitisch umkristallisiert ist. Bei einem Exemplar von Whitby ist im Bereich einer regenerierten Schalenverletzung lokal die original aragonitische Schale erhalten geblieben (vgl. Kap. 5. 1.). An diesen Exemplaren wird sichtbar, daß es am Material Whitby zu keiner signifikanten diagenetischen Verringerung der Schalendicke gekommen ist. Es wird daher

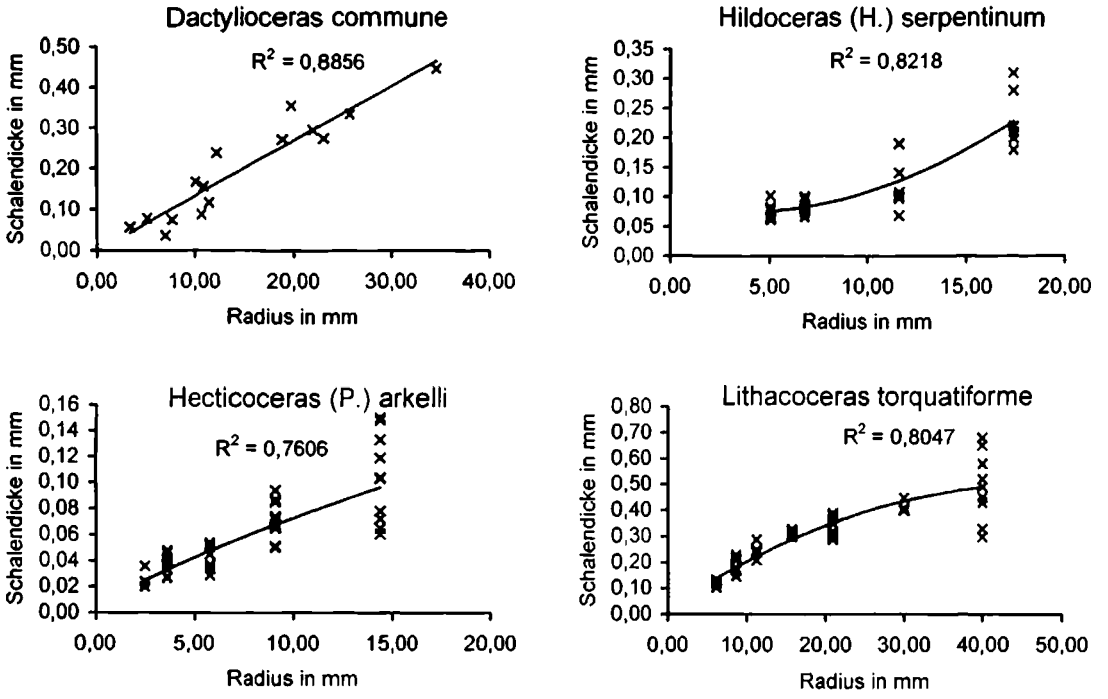


Abb. 28: Entwicklung der Schalendicke der vier untersuchten Gattungen. Die hohe Varianz der Werte ist Effekt der, über den Mündungsverlauf variierenden Schalendicke. Die Flanken weisen häufig die größten Schalendicken auf.

Gattung	W	r_a in cm	Schalenverlust in cm^3	F_S	Schalenvolumen in cm^3	Schalenverlust in %
Dactylioceras	1,56	3,61	0,6190	1,120	5,03	**12,3**
Hildoceras (H.)	2,11	2,31	0,4008	1,036	2,79	**14,4**
Hecticoceras (P.)	2,54	0,86	0,0040	1,010	0,027	**14,6**
Lithacoceras	1,83	3,20	0,4432	1,092	2,22	**19,9**
Nautilus*						**~4**

Tab. 9: Maximal tolerierbarer Schalenverlust in % der gesamten Schale. (* Nach WARD 1986 sind max. 5g Flüssigkeit ins Phragmokon rückfüllbar, dem entsprechen im Meerwasser etwa 3 cm^2 Schale. Die Schale eines adulten *Nautilus* hat ein Volumen von ca. 80 cm^3). **W:** Windungsexpansionsrate, **r_a:** Radius des Flächenschwerpunktes der Apertur an der Verletzungsstelle.

vorausgesetzt, daß die gemessenen Schalendicken den ursprünglichen Werten entsprechen.

Zum Schalenvolumen muß das Volumen von Siphonalröhre und Septen hinzugerechnet werden. SAUNDERS & SHAPIRO (1985) korrigierten mit einen "Septalfaktor" das errechnete Schalenvolumen. Dieser "Septalfaktor" geht ursprünglich auf TRUEMAN (1941) zurück, der an drei mesozoischen Gattungen (u.a. *Dactylioceras commune*) das Gewicht von Septen und Siphonalröhre ermittelte. SAUNDERS & SHAPIRO (1985) konnten an paläozoischen Ammoniten einen identischen Anteil von Septen und Sipho am Gesamt-Schalenvolumen errechnen. Der Siphonalfaktor wird hier unverändert mit 1. 06 von SAUNDERS & SHAPIRO (1985) für die Berechnung übernommen. Um die Volumina der verletzten Exemplare aufgrund der Gleichung 1 zu berechnen, hätten diese quer zum Median aufgeschnitten werden müssen. Damit das Sammlungsmaterial geschont wird, wurden jeweils (soweit es nötig war) unverletzte Exemplare der gleichen Art zersägt und exemplarisch deren K-Werte und Schalendicken an verschiedenen Radien gemessen. Anhand der resultierenden Kurven konnten die entsprechenden K-Werte und Schalendicken der verletzten Exemplare extrapoliert werden.

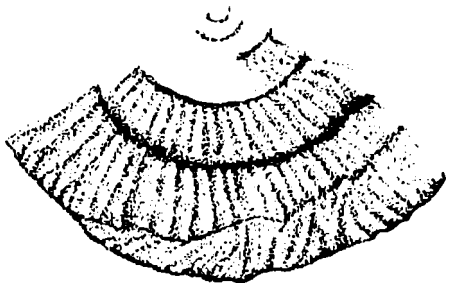


Abb. 29: *Dactylioceras commune* (SOWERBY), PA 2182, mit ventralem "Bandschlitz". Größte bei *Dactylioceras* beobachtete regenerierte Verletzung. Der Schalenverlust betrug bei dieser Verletzung in etwa 12 % der Gesamtschale. (etwa nat. Größe).

Mit der Gleichung 1 konnten nun die Schalenvolumina berechnet werden, welche anschließend mit dem Skulptur- und Septalfaktor korrigiert wurden (vgl. Tab. 9). Wenn schließlich das Schalenvolumen und das Volumen der verlorengegangenen Schale bekannt ist, können die Werte miteinander verglichen werden. Die Tabelle 9 zeigt die Ergebnisse der Berechnung.

Diese Berechnungsmethode ist sehr arbeitsaufwendig und ihre Ergebnisse bleiben durch schwer kalkulierbare Faktoren wie unregelmäßige Skulptur, Mündungsdifferenzierungen fehlerhaft. Es ist daher angebracht, eine Methode zu erarbeiten, die es möglich macht, den Schalenverlust nach einer Verletzung auf einfacherem Wege abzuschätzen. Hier sei die folgende Möglichkeit vorgeschlagen: Es ist relativ leicht abzuschätzen, wieviel Grad an Schale der letzten Windung verlorengegangen wären, wenn der Schalenverlust durch eine wie auch immer gestaltete Schalenverletzung auf beide Seiten der gesamten Windung verteilt würde. Wenn beispielsweise eine Schalenverletzung an einem hochmündigen Ammoniten die gesamte Flanke mit einer Verletzungstiefe von 90° betraf, dann würde dies einem Schalenverlust von ca. 45° über die gesamte Windung entsprechen. Dieser Wert läßt sich bei verschiedensten Morphotypen einfach abschätzen. Wenn die Schale der Ammoniten einen Zylinder darstellte, der entlang einer logarithmischen Spirale aufgerollt ist, dann könnte die Höhe des Zylinders durch die Länge der Spiralkurve ausgedrückt werden. Die Länge der Spiralkurve ist proportional zum entsprechenden Radius der Kurve und zu dem Volumen des entsprechenden Zylinders. Wenn nun R proportional der Kurvenlänge und letztlich proportional dem Schalenvolumen ist, dann kann gesagt werden:

$$100(R_g - R_v) / R_g = 100(VS_g - VS_v) / VS_g$$

Gleichung 4

wobei R_g der Radius der Spiralkurve an der Mündung, R_v der Radius der Spiralkurve am Ende der virtuellen Verletzung, und VS_g das gesamte Schalenvolumen und VS_v das Schalenvolumen nach der Verletzung darstellen. Mit dem ersten Teil der Gleichung 4 läßt sich der prozentuale Anteil der verlorengegangen Schale annähernd ermitteln. Denn R_g und R_v können theoretisch am betreffenden Exemplar gemessen werden. Die resultierende Formel zur abschätzenden Berechnung lautet dann:

$$\text{Schalenverlust in \%} = 100\,(R_g - R_v) / R_g$$

Gleichung 5

Sie gibt den Schalenverlust in % von der Gesamtschale an. Da die Differenz von R_g und R_v oftmals nur minimal ist und die Radien am Exemplar nur recht ungenau gemessen werden können ist es angebracht, den R_v über die Windungsexpansionsrate zu berechnen. Dazu kann auf die Formel der logarithmischen Spirale zurückgegriffen werden. Der Radius (R) der logarithmischen Kurve läßt sich mit dem Anfangswert der Spirale (a) durch den der Größenmaßstab festgelegt wird, durch die Spiralenkonstante (k) und den laufenden Winkel (θ) berechnen:

$$R = ae^{k\theta}$$ **Gleichung 6**

Der Anfangswert der Spirale ist für unsere Berechnungen unerheblich, da hier lediglich die relativen Werte benötigt werden. Er kann also mit dem Wert "1" festgelegt werden. Die Spiralenkonstante (k) ist eine andere Ausdruckform der Windungsexpansionrate (W). Nach HAARLÄNDER (1952) ist der Quotient (q) zwischen zwei Radien mit dem Abstand von 360° (q):

$$q = e^{k(\pi/2)}$$ **Gleichung 7**

Dieser Quotient entspricht der Windungsexpansionsrate (W) von RAUP (1967). Folglich wäre k mit der Gleichung 8 zu ermitteln.

$$k = \frac{2\ln(W)}{\pi}$$ **Gleichung 8**

Damit läßt sich R_v mit den uns bekannten Parametern W und θ problemlos über die Gleichung 6 ermitteln.

Gattung	Geschätzter max. Schalenverlust (in % von Gesamtschale)
Dactylioceras	13
H. (Hildaites)	17
H. (Putealiceras)	10
Lithacoceras	21

Tab. 10: Schalenverlust geschätzt nach Gleichung 5. Durchschnittlicher relativer Fehler bezogen auf die Werte nach der Gleichung 1 (Tab. 9): 0,17.

Ein Vergleich der Ergebnisse in Tabelle 9 mit den abgeschätzten Ergebnissen (Tab. 10) zeigt, wie nahe die Werte beieinander liegen. Mit einem prozentualen Fehler von durchschnittlich 17 % kann die Methode allerdings nicht mehr, als halbquantitative Ergebnisse liefern. Sie reicht jedoch aus, um generelle Trends abschätzen zu können. Die Genauigkeit der Schätzung ist im Wesentlichen vom sorgsamen Abschätzen des Schalen verlustes, verteilt auf den gesamten Windungsquerschnitt, abhängig.

Eine andere Möglichkeit den Gewichtsverlust zu vergleichen ergibt sich unter der Annahme, daß der Ammonit im annähernden Schwebegleichgewicht lebten. Das Gewicht der Schale, des Weichkörpers und, wenn vorhanden, der Aptychen mußte unter dieser Voraussetzung vom gasgefüllten Hohlraum des Phragmokons im Meerwasser getragen werden. HEPTONSTALL (1970) konnte zeigen, daß die von ihm untersuchten Ammoniten sehr viel mehr Phragmokonvolumen besessen haben, als zum Erzeugen eines entsprechenden Auftriebs nötig gewesen wäre. Er schließt daraus, daß ein Großteil des Phragmokonvolumens mit Flüssigkeit gefüllt war, um das Tier im Schwebegleichgewicht zu halten. WARD (1979) stand diesen Berechnungen skeptisch gegenüber, konnte er doch zeigen, daß beim rezenten *Nautilus* der Flüssigkeitsgehalt im Phragmokon im Laufe der Ontogenese drastisch sinkt. Beträgt sie beim juvenilen Tier bis zu 32 % des Phragmokonvolumens (ca. 15 % des Schalengewichtes), so geht die Kammerflüssigkeit beim adulten Tier gegen Null. Adulte Tiere haben demnach ein relativ zum Schalengewicht kleineres Phragmokonvolumen als juvenile Tiere. Ein Vergleich, der auf dem Phragmokonvolumen beruht, muß aus dieser Sicht problematisch sein, wenn er nicht ausschließlich mit adulten Tieren rechnet. Unter den Ammoniten mit maximalem regeneriertem Schalenverlust fand sich nur ein Exemplar, das zum Zeitpunkt der Verletzung adult war, ein *Dactylioceras* (PA 2182, Abb. 29). Die Schale besitzt den typischen verdickten Mundsaum und gedrängte letzte Septen. Um das Gewicht des Tieres zu bestimmen, muß die Schalendichte und die Weichkörperdichte der Ammoniten bekannt sein. Beides kann mit letzter Sicherheit nicht mehr nachvollzogen werden. Von *Nautilus* wissen wir, daß er eine Schalendichte von etwa 2. 62 g/cm^2 besitzt (RAYMENT 1958). Für Weichkörperdichte und Dichte der Coelomflüssigkeit werden von WARD (1986) Werte zwischen 1. 02 g/cm^2 und 1.068 g/cm^2 angegeben. HEWITT et al. (1999) rechneten bei Belemniten mit einer Weichkörperdichte von Durchschnittlich 1. 05 g/cm^2. SAUNDERS & SHAPIRO (1986) gaben 1. 055 g/cm^2 an und lagen damit im mittleren Bereich. Dieser Wert wurde für die vorliegende Untersuchung übernommen.

Das Volumen des Weichkörpers wird unter der Annahme ermittelt, das Tier würde die gesamte Wohnkammer ausfüllen. Damit errechnet man einen Maximalwert, der wenn man sich darüber bewußt ist, daß das Tier eher kleiner gewesen sein könnte, entsprechend nach unten korrigiert werden kann. Das Wohnkammervolumen ergibt sich aus der Differenz zwischen Gesamtvolumen des Ammoniten minus dem Schalenvolumen und dem Volumen des Phragmokons. Auch das Volumen des Phragmokons wurde mit der Gleichung 1 berechnet. Dazu mußten K und R_α am letzten Septum des Phragmokons ermittelt werden. Vom resultierenden Volumen wurde der Anteil von Septen und Sipho abgezogen. Das Gewicht des Tieres berechnet sich aus der Summe von Schalen- und Weichkörpergewicht, der Auftrieb aus der Differenz vom Gewicht des verdrängten Wassers minus dem Gesamtgewicht (vgl. Tab. 11).

Der Auftrieb müßte Null sein, wenn das Tier im Gleichgewicht gestanden hat und müßte einen negativen Wert ergeben, wenn das Tier schwerer als das umgebene Meerwasser war.

Gattung	Schalengewicht in g	Gewicht des Aptychus in g	Gewicht des Weichkörpers in g	Phragmokonvolumen in g	Auftrieb in g
Dactylioceras	14,75	-	0,60	13,02	3,17
Hildoceras (*H.*)	7,30	0,13	0,61	7,64	2,66
Hecticoceras (*P.*)	0,071	-	0,003	0,064	0,020
Lithacoceras	5,82	-	2,34	12,96	7,42

Tab. 11: Gewicht und Auftrieb der untersuchten Exemplare.

Der Auftrieb müßte schließlich negativ sein, wenn das Tier mit einem Flüssigkeitsgehalt im Phragmokon seine Auftriebssituation regeln konnte. Für *Dactylioceras* ergab sich, daß es ca. 23 % seines Phragmokons mit Flüssigkeit gefüllt haben müßte, damit es im Schwebegleichgewicht stand. Dieses Ergebnis bestätigt den Wert, den HEPTONSTALL (1970) für *Dactylioceras commune* durch die Korrektur der Angaben von TRUEMAN (1941) ermittelte (22.3 % des Phragmokonvolumens).

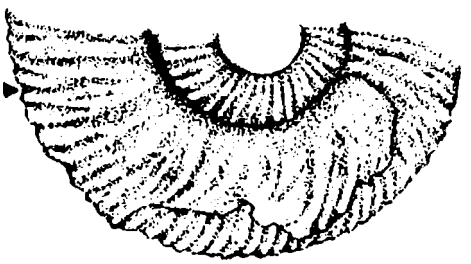


Abb. 30: *Lithacoceras torquatiforme* COLLIGNON, PA 10675, forma *substructa*: Größte beobachtete regenerierte Verletzung unter den Perisphincten des Oxfordiums von Madagaskar. Der Schalenverlust bei dieser verletzung lag etwa bei 20 % von der Gesamtschale. (etwa nat. Größe)

Das Phragmokon adulter Dactylioceraten war demnach im Gegensatz zum adulten *Nautilus*, dessen Phragmokon beinahe leer ist, zu ca. einem Fünftel mit Flüssigkeit gefüllt. Um den Gewichtsverlust durch die Schalenverletzung kurzfristig regenerieren zu können, mußte *Dactylioceras* Flüssigkeit in sein Phragmokon zurückfluten. Da das Volumen des regenerierten Schalenbruchstücks bekannt ist, kann der Gewichtsverlust bestimmt werden. Bei *Dactylioceras* PA 2182 müßte die Flüssigkeitsmenge, die es zur Kompensation dieses Gewichtsverlustes benötigte, ca. 8 % seines Phragmokonvolumens ausmachen. Dies ist deutlich mehr als der rezente *Nautilus* kompensieren kann. WARD (1986) ermittelte, daß *Nautilus* nicht mehr als 5 g Gewichtsverlust tolerieren kann. Da ein adulter *Nautilus* ein Phragmokonvolumen von mehr als 160 cm^3 besitzt, würde ein Gewichtsverlust von 5 g durch ein Flüssigkeitsvolumen ausgeglichen werden, das nicht mehr als 3 % des Phragmokonvolumens ausmacht. Die Fähigkeit, einen Gewichtsverlust zu kompensieren, war demnach bei *Dactylioceras* mehr als doppelt so hoch wie bei *Nautilus*. In der Tabelle 11 wird deutlich, daß *Dactylioceras* keinesfalls ein Extremfall unter den Ammoniten darstellt. Mit einem Schalenverlust von maximal ca. 12 % toleriert *Dactylioceras* Gewichtsverluste vergleichsweise schlecht. Bei *Lithacoceras* wurde ein Schalenverlust gemessen, der etwa das Doppelte von dem bei *Dactylioceras* und mehr als das vierfache von dem bei *Nautilus* beträgt. Wieviel Flüssigkeit mußten die anderen untersuchten Gattungen in ihr Phragmokon zurückfluten, damit der Gewichtsverlust ausgeglichen werden konnte?

Die Ergebnisse der Berechnungen werden in Tab. 11 und 12 deutlich. Wie bereits erwähnt, traten die maximalen Verletzungen bei diesen Formen in der Wachstumsphase auf. Es ist daher davon auszugehen, daß sie ein relativ größeres Phragmokon besessen haben, und der Flüssigkeitsgehalt im Phragmokon entsprechend größer war als bei adulten Tieren. Zudem tritt bei der Berechnung ein gewisser Fehler auf, da die Wohnkammerlänge nur noch angenähert bestimmt werden kann. Die Werte der Tab. 11 und 12 suggerieren daher eine Genauigkeit, die es in dieser Form unmöglich geben kann und sollten eher in ihrer Tendenz aufgegriffen werden.

Aufgrund der geringen Anzahl an Messungen die Aussagefähigkeit der Ergebnisse relativ begrenzt. Wenn die hier vorgefundenen maximalen Schalenverluste tatsächlich den maximal tolerablen Schalenverlusten der betreffenden Ammoniten nahekommen, dann läßt sich

Gattung	Vol. % Flüssigkeit im Phragmokon bei Auftrieb=0	Vol. % Flüssigkeit die mutmaßlich rückgefüllt werden können
Dactylioceras	24,3	7,8
Hildoceras (*H.*)	34,8	8,3
Hecticoceras (*P.*)	31,1	9,7
Lithacoceras	57,3	5,4
*Nautilus**	2-32	3
Sepia~	14-27	6

Tab. 12: Prozentuale Anteil an Flüssigkeit im Phragmokon bei neutralem Gleichgewicht und prozentualer Anteil Flüssigkeit der Rückgefüllt werden kann (vgl.Text). * Daten nach WARD (1979, 1986) (Nach WARD 1979 kann der adulte *Nautilus* bis zu 7g Flüssigkeit im Phragmokon besitzen. Nach Ward 1986 kann *Nautilus* bis zu 5g Flüssigkeit ins Phragmokon rückfüllen. Das Phragmokonvolumen eines adulten *Nautilus* beträgt ca. 160 cm^3) ~ Daten nach DENTON & GILPIN-BROWN (1973).

zumindest resumieren, daß bei allen Exemplaren die Menge an Flüssigkeit, die theoretisch ins Phragmokon rückgeführt werden müßte, um eine Kompensation des Gewichtsverlustes zu bewirken, auf ca. 10 % beschränkt gewesen zu sein scheint. Wenn das zutrifft, stellte auch bei den Ammoniten ein zu hoher Gewichtsverlust nach einer Verletzung eine reale Lebensbedrohung dar. Nicht die Fähigkeit, schnell neue Schale zu bilden oder der Verlust der schützenden Wohnkammerwandung war nach einer großen Verletzung lebensbedrohend, sondern in erster Linie der Gewichtsverlust. Jedoch konnten Ammoniten einen Gewichtsverlust deutlich besser tolerierten als *Nautilus*. Sie mußten dazu im Maximalfall ca. 10 % (bei *Lithacoceras*) des gesamten Phragmokonvolumens mit Flüssigkeit füllen um in eine neutrale Gleichgewichtslage zu gelangen. Die Dimension des Flüssigkeitsgehaltes im Phragmokon und die Fähigkeit, Flüssigkeit ins Phragmokon zurückzuführen, ähneln damit mehr den Werten, die wir vom Schulp rezenter Sepien kennen (DENTON & GILPIN-BROWN 1973). Sepien variieren ihr Körpergewicht innerhalb eines Tagesrhythmus um den entsprechenden Anforderungen gerecht zu werden. Am Tage schlafen die Tiere am Meeresboden oder leicht im Sand eingegraben, in der Nacht gehen sie in der freien Wassersäule auf die Jagd nach Kleintieren und Fischen. Dazu benötigen sie ein nahezu neutrales Gleichgewicht. Ihren Auftrieb verändern sie, indem sie den Flüssigkeitsgehalt im Phragmokon variieren (nach DENTON & GILPIN-BROWN 1973 durch eine Flüssigkeitsveränderung von 6 % des Phragmokonvolumens). Es scheint demnach durchaus möglich, daß auch die Ammoniten ihren Flüssigkeitsgehalt entsprechend aktiv steuern konnten.

Die Fähigkeit, plötzlich erhebliche Gewichtsverluste zu kompensieren, weist auf einen deutlich effektiveren Gleichgewichtsapparat der Ammonoideen gegenüber *Nautilus*. Bis *dato* ist ungeklärt, auf welche Art und Weise *Nautilus* den Flüssigkeitsrücktransport realisiert, mit dem er einen plötzlichen Gewichtsverlust kompensiert. Die enge Toleranz des Flüssigkeitsrücktransportes (3 % des Phragmokonvolumens), die *Nautilus* besitzt, könnte darauf deuten, daß bei ihm die Flüssigkeit ausschließlich durch eine Art "Pufferprozeß" zurückgeführt wird. Ohne daß eine aktive Unterstützung des Rückflusses nötig wäre, könnte eine geringe Menge Flüssigkeit in den leicht im Unterdruck befindlichen Hohlraum des Phragmokons eindringen, wenn die osmotische Pumpe nach einem traumatischen Ereignis unterbrochen wäre. DANIEL et al. (1997) machten für den Flüssigkeitsrücktransport bei Ammonoideen und *Nautilus* einen Mechanismus verantwortlich, der einem "Pufferprozeß" gleichkommt. Die Autoren fanden heraus, daß entgegen den Erwartungen eine erhöhte Komplexität der Septeneinfaltung nicht im Zusammenhang mit der Gehäusestabilität im Sinne einer Verringerung der Implosionsgefahr des Phragmokons steht. Auf der Suche nach alternativen Funktionen der Septen- und Suturkomplexität stießen sie auf die ungeklärte Frage des Flüssigkeits-Rücktransportes. Bei kompliziert verfalteten Septen, so die Autoren, erhöht sich die Septenoberfläche und der Abstand zwischen den Flüssigkeitsoberflächen verringert sich signifikant. Dadurch ergibt sich eine extrem erhöhte Oberflächenspannung auf der Restflüssigkeit

im Septalraum bzw. der Pellicula. Bei ausbleibender osmotischer Pumpe könne die hohe Oberflächenspannung in einer Art "Löschpapiereffekt" eine gewisse Flüssigkeitsmenge zurück in das Phragmokon ziehen. Dieser "Löschpapiereffekt" dürfte bei den Ammonoideen durch die Existenz von hydrophilen organischen Phragmen in den Kammern noch zusätzlich verstärkt worden sein (vgl. WEITSCHAT & BANDEL 1991). Die Arbeit von DANIEL et al. (1997) schließt mit der Vermutung, daß Ammoniten aufgrund ihrer komplex gefalteten Septen besser in der Lage gewesen wären, Flüssigkeit ins Phragmokon zurückzuführen als *Nautilus*. Die vorliegenden Berechnungen bestätigen die Vermutungen der Autoren. Ein Zusammenhang von Suturkomplexität und toleriertem Schalenverlust läßt sich aufgrund der geringen Datenmenge jedoch nicht nachweisen. Das erhöhte Potential an Oberflächenspannung im Ammoniten-Phragmokon hat den zusätzlichen Effekt, daß in den vielen Einfältelungen und Nischen der Kammern der Ammoniten-Phragmokone die Flüssigkeit durch ihre Oberflächenspannung gefangen blieb und nur gegen diese abgepumpt werden konnte (KULICKI & MUTVEI 1988). Dieses zusätzliche Flüssigkeitsreservoire könnte den Ammoniten als mobiler Ballast gedient haben. Gestützt wird diese These wiederum durch die Gleichgewichtsberechnungen. Sowohl HEPTONSTALL (1970), als auch die eigenen Berechnungen konnten einwandfrei nachweisen, daß die Ammoniten eine Restflüssigkeit in ihrem Phragmokon benötigten, um im hydrostatischen Gleichgewicht zu bleiben.

SEILACHER & LABARBERA (1995) propagierten demgegenüber ein Modell der Gleichgewichtsregulierung, das nicht mit der Änderung des Flüssigkeitsgehaltes im Phragmokon, sondern mit einer Druckänderung des auftriebgebenden Gases arbeitet. Die Autoren gehen davon aus, daß vor dem ersten Septum ein gasgefüllter Hohlraum lag, dessen Volumen durch Muskelkraft manipuliert werden konnte. Wenn das Volumen, bzw. der Gasdruck verändert wurde, so die Vorstellung, dann stieg das Tier in der Wassersäule auf bzw. sank ab. Dieses Modell entspricht, ohne daß dies SEILACHER & LABARBERA (1995) erwähnten, bis auf Details dem Modell von MEIGEN (1870) für *Nautilus*. Der Prozeß der Gleichgewichtsregulierung treibt sich nach einem initialem Moment selbst an. MEIGEN (1870: 31) schrieb dazu:

> "Ist die Bewegung einmal in Gang gebracht, so setzt sie sich von selbst fort, da alsdann ja die drückende Wassersäule immer größer resp. immer kleiner wird."

SEILACHER & LABARBERA (1995: 494) verglichen das Ammonitengehäuse mit der Spielzeugfigur des "Kartesischen Tauchers":

> "Once initiated, sinking continues without pressure inrease on the side of the tumb, because at everey deeper level ambient water pressure increases and results in further sinking."

Der einzige Unterschied, der sich zu MEIGEN (1870) ergibt, besteht darin, daß die Autoren die "Schwimmblase" vom restlichen Phragmokon entkoppeln mußten. Dies brauchte MEIGEN (1870) nicht, wußte er doch nicht, daß die Kammern im Phragmokon von *Nautilus* im Unterdruck zur Umgebung stehen (DENTON & GILPIN-BROWN 1966). Wenn SEILACHER & LABARBERA (1995) konsequenterweise einen aktiven Gassekretionsmechanismus bei den Ammoniten forderten, dann müßte dies ohne eine entsprechende Entkoppelung des Phragmokons die osmotisch gesteuerte Kammerentleerung hinfällig machen. Aber selbst wenn eine Entkopplung des präseptalen Hohlraumes vom Phragmokon stattgefunden hätte, müßte nach dem Sinn einer derart aufwendigen Investition gefragt werden. Wozu sollte die osmotische Kammerentleerung im Phragmokon aufrecht erhalten werden, wenn das Phragmokon doch sehr viel effektiver und schneller durch eine Gasdrüse entleert werden konnte? Bereits in der neugebildeten Kammer müßte sich nach kurzer Zeit eine Gasblase befinden, damit die Druckregulierung wirksam werden konnte. Ganz abgesehen davon, welche Schwierigkeiten bei diesem Szenario für das Wachstum der Ammoniten (vgl. SEILACHER & LABARBERA 1995: 503) und die Muskelanheftung (vgl. JACOBS 1996) auftreten würden, hätte dies dramatische Auswirkungen für die Auftriebssituation der Ammoniten. Wenn die Ammoniten zusätzlich zum gasgefüllten Phragmokon von einer gasgefüllten "Schwimmblase" getragen würden, dann kämen sie mit einem sehr viel kleineren Phragmokon aus. Sie hätten damit die Möglichkeit, eine größere Wohnkammer oder eine massivere Schale auszubilden. Beides Investitionen, die ihnen in Anbetracht ihrer vielen Feinde sehr viel genützt hätten. Positive Auftriebswerte, wie sie sich in der vorliegenden Arbeit durch die Gleichung von RAUP & CHAMBERLAIN 1967 ergeben (und wie sie bereits von HEPTONSTALL 1970 durch Korrektur der TRUEMAN 1941- Werte ermittelt wurden) widersprechen den Erwartungen, die

sich aus dem Konzept des kartesischen Tauchers ergeben. Die Ammoniten besaßen ein (relativ zum Gesamtgewicht) größeres Phragmokon als *Nautilus*. Ein Phragmokon, das mit Flüssigkeitsmengen von über 20 % gefüllt sein mußte, um den Ammoniten im neutralen Gleichgewicht zu halten, wäre nach diesem Modell sinnlos. Wenn hingegen die Flüssigkeit im osmotisch geleerten Phragmokon als variable Ballastmasse diente, dann realisierte ein großes Phragmokon einen größtmöglichen Toleranzspielraum für die Gleichgewichtsregulierung.

Zusammenfassend stützen die Berechnungen dieser Arbeit das Modell von DANIEL et al. (1997). Nach diesem Modell regelten die Ammoniten ihr spezifisches Gewicht, wie *Nautilus*, langfristig mit Hilfe des osmotisch geregelten Gasvolumens im Phragmokon. In einem gegenüber *Nautilus* größerem Toleranzspielraum war es den Ammoniten möglich, auch auf unerwartete und kurzfristige Gewichtsveränderungen zu reagieren. Dazu konnten sie die im Phragmokon verbliebene Flüssigkeit forciert abpumpen oder aber einen gewissen Anteil zurückfluten. Die Flüssigkeitsrückführung wurde mutmaßlich durch die Oberflächenspannung der im Phragmokon verbliebenen Restflüssigkeit gesteuert. Eine große innere Kammeroberfläche ermöglichte eine möglichst hohe Effizienz. Ob jedoch ein tatsächlicher Zusammenhang zwischen relativer innerer Kammeroberfläche und Gleichgewichtsspielraum lag, kann anhand des geringen Datenmaterials nicht nachgewiesen werden. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung lassen vermuten, daß die Ammoniten ihre Gleichgewichtssituation, ähnlich wie die rezenten Sepien kurzfristig entsprechend den Anforderungen regulieren konnten.

5. 4. Regenerationsverhalten

5. 4. 1. Regeneration von Schalenverletzungen

Im Normalfall verheilte ein Ammonit eine Schalenverletzung wie jeder andere schalentragende Mollusk: Er kittete direkt an die Bruchstelle eine neue Schale an und unterfing die Bruchkante durch die folgenden Perlmuttlagen (vgl. Abb. 11). Die bei dieser Form der Regeneration entstehende Erscheinung wird seit HÖLDER (1977) als forma *substructa* bezeichnet (vgl. Kap. 4. 2.1). Der Terminus "*substructa*" benennt den Vorgang des Unterfangens als Spezifikum dieser Regenerationsform. Die Unterkante der verletzten Schale dient dabei als Matrix für die neu angesetzte Schale. Es ist wahrscheinlich, daß bei der Reparatur der Schale ein Optimum zwischen Stabilität und Schalenmasse angestrebt wurde. Wenn nämlich die neugebildete Schale an einem zu schmalen Streifen unter der Verletzung ansetzte, dann entstand zwangsläufig ein Schwachpunkt in der Belastbarkeit. Wenn die Verletzung zu großzügig mit neuer Schale ausgekleidet wurde, dann wurde der benötigte Energieaufwand unverhältnismäßig hoch. Bei den meisten Ammoniten scheint diese Regel tatsächlich zuzutreffen. Bei den *Hildoceratacean*, bei *Quenstedtoceras*, *Hecticoceras* und den Perisphinctiden wurde die neue Schale keilförmig in einem schmalen Streifen unter den Rand der Bruchkante angesetzt. Der untergesetzte Keil zeichnet bei diesen Formen den Verletzungsrand sehr genau nach. Die Kosmoceraten verheilten ihre Schalenverletzungen dagegen eher extensiv. Sie unterfingen weite Bereiche der Schale in der gesamten Region der Verletzung und dies mit einer dicken reparierenden Schale. Diese Schale deckelt Skulpturelemente intern ab. Dadurch wird auf den Steinkernen der Verletzungsrand oftmals unkenntlich, eine scharfe Bruchkante ist nicht mehr zu erkennen. Der Bereich um die Verletzung kennzeichnet sich durch Skulpturlosigkeit (vgl. Abb. 31, Taf. Abb. d, f,) oder durch eine scheinbar chaotische Skulptur. Auch bei den Dactylioceraten kommt es oftmals vor, daß die Schale ab einem bestimmten Bereich hinter der Verletzung über die gesamte Windung verstärkt wird. Auf dem Steinkern ergibt sich dadurch eine scheinbare Einschnürung und eine abgeschwächte Skulptur (vgl. Taf. Abb. d). Nun ist zu beachten, daß die Dactylioceraten ohnehin eine verdoppelte Schale besitzen. D.h. unter dem äußeren kompletten Schalenzyklus mit Periostrakum, äußerer Prismenschicht, Perlmuttschicht und innerer Prismenschicht setzten die Dactylioceraten regulär einen vollständigen zweiten Zyklus mit äußerer Prismenschicht, Perlmuttschicht und innerer Prismenschicht (HOWARTH 1975). Diese innere Schale kleidet nicht die gesamte Wohnkammer aus, sondern reicht nur mit einer ventralen Spitze bis zur Mündung. Von dieser Spitze verläuft sie als Keil in einem Winkel von 45° bis zum Umbilikus in die Wohnkammer zurück. Es ist unklar, auf welche Weise die innere Schale angelegt wurde.

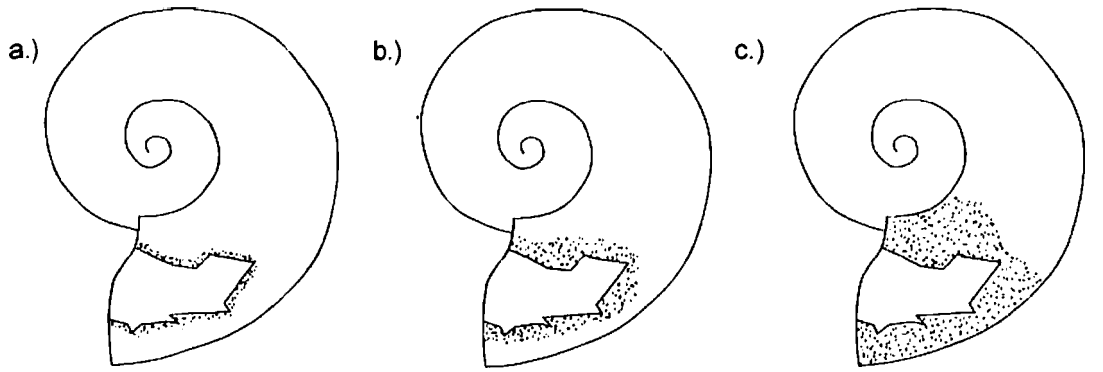


Abb. 31: Intensität des Unterfangens mit neuer Schale: a) bei Hildoceratiden, *Quenstedtoceras*, *Hecticoceras* und Perisphinctiden, b) bei *Kosmoceras*, c) bei *Dactylioceras* (schematisch). Gepunkteter Bereich markiert den mit regenerierender Schale unterfangenen Bereich.

Eine Verdoppelung der mineralisierenden Mantelfalten wäre zwar denkbar, wahrscheinlicher ist jedoch, daß die Dactylioceraten die Mineralisation der beiden Schalenzyklen mit ein und demselben Epithelium, jedoch zu unterschiedlichen Zeiten bewerkstelligten. Dies könnte auf verschiedene Lebensphasen hindeuten: In der Aktivphase des Organismus wurde die äußere Schale mineralisiert, in der Ruhephase die auskleidende innere Schale. Für Schalenverletzungen bedeutet dies, daß *Dactylioceras* in vielen Fällen eine doppelte Schale zu regenerieren hatte. Leider erlaubt uns der Erhaltungszustand des vorliegenden Materials nicht, beide Schalenzyklen zu unterscheiden, so daß bei der Rekonstruktion des Heilungsvorganges auf andere Hinweise zurückgegriffen werden muß. Einige Hinweise auf den Regenerationsvorgang ergeben sich dadurch, daß wir in vielen Fällen die Entwicklung des interimistischen Mundrandes nachzeichnen können. Wir sind damit in der Lage, die unterschiedlichen Regenerationsphasen zu erkennen. Möglich wird dies dadurch, daß Schalenskulptur allein vom Mundrandepithel erzeugt werden kann. Denn nur vom Mundrandepithel wird das Periostrakum gebildet, welches die formgebende Matrix für die Kalkschale bildet (KULICKI 1996). Es ist bekannt, daß bei den Ammoniten nahezu alle Skulpturelemente mundrandparallel angelegt wurden (CHECA & WESTERMANN 1988, BUCHER et al. 1996). Damit läßt sich feststellen, inwieweit es den Ammoniten möglich war, ihren Mundrand nach einer Verletzung zurückzuziehen und auf welche Weise sie ihren Weichkörper zurückzogen. Wenn nämlich die Skulptur und / oder Wachstumslinien anfänglich an den Verletzungsrand angepaßt waren, wie dies bei den Ammoniten die Regel ist, dann muß dies bedeuten, daß sie nicht ihren gesamten Weichkörper zurückzogen, sondern allenfalls das Mundrandepithel. Dazu mußte dies gedehnt werden, was zu einer Verzerrung der Skulpturelemente führte (vgl. Abb. 32c, 33b, Taf. Abb. o).

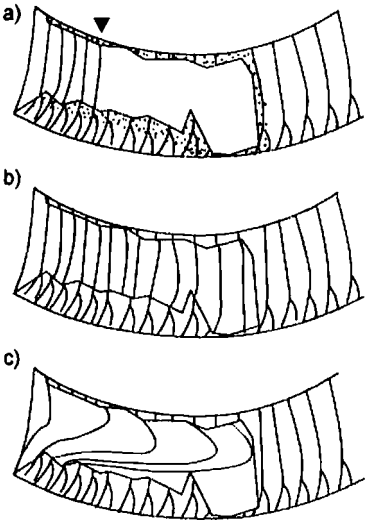


Abb. 32: Regenerationsphänomene bei *Dactylioceras* (schematisch): a) Skulptur der regenerierten Schale setzt erst im vorderen Bereich der Verletzung ein (schwarzes Dreieck) der hintere Bereich ist skulpturlos. Der gepunktete Bereich markiert den Bereich mit unterfangender Schale. b) regenerierende Schale ist bis in die gesamte Tiefe der Verletzung mit regulärer Skulptur entwickelt. c) regenerierte Schale mit verzerrter Skulptur.

Wenn die Wachstumslinien nicht verzerrt wurden (Abb. 33a), was im Rahmen der untersuchten Taxa lediglich bei den Dactylioceraten und Perisphinctiden vorkommen kann, dann muß dies bedeuten, daß der gesamte Weichkörper zurückgezogen wurde, ohne daß eine Verzerrung des Mundrandepithels nötig war. Die maximale Reichweite von skulpturierter Schale in die Verletzung zurück muß also in jedem Fall auch der Fähigkeit ent-

sprechen, das Mundrandepithel oder den gesamten Weichkörper zurückzuziehen bzw. zu dehnen. Bei Ammoniten, die nicht in der Lage waren, den gesamten Weichkörper in die Wohnkammer zurückzuziehen, und dies waren alle Hildoceraten, Pseudolioceraten, Harpoceraten und *Quenstedtoceras*, *Hecticoceras* und *Kosmoceras*, dokumentieren die tiefsten Verletzungen gleichzeitig die maximale Fähigkeit, ihr Mundrandepithelium zu dehnen. Bei *Harpoceras* kommt es jedoch in seltenen Fällen vor, daß das Mundrandepithel bei der Regeneration der verletzten Schale nicht zum tiefsten Punkt der Verletzung gezogen wurde (Taf. Abb. b, c). Sichtbar wird dies dadurch, daß die reguläre Skulptur, die durch Anwachstreifen gekennzeichnet ist, erst im vordersten Bereich der Verletzung einsetzt. Die tiefen Bereiche der Schalenverletzung wurden mit einer Schale verheilt, die eine feine unregelmäßige Riffelung aufweist, deren reguläre Skulptur jedoch fehlt. Offensichtlich spiegelt diese Riffelung die interimistischen Wachstumsfronten der vom Mantelgewebe hinter der Mantelkante unregelmäßig ausgeschiedenen Schale wieder. Bei Ammoniten, die in der Lage waren ihren gesamten Weichkörper zurückzuziehen, markiert der Beginn von skulpturierter Schale im Bereich der regenerierten Verletzung den Punkt, bis zu dem der Ammonit seinen Weichkörper zurückzog. Die Perisphinctiden zogen ihren Weichkörper nach einer Schalenverletzung generell bis zum tiefsten Punkt der Verletzung zurück - im beobachteten Maximalfall also bis 180° hinter den interimistischen Mundrand (Abb. 25). Dagegen machten die Dactylioceraten von ihrer Fähigkeit, sich bis zum tiefsten Punkt der Verletzung zurückzuziehen, nur in Einzelfällen Gebrauch. Von den tiefen Verletzungen zeigten die meisten eine regenerierte Schale, die nur bis etwa 35°-45° hinter den interimistischen Mundrand regelmäßig entwickelt war. Hinter diesem Bereich ist die regenerierte Schale unregelmäßig ausgebildet, sie zeigt flache Beulen und Gruben oder eine völlig fehlende Skulptur (vgl. Abb. 32a, Taf. Abb. d).

Nur in zwei Fällen (PA 2808, PA 2182, Abb. 29) reicht bei *Dactylioceras* eine regulär ausgebildete regenerierte Schale bei tiefen Verletzungen bis zum tiefsten Punkt der Verletzung bei maximal etwa 110°. Wenn weiter oben angenommen wird, daß die sekundäre Schale der Dactylioceraten während der Ruhephasen mineralisiert wurde, dann

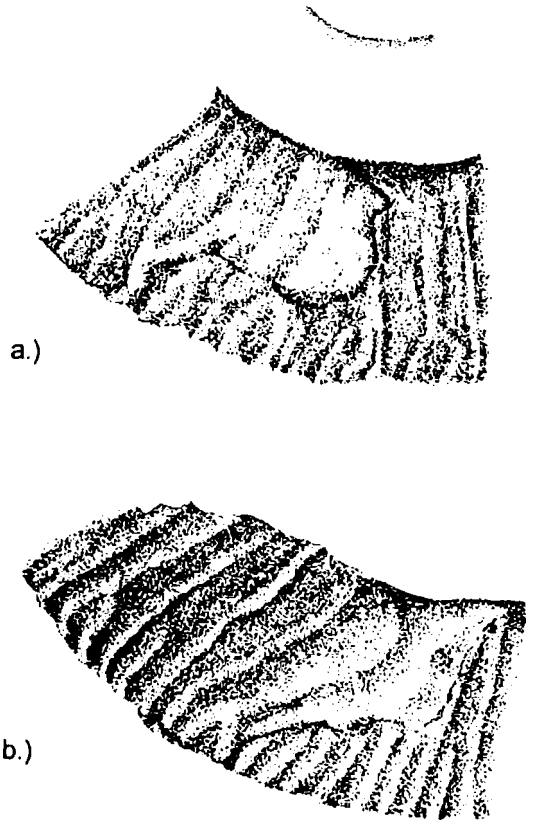


Abb. 33: a) *Dactylioceras* mit regenerierter Schalenverletzung ohne Skulpturverzerrung (*Dactylioceras commune*, PA 627), b) *Dactylioceras* mit regenerierter Schalenverletzung mit Skulpturverzerrung (*Dactylioceras commune*, PA 1073) Maßstab: ca. 2:1.

macht diese Vorzugsposition einen Sinn: Die sekundäre Schale endet keilförmig an der Mündung und verläuft in einem Winkel von 45° zum Umbilikus zurück. Diese Linie markiert die Position des Mantelrandes während der mutmaßlichen Ruhephasen. Es ergibt sich folglich ein keilförmiger Bereich von 0°bis ca. 50° hinter dem Mündungsrand, an dem das Mantelepithelium in der Ruhephase nicht an der Schale heftete. Dieser Bereich deckt sich in etwa mit der Vorzugsposition für den Beginn der skulpturierten Schale der Regeneration. Möglicherweise hatte es *Dactylioceras* bei den meisten tiefen Verletzungen nicht nötig, sich bis zum tiefsten Punkt der Verletzung zurückzuziehen. Statt dessen konnte das verletzte Tier von seiner Ruheposition die neue Schale ansetzen, auch wenn im hinteren Bereich der Weichkörper zeitweise schutzlos seinen Feinden ausgeliefert war. Ausgehend von dieser Rückzugsposition mineralisierte das Mundrandepithel beinahe über die gesamte Breite eine neue Schale - daher die

Gattung	Skulpturverzerrungen nach Schalenverletzungen in %
Catacoeloceras	0
Dactylioceras	0
Hildoceras	6
Harpoceras	10
Pseudolioceras	7
Quenstedtoceras	4
Kosmoceras	2
*Hecticoceras**	-
Perisphinctiden (Callovium)	0
Perisphinctiden (Oxfordium)	0

Tab. 13. Häufigkeit von Skulpturverzerrungen nach Schalenverletzungen (in % aller Fälle der forma *substructa*). * Aufgrund der schwachen Skulptur von *Hecticoceras* sind keine aussagekräftigen Ergebnisse möglich.

scheinbare Einschnürung auf dem Steinkern ab Beginn der neuen skulpturierten Schale. Im hinteren Teil der Verletzung wurde, offenbar ähnlich wie wir es von rezenten Gastropoden kennen (z.B. SALEUDDIN 1971, BLACKWELDER & WATABE 1977), vom Mantelepithelium spontan Schale mineralisiert, ohne daß ein Periostrakum ausgeschieden werden konnte, also ohne daß eine geregelte Skulpturierung möglich wäre. Bei Ammoniten, die nicht ihren gesamten Weichkörper zum tiefsten Punkt der Verletzung zurückzogen, sondern ihr Mantelepithelium dehnten, mußte dagegen ein gewisser zeitlicher Ausgleich bei der Schalenbildung erfolgen. Die unverletzt gebliebenen Bereiche des Peristoms mußten gebremst, die verletzten Bereiche forciert weitergebaut werden. Dies wird besonders bei den Hildoceraten sichtbar. Die Schale der Hildoceraten weist deutliche Wachstumsstreifen auf. Wenn man davon ausgeht, daß die Wachstumsstreifen Isochronen der Wachstumsposition darstellen, dann können sie als Maß für das Schalenwachstum gelten. Im Bereich von Verletzungen sind die Wachstumsstreifen deutlich weitständiger, während sie an den unverletzten Bereichen des interimistischen Mundrandes zur Zeit der Regeneration der Verletzung extrem engständig werden und erst wieder mit der Ausheilung der Verletzung einen normalen Abstand erreichen (vgl. Taf. Abb. a). Im Bereich der Verletzung konnten diese Ammoniten ihre Kalkausscheidung folglich zeitweise erhöhen, während sie im Bereich der unverletzten Schale gedrosselt wurde. Bei den Dactylioceraten dagegen verlief die Kalkausscheidung über das gesamte Mundrandepithelium im gleichen Ausmaß.

Die Verzerrungen des Mundrandepithels in Folge einer Schalenverletzung führte zu zeitweiligen Skulpturverschiebung, die nicht als Ausdruck der "*compensation ornamentale*" *sensu* GUEX (1967) mißverstanden werden darf. Denn skulpturelle Kompensation bezieht sich definitionsgemäß ausschließlich auf die Kompensation verletzter Bereiche des Mantelrandepithels. Aufgrund der oben beschriebenen Besonderheiten bei der Verheilung der Bruchstellen kam es lediglich bei den untersuchten mesodomen Ammoniten zur zeitweiligen Skulpturverzerrungen im Lauf der Regeneration (vgl. Tab. 13.). Wenn nämlich die Verletzungen mit dem Rückzug des gesamten Weichkörpers regeneriert werden konnten, wie bei den longidomen Ammoniten, dann ist eine Verzerrung des Mundrandepithels mit allen ihren Folgeerscheinungen nicht nötig gewesen. Die Beeinträchtigung der Funktionstüchtigkeit der Schale durch einen zeitweise verschobenen, verdoppelten oder fehlenden Kiel / Skulpturelemente war relativ gering, da der Windungsquerschnitt nur minimal gestört wurde (vgl. Taf. Abb. o, p, q, r). Die Skulpturelemente wurden im Verlauf der Regeneration bei einem unveränderten Windungsverlauf auf einer undeformierten Röhre verschoben.

Eine seltene Folgeerscheinung von Verletzungen bei Dactylioceraten scheint die Bildung von verstärkten Muskelansatzleisten gewesen zu sein. Bei 6 Dactylioceraten kommt es im Bereich der Nabelkante und / oder auf der ventralen Mittellinie zur Bildung von internen leistenförmigen Schalenverstärkungen. Auf dem Steinkern prägt sich diese Leiste als schmale Furche ab. Bei der Untersuchung eines vollständig erhaltenen Exemplares (PA 1119, *Collina* sp.) zeigt sich, daß diese Leisten nicht bis an den Mündungsrand heranreichten, sondern im hinteren Drittel der

Wohnkammer endeten (vgl. Abb. 24). Die ventrale Verstärkung reicht dabei etwa 90°, die Verstärkungen am Umbilikus etwa 105° in die Wohnkammer hinein. Trotz der Ähnlichkeit mit forma *semiverticata* liegt hier ein völlig anderes Phänomen vor (vgl. KEUPP 1997: 257). JORDAN (1968) beschrieb anhand von dunklen Bändern auf Pyritsteinkernen Muskelansatzstellen im Bereich des Umbilikus und des Venter ("paarige Muskelansatz-Strukturen" bzw. "Sipho-Struktur"). Er interpretiert die paarigen Muskelansatz-Strukturen wie auch die Sipho-Struktur als Ansatzflächen für die Retraktormuskeln des Ammoniten. Die leistenförmigen Schalenverstärkungen betreffen genau die von JORDAN beschriebenen Bereiche. Es kann daher davon ausgegangen werden, daß die Verstärkungen im Bereich der Muskelansatzstellen stattgefunden haben. Als Ursache für die anomale Verstärkung mag zumindest teilweise die Reaktion auf eine Verletzung gelten. Unter den 6 Dactylioceraten mit leistenförmigen Schalenverstärkungen fanden sich fünf Exemplare, bei denen sich etwa eine Wohnkammerlänge in Wachstumsrichtung, ausgehend vom Beginn der Verstärkung, eine Schalenverletzungen (forma *substructa*) befindet. (Bei dem sechsten Exemplar ist erhaltungsbedingt keine Aussage möglich.). Die Schalenverletzung muß bei den Dactylioceraten in irgendeiner Weise die Muskelanheftung beeinflußt haben. Denkbar wäre eine verstärkte oder veränderte Mineralisation aufgrund einer Wachstumshemmung an der Apertur, die eine erhöhte (vielleicht permanente) Anforderung an die Retraktormuskeln darstellte. Ganz ähnliche Erscheinungen wurden von DAGYS & KEUPP (1998) an sibirischen Ceratiten und an einem *Hecticoceras* (*Lunuloceras*) von Villers-sur-Mer beschrieben. Auch hier liegen interne Schalenverstärkungen im Bereich von Muskelsansatzstellen. DAGYS & KEUPP (1998) wiesen darauf hin, daß die Erscheinung, die bereits zu taxonomischen Fehlbeurteilungen geführt hat, nicht unbedingt eine traumatische Ursache haben muß, sondern möglicherweise auf ökologische Bedingungen oder auf den Fossilisationsvorgang zurückgeführt werden kann. Verstärkte Muskelansatzstellen im Zusammenhang mit Schalenverletzungen traten unter allen untersuchten Gattungen nur bei den Dactylioceraten auf. Dies könnte die These stützen, daß diese Tiere einen Weichkörper besaßen, der sich mit kräftigen Retraktormuskeln weit in die Wohnkammer zurückziehen konnten. Da

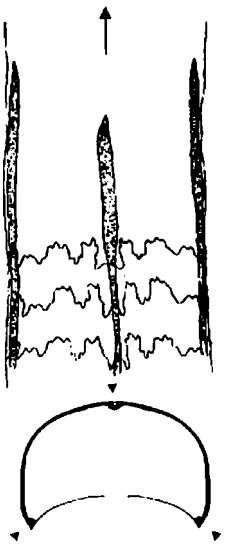


Abb. 34: Skizze der internen Schalenverstärkungen (punktiert), die bei einigen Dactylioceratiden auftreten. Sie werden als Verstärkungen der Muskelansatzstellen interpretiert (siehe Text). oben: Ansicht der Windung von ventral (Pfeil markiert Wachstumsrichtung), zu beachten sind die Ausweitungen am Beginn der Wohnkammer, die Strukturen verlieren sich im hinteren Drittel der Wohnkammer, unten. Ansicht des Windungsquerschnittes (Dreiecke markieren die Strukturen). Nicht maßstäblich.

Abb. 35: *Divisiosphinctes besairiei* COLLIGNON, PA 11235, forma *inflata*: Der Mantelrand hat sich nicht bis zur Verletzungstelle, die hinter der Mündung lag, zurückgezogen. Die reparierende Schale ist aufgebläht und skulpturlos. x 2.

diese "Muskelansatzleisten" bei den Dactylioceraten an anderen Fundorten sehr viel häufiger und ohne Zusammenhang mit Schalenverletzungen auftreten (H. KEUPP, mündl. Mitt.), muß davon ausgegangen werden, daß die Erhaltung dieser Leisten fossilisationsbedingt sein kann. Eine andere Folgeerscheinung von Schalenverletzungen kann die forma *inflata* sein. Das Symptom stellt vermutlich die Folge eines Parasiteneinfalls in die Verletzung dar. Bei der forma *inflata* wurde die regenerierende Schale stark aufgewölbt und blasenförmig über dem verletzten Bereich neu angelegt. Charakteristisch für die forma *inflata*

Gattung	Anteil von forma *verticata* an allen Verletzungen	skulpturelle Kompensation nach verl. Mundrandepithel	
	in %	Fälle	in %
Catacoeloceras	*29*	4	18
Dactylioceras	*23*	21	17
Hildoceras	*5*	3	(75)
Harpoceras	*8*	1	(13)
Pseudolioceras	*2*	0	(0)
Quenstedtoceras	*18*	3	(5)
Kosmoceras	*21*	0	0
*Hecticoceras**	*7*	-	-
Perisphinctiden (Callovium)	26	0	0
Perisphinctiden (Oxfordium)	35	17	12

Tab. 14: Skulpturelle Kompensation nach verletztem Mundrandepithel (forma *verticata*). Die in Klammern gesetzten Werte beruhen auf einer Menge von jeweils weniger als 10 Fällen forma *verticata*. (* Aufgrund der Erhaltungsbedingungen und der schwachen Skulptur kann keine sichere Aussage gemacht werden.

ist, daß sie ausschließlich nach Verletzungen auftritt, die die hinteren Bereiche der Wohnkammer betrafen (LEHMANN 1975, KEUPP 1995). Die aufgeblähte Schale wurde meist nicht vom Mundrandepithel gebildet, sondern vom Epithel der hinteren Bereiche des Mantels (vgl. Kap. 4.2.1.). Die Regenerationserscheinung kann als Merkmal einer gewissen Robustheit gegenüber widrigen Umständen gelten, auch wenn sie lediglich eine passive Reaktion auf eine innerliche Erkrankung bleibt. Die forma ist recht selten, sie trat vereinzelt bei Dactylioceraten (6 Fälle), bei Perisphinctiden des Oxfords (3 Fälle) und bei den Harpoceraten (1 Fall) auf. Bei longidomen Formen ist sie folglich am ehesten zu erwarten. Dies mag damit zusammenhängen, daß diese Formen aufgrund ihrer Fähigkeit, sich tief ins Gehäuse zurückzuziehen, tiefe Verletzungen besser tolerierten.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß es unter den bearbeiteten Ammoniten unterschiedliche Regenerationsmodi von Schalenverletzungen gegeben hat. Einige Formen zogen ihren gesamten Weichkörper zum tiefsten Punkt der Verletzung zurück und setzten eine neue Schale an, andere verzerrten lediglich ihr Mundrandepithel entlang der Schalenverletzung. Letztere Methode führte im Verlauf der Regeneration zu Erscheinungen, die die Lebensqualität des betroffenen Tieres zeitweise oder dauernd einschränkten. Zur ersten Methode griffen die longidomen Formen (Dactylioceraten und Perisphinctiden). Diese Formen scheinen parasitäre Erkrankungen des offenliegenden Mantelepithels besser toleriert zu haben. Die untersuchten mesodomen Ammoniten verzerrten ihr Mundrandepithel im Laufe der Regeneration entlang der Bruchkante der Verletzung. Diese Verzerrung führte teilweise zur temporären Verlagerung von Skulpturelementen. Da jedoch der Windungsquerschnitt nur minimal in Mitleidenschaft gezogen wurde, kann davon ausgegangen werden, daß diese Folgeerscheinungen die Lebensqualität der betroffenen Tiere nur wenig beeinträchtigte. Die Dactylioceraten und Perisphinctiden waren insgesamt jedoch deutlich besser auf die Folgeerscheinungen räuberischer Attacken eingestellt als die untersuchten mesodomen Formen.

5. 4. 2. Regeneration von Verletzungen des Mundrandepithels

Verletzungen des Mundrandepithels verlangen eine andere Regenerationstechnik als einfache Schalenverletzungen. Ganz offensichtlich konnte einmal zerstörtes Mantelrandgewebe bei den Ammoniten nicht problemlos wieder neu gebildet werden, denn vielfach haben sich, ähnlich wie wir es an rezenten Gastropoden beobachten können (vgl. z.B. KEUPP 1992), Narben gebildet, in deren Bereich eine normale Schalenbildung nicht mehr möglich war. Die Folgeerscheinung waren Störungen im Schalenbau, wie forma *verticata*, forma *pexa* oder forma *cicatricarinata* und verschiedene Varianten der skulpturellen Kompensation. Von den 124 Dactylioceraten, die forma *verticata* oder *pexa* aufwiesen, konnten ganze 17 Exemplare (14 %) die Narbe im Laufe des Wachstums vollständig verheilen. Von den 122 Perisphinctiden des

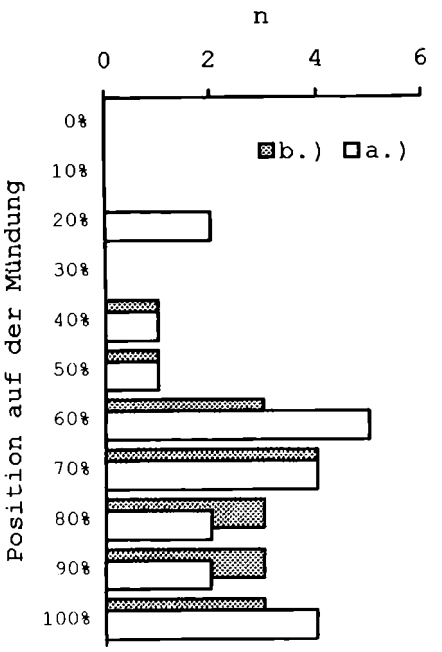


Abb. 36: Zusammenhang von Verletzungen des Mundrandepithels (forma *verticata*) zu nachfolgenden Skulpturverschiebungen (skulpturelle Kompensation) bei *Dactylioceras* (21 Fälle). a) Position der Verletzung auf dem Mundrand, b) Position des verschobenen Rippenspaltpunktes. **n** = Anzahl der Fälle.

Oxfordium verheilten nur 2 Exemplare (< 2%) die Verletzung vollständig. Bei allen anderen Exemplaren blieben temporäre f. *verticata*, also verheilte Narbenbildungen die Ausnahme. Die Narben verheilten von ca. 20° nach der Verletzung bis zu > 360° nach der Verletzung, ohne daß ein Bereich erkennbar wäre, nach dem der Großteil der Verletzungen vollständig verheilt wäre.

Für das verletzte Tier war lebensentscheidend, wie es das fehlende/kranke Gewebestück ersetzte, denn es mußte die entstehende Lücke in der Schale verschließen. Ammoniten benutzten dazu im Gegensatz zu anderen Mollusken die Technik der "*compensation ornamentale*": Indem das die Verletzung angrenzende gesunde Gewebe gestreckt wurde, konnte das fehlende/kranke Gewebe in seiner schalenbildenden Funktion kompensiert werden.

Sichtbar wird diese Technik am Fossil dadurch, daß im Laufe der Regeneration Skulpturelemente zum verletzten Bereich hin verschoben oder verzerrt werden. Die Intensität der skulpturellen Kompensation hängt von der Stärke der vorangegangenen Verletzung ab.

Die Tabelle 14 zeigt, das skulpturelle Kompensation im Allgemeinen recht selten auftritt.

Die meisten Fälle skulptureller Kompensation liegen von *Dactylioceras* vor (21 Exemplare). Anhand dieser Exemplare läßt sich in einem Histogramm zeigen, daß die Skulpturelemente in Richtung zur Verletzung verschoben wurden (Abb. 36). Die beiden Verteilungskurven der Abb. 36 (Position der Verletzung auf dem Mundrand und Position der verschobenen Rippenspaltpunkte) sind nahezu identisch. Sichtbar wird auch, daß die Rippenspaltpunkte der betroffenen Dactylioceraten sowohl in Richtung Venter als auch in Richtung Umbilikus verschoben werden können. Die verschobenen Rippenspaltpunkte liegen am häufigsten nahe der Normalposition des Rippenscheitels (bei 60-70 % der Windungshöhe) oder auf dem Venter.

Ein besonders eindrucksvoller Fall von skulpturelle Kompensation ist an einem *Harpoceras* cf. *exaratum* (PA 453, Taf. Abb. p, q, r) aus Altdorf überliefert: Der Harpocerate mit einem Durchmesser von ca. 5,5 cm liegt als Steinkern mit Resten rekristallisierter Schale vor. Die Schalenverletzung, wenn überhaupt vorhanden, war nur minimal. Eine Verletzung des Mundrandepithels etwa bei 30 % der Windungshöhe zeigt sich als unregelmäßig aufgewölbte schmale Spur auf dem Steinkern (forma *verticata*). Diese Spur auf der rechten Seite verlor sich im Laufe der Regeneration. Die Schale, die zum Zeitpunkt der Verletzung bereits abgelagert worden war, wurde im Bereich des Kiels unterfangen. Die unterfangende Schale zeigt eine irreguläre Entwicklung des Kiels, wobei der Kiel auf die rechte Flanke wanderte. Der Abstand zwischen Kiel und Nabelkante verringerte sich also mit der Verletzung. Mit diesen Veränderungen wurde der hochovale Mündungsquerschnitt jedoch nur minimal verzerrt. Nach ca. 65° sprang der nabelwärts verlagerte Kiel abrupt in die irreguläre ventrale Mittellinie. Nach weiteren 35° wurde die Kielverlagerung zeitgleich mit forma cf. *verticata* regeneriert. Die planispirale Wachstumsrichtung und damit die Nabelkante wurde mit der Verletzung nicht beeinflußt.

Daß derartige Folgeerscheinungen von Verletzungen die Funktionstüchtigkeit des Ammoniten einschränkten, wird besonders deutlich, wenn überliefert ist, wie das betroffene Tier versuchte, zu seiner regulären Skulptur zu-

rückzugelangen. Sichtbar wird dieses Bemühen in der forma *chaotica*. Bevor es zu einem solchen Symptom kam mußten Teile des Mundrandepithel ganz beträchtlich (durch eine meistens ungeklärte Ursache, vergl KEUPP, in Druck) in ihrer Funktion gestört worden sein. Scheinbar konnte anfangs vom betroffenen Mundrandgewebe noch reguläre Skulptur über den gesamten Mundrand ausgebildet werden. Dies bedeutete jedoch eine Anstrengung, die das Tier nicht lange durchhielt. Die Folge war eine zunehmende Verschiebung und Verzerrung von Skulpturelementen. Bei den Harpoceraten wurde der Kiel dabei bis in einen Bereich von < 70 % der Windungshöhe verschoben. Die Streckung des Gewebes und die Verzerrung der Skulpturelemente nahm demzufolge langsam zu. An einem bestimmten Punkt setzte diese zunehmende Verzerrung völlig aus, das Tier konnte sich kurzzeitig in eine scheinbar gesunde Ausgangsposition retten, die aber wiederum nicht lange anhielt. Bei mehrmaliger Wiederholung dieses Vorgangs ergibt sich der typische sägezahnartige Verlauf von ventralen Skulpturelementen wie Kiel oder Furche. Der "Krankheitsverlauf" impliziert, daß es dem Tier wichtig war, zu seiner ursprünglichen Schalenskulptur zurückzugelangen und die Beeinträchtigung der Schalenfunktion zu verringern. Unter den untersuchten Exemplaren trat die forma *chaotica* jedoch in keinem Fall im Zusammenhang mit einer Schalenverletzung auf. Zu einer Abweichung des Windungsverlaufs, also zur forma *undatispirata* (vgl. Kap. 4.2.3.) kam es nur bei den Dactylioceraten (in 3 Fällen) und bei den Perisphinctiden (in 3 Fällen). Exemplarisch sei ein Fall genauer beschrieben:

Das Exemplar, ein *Dactylioceras athleticum* (PA 8979, Taf. Abb. j), mit einem Durchmesser von ca. 2 cm liegt in dem für Schlaifhausen typischen Erhaltungszustand vor. Von der rekristallisierten Schale sind nur die äußeren Merkmale erhalten. Das Tier zeigt eine Schalenverletzung auf der linken Flanke, die vermutlich von der Nahtlinie, die nicht sichtbar ist, bis über die ventrale Medianlinie auf die rechte Flanke reicht. Die Verletzung wurde als forma *substructa* regeneriert. Die Verletzung führte zur Verdrehung des gesamten Mündungsquerschnittes aus der planispiralen Wachstumsrichtung in Richtung Umbilikus nach rechts. Der Mundrand wanderte in beinahe gerader Linie über die Konothek, um auf der gegenüberliegenden Seite (nach ca. 180°) die Normalposition wiederzuerlangen. Damit bricht die Dokumentation ab. Mit der zeitweiligen Dislokation des Mundrandes ging eine skulpturelle Kompensation einher. Die Hauptrippen fehlen auf der rechten Seite nach der Verletzung vorerst völlig und wurden durch verlängerte bogenförmige Sekundärrippen kompensiert. Nach ca. 80° wurden abrupt wieder Hauptrippen eingesetzt. Zeitgleich mit dem Einsetzen der Hauptrippen kam es allmählich zu einer Wiedererlangung der Kontrolle über die Wachstumsrichtung. Die Verschiebung der Wachstumsrichtung führte nicht zu einer Verzerrung des Mündungsquerschnittes.

Allen Exemplaren mit forma *undatispirata* als Verletzungsfolge ist gemein, daß neben der Schalenverletzung eine Verletzung des Mundrandepithels erfolgte die sich durch forma *verticata* und skulpturelle Kompensation dokumentiert. Der Verlust der Fähigkeit, den Windungsverlauf zu steuern muß daher entweder durch den Verlust der nötigen Weichkörperfixierung oder durch eine massive Störung über die Kontrolle des Wachstums hervorgerufen worden sein. Der genaue Vorgang ist nicht mehr zu rekonstruieren. Wichtig ist jedoch festzustellen, daß die serpenticonen, longidomen Dactylioceraten und Perisphinctiden im Gegensatz zu den meso- und brevidomen Formen eine laterale Verschiebung des Schwerpunktes gut tolerieren konnten. Interessant ist dies im Hinblick auf die Fortbewegungsweise der unterschiedlichen Morphotypen. TRUEMAN (1941) machte deutlich, daß Formen mit einer geringen Windungsexpansionsrate (also auch die serpenticonen Formen) eine für die rückstoßgetriebene Fortbewegung ungünstige Verteilung der Gleichgewichtszentren besaßen. Die laterale Verlagerung des Schwerpunktes aus der Windungsebene würde eine aktive Fortbewegung massiv stören bzw. unmöglich machen. Ein Tier, was auf eine aktive Fortbewegung angewiesen gewesen wäre, hätte eine solche Störung nicht überleben können. Es ist daher evident, daß bei den serpenticonen Formen die aktive Fortbewegung keine große Rolle für die Lebensqualität der Tiere spielte. Mit der Gesundung der Verletzung und ihrer Folgen konnte die Röhre gezielt weitergebaut werden. Dabei versuchte das verletzte Tier, den verlagerten Schwerpunkt auszugleichen. Die Folge ist ein pendelnder Windungsverlauf, der bereits an anderer Stelle näher beschrieben wurde (vgl. Kap. 4.2.3.).

Zusammenfassend muß festgestellt werden, daß Verletzungen des Mundrandepithels nur selten vollständig regeneriert wurden. In einigen Fällen führte die Verletzung des Mundrandepithels zu Regenerationserscheinungen wie skulptureller Kompensation und Windungsexzentrizität.

- Das Auftreten von forma *chaotica* an *Harpoceras* zeigt, daß es dieser Gattung wichtig war, ihre Skulptur unverzerrt auszubilden, daß sie die Skulpturverzerrung jedoch innerhalb eines gewissen Rahmens tolerierte.
- Ebenso deutlich zeigt das Bestreben der Dactylioceraten und Perisphinctiden, einen lateral verschobenen Schwerpunkt auszugleichen, daß sie einerseits einen gewissen Spielraum der Abweichung tolerierten, diese störende Abweichung aber mit einem pendelndem Wachstumsverlauf auszugleichen versuchten.
- Harpoceraten behielten auch bei Verletzungen, die mit extremer skulptureller Kompensation einhergingen, ihre Mündungsform und die Fixierung der Wachstumslinie auf den Nabelkanten weitestgehend bei. Dies deutet daraufhin, daß größere Abweichungen dieser Parameter dem Tier lebensgefährlich wurden.
- Insgesamt muß die Seltenheit von Regenerationserscheinungen wie skulpturelleller Kompensation oder exzentrischem Windungsverlauf als Ausdruck ihrer Gefährlichkeit für das betroffene Tier gewertet werden.

6. Diskussion

6. 1. Die potentiellen Räuber

Die Zahl der potentiellen Feinde der Ammoniten ist hoch: Angefangen von Räubern mit riesigen Ausmaßen wie vielen Reptilien (Saurier, vgl. KAUFFMAN & KESLING 1960, KAUFFMAN 1990, Krokodilier, Schildkröten), Selachiern (vgl. HANSEN & MAPES 1990) und anderen großen Fischen (z.B. *Hypsocormus, Asteracanthus*, vgl. MARTILL et al. 1994) reicht das Spektrum bis hin zu Feinden mit winzigen Ausmaßen (Viren, Bakterien, Pilze, vgl. WETZEL 1964, HENGSBACH 1990, 1991). Wenn Haie ganze Ammoniten verschlangen oder eine Seuche die Ammonitenpopulation befiel, wird dies wohl nur im seltensten Fall fossil nachweisbar sein (So sind aus dem Posidonienschiefer Mageninhalte von *Pachycormus* mit Ammonitenschalen bekannt. Mündl. H. KEUPP). Denn nachweisbar sind solche Attacken am Ammoniten bis auf wenige Ausnahmen (TAVERNE et al. 1999) nur, wenn sie fehlschlugen und die Schale in irgendeiner Weise verletzten. Nahezu alle in dieser Studie dokumentierten Schalenverletzungen gehen vom Mundrand des Ammoniten aus. Nur Räuber, die ähnliche Dimensionen wie ihre Opfer hatten, konnten solche Predationspuren hinterlassen. Aus dem faunistischen Inventar der Herkunftsschichten der Ammoniten sollen diese Räuber ausgewählt und näher betrachtet werden. Die Faunen des Posidonienschiefers und des Oxford Clay sind hervorragend untersucht und füllen die klassischen Sammlungen großer Museen. In jüngerer Zeit erschienen für diese Paläo-Environments detaillierte Faunenbeschreibungen (u.a. RIEGRAF et al. 1984, RÖHL 1998, MARTILL et al. 1994), die grundsätzlich auf die Faunen der Causses, der Yorkshire Coast, bzw. der Normandie übertragen werden können. Die Informationslage über die Madagaskar-Population ist sehr viel eingeschränkter. Aus der Literatur läßt sich jedoch schließen, daß es die wichtigsten Predatoren der Ammoniten im madagassischen Oxfordium gegeben hat (vgl. Kap. 3.3). Als schalenknackende Ammonitenräuber kommen Coleoideen, dekapode Krebse und durophage Fische in Frage. Alle diese Organismen haben unterschiedliche Strategien, ihrer Beute habhaft zu werden. Um anhand der überlieferten regenerierten Verletzungen ökologische Aussagen treffen zu können, müssen die Verursacher der Verletzungen und ihre Predationstechniken näher bekannt sein.

6. 1. 1. Pisces

Unter den durophagen Fischen müssen zunächst einmal die Holocephalen näher betrachtet werden. MARTILL et al. (1994) nannten für den Oxford Clay vier Arten und ILG (pers. Mitt.) erwähnte Chimärenzahnplatten von den Kliffs der Vaches Noires, RIEGRAF et al. (1984) erwähnten fünf Holocephalenarten für den Posidonienschiefer. Holocephalen kommen in den betrachteten Schichten recht häufig vor, sie werden daher einen nicht unbedeutenden Anteil der Fischfauna gestellt haben. Diese Formen sind in ihrer Mehrzahl bodenbewohnend, depressiform und haben in der Regel kleine rundliche oder leistenförmige Zähne, mit denen sie schalentragende Organismen zermahlen konnten, Fangzähne fehlen. Ihre breiten Münder liegen ventral, oftmals unterhalb einer deutlich ausgebildeten

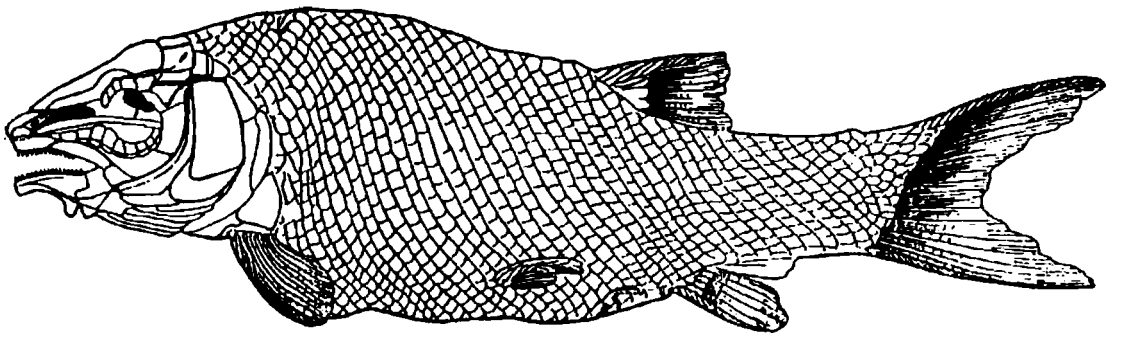


Abb. 37: *Lepidotes notopterus* (aus GRASSÉ 1958, im Original ohne Maßstab).

Nase. Sie sind also in der Regel zum Meeresboden gerichtet. Ähnlich wie ihre rezenten Vertreter werden diese Formen bodenbezogen lebend, sich von hartschaligen, benthischen Organismen ernährt haben. Auf Grund ihrer Anatomie werden die Holocephalen kaum in der Lage gewesen sein, Ammoniten vom Mundrand her anzuknacken, sondern werden ihre Beute im Ganzen im Mund zermahlen haben. Anders dagegen die Semionotiformes und Pycnodontiformes: Formen wie *Lepidotes*, *Dapedium* oder *Mesturus* zählen zu den häufigsten Fischen des Posidonienschiefers bzw. des Oxford Clay. BÖSS (1982) unterschied, basierend auf morphologischen Merkmalen der Beschuppung, Bezahnung und Körperform, mesozoische durophage Fische in drei "Ökotypen". *Lepidotes* zählte er zu einem "ancestral fusiformen Typ", dessen unspezialisierte Körperform ist elongat und mittelmäßig hoch. Mit seinem Greifknackgebiß (Abb. 37) zeichnet er sich als typischer Durophager aus. Das Maul von *Lepidotes* ist recht groß und kann somit auch größere Beute erfassen. *Dapedium*, *Tetragonolepis* und *Heterostrophus* sind Ganoiden, die zum "ancestral compressiformen Typ" *sensu* BÖSS (1982) zählen. Ihre Körper sind lateral abgeflacht und höher, die Mäuler generell kleiner. Auch diese Formen haben Greifknackgebisse. Die laterale Abflachung des Körpers und die relative Körperhöhe nimmt bei den Pycnodontiformen ihre Extremwerte an. Die mitteljurassische Gattungen *Mesturus* und *Gyrodus* können zu diesem von BÖSS (1982) als "stark compressiformen Typ" gezählt wurden (ALDINGER 1965 sprach vom "Brassen-Typ").

Von dem ancestral fusiformen bis hin zum stark compressiformen Typ nimmt die Manövrierfähigkeit der Fische stark zu. Die bevorzugte Körperhaltung der Pyknodonten wird mit dem Maul zum Boden gewesen sein (HENNING 1906), wo sie gründelnd nach Nahrung suchten. Entsprechend ihrer Körperform ist der Grad der Spezialisierung bei den Pycnodontiformen am höchsten gewesen. Diese Formen werden darauf spezialisiert gewesen sein, den Meeresboden nach Beute abzusuchen. Sie hatten es besonders auf Gastropoden und Pelecypoden (hier besonders *Pseudomytiloides dubius*, vgl. MEHL 1978, *Bositra buchi*, *Meleagrinella substriata*, bzw. *Gryphea* und *Entolium*) abgesehen. Daß durophage Fische dabei als Verursacher ganzer "*shell-beds*" in Frage kommen können, diskutierte TINTORI (1995). Das kleine Maul wird es ihnen jedoch schwer gemacht haben, besonders größere Ammoniten erfolgreich zu erfassen. Ammoniten werden sie daher nur selten gefährlich geworden sein. Trotzdem werden immer wieder auch Pycnodontiforme versucht haben, Ammoniten zu ergreifen. Gerade diese Formen werden also viele vergebliche Versuche benötigt haben, um einen Ammoniten letztendlich zu verschlingen. Viele der für die Ammoniten ungefährlichen, verheilten Verletzungen könnten gerade von diesen Fischen stammen. Als ein gefährlicher Feind für Ammoniten muß aufgrund der Größe seines Mauls besonders *Lepidotes* eingeschätzt werden. *Lepidotes* war nicht auf das Abgrasen des Meeresbodens beschränkt, und sein kräftiges Gebiß konnte problemlos hartschalige Organismen knacken und zermahlen. Alle durophagen Fische werden in der Regel versucht haben, das ganze Gehäuse zu erfassen und zu knacken. Diesen Vorgang beschrieb PALMER (1978) an rezenten gastropodenfressenden Fischen. In aller Regel wird dies an den Ammoniten zum Erfolg geführt haben. Nur wenn das Maul des Fisches zu klein (oder wenn er zu schwach) war das gesamte Gehäuse zu knacken, wird er versucht haben, vom Mundrand aus an den Weichkörper zu gelangen. Dazu mußte der Fisch über eine gute Manövrierfähigkeit ver-

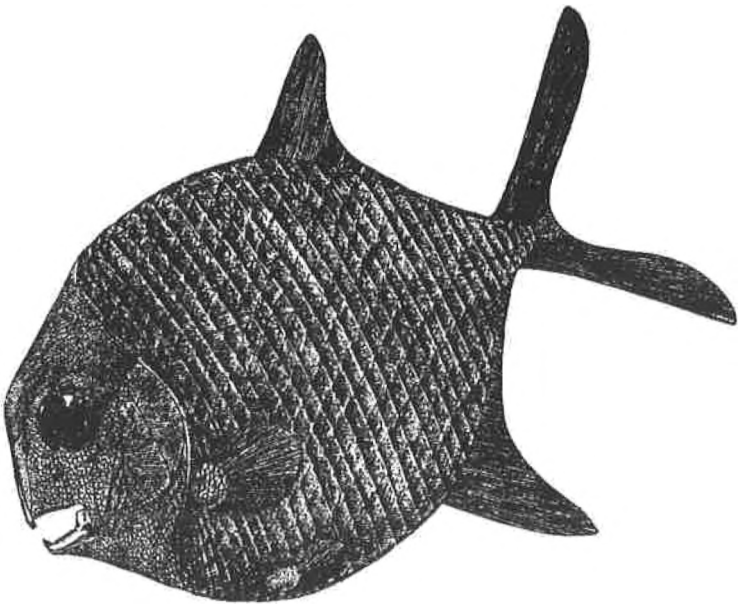


Abb. 38: *Gyrodus hexagonus* (aus HENNING 1906). *Gyrodus* besitzt ein typisches Greifknackgebiß. Die Prämaxillen sind bei diesem Gebißtyp mit spitzen, elongaten Zähnen besetzt, im Rachenraum befinden sich zahlreiche runde, stumpfe Kugelzähne. Die Abb. zeigt *Gyrodus* in vermuteter Lebendstellung. (1/2 x nat. Größe).

fügen, um immer wieder eine bestimmte Position zur Beute einnehmen zu können. Dieser schwierigen Aufgabe werden die compressiformen Typen am Besten gewachsen gewesen sein. SAUNDERS et al. (1987) beschrieben ganz ähnliche Attacken eines Drückerfisches (*Balistes*) auf *Nautilus* im rezenten Indopazifik. Auch dieser Fisch mußte (wegen seines relativ kleinen Maules) den Mundrand des *Nautilus* angreifen, wenn er Erfolg haben wollte. Viele der beobachteten verheilten Verletzungen werden daher von Pycnodontiformen und *Dapedium* verursacht worden sein. Die gefährlicheren Räuber waren hingegen *Lepidotes*, *Asteracantus*, *Hypsocormus* usw..

Die Fangzähne der Ganoiden waren scharf. Besonders bei *Lepidotes* und *Dapedium* waren noch die gesamten Maxillen und Prämaxillen mit spitzen kegelförmigen Zähnen besetzt (WOODWARD & SMITH 1893) aber auch *Mesturus* und *Gyrodus* (Abb. 38) besaßen mit scharfen Zähnen besetzte Premaxillen. Mit diesen Zähnen wird es ihnen ein leichtes gewesen sein, den Weichkörper zu verletzen, wenn sie ihn fassen konnten. Verletzungen des Mundrandepithels, die als forma *verticata, cacoptycha* und *pexa* auf der Schale sichtbar werden sind bei Fischbissen nicht auszuschließen treten aber in 99 % der Fälle im Zusammenhang mit Schalenverletzungen auf (vgl. Taf. Abb. b, c). Die Ammonitenschale wird bei einem Angriff als erstes den Scherkräften durch die Greifzähne ausgesetzt gewesen sein. Es erscheint daher ziemlich unwahrscheinlich, daß, wie dies MARTILL (1990) darstellt, Bißmarken an Ammonitenschalen durch die runden und stumpfen Zähne im Rachenraum erzeugt wurden. Selbst wenn diese Zähne die Schale zerbrochen hätten, so hätten die Scherkräfte punktförmig angesetzt und nicht wie bei einem Papierlocher kreisrunde Löcher aus der Schale geschnitten. Wenn Schalenverletzungen Fischbissen zugeordnet werden sollen, dann müssen zuallererst die Scherkräfte, die von den Zähnen der Maxillen / Premaxillen ausgehen, in Betracht gezogen werden. Abb. 44a veranschaulicht die prinzipiellen Kräfte, die bei einem Fischbiß auf eine flache Scheibe auftreten würden. Dabei ist wesentlich, daß die Zähne der Premaxillen einen Bruch erzeugt hätten, der mehr oder weniger parallel zum Mündungsrand der Ammonitenschale orientiert ist. Die seitlichen maxillären Zähne hätten eine Bruchlinie erzeugt, die subrectangular zum Mündungsrand orientiert ist. Zu erwarten wäre also im Idealfall eine U- bis stumpf V-förmige Bruchkante der Schalenverletzung. Da ein Angriff, der aus einer Idealposition erfolgte, relativ unwahrscheinlich war, muß mit den verschiedensten Bruchkanten gerechnet werden.

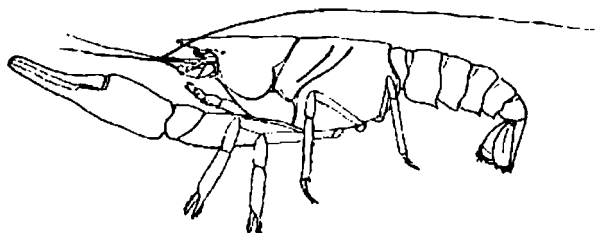


Abb. 39: *Eryma bedelta* (aus FÖRSTER 1966, im Original ohne Maßstab).

6. 1. 2. Dekapode Krebse

Dekapoden sind die Organismen, die klassisch für Schalenverletzungen der Ammoniten herangezogen werden (HÖLDER 1956). In der Tat ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß viele der beobachteten Verletzungen auf die Predationsattacken von Dekapoden zurückgehen. Einige Ammoniten hatten vermutlich diese Organismen ihrerseits auf dem Speiseplan, dies zeigen zahllose "Speiseballen" mit Resten von *Coleia*? in den Wohnkammern von Harpoceraten (JÄGER & FRAAYE 1997). Ob diese jedoch aktiv gejagt oder als Aas gefressen wurden (eine Praxis, die wir vom rezenten *Nautilus* kennen, TSHUDY et al. 1989), läßt sich fossil nicht mehr belegen. Im Posidonienschiefer sind Dekapodenfunde außerordentlich selten. RIEGRAF et al. (1984) und GLAESSNER (1965) nannten vier Gattungen (*Uncina*, *Eryma*, *Proeryon* und *Coleia*), FÖRSTER (1966) gab zusätzlich *Palaoastacus spinosus* an. Speziell aus dem Raum Altdorf wurden zwei *Proeryon* genannt (FÖRSTER 1980, KURSAWE 1994). Für den Oxford Clay nannten MARTILL et al. (1994) *Mecochirus* und *Goniochirus*. KEUPP & ILG (1992) bildeten erymide Krebse von den Vaches Noires Kliffs ab. Auch wenn bei MARTILL et al. (1994) Formen wie *Glyphea*, *Eryma*, *Magila*, *Eryon* und *Coleia*, *Aeger* und *Antrimpos* nicht aufgeführt werden, ist davon auszugehen, daß diese von VAN STRAELEN (1925) für das Callovium des Rhonebeckens beschriebenen Formen in den Marne de Dives prinzipiell vorkamen. Die aufgeführten Formen lassen sich in drei generellen Morpho- (und Öko-) Typen zusammenfassen: depressiformen Dekapoden mit breitem Rückenpanzer und verkürztem Abdomen (Eryoniden), Dekapoden, die dem rezenten Flußkrebs (*Astacus*) ähneln (von GLAESSNER 1965 daher "*astaciform*" genannt wurden), die kräftige Scheren besitzen und schließlich garnelenähnliche Formen ohne Scheren, mit langen klauenbesetzten Pereiopoden (z.B. *Glyphea*).

Als schalenknackender Ammonitenräuber kommt in erster Linie die astaciforme *Eryma* in Frage. Sie besitzt einen sehr kräftigen Panzer und kräftige kurze Scheren (Abb. 39). Die vermutlich epibenthonisch lebende Gattung war sehr wendig und zu kurzen Schwimmstößen fähig. Das zeigt ihr starkes Abdomen und die schlanke schmale Gestalt. Ihre Scheren sind stets unbezahnt und wirken recht plump. Verwandte Gattungen wie *Clytia* oder *Paleoastacus* haben schlankere, zum Teil mit Zähnen besetzte Scheren, die aber kräftig genug erscheinen, auch dicke Schalen zu brechen.

Glyphea und *Mecochirus* (Abb. 40a) besitzen keine Scheren, sondern Klauen an den vordersten Pereiopoden. Mit diesen Klauen wird *Glyphea* in der Lage gewesen sein Ammonitenschalen aufzubrechen. *Mecochirus* dagegen hat extrem verlängerte vordere Pereiopoden, die FÖRSTER (1971) entweder als Werkzeuge verstand, mit denen im Sediment nach Organismen gewühlt wurde oder mit denen von einem Versteck aus Beute ergriffen wurde. Die zweiten Paar Pereiopoden sind bei *Mecochirus* als Klauen ausgebildet. FÖRSTER (1971) stellte fest, daß der extrem spezialisierte *Mecochirus* im Gegensatz zur wenig spezialisierten *Glyphea* über einen sehr langen Zeitraum existierte. *Mecochirus* kommt vom unteren Sinemurium (U. Jura) bis zum Campan (O. Kreide) vor, während *Glyphea* ein jurassische Gattung blieb. Vielleicht hängt der paradoxe Erfolg (in der Regel haben die weniger spezialisierten Formen die längeren stratigraphischen Reichweiten) von *Mecochirus* mit der Beute zusammen, auf die er sich so sehr spezialisierte. Es wäre denkbar, daß die langen Pereiopoden zum Ergreifen und Halten von träge schwimmenden Ammoniten gedient haben. Während das restliche Tier im Sediment vergraben auf seine Beute wartete, wie es FÖRSTER (1971) vermutete, ragten die vorderen Pereiopoden möglicherweise zum Ergreifen der Beute über den Meeresboden.

Wenn ein Ammonit auf diese Weise ergriffen wurde, konnte er schließlich mit dem zweiten Pereiopodenpaar zerlegt werden. Eine sehr ähnliche äußere Form besitzt *Uncina* (Abb. 40b), die jedoch eine ganz eigenständige Familie darstellt und von der BEURLEN (1928) und GLAESSNER (1965) eine nektonische Lebensweise annahmen. *Uncina* hat ein langes

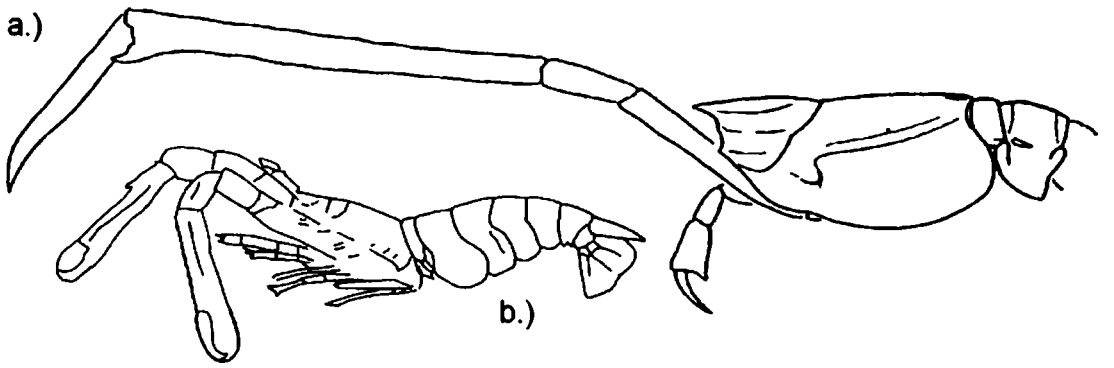


Abb. 40: a) *Mecochirus* (aus FÖRSTER 1971) und b) *Uncina* (aus GLAESSNER 1969). Beide im Original ohne Maßstab.

Abdomen mit kräftigem Schwanz und ist bis auf das erste Schreitbeinpaar nur schwach gepanzert. Die Scheren von *Uncina* sind sehr kräftig und etwa genauso lang wie der restliche Körper (vgl. Abb. 40b). In *Glyphea* sah FÖRSTER (1977) die Vorgänger der Thallasinoidea und nahm für sie eine grabende Lebensweise an. Neben *Glyphea* muß zusätzlich *Magila* erwähnt werden. Bereits BEURLEN (1928) stellte *Magila* in enge Beziehung zu *Callianassa* und damit zu dem endobenthonisch lebenden Verursachern der *Thalassinoides*-Bauten. Die Scheren von *Magila* sind, wie es von Scheren, die auf das Graben im Sediment spezialisiert sind, zu erwarten ist (vgl. SCHÄFER 1954), dorsoventral abgeflacht.

Dem dritten Morphotyp *sensu* GLAESSNER (1965) entsprechen die depressiformen Eryoniden, *Proreyon* und *Coleia.* Diese Formen dürften entsprechend ihrer Körperform ihre Schwimmfähigkeit weitestgehend eingebüßt haben. Die Eryoniden besitzen fragile, schmale Scheren (Abb. 41). SCHÄFER (1954) zeigte ganz ähnliche Scherenformen bei den Brachyuren, die auf das Zerzupfen der Nahrung spezialisiert sind. Die langen, pinzettartig wirkenden Scheren der Eryoniden werden demnach wohl eher auf das Zupfen von fleischiger Nahrung (vielleicht auch aus den Tiefen der Ammoniten-Wohnkammern) als auf das Schalenknacken spezialisiert gewesen sein. Sie sind jedoch prädestiniert dafür gewesen feine Verletzungen des Mundrandepithels zu verursachen (forma *verticata*).

Es müssen daher überwiegend *Eryma*, *Glyphea* und auch *Mecochirus* als Verursacher regenerierter Schalenverletzungen in Betracht gezogen werden. Die Kontakte mit diesen Feinden waren an den Meeresboden gebunden. HOLLMANN (1969) beschrieb das Verhalten des recenten *Hommarus* beim Nahrungserwerb und gab uns damit eine Vorstellung davon, wie die benthischen Interaktionen der Ammoniten mit den jurassischen Krebsen vor sich gegangen sein könnten. Er beobachtete, daß *Hommarus*, bevor er seine Beute in den extrem kräftigen Scheren zerknackt, fest gegen den Cephalotorax gepreßt hält. Die vorderen Maxillen und hinteren Schreitbeine halten und wenden die Beute zunächst, um sie den Scheren und dem Mund in bestmöglicher Position zu präsentieren. Kleinere Mollusken werden dann mit einem festen Griff über die gesamte Schale geknackt. Bei größerer Beute versucht der Hummer vom Schalenrand, bei Gastropoden von der Apertur aus, die Schale Stück für Stück aufzubrechen. Bei Gastropoden können sich durch dieses allmähliche Abschälen sogenannte "Bandschnitte" (PAPP et al. 1947) ergeben. Auch bei Ammoniten kommen gelegentlich verheilte Schalenverletzungen vor, die diesen "Bandschnitten" sehr ähneln. HÖLDER (1956) führte für solche Verletzungen die forma *aegra seccata* ein (vgl. Kap. 4. 1). Daß "Bandschnitte" nicht auf bestimmte Dekapoden zurückzuführen sind, wird dadurch deutlich, daß die verantwortliche Predationstechnik bei Palinuren (SCHÄFER 1962), Paguriden (PAPP et al. 1947), Brachyuren (ZIPSER & VERMEIJ 1978), ja sogar dem Gelbrandkäfer (*Dysticus*) (KESSEL 1938) erwähnt wurde. PAPP et al. (1947) und ZIPSER & VERMEIJ (1978) gingen näher auf die Technik, die dabei verwandt wird, ein. Um die Beute mit den Scheren aufzuschlitzen, müssen die Räuber sie mit den anderen Gliedmaßen festhalten. Dazu führen sie die Beute unter den Carapax, drehen die Schalenöffnung in Richtung zum Mund. Die Dactyliopoditen der Scheren greifen dann in die Öffnung der Schale. Nun wird durch eine

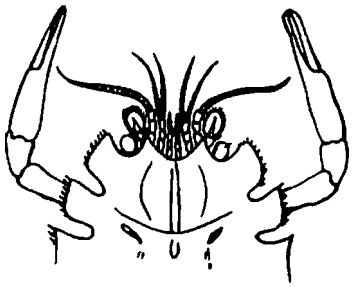


Abb. 41: *Coleia barrovensis* (aus BEURLEN 1928, natürliche Größe).

gegeneinander gerichtete Bewegung der Scheren, in einer Weise "wie wir ein Stück Papier reißen" (SCHÄFER 1962: 460), eine Spannung erzeugt. Dadurch kann die Schale nach und nach aufgebrochen werden. Grundsätzlich ist dieser Vorgang genauso bei *Glyphea* oder *Mecochirus* denkbar. Die Sporne, die diese Formen auf dem Propoditen entwickelt haben, könnten dabei hervorragend die Schale gebrochen haben. Die klauentragenden Dekapoden werden jedoch kaum in der Lage gewesen sein, eine Ammonitenschale im ganzen zu zerbrechen, dies war den scherentragenden Formen vorbehalten. Der Vorgang des "Schälens" kann eine lange Zeit in Anspruch nehmen und wird geduldig vom Tier fortgesetzt, bis der Weichkörper erreicht ist oder die Beute dem Griff entschlüpft (ZIPSER & VERMEIJ 1978). Wenn die Beute zu einem frühen Zeitpunkt dem Griff des Dekapoden verloren geht, sind die resultierenden Mundsaumverletzungen recht unspezifisch. Flache Verletzungen oder U- bis stumpf V-förmige Verletzungen werden am häufigsten zu erwarten sein. Wenn die Beute zu einem späteren Zeitpunkt entschlüpft, resultieren die typischen "Bandschnitte" als verheilte Verletzungen. VERMEIJ (1982a) gab für die rezente *Calappa* einen Anteil von 33-91 % fehlgeschlagener Predationsversuche an. Die Fehlerrate hängt stark von Schalenmorphologie / -größe der Beute ab. Je besser die ergriffene Beute gegen den Griff des Räubers gewappnet ist, desto höher ist die Fehlerrate von *Calappa*.

Mit diesen Ausführungen ist gesagt, daß es in der Regel unmöglich sein wird, einen Fischbiß von einem Scherengriff zu unterscheiden. Ausnahmen bilden die tiefen, schlitzförmigen Verletzungen, die nur durch das geduldige "peeling" von Dekapoden zu erklären sind. Deutlich wird ebenfalls, daß Verletzungen, die vom Mundrand ausgehen, nur von Predatoren verursacht wurden, die nicht in der Lage waren, die effektivere Methode, das Ergreifen und Zerbrechen des gesamten Gehäuses anzuwenden. Kräftige Predatoren werden mit Kiefer oder Schere das Ammonitengehäuse im Ganzen zerbrochen haben und damit in der Regel keine Spuren hinterlassen haben.

6. 1. 3. Cephalopoden

Charakteristische Verletzungsmuster sind dagegen von den räuberischen Coleoideen und von Nautiloideen zu erwarten. Von Belemnoideen und fossilen Teuthoideen liegt bisher keine Beschreibung für Gebißapparate vor. Es wird vermutet, dass sie sich von denen rezenter Formen nicht wesentlich unterscheiden (mündl. Mitt. Th. Engeser).

Die Kiefer rezenter **Coleoideen** sind schnabelförmig (vgl. Abb. 43). Sie bestehen aus einem chitinösen Unter- und Oberkiefer, die jeweils von zwei breiten Lamellen ausgehend zu einem spitzen Rostrum zusammenlaufen. Starke Muskeln (KEAR 1994) lassen die spitzen "Schnäbel" der räuberischen Coleoideen zu einer gefährlichen Waffe werden. Auch wenn die Kieferapparate der Coleoideen nicht vorrangig auf das Zerbrechen von Schalen spezialisiert sein mögen, sind sie sicher in der Lage, ernsthafte Schäden besonders an kleineren schalentragenden Mollusken zu verursachen. Schalenverletzungen, die auf Coleoideen zurückgehen, sollten entsprechend des typischen Kieferapparates V-förmige Bruchkanten aufweisen. Das Rostrum sticht zunächst punktförmig in die Schale, damit sich darauf folgend die Kanten der Lamellen einschneiden können (Abb 20c).

Abb. 42: V-förmige Schalenverletzungen an einem juvenilen *Nautilus*, hervorgerufen durch innerartliche Konkurrenten (Nachzeichnung aus SAUNDERS et al. 1987). Im Original ohne Maßstab.

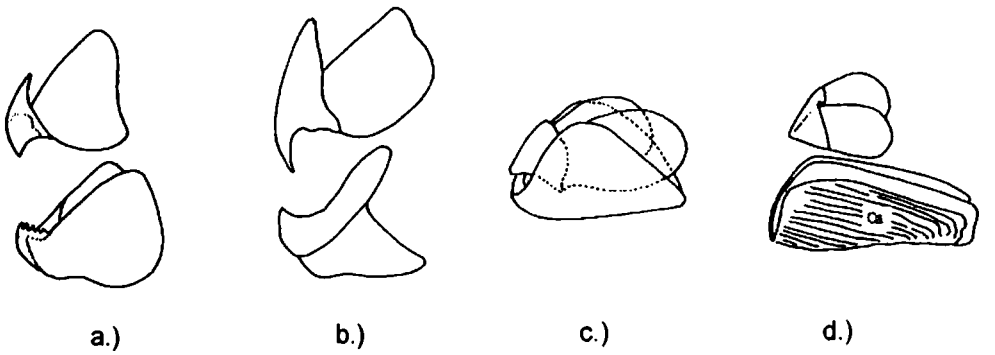


Abb. 43: Kieferapparate verschiedener Cephalopoden. a) *Nautilus*, b) rezenter Teutoideae, c) *Dactylioceras*, d) *Harpoceras* (aus NIXON 1996). Ca: Kalzit, im Original nicht maßstäblich.

So interpretierte MEHL (1978) spezifisch geformte Ammonitenschalen-Fragmente von *Harpoceras* als Fraßreste von Coleoideen und führt dabei die schnabelartigen, scharfen Kieferapparate rezenter Coleoideen an. Von den Teuthoidea / Belemnitidea nahmen MARTILL et al. (1994), WIGNALL & HALLAM (1990) und auch RÖHL (1998) eine nektobenthonische Lebensweise an. Ammoniten, die in ihrem Aktionsradius vorkamen, werden sie sicherlich angegriffen haben. Es ist jedoch eher wahrscheinlich, daß besonders die großwüchsigen Teuthoidea ihre fleischarmen, hartschaligen Verwandten, die Ammoniten, nur als "snack" neben den Fischen, ihrer mutmaßlichen Hauptnahrung, gejagt haben. Wenn sie einen Ammoniten griffen, dann versuchten sie sicherlich mit ihren mit Greifhaken besetzten Tentakeln die Beute zu halten, um sie mit dem scharfen Schnabel vom Mundrand her aufzuknacken oder bei entsprechender Größe im Ganzen aufzubrechen.

Vom rezenten ***Nautilus*** wissen wir, daß er häufig bei innerartlichen Auseinandersetzungen Schalenverletzungen erleidet (HAVEN 1972). Diese Verletzungen haben eine typische V-förmige Bruchkante, wie sie von der Form des Kieferapparates zu erwarten ist (vgl. Abb. 42). Der Kieferapparat von *Nautilus* ist wie bei den Coleoideen schnabelförmig. Im Gegensatz zu dem der Coleoideen ist dieser jedoch weniger zugespitzt, wirkt archaischer und plumper (KAISER & LEHMANN 1971). Der schaufelförmige Unterkiefer ist an der Spitze verstärkt und weist zahlreiche Zähnchen (Dentikel) auf. Der Oberkiefer ist an der scharfen Spitze verkalkt (Rhynchiolith). Damit steht *Nautilus* ein Schneide- und Beißwerkzeug zur Verfügung, mit dem er mühelos die Schale kleinerer Mollusken und Krebse knacken kann. Im Gegensatz zu den Coleoideen ist *Nautilus* nicht in der Lage eine große, aktiv schwimmende Beute zu fangen und zu halten. Wenn Nautiloideen Ammoniten angegriffen haben, dann wird das lediglich für juvenile Formen lethale Konsequenzen gehabt haben. Da Nautiloideen in den hier betrachteten Lebensräumen nur selten vorkamen, werden sie als schalenknackende Feinde der Ammoniten, wenn überhaupt, nur eine untergeordnete Rolle gespielt haben.

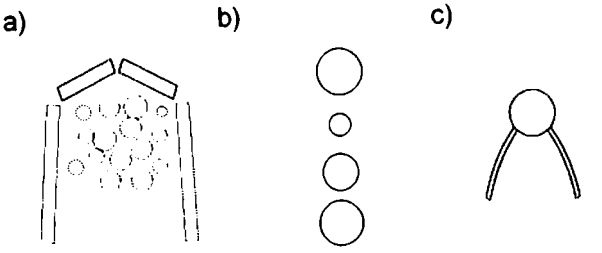


Abb. 44: Scherkräfte (symbolisiert durch Kreise / Rechtecke) die bei den verschiedenen Gebißtypen potentieller Ammonitenräuber auftreten. a) Fisch mit Greifknackgebiß, b) dekapoder Krebs, c) Cephalopode (nicht maßstabsgetreu).

Auch von einigen **Ammonoideen** wird eine räuberische Lebensweise angenommen (LEHMANN 1981). Gerade im Kropf(?) von *Hildoceras* und *Harpoceras* sind des öfteren Massen von winzigen Aptychen gefunden worden (vgl. Auflistung in JÄGER & FRAAYE 1997). Die gefressenen Ammoniten sind jedoch generell 1/10 kleiner als ihre betreffenden Räuber-Ammoniten. Dies läßt sich allein von den Kieferapparaten der betreffenden Ammonoideen herleiten. Die Kieferapparate vom Aptychus- und Anaptychus Typ, wie sie für die jurassischen Ammoniten typisch sind (LEHMANN 1981, NIXON 1996), lassen keinen Zwischenraum zu, in dem eine Schale wie in eine Kneifzange eingezwängt werden könnte (vgl. Abb. 43c, d). Die Unterkiefer sind schaufelför-

mig geweitet und die kleinen Oberkiefer passen sich in diese ein. Über die Funktion der massiven, schaufelförmigen Unterkiefer (z.B. bei *Hildoceras*) wird bis heute viel spekuliert. – Sie werden damit jedoch auf keinen Fall in der Lage gewesen sein, Mundsaumverletzungen an Ammonitenschalen zu erzeugen. Dazu bedurfte es eines starken Kieferapparates, der sich weit öffnen und die Schale zwischen Ober- und Unterkiefer zerknacken konnte. Folglich konnte, wenn überhaupt, nur sehr kleine hartschalige Nahrung, die im ganzen durch die Mundöffnung paßte, zwischen Ober- und Unterkiefer zermahlen werden. NIXON (1996) sprach daher konsequenterweise nicht von einem Gebiß der Ammoniten, sondern allgemeiner von einem *"feeding apparatus"*. Auch FRAAYE & JÄGER (1997) nahmen an, daß *Harpoceras* nicht in der Lage war, die von ihm gefressenen Crustaceen effektiv zu zerkleinern. Möglicherweise wurden die Crustaceen als Aas vom Boden aufgenommen und dabei auch Teile der Schale geschluckt. Diese Ernährungsstrategie ist von rezenten und fossilen Nautiloideen bekannt (TSHUDY et al. 1989), scheint jedoch bei vielen Ammoniten nur eine unter den vielen Möglichkeiten der Ernährung gewesen zu sein.

Eine mikrophage Ernährung erscheint für viele Ammoniten am wahrscheinlichsten (vgl. SEILACHER 1993, CHAMBERLAIN 1993, NIXON 1996). SEILACHER (1993) und CHAMBERLAIN (1993) führten eine Vielzahl von Argumenten an, die vermuten lassen, daß Ammoniten ihr agressives Potential zugunsten einer defensiven Überlebensstrategie aufgegeben hatten. Es kann daher davon ausgegangen werden, daß Ammoniten nicht als Verursacher der hier betrachteten Mundsaumverletzungen in Frage kommen. Dies schließt nicht aus, daß einzelne Ammonitengattungen gefährliche Feinde juveniler Ammoniten gewesen sein können.

6. 1. 4. Zusammenfassung

Es gab eine Vielzahl von Räubern, die Ammoniten im Ganzen ergreifen und aufknacken konnten. Da solche Interaktionen in der Regel tödliche Konsequenzen für den betreffenden Ammonit hatten, sind sie fossil nur im Ausnahmefall belegt (vgl. KAUFFMAN & KESLING 1960). Weit mehr als 90 % der regenerierten Verletzungen waren Mundrandverletzungen. Fehlgeschlagene Angriffe waren also in aller Regel Attacken auf den Mundrand. Den Mundrand attackierten durophage Räuber mit ähnlichen Dimensionen wie die Ammoniten. Im Jura kamen für solche Attacken im Wesentlichen ganoide Fische, Belemnoideen, Teuthoideen und erymide Krebse in Frage. Eryonide Krebse werden mit ihren fragilen Scheren als Hauptverursacher der Verletzungen des Mantelrandepithels angesehen. Diesen Verursachern regenerierter Verletzungen wird eine benthische (Crustaceen) bis nektobenthonische (durophage Fische, Belemnoideen) Lebensweise zugeschrieben In der Regel sind die resultierenden Verletzungen nicht eindeutig bestimmten Räubern zuzuschreiben. Eine Ausnahme bilden die sogenannten "Bandschnitte", die auf die schälenden Aktivitäten von Krebsen zurückgehen. V-förmige Verletzungen können am ehesten von Cephalopoden und u-förmige Verletzungen am ehesten von Fischen erzeugt worden sein. Es ist jedoch zu erwarten, daß die meisten Verletzungen in ihrer Form unspezifisch bleiben und keine Hinweise auf die Verursacher liefern.

6. 2. Die Robustheit des Ammonitengehäuses

6. 2. 1. Die Bedeutung der Gehäusemerkmale

1. Die **Gehäuseform** beeinflußt die Manövrierfähigkeit der Ammoniten, die mechanische Stabilität und die "Griffigkeit" des Tieres gegenüber den Räubern. So boten Gehäuse mit einem runden Querschnitt (planorbicone, cadicone, spherocone) weit weniger Ansatzpunkte für die Gebisse und Scheren der Räuber als scheibenförmige Gehäuse. Diese Gehäuse waren besonders stabil, da sie die Kräfte, die bei einem Biß oder Scherengriff auftraten, optimal verteilten (HEWITT & WESTERMANN 1997, vgl. bei Gastropoden VERMEIJ 1982a). Ein weiterer Vorteil von breitmündigen Gehäusetypen war, daß sie die Ammoniten mit einer recht engen Mündungsöffnung vor unerwünschten Eindringlingen schützten. Aber auch serpenticone Gehäuse waren gut gegen räuberische Attacken gewachsen. Serpenticonen Gehäuse besitzen eine geringe Windungsexpansionsrate, sehr hohe D-Werte und einen subquadratischen bis runden Windungsquerschnitt. Das heißt, ihre Windung ist im Verhältnis zum Gehäusedurchmesser sehr schmal und niedrig. Das verlieh den serpenticonen Formen eine gewisse Stabilität gegen-

über räuberischen Attacken. Ein serpenticoner Ammonit konnte nicht wie eine hohle Scheibe vom Räuber aufgeknackt werden. Durch die hohe Anzahl der Windungen ergab sich ein stabiles Skelett. Attacken, die gezielt den Mundrand trafen, hatten nur eine geringe Wirkung, da die einwirkenden Kräfte durch schmale Flanken und Venter umgelenkt und verteilt wurden. Dadurch wurden großflächige Schalenverletzungen nur durch aufwendiges Aufschälen des Ammoniten möglich. Platycone und oxycone Formen waren dagegen eher schlecht gegen den Griff des Räubers gewachsen. Hohe Windungsexpansionsraten, kombiniert mit geringen D-Werten, bilden scheibenförmige Ammoniten, die wenig stützende Skelettelemente aufweisen. Ein attackierender Fisch oder Krebs hatte daher leichtes Spiel, die Schale zu knacken. Die Mündungsöffnung ist im Verhältnis zum Gehäusedurchmesser bei diesen Formen groß, auch sie bot daher vor potentiellen Angreifern wenig Schutz. Ammoniten mit einer hohen Windungsexpansionsrate und einem hochovalen Mündungsquerschnitt waren zudem gezwungen, ihre Wohnkammern möglichst kurz und die Skulptur möglichst schwach zu halten, um das Schalengewicht zu minimieren. Aufgrund der Schalengeometrie mußte das Phragmokon (das ja immer den apikalen Teil der Schale einnimmt) bei diesen Formen relativ länger sein, damit es die großen Schalenvolumina der Wohnkammer tragen konnte (vgl. RAUP 1967, EBEL 1990). Engnabelige, diskusförmige Ammoniten waren ganz im Gegensatz zu den cadiconen, serpenticonen und platyconen Formen wegen ihres geringen Strömungswiderstandes zu schnellen Fluchtbewegungen fähig und daher nicht so sehr auf passive Schutzfunktionen angewiesen (vgl. CHAMBERLAIN 1993, JACOBS & CHAMBERLAIN 1996). Ammoniten, die weniger schmal waren und eine geringe bis hohe Windungsexpansionsrate hatten (im Wesentlichen platycone Formen), waren nach ihrem Strömungswiderstand am besten für das stetige, langsame Schwimmen angepaßt. Die cadiconen, breitmündigen Formen waren die schlechtesten Schwimmer. Diese hydrodynamische Anpassung der unterschiedlichen Gehäuse spiegelt sich auch in der Toleranz gewisser Verletzungsfolgen wider. So tolerierten die oxy-, platyconen Formen Skulpturverschiebungen (skulpturelle Kompensation) in Folge von Verletzungen sehr viel schlechter als die serpenticonen Formen, und Veränderungen des Windungsverlaufes (forma *undatispirata*) treten bei diesen Formen nicht auf. Sowohl Skulpturveränderungen als auch Veränderungen des Windungsverlaufes beeinträchtigten die hydrodynamischen Parameter der betroffenen Ammoniten entscheidend. Gattungen, die eine aktive Fortbewegung praktizierten, mußten dadurch in ihrer Lebensqualität stark eingeschränkt werden.

2. Die **Länge der Wohnkammer** beeinflußte die Mündungsposition und deren Flexibilität, die Fähigkeit sich aktiv fortzubewegen und die Fähigkeit, sich in die Wohnkammer zurückzuziehen. Die zentrale Bedeutung der Wohnkammerlänge anerkennend, unterschied WESTERMANN (1996) zwischen brevi-, meso- und longidome Ammoniten. Diese klare Unterteilung spiegelt drei, als adaptiv interpretierte Häufigkeitsmaxima bei Wohnkammerlängen von 160-180°, 260-300°, bzw. 350-400° wieder. Die Häufigkeitsmaxima gehen mit drei relativ stabilen theoretischen Mündungspositionen einher: bei Wohnkammerlängen von 160-180° liegt die Apertur in einen Winkel von ca. 60° (gemessen von der Vertikalen), bei Wohnkammerlängen von 260-300° liegt sie bei 100° und bei Wohnkammerlängen, die mehr als eine Windung einnehmen, fällt sie wieder rapide auf eine Position um 30° (vgl. SAUNDERS & SHAPIRO 1986). Je kürzer die Wohnkammer, desto stabiler war die Position der Mündung des Ammoniten. Grund dafür ist die Verteilung von Schwerpunkt und Auftriebsmittelpunkt. Wenn beide einen gewissen Abstand voneinander hatten, dann regelte sich das Gehäuse so ein, daß der Schwerpunkt genau senkrecht unter dem Mittelpunkt des Auftriebs lag. Je größer der Abstand der beiden Punkte voneinander, desto größer war das Bestreben, diese Position einzunehmen. Wenn die Wohnkammerlänge größer 360° war, dann fielen beide Punkte nahezu zusammen, das Bestreben, in eine stabile Position zu gelangen, war entsprechend gering. Die Position der Mündung ist dadurch bei longidomen Formen

extrem flexibel. Da angenommen wird, daß sich die Ammoniten wie die meisten rezenten Cephalopoden zumindest im Notfall im Rückstoßprinzip fortbewegten, mußte die Wohnkammerlänge durch diesen Effekt einen extrem großen Einfluß auf die Fähigkeit gehabt haben, sich fortzubewegen. Bei Ammoniten mit kurzen Wohnkammern bildeten Schwerpunkt und Mittelpunkt des Auftriebs zwei deutlich voneinander entfernte Pole. Dadurch ergibt sich eine stabile Mündungsposition, von der aus ein Rückstoß wirken konnte. Bei Formen mit langer Wohnkammer war eine solche Fortbewegungsweise unmöglich. Sie hätten die Kraft der Fortbewegung, wie *Sepia* oder Fische, direkt gegen den Gleichgewichtsmittelpunkt richten müssen Longidome Formen besaßen daher eine bessere Manövrierfähigkeit, waren jedoch aufgrund ihrer plumpen Schalenform nicht zum schnellen und zur Flucht vor ihren Feinden in der Lage, sie konnte lediglich ihre Mündung vom Feind weg drehen. Wenn Ammoniten mit Wohnkammerlängen < 350° nicht in der Lage waren vor Räubern zu flüchten, dann benötigten sie andere Verteidigungsstrategien. Eine dieser Strategien konnte anhand der Regenerationserscheinungen nach größeren Verletzungen nachgewiesen werden - die Fähigkeit, den Weichkörper in die Röhre zurückzuziehen. Im Kap. 5.4.1. konnte gezeigt werden, daß ausschließlich longidome Formen in der Lage waren, ihren Weichkörper merklich in die Wohnkammer zurückzuziehen. Sie hatten damit zusätzlich die Fähigkeit erworben, die Schale ohne Verzerrung der Skulptur zu regenerieren. Daß diese Strategie tatsächlich ihren Sinn gehabt haben könnte, zeigt die außerordentliche Häufigkeit von flachen unspezifischen Verletzungen bei den longidomen Formen. Diese Verletzungen wurden durch Feinde verursacht, die ihre Beute nicht richtig zu fassen bekamen oder von vornherein keine Chance auf Erfolg hatten, da ihre Beißwerkzeuge zu klein waren. Wenn solche Verletzungen häufig überliefert sind, dann deutet dies auf eine hohe Fehlerrate bei ihren Feinden. Eine andere Verteidigungsfunktion langer Wohnkammern war der Schutz vor Verletzungen des Phragmokons. Es ist bekannt, daß für alle Ammoniten Verletzungen des Phragmokons tödlich endeten. Um so wichtiger scheint es, das Phragmokon vor schalenbrechenden Räubern zu schützen. Der beste Schutz konnte erreicht werden, wenn das gesamte Phagmokon von der Wohnkammer bedeckt war, was bei den longidomen Formen realisiert wurde. Lange Wohnkammern hatten somit den Nachteil, daß die Fähigkeit aktiver Fortbewegung, also auch die der Fluchtbewegung eingeschränkt wurde. Dieser Nachteil wurde ausgeglichen durch deutliche Vorteile bei der passiven Verteidigung: dem Schutz des Phragmokons und der Fähigkeit des Weichkörpers, sich bei Gefahr in die Wohnkammer zurückzuziehen.

Der **Skulptur der Ammonitenschale** müssen zwei wichtige Funktionen zugeschrieben werden: die Erhöhung der mechanischen Stabilität und die Verbesserung der hydrodynamischen Eigenschaften des Gehäuses. Es ist ein Allgemeinplatz, daß Wellblechstrukturen die Stabilität glatter Werkstoffe erhöhen. Daher war es auch nie strittig, daß die Rippen der Ammoniten die Gehäusestabilität erhöhen. Diskutiert wurde und wird jedoch, wozu diese Stabilität benötigt wurde. Von SPATH (1919) stammte die Vermutung, die Berippung schütze die Ammoniten vor dem hydrostatischen Druck der Wassersäule. Tatsächlich konnten HEWITT & WESTERMANN (1987) und HEWITT (1996) zeigen, daß die Berippung der evoluten Morphotypen der mechanischen Stabilisierung des Ammonitengehäuses vor der hydrostatischen Belastung diente. Mit einer Berippung wird das Gehäuse gegenüber Scherkräften, die sich aus der Gehäusemorphologie ergeben, versteift. WESTERMANN (1971) glaubte andererseits, die Berippung könnte u.a. eine Anpassung an den Schutz vor Kollisionen mit dem "steinigen" Untergrund bewegter Meere oder eine Anpassung an kleinere Räuber sein. Noch CHECA & WESTERMANN (1988) nahmen an, daß berippte Schalen bei Ammoniten angelegt wurden, um die Auswirkungen von Kollisionen mit festen Gegenständen zu minimieren. Diese Wertung hätte wichtige Folgen für eine ökologische Bewertung, würde sie doch implizieren, daß erhöhte Skulptur in höherenergetischen Milieu zu erwarten wäre. Ganz im Gegensatz dazu wertete WARD (1981b) die Skulptur als klare Adaption an

den zunehmenden Predationsdruck im Laufe der Ammonitengeschichte. Die Untersuchung von WARD bestätigt den evolutiven Trend einer Zunahme von Antipredator-Merkmalen, der auch an Gastropoden beobachtet wurde (VERMEIJ 1977). Von den Gastropoden sind die Merkmale, die als Schutz gegen solche Mundrandattacken entwickelt wurden, aus zahlreichen Untersuchungen bekannt (vgl. VERMEIJ 1982a). Viele dieser Merkmale kommen ebenso an den Ammoniten vor und lassen sich in ihrer Funktion auch auf diese übertragen (vgl. z.B. WESTERMANN 1971, BUCHER et al. 1996, Abb. 45). In welchem Ausmaß die Skulptur die Folgen räuberischer Attacken auch bei den Ammoniten beeinflussen konnte, zeigt das Kapitel 5 dieser Arbeit. Die regenerierten Verletzungen gingen beinahe ausschließlich vom Mundrand aus. Bei Attacken, die vom Mundrand ausgingen, leiteten die Rippen die Bruchkanten der Verletzung in mundrandparallele Richtungen um. Deutliche Kanten in der Gehäuseform (Kiel), Rippenspaltpunkt und Knotenreihen begrenzten das Ausmaß der Verletzung, indem sie die Bruchlinien kanalisierten. Schalenstachel beeinflußten zusätzlich die Angriffspunkte auf der Apertur. Aber auch gegen die Attacken die das gesamte Tier trafen (und nicht nur den Mundrand) waren Rippen ein wirksamer Schutz; sie versteiften das Gehäuse gegenüber starken mechanischen Beanspruchungen (vgl. HEWITT 1996). Besondere Bedeutung muß den Schalenstacheln beigemessen werden. PALMER (1979) wies auf die Schutzfunktion der Stacheln bei Gastropoden hin: Schalenstacheln vergrößern den Radius des Tieres. Damit wurde die Zahl potentieller Predatoren erheblich eingeschränkt. Kleinere Fische, Reptilien usw. konnten einen stacheligen Ammoniten auf diese Weise nicht mehr zwischen ihren Kiefern zerbrechen. Zudem lokalisieren Stacheln die einwirkenden Kräfte genau auf einem Punkt und können sie von diesem dann optimal auf das Gehäuse verteilen. Schalenstacheln stellen sich daher als besonders effektiver Schutz gegen Attacken von Fischen dar. Da viele Ammoniten ihre Skulpturelemente von innen abdeckelten (z.B. HÖLDER 1952, HOWARTH 1975), wurden die Schale durch diese zusätzlich verstärkt. Und schließlich verringert auch eine verstärkte Apertur, wie sie *Dactylioceras* zeigt (Abb. 45), das Risiko gefährlicher Verletzungen. Ein zweiter (untergeordneter) funktioneller Aspekt der Skulptur betrifft die hydrodynamischen Eigenschaften des Gehäuses. Eine schwache radiale Skulptur konnte die Verwirbelung des Wassers um das Gehäuse beim Schwimmen günstig beeinflussen (CHAMBERLAIN 1980). Dadurch konnte unter Umständen der Energieaufwand bei aktiver Fortbewegung gesenkt werden. Wichtigste Eigenschaft der Schalenskulptur war jedoch die Verringerung der Auswirkungen räuberischer Attacken.

Abb. 45: Verdicktes Peristom (ventraler Bereich) des adulten *Dactylioceras* als Beispiel eines mutmaßlich antipredatorischen Merkmals. (nach LEHMANN 1975). Im Original ohne Maßstab.

Eine vierte Variable, die Komplexität der Septeneinfaltung, könnte theoretisch zu den oben erwähnten hinzugezogen werden. Die Funktion der komplex verfalteten Septen der Ammoniten ist bis heute umstritten und eines der zentralen "Rätsel" der Ammoniten. Traditionell wird die Funktion der Septen als Stütze des Gehäuses (zurückgehend auf BUCKLAND 1836, vergl JACOBS 1992, JACOBS 1990), bzw. als Schutzschild des Phragmokons vor dem hydrostatischen Druck, der auf der Wohnkammer lastet (zurückgehend auf PFAFF 1912, vergl HEWITT & WESTERMANN 1997), hervorgehoben. WESTERMANN (1973, 1977) und später (HEWITT 1996) versuchten aus diesem Grund anhand der Belastbarkeit des letzten Septums die maximale hydrostatische Belastbarkeit des Ammonitengehäuses abzulesen. WARD (1987) dagegen versuchte die Komplexität der Septeneinfaltung der Ammoniten als Anpassung an multiple Anforderungen zu verstehen. Als wichtigste Anforderungen sah er den Schutz vor dem hydrostatischen Druck (der einerseits auf der Außenschale, andererseits auf der Fläche des jeweils letzten Septums lastet) und die Anforderungen, die ein möglichst schnelles Entleeren der Kammern stellen. Auch LEHMANN (1990) betonte die physiologische Bedeutung der Septenverfaltung. "Physiologisch" bezeichnet dabei die Funktion der Septen beim Transport der Flüssigkeit im Phragmo-

kon. Auf diese Bedeutung wies erstmals MUTVEI (1967) und später KULICKI & MUTVEI (1988) hin. Sie zeigten, welchen Einfluß die vielen Nischen und Zwickel zwischen den Septeneinfältelungen sowie die vergrößerte Oberfläche der Kammerscheidewände auf die Effizienz des Flüssigkeitstransportes gehabt hatten (vgl. auch Kap. 5. 3. 2.). DANIEL et al. (1997) machten schließlich auf eine weitere potentielle Funktion der Septenkomplexität aufmerksam: dem Schutz vor Predatoren. In ihrer Argumentation spielten zwei Aspekte eine Rolle. Einerseits verstärken die gefalteten Septen die Belastbarkeit des gesamten Gehäuses ("*vault model*" von JACOBS 1990) andererseits verbessern sie die Fähigkeit, unerwartete und plötzliche Auftriebsänderungen zu kompensieren (KULICK & MUTVEI 1988). Viele räuberische Attacken gingen mit einem Schalenverlust (= Gewichtsverlust) einher, der rasch ausgeglichen werden mußte. Die dabei nötige Gewichtskompensation ist am besten über eine Flüssigkeitsrückführung ins Phragmokon zu erklären. Wenn die Flüssigkeit allein von der Oberflächenspannung der Restflüssigkeit in den Kammern zurückgeführt werden konnte, wie dies DANIEL et al. (1997) vermuteten, dann müßte eine kompliziert verfaltete Kammerscheidewand einen größeren Rückfluß ermöglichen als eine einfach verfaltete. Damit hätten die verfalteten Septen gegen mögliche Angreifer durch die Verbesserung der spontanen Gleichgewichtsregulierung eine Schutzfunktion. Direkte Hinweise auf diese Funktion fehlten bisher jedoch. Im Kapitel 5. 3. 2. dieser Arbeit kann zwar gezeigt werden, daß die Effizienz des Gleichgewichtsapparates der Ammoniten tatsächlich höher gewesen sein muß als die von *Nautilus*. Anhand der geringen Datenbasis läßt sich jedoch nicht feststellen, ob Gattungen mit einer höheren Suturkomplexität plötzliche Gewichtsverluste tatsächlich besser tolerierten. Ob die gefalteten Septen einen Vorteil gegen schalenbrechende Räuber erbrachten, läßt sich ebenfalls nicht anhand der verheilten Verletzungen überprüfen, da Attacken auf das Phragmokon (wie schon mehrfach erwähnt) entweder keine überlieferbaren Spuren hinterließen oder erfolgreich waren.

6. 2. 2. Die Robustheit der untersuchten Ammoniten

a.) Anhand der Gehäusemorphologie

Anhand der oben genannten Merkmale läßt sich recht gut abschätzen, inwiefern die hier bearbeiteten Gattungen gegen räuberische Attacken geschützt waren. Vier Gruppen werden sichtbar:

a.) Catacoeloceraten, *Grossouvria* / *Mirosphinctes* und *Kranaosphinctes rabei* haben einen breiten Mündungsquerschnitt und eine Wohnkammerlänge von < 350°. Die Formen sind evolut und haben eine deutliche Berippung. Mit ihrer breitmündigen Gehäuseform besaßen sie schlechte hydrodynamische Kennwerte. Zu rückstoßgetriebener Fortbewegung waren sie nur fähig, sollten sie in der Lage gewesen sein, ihren Trichter weit aus dem Gehäuse zu strecken, um die Antriebskraft gegen den Gleichgwichtsmittelpunkt zu richten. Sie waren gut gegen die Folgen räuberischer Attacken ausgerüstet, die die gesamte Schale betrafen. Ihr breiter Venter machte die cadiconen Formen empfindlich gegen räuberische Attacken, die vom Mundrand her die Schale aufbrachen. Durch die lange Wohnkammer und den breiten Mundrand waren sie sehr gut gegen eryonide Krebse geschützt.

b.) Dactylioceraten, *Kranaosphinctes subevolutus*, *Divisiosphinctes besairiei*, *Lithacoceras torquatiforme* sind planorbicone bis serpenticone Ammoniten. Alle Formen sind longidom und deutlich berippt. Die Mündungsquerschnitte sind subquadratisch, subcircular bis oval. Ihre hydrodynamischen Werte waren besser als die der cadiconen Ammoniten (CHAMBERLAIN 1993). Durch einen trichtergetriebenen Rückstoß konnten sie sich jedoch ebenso wie die breitmündig, longidomen Morphotypen nur fortbewegen, wenn sie den Trichter weit ausstülpen konnten. Mit einer serpenticonen Form und einer deutlichen Skulptur waren sie an die Folgen räuberischer Attacken sehr gut angepaßt. *Dactylioceras* war zudem durch eine verdoppelte Schale und, im adulten Stadium, durch ein verstärktes Peristom (Abb. 45) gegen durophage Räuber geschützt. Gegen eryonide Krebse waren diese Formen aufgrund ihrer langen Wohnkammer sehr gut geschützt.

c.) Hildoceraten, Quenstedtoceraten, Kosmoceraten sind mesodome, platy-, discocone Ammoniten mit deutlicher Berippung. Hildoceraten und Quenstedtoceraten besitzen einen Kiel. Kosmoceraten weisen vier deutliche Knotenreihen / Stacheln auf.

Alle Formen haben mittlere Windungsexpansionsraten. Bis auf *Kosmoceras* besitzen alle einen ventrolateralen Sinus auf dem Mündungsrand. *Hildoceras* und *Quenstedtoceras* scheinen mäßig gute Schwimmer gewesen zu sein. Bei *Kosmoceras* erscheint eine effektive Fortbewegung sehr unwahrscheinlich. Durch ihre Skulptur waren diese Morphotypen gut bis sehr gut (*Kosmoceras*) gegen räuberische Attacken gewappnet. Die Gehäuseform ist nicht so optimal gegenüber schalenbrechenden Attacken gestaltet, wie die der cadiconen oder serpenticonen Formen.

d.) Harpoceraten, *Pseudolioceras* und Hecticoceraten sind involute, deutlich hochmündige Formen mit schwacher Skulptur. Sie waren damit ausgezeichnete Schwimmer und konnten sich ihren Angreifern möglicherweise durch schnelle Fluchtbewegungen entziehen. Räuberische Attacken konnten für sie schnell gefährlich werden, da ihre Schale kaum mit einer Skulptur verstärkt war und die hochmündige Gehäuseform wenig Widerstand gegen schalenbrechende Räuber entgegensetzen konnte. Aufgrund ihrer hohen Windungsexpansionsrate besaßen sie große Mündungsöffnungen. Dies machte sie verletzlich gegenüber den Attacken eryonider Krebse.

b.) Anhand der Häufigkeit der Mehrfachverletzungen

Die Robustheit gegenüber räuberischen Attacken kann anhand der Häufigkeit des Auftretens von Mehrfachverletzungen abgeschätzt werden. Denn je häufiger ein Ammonit die Interaktionen mit einem schalenbrechendem Räuber überlebte, desto mehr Verletzungen müssen sich auf seiner Schale akkumuliert haben. Die Häufigkeit von Mehrfachverletzungen stellt daher einen guten Marker für die Empfindlichkeit gegenüber den Griff des Räubers dar (vgl. BOND & SAUNDERS 1989). Wir erwarten von den Dactylioceraten und Perisphinctiden eine hohe Zahl von Mehrfachverletzungen, da diese Formen aufgrund ihrer langen Wohnkammer recht unempfindlich gegen größere Schalenverletzungen waren (vgl. Kap. 5. 1.). Diese Formen waren durch ihre Fähigkeit, sich tief in die Wohnkammer zurückzuziehen, in der Lage, solche Verletzungen ohne größere Konsequenzen zu reparieren. Die Tabelle 15 bestätigt grundsätzlich diese Erwartungen. Dactylioceraten und Perisphinctiden besitzen hohe Raten an Mehrfachverletzungen, während *Pseudolioceras* und *Hecticoceras* nur selten mehrmals verletzt wurden.

Die hohe Rate an Mehrfachverletzungen bei *Harpoceras* widerspricht diesen Annahmen. Dies zeigt uns, daß es neben den gehäusemorphologischen Variablen noch andere Faktoren gegeben haben muß, welche die Empfindlichkeit gegenüber Schalenverletzungen steuerten.

c.) Anhand der Verletzungshäufigkeit

Von rezenten Dekapoden ist bekannt, daß sie bei ihren Attacken eine recht hohe Fehlerrate haben (HOLLMANN 1969, ZIPSER & VERMEIJ 1978, VERMEIJ 1982a). Diese Fehlerrate ist abhängig von Schalenform und -skulptur der von ihnen erbeuteten Gastropoden. Das heißt, ihnen entschlüpfen viele ihrer ergriffenen Beutestücke im Laufe des Zerkleinerns. Je schwieriger es für den Krebs ist, die Beute zu zerkleinern, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, daß sie ihm im Laufe der Zeit wieder entschlüpft. Aus diesem Grund spiegelt die Zahl der regenerierten Verletzungen an der Beute nach VERMEIJ (1982a) die Zahl der fehlgeschlagenen Versuche wider. BOND & SAUNDERS (1989) stellten analog dazu fest, daß die Verletzungshäufigkeiten an paläozoischen Ammoniten deutlich mit der Robustheit des Gehäuses gegenüber Schalenverletzungen korrelieren. Formen, die nur schwer durch ihre Feinde aufzubrechen und weniger empfindlich waren, hatten eine höhere Rate an regenerierten Verletzungen als Formen, die leicht durch ihre Feinde aufzubrechen waren. Ob dies auch bei den Ammoniten des Jura gilt, soll für die Faunen des Toarcium und des Callovium überprüft werden.

Dazu sollen zunächst die Ammoniten des Toarcium aus den Causses miteinander verglichen werden (vgl. Tabelle 16). Alle Verletzungsraten sind < 5 %. Am häufigsten konnte *Harpoceras* räuberische Attacken, die er erlitt, überstehen. *Pseudolioceras* zeigt die zweitgrößte Rate an verheilten Verletzungen und *Hildoceras* und die Catacoeloceraten weisen mit einer Rate von 1,8 % bzw. 1,6 % weit weniger verheilte Verletzungen auf. Von *Dactylioceras* liegen keine statistisch auswertbaren Verletzungraten aus den Causses vor. Für die Ammoniten des Callovium liegen uns Verletzungsraten aus der Normandie und

Gattung	Mehrfachverletzungen (% aller verh. Verletzungen)
Catacoeloceras	12
Dactylioceras	11
Hildoceras	7
Harpoceras	19
Pseudolioceras	6
Perisphinctiden (Callovium)	20
Kosmoceras	6
Quenstedtoceras	4
Hecticoceras	2
Perisphinctiden (Oxfordium)	13

Tab. 15: Die Häufigkeit des Auftretens von Mehrfachverletzungen.

Gattung	Fundort	Stratigraphie	Exemplare	davon traum. Path. in %
Catacoeloceras	Causses [1]	U. Toarcium	558	1,6
Dactylioceras	Schlaifhausen[2]	*	5876	3,8
	Bougy/Normandie [1]	*	224	1,3
	Whitby[2]	*	914	4
Hildoceras.	Causses [1]	*	646	1,8
Harpoceras	Causses [1]	*	604	3,5
Pseudolioceras	Causses [1]	*	840	2,6
Perisphinctiden	Normandie[3]	Callovium	926	1,7
	Michailov [1]	*	136	13,2
Kosmoceras	Normandie[3]	*	953	3,7
	Michailov [1]	*	586	13,1
Quenstedtoceras	Normandie[3]	*	3236	2,7
Hecticoceras	Normandie[3]	*	1748	1,1
	Michailov [1]	*	540	8,7

Tab. 16: Häufigkeit regenerierter Verletzungen ([1] KEUPP pers. Mitteilung, [2] KEUPP 1985b, [3] KEUPP & ILG 1992). Die Tabelle gibt einen Überblick über die Verletzungsraten der verschiedenen Gattungen. Von den Gattungen des Callovium liegen Verletzungsraten von zwei verschiedenen Fundorten vor, von *Dactylioceras* von drei Fundorten. Dadurch wird sichtbar, daß die Verletzungsraten sehr stark vom Fundort abhängig sind. Verletzungsraten können also nur dann zum Vergleich herangezogen werden, wenn sie vom gleichen Fundort stammen. Die Verletzungsraten von *Dactylioceras* wurden der Tabelle lediglich hinzugefügt, um die große Variationsbreite der Verletzungsraten zu demonstrieren, sie darf nicht in den interspezifischen Vergleich miteinbezogen werden.

aus Michailov / Rußland vor. Die Verletzungsraten des russischen Fundortes sind sehr hoch und liegen teilweise bei > 10 %, während die Verletzungsraten aus der Normandie generell < 5 % sind. Diese unterschiedlichen Verletzungsraten können einerseits tatsächliche Unterschiede widerspiegeln, wahrscheinlicher stellen sie jedoch einen Artefakt dar. Denn die Exemplare aus Michailov sind durchweg sehr gut und mit originaler Aragonitschale erhalten, während von den Exemplaren aus der Normandie lediglich Pyritsteinkerne vorliegen. Damit ist bei den russischen Formen die Wahrscheinlichkeit sehr viel höher, daß die Verletzungen entdeckt werden (vgl. auch Kap. 2. 1.) Hier sollen lediglich die Raten an verheilten Verletzungen der hier bearbeiteten Normandie-Populationen miteinander verglichen werden. Die höchsten Verletzungsraten zeigt *Kosmoceras* mit 3,7 %, gefolgt von *Quenstedtoceras* mit 2,7 %. Die Perisphinctiden und *Hecticoceras* haben deutlich geringere Raten an verheilten Verletzungen (1,7, bzw. 1,1 %). Die Häufigkeitsverteilung der regenerierter Verletzungen steht damit im deutlichen Widerspruch zu Verteilungen, wie sie nach den Arbeiten von VERMEIJ (1982a) und BOND & SAUNDERS (1989) zu erwarten wären. Es ergibt sich

Gattung	Verletzungen gesamt (Anzahl)	davon Verletzungen des Mundrandepithels (in %)
Catacoeloceras	75	29
Dactylioceras	539	23
Hildoceras	79	5
Harpoceras	103	8
Pseudolioceras	45	2
Perisphinctiden div. sp. (Callovium)	86	26
Kosmoceras	72	21
Quenstedtoceras	361	18
Hecticoceras	61	7
K. rabei	87	40
K. subevolutus / D. besairiei	165	39
Lithacoceras	91	25

Tab. 17: Prozentualer Anteil von Verletzungen des Mundrandepithels an der Summe aller Verletzungen.

weder bei den Callov-Ammoniten, noch bei den Ammoniten des Toarcium eine eindeutige Korrelation mit den Variablen der Verletzbarkeit (Gehäuseform, -skulptur, Wohnkammerlänge und Zahl der Mehrfachverletzungen). Die stark skulpturierten, longidomen Formen besaßen Gehäuse, mit denen sie die Attacken schalenbrechender Räuber weit besser überstehen konnten. Eine hohe Zahl an Mehrfachverletzungen bei diesen Formen bestärkt den Eindruck, daß sie gegenüber Schalenverletzungen recht unempfindlich waren (vgl. auch Kap. 6. 2. 2.). Es wäre daher zu erwarten, daß die Fehlerraten der Räuber bei Attacken auf diese Formen höher war, daß daher auch die Häufigkeit regenerierter Verletzungen höher ist. Dem widersprechen die vorliegenden Verletzungsraten. Formen, die Verletzungen mutmaßlich besser überleben konnten, besitzen im Toarcium der Causses und im Callovium der Normandie geringere Raten an regenerierten Verletzungen als solche Formen, die Verletzungen schlechter tolerierten.

Die paradoxe Häufigkeitsverteilung zeigt möglicherweise, daß die überlieferten räuberischen Attacken im Gegensatz zu den von VERMEIJ (1982a) und BOND & SAUNDERS (1989) beschriebenen Fällen keine derart starke selektive Bedeutung besaßen. Denn wenn angenommen wird, daß die entsprechenden räuberischen Attacken bei robusteren Beutetieren häufiger überlebt wurden, dann sollte man bei diesen Gattungen auch höhere Verletzungshäufigkeiten vorfinden. Dem ist ganz offensichtlich nicht so. Da eine Population von Beutetieren ihre Merkmale den entsprechenden Anforderungen immer nur in dem Maße anpaßt, wie es unbedingt notwendig ist (GANS 1993) sollte man ebenfalls annehmen, die Formen bei denen die geringsten Verletzungsraten auf treten, hätten die gegenüber räuberischen Attacken empfindlicheren Gehäuse. Auch dies trifft nicht zu. Das Paradoxon löst sich auf, wenn man den Blick auf die jurassischen Predatoren lenkt. Wie bereits mehrfach erwähnt, sind die tatsächlich für den Ammoniten gefährlichen Interaktionen nicht unbedingt überliefert: die Attacken, die das Gehäuse als gesamtes betrafen und die hinteren Teile der Wohnkammer und des Phragmokons zerstörten. Gerade gegenüber diesen Attacken mußte das Gehäuse stabil gebaut sein. Da die gefährlichen Verletzungen im Wesentlichen auf Fische zurückzuführen sind, kann die paradoxe Häufigkeitsverteilung darauf hinweisen, daß durophage Fische im Mesozoikum als Predatoren eine wesentlich größere Bedeutung hatten, als bisher angenommen wurde (vgl. WARD 1981b). Das heißt: der adaptive Druck ging weniger von den Krebsen aus, die wohl die Masse an regenerierten Verletzungen verursachten, sondern von den Fischen, die das Gehäuse als ganzes aufbrechen konnten. Die Gehäusemerkmale hatten sich also gerade diesem Feinddruck anzupassen. Daß die selektiv relevanten Verletzungen nicht überliefert werden, ist zudem als Regelfall in der erdgeschichtlichen Überlieferung anzunehmen (vgl. auch SIH 1985).

VERMEI (1982: 702) schrieb letztlich selbst: "Highly efficient predators may kill many victims but leave few traces of failure." Robuste Gehäuse entwickelten sich demnach bei Formen, die am häufigsten im Kontakt mit durophagen Fischen standen und die auf eine schnelle aktive Fortbewegung verzichten konnten.

Es lohnt eine genauere Betrachtung der Verletzungshäufigkeiten: Die Tabelle 17 gibt die relative Häufigkeit nur der Mantelrandverletzungen an. Um dieses Histogramm zu interpretieren ist, es wichtig daran zu erinnern, daß Mantelrandverletzungen Spuren fehlgeschlagener Attacken von Krebsen sind, die nicht in der Lage waren, das Gehäuse aufzubrechen, also in erster Linie eryonider Krebse. Eryonide Krebse konnten ihre Beute nicht wie Fische oder schalenknackende Krebse zerlegen, sondern zupften sie aus dem Gehäuse ohne dieses zu zerstören. Ganz entscheidende Merkmale für die Robustheit gegenüber solchen Attacken sind in diesem Falle also die Fähigkeit der Ammoniten, sich tief in die Wohnkammer zurückzuziehen und die relative Größe ihrer Apertur. Und tatsächlich korrelieren die Verletzungshäufigkeiten des Mundrandepithels ganz deutlich mit diesen Faktoren. Die breitmündigen, longidomen Formen (*Catacoeloceras*, die Perisphinctiden des Callovium und *Kranaosphinctes rabei*) zeigen in ihrem jeweiligen stratigraphischen Abschnitt die mit Abstand höchsten Verletzungsraten (29 %, 26 % bzw. 40 %). Sehr hohe Verletzungsraten haben auch die longidom-serpenticonen Formen. Die hinsichtlich der Attacken von Eryoniden empfindlicheren Ammoniten (Harpoceraten und Hildoceraten) hätten die Attacken nur selten überstehen können, was eine geringere Rate an verheilten Verletzungen zur Folge hat. Die relative Häufigkeit der forma *verticata* stellt sich somit insgesamt als deutliche Funktion der Verletzbarkeit dar.

An dieser Stelle könnte der Einwand kommen, daß die Hildocerataceen möglicherweise durch die Aptychen gegen Eindringlinge geschützt waren und folglich nicht wesentlich schlechter gegenüber den Angriffen der Eryoniden geschützt waren. Die Hildocerataceae besaßen kalkig verstärkte Unterkiefer vom Aptychus-Typ (LEHMANN 1981b), während Dactylioceraten einen weniger ausgeprägten, chitinösen Kieferapparat vom Anaptychen-Typ besaßen (LEHMANN 1979). LEHMANN & KULICKI (1990) und später auch SEILACHER (1993) postulierten für den Aptychus-Typ eine Operkulum-Funktion. Nun konnten die Aptychen die Ammoniten zwar gut vor den Attacken der fragilen Eryonidenscheren schützen, sie konnten jedoch ganz sicher nicht die harmloseren Verletzungen des Mundsaumepithels verhinderten. Denn das Operkulum wird die Wohnröhre des Ammoniten nicht über dem Mundrand verschlossen haben, sondern innerhalb der Wohnkammer. Ein Operkulum hätte eine Erhöhung der Fehlerrate der Räuber bewirkt, ohne daß dabei die harmlosen Verletzungen des Mundsaums merklich verringert würden. Dies müßte heißen, ein Operkulum hätte die Häufigkeit verheilter Mundsaumverletzungen beim betreffenden Ammoniten erhöht. Eine solche Wirkung kann anhand der Tabelle 17 nicht nachvollzogen werden. Ein signifikanter Einfluß der Aptychen auf die Verletzungshäufigkeiten ist auch deshalb unwahrscheinlich, weil im Callovium neben den Perisphinctiden, die eine hohe Verletzungshäufigkeit der Mundrandepithels aufweisen (26 % aller verheilter Verletzungen), auch die Hecticoceraten Aptychen besaßen, bei denen forma *verticata* (mit 7 % aller regenerierter Verletzungen) eher selten auftritt. Auch beim Schutz des Mundrandes vor durophagen Organismen dürfte ein Operkulum kaum Wirkung gezeigt haben, da viele Bereiche der Mündung (z.B. ventraler Sporn) kaum von diesem verdeckt werden konnten.

Das heißt also: die Verletzungshäufigkeit insgesamt spiegelt nicht den Predationsdruck wieder, ist also kein Maß für die tatsächliche Häufigkeit von Interaktionen mit Räubern. Grund dafür ist im Wesentlichen die Unfähigkeit der untersuchten Ammoniten Verletzungen des Phragmokons und der tieferen Wohnkammer zu regenerieren. Wenn das Gehäuse zerbrach, war der betroffene Ammonit tödlich verletzt, die Verletzung wurde nicht überliefert. Das Gehäuse mußte daher, wenn der Predationsdruck entsprechend groß war, gegenüber solchen Attacken stabil gebaut sein damit die Gattung erfolgreich sein konnte. Überliefert wurden jedoch Krebsattacken auf die Apertur. Wenn das Mantelrandepithel bei einer fehlgeschlagenen Attacke verletzt wurde zeigt sich dies auf der nachwachsenden Schale. Die Häufigkeit dieser Spuren ist deutlich mit der Robustheit gegenüber diesen Attacken korreliert.

6. 2. 4. Zusammenfassung

- Die Robustheit der untersuchten Ammonitengattungen läßt sich sehr gut an der Gehäusemorphologie ablesen.
- Die Bruchkantenmuster, die Toleranzgrenzen von Verletzungen und die Regenerationsmodi liefern wichtige Hinweise um den Wert bestimmter Merkmale zum Schutz vor durophagen Räubern zu ermessen.
- Die Empfindlichkeit der Morphotypen gegenüber durophagen Räubern spiegelt sich deutlich in der Häufigkeit von Mehrfachverletzungen wieder. Gattungen, die räuberische Attacken besser überleben konnten, weisen eine höhere Rate an Mehrfachverletzungen auf.
- Eine Gehäusemorphologie, die robust gegenüber räuberischen Attacken war (evolut, breitmündig, longidom, gut skulpturiert) steht im Widerspruch zu einer Gehäusemorphologie, die optimal für die Fortbewegung war (involut, hochmündig, brevidom, nicht skulpturiert). Dies verdeutlicht den von VERMEIJ (1987) ausgeführten adaptionalen Konflikt der Ammonoideen. Sie mußten sich für eine der beiden Anpassungsstrategien entscheiden: entweder mobil und fragil oder träge und robust.
- Die Verletzungsrate spiegelt nicht den Predationsdruck wider, der auf den unterschiedlichen Morphotypen gelastet hat, da die selektiv relevanten Attacken auf das Gesamtgehäuse in der Regel nicht überlieferungsfähig sind.
- Die Häufigkeit von regenerierten Mantelrandverletzungen ist deutlich mit der Robustheit gegenüber den verantwortlichen räuberischen Attacken korrelierbar. Die Wohnkammerlänge und die Weite der Apertur erscheinen als selektiv wichtige Merkmale gegenüber Räubern, die den Ammonit aus dem Gehäuse zupfen konnten.

6. 3. Lebensweise und Habitat

6. 3. 1. Aussagefähigkeit der Verletzungshäufigkeit

Neben der Fehlerrate der Räuber spielt die Interaktionshäufigkeit eine wichtige Rolle als bestimmender Faktor der Häufigkeit regenerierter Verletzungen. Man kann sagen, daß dieser Faktor klassisch als der bedeutendere angesehen wurde. So ging GECZY (1965) bei der wohl ersten quantitativen Auswertung von Verletzungshäufigkeiten davon aus, daß die überlieferten Verletzungen Aussagen über die Benthosabhängigkeit der Ammoniten abgeben können. BAYER (1977) verstand die Verletzungshäufigkeit als direkten Ausdruck der Kontakte mit dem Meeresboden und auch KEUPP & ILG (1992) sahen die Häufigkeit von Mantelrandverletzungen als Ausdruck der Intensität des Benthoskontaktes. Der Grundgedanke, der hinter dieser Annahme stand, war die Vermutung, daß die Anzahl der verheilten Verletzungen die Wahrscheinlichkeit der tatsächlich stattgefundenen Kontakte in irgendeiner Weise widerspiegelte. Ganz sicher war die Wahrscheinlichkeit, mit der es zu räuberischen Attacken kam, damals wie heute am Meeresboden am größten. Am Meeresboden lebten und leben die als Hauptfeinde der Ammoniten gedachten Krebse. Bodenbezogen lebte auch der Großteil der durophagen Fische. Die höchsten Verletzungsraten treten demnach bei Ammoniten auf, die sich oftmals oder ständig nahe des Meeresbodens bewegten (GECZY 1965).

Bei genauerer Betrachtung zeigt sich jedoch, wie schwer es ist, die Wahrscheinlichkeit, mit welcher die Ammoniten mit schalenbrechenden Predatoren zusammentrafen, tatsächlich abzuschätzen. Im vorherigen Kapitel wurde bereits geschildert, daß die unterschiedliche Predationspraktiken unterschiedlich häufig Spuren am Ammonitengehäuse hinterließen. Zudem gab es verschiedenste Strategien, den Räubern aus dem Wege zu gehen. Die Ammoniten hatten die Möglichkeit, ihre räumliche und zeitliche Verteilung zu modifizieren (z.B. für die Räuber unvorhersehbare Massenvermehrungen) oder sie konnten ihren Feinden durch Wanderbewegungen aus dem Wege gehen, sie konnten sich tarnen oder durch Farbstoffe ihre Feinde täuschen, sie konnten sich mit Geruchs- oder Farbstoffen verteidigen. Schließlich spielt die Ernährungsweise der Ammoniten selbst eine große Rolle für die Art und Weise des Zusammentreffens mit den Räubern. Über alle diese Faktoren wissen wir so gut wie nichts. Es wäre daher falsch, *a priori* anzunehmen, alle Ammoniten hätten in einem gegebenen Lebensraum die gleiche Wahrscheinlichkeit mit potentiellen Räubern zusammenzutreffen. Die Annahme von GEZCY (1965), daß die Wahrscheinlichkeit mit Räubern zusammenzutreffen, in der Nähe des Meeresgrundes am höchsten war, mag zwar generell berechtigt sein, sie wird den

vielen Differenzen, die sich gerade bei der Vielfalt der Ammonitenformen in der Lebensweise ergeben haben, jedoch nicht gerecht. Zudem konnte im Kapitel 6. 2. gezeigt werden, welch große Rolle die Robustheit des Morphotypen gegenüber den räuberischen Attacken und die Art und Weise der Attacken selbst bei der Überlieferung spielt.

Und trotzdem sind palökologische Aussagen anhand der Verletzungshäufigkeiten möglich. Die Gehäusemorphologie, die Häufigkeit von Mehrfachverletzungen, die Häufigkeit von Mantelrandverletzungen und schließlich einzelne Verletzungen liefern uns ein differenziertes Bild von den Ansprüchen, denen ein bestimmter Morphotyp entsprochen hat und haben mußte, um in seinem Lebensraum bestehen zu können. Aus dem Puzzle dieser Hinweise ist es möglich, ein recht grob skizziertes Lebensbild zu entwerfen. Die verschiedenen Morphotypen sollen daher im Kontext zu palökologischen Befunden aus anderen Untersuchungen diskutiert werden und insbesondere im Hinblick der von WESTERMANN (1996) veröffentlichte Summa der Palökologie der Ammonoideen diskutiert werden. Dazu sollen zwei stratigraphische Bereiche noch einmal näher betrachtet werden.

6. 3. 2. Ammoniten des Toarcium

Die Mehrzahl der bearbeiteten **Dactylioceraten** stammt aus Schlaifhausen und Whitby. An diesen Fundorten zeigt eine Muschelfauna von *Pseudomytiloides* (Whitby) bzw. *Meleagrinella* (Schlaifhausen) eine eher schlechte Sauerstoffverfügbarkeit in der Nähe des Meeresbodens an (zur palökologischen Aussagefähigkeit dieser Gattungen siehe RÖHL 1998). Trotzdem weisen gerade die Dactylioceraten häufig Bandschnitte auf, untrüglicher Beweis für einen Kontakt mit benthischen Räubern. Auch Mantelrandverletzungen (forma *verticata*), in den allermeisten Fällen ganz sicher auf Interaktionen mit Krebsen zurückzuführen, sind bei den Dactylioceraten sehr häufig (23 %). Ein Szenario, welches alle diese Interaktionen auf Krebse zurückführt, die an treibenden Hölzern und im Treibtang lebten (eine Schlußfolgerung, die naheliegt, wenn man *Bositra buchi* als pseudoplanktonische Muschel versteht, die ihrerseits wiederum auf das Vorhandensein von Treibholz oder -tang verweisen; vgl. z.B. ETTER 1995), erscheint jedoch unwahrscheinlich. RÖHL (1998) konnte zeigen, daß *Bositra* deutliche Affinitäten zu den Lebensbedingungen am Meeresboden des Posidonienschiefermeeres aufweist. In jüngerer Zeit wurde mehr und mehr davon abgegangen, die Schwarzschiefer des Unteren Toarcium als monolithische dys- anoxische Schichten zu verstehen. Feinstratigraphische Untersuchungen (z.B. RÖHL 1998, SCHMIDT-RÖHL 1999) zeigen immer deutlicher, daß die dys- anoxischen Phasen am Meeresgrund tatsächlich eher den Charakter von kurzzeitig wiederkehrenden periodischen Ereignissen hatten und daß zwischenzeitlich eine Besiedlung möglich war. Krebsfunde sind aus diesen Fundorten meines Wissens jedoch nicht dokumentiert. Da das Erhaltungspotential von Krebsen in Schwarzschiefern recht hoch sein sollte, ist anzunehmen, daß Crustaceen tatsächlich sehr selten in den entsprechenden Beckenbereichen vorkamen. Die recht häufig auftretenden Verletzungen sind daher möglicherweise durch Benthoskontakt der Dactylioceraten in anderen Regionen (auf Schwellengebieten, Beckenrandgebieten) zu erklären. Dies könnte wiederum darauf hinweisen, daß die Dactylioceraten im Meer wanderten, und daß sie sich demnach sowohl bodennah als auch in der freien Wassersäule aufhielten. Eine rein "planktischen" Lebensweise, wie sie WESTERMANN (1996) für die Dactylioceraten annahm, erscheint angesichts der häufigen Bandschnitte eher unwahrscheinlich.

Das gleiche gilt für die breitmündigeren **Catacoeloceraten**. Die bearbeiteten Cataceoloceraten stammen im wesentlichen aus den Causses. Die dokumentierte Fauna (vgl. Kap. 3. 1.) der Fundorte zeigt zumindest für bestimmte Intervalle eine O_2-Verfügbarkeit an, die eine Bodenbesiedlung möglich machte. Auch Krebse sind aus den Causses nachgewiesen (vgl. RICHTER 1999). Es ist daher weniger problematischm, die relativ hohe Anzahl von Mantelrandverletzungen (29 % aller Verletzungen) an den Catacoeloceraten von Interaktionen mit Krebsen herzuleiten. Auch hier bezeugen diese Verletzungen einen Bodenkontakt. Die Verletzungsrate der Catacoeloceraten ist unter den bearbeiteten Toarc-Gattungen die geringste (1,6 %). Einfache Schalenverletzungen wurden daher entweder selten überlebt oder es kam nur selten zu Interaktionen mit schalenbrechenden Räubern. Das Phänomen erscheint in Anbetracht der robusten Schale der Catacoeloceraten paradox. Im Kap. 6. 2. 2. konnte jedoch gezeigt werden, daß dies offensichtlich darauf hinweist, daß die Hauptfeinde der Catacoeloceraten Fische waren. Der, wenn auch nur

zeitweise Aufenthalt am Meeresboden scheint bei den Catacoeloceraten jedoch eine wichtige Rolle eingenommen zu haben. Möglicherweise migrierten die eher plumpen Catacoeloceraten zwischen freier Wassersäule und Meeresboden. Diese Interpretation steht im Einklang mit der Einschätzung von WESTERMANN (1996: 650), der die Coeloceraten eher "bottom-dependend than [the] characteristically serpenticonic *Dactylioceras*" einschätzte.

Eine sehr geringe Abhängigkeit vom Meeresboden nahm WESTERMANN (1996) für die **Harpoceratinae** und **Hildoceratinae** an. Er stützt diese Annahme durch das häufige Vorkommen dieser Gattungen in benthosarmen Schwarzschieferhorizonten. Aber auch hier geben die regenerierten Verletzungen zusätzliche Hinweise. Tatsächlich scheint es so, daß die Hildoceratinae selten im Kontakt mit Krebsen standen. Verletzungen des Mantelrandes sind mit 5 % eher die Ausnahme. Regenerierte Verletzungen sind insgesamt recht selten (1,8 %). Bandschnitte treten nur in Einzelfällen auf. Da von den Fundorten (die bearbeiteten Hildoceratinae stammen im wesentlichen von Altdorf und aus den Causses) Krebsfunde dokumentiert sind, muß davon ausgegangen werden, daß Interaktionen mit Krebsen theoretisch möglich gewesen wären. Die Hildoceratinae stellen sich also übereinstimmend mit der WESTERMANN'schen Darstellung als Ammoniten dar, die eher in der freien Wassersäule lebten. Viel widersprüchlicher erscheint dagegen das Bild der Harpoceratinae. Die Harpoceratinae waren mit ihrer schwachen Skulptur, ihrer großen Windungsexpansionsrate und folglich großen Mündungsöffung und der recht kurzen Wohnkammer schlecht gegen Räuber geschützt. Ein geringer Anteil an Verletzungen des Mantelrandepithels bezeugt dies (2% bei *Pseudolioceras*, 8 % bei *Harpoceras*). Attacken der bodenbewohnenden eryoniden Krebse waren daher bei diesen Ammoniten recht unwahrscheinlich. Trotzdem ist die Verletzungshäufigkeit mit 2,6 % (*Pseudolioceras*) bzw. 3,5 % (*Harpoceras*) vergleichsweise hoch. Nahrungsreste (vgl. JÄGER & FRAAYE 1997) im Kropf(?) von *Harpoceras* deuten darauf hin, daß dieser Ammonit zumindest zeitweise und bei entsprechendem Nahrungsangebot Meeresgrund nach grober Nahrung absuchte. Im Kropf(?) von *Harpoceras* wurden Reste von *Pseudomytiloides dubius* (RIEGRAF et al. 1984, JÄGER & FRAAYE 1997) und von eryoniden Krebsen (JÄGER & FRAAYE 1997) gefunden. Die eryoniden Krebse verweisen auf eine Nahrungssuche auf dem Meeresgrund. Die Aussagekraft von *Pseudomytiloides* ist in dieser Hinsicht weniger klar, wird doch angenommen, daß die byssate Muschel ebenso am Meeresgrund wie auch an treibendem Tang und Hölzern festgeheftet lebte (SEILACHER 1982, RÖHL 1998). Im Kropf(?) der Hildoceraten wurden bisher weder *Pseudomytiloides* noch eryonide Krebse gefunden. LEHMANN & WEITSCHAT (1973) fanden dagegen den Kieferapparat eines juvenilen Ammoniten und RIEGRAF et al. (1984) erwähnten fragliche Echinodermenreste. Vom Fundort Altdorf sind eryonide Krebse nachgewiesen (KURSAWE 1994). *Harpoceras* hat also offensichtlich in stetiger langsamer Wanderbewegung die Wassersäule (vgl. JACOBS & CHAMBERLAIN 1996) und, soweit er Nahrung bot (und dies scheint in der Schwellenposition von Altdorf und der proximalen Beckenposition der Fundorte der Causses durchaus der Fall gewesen zu sein, vgl. Kap. 3.1), auch den Meeresgrund nach Eßbarem abgesucht (vgl. auch LEHMANN 1990: 180). In Beckenpositionen, die am Meeresboden euxinische Verhältnisse aufwiesen, fand *Harpoceras* seine Nahrung sicherlich in den höheren Wasserschichten. Warum die Harpoceratinae bei dieser Lebensweise derart oft von ungefährlichen Attacken betroffen waren, bleibt spekulativ. Viele der regenerierten Verletzungen haben die typische Form, die bei Fischbissen zu erwarten wäre. (siehe Abb. 44a, Taf. Abb. a). Da die spezifische Berippung der Harpoceratinae genau diese Verletzungsform begünstigt, ist schwer abzuschätzen, ob es sich hierbei nicht um einen Effekt der Skulptur handelt. Sicher ist jedoch, daß die Harpoceratinae oftmals mit durophagen Räubern in Kontakt kamen, ohne daß anhand der Schalenmorphologie ein besonderer Schutzmechanismus bestünde. Interessant erscheint in diesem Zusammenhang der Fakt, daß die Harpoceratiden einen Kieferapparat vom Aptychus-Typ ausbildeten, - bis dato unbekannt unter den Ammonoideen. Möglicherweise kamen die Hildoceratiden gerade aufgrund ihrer im Gegensatz zu anderen Ammonoideen des Unteren Toarcium (vgl. dazu JÄGER & FRAAYE 1997, SEILACHER 1993) macrophagen (räuberisch / aasfressenden) Lebensweise häufiger in Kontakt mit kleineren durophagen Fischen und Krebsen. Es ist also auch hier nicht exakt festzustellen, inwiefern die Harpoceratinae tatsächlich vom Meeresgrund abhängig waren. Aufgrund der Verletzungspuren ist jedoch eine bevorzugtes Habitat in der freien Wasser

Gattung	Habitat (diese Arbeit)	Habitat (nach WESTERMANN 1996)
Dactylioceratidae	Pv/D	P
Hildoceratidae	Ds/N	N
Cardioceratidae	Ds/N	P/N
Kosmoceratidae	D/Pv	P
Hecticoceratidae	N	N
Choffatia	Pv	N

Tab. 18: Habitate / Lebensweise der bearbeiteten Ammoniten nach dieser Arbeit im Vergleich mit WESTERMANN (1996). Abkürzungen nach WESTERMANN (1996): **D:** "demersal" (~ nektobenthonisch), **Ds:** "demersal swimmer" (~nektobenthonisch, aktiv schwimmend), **N:** nektonisch, **P:** planktonisch, **Pv:** planktonisch, vertikal migrierend.

säule und eine zeitweise demersiale Lebensweise wahrscheinlich.

Insgesamt scheint die Ammonitenfauna damit weniger stark an einen bestimmten Bereich in der Wassersäule gebunden gewesen zu sein, als es WESTERMANN (1996) darstellte. Bei allen, auch bei den sicherlich überwiegend in der freien Wassersäule lebenden Gattungen, treten Spuren vom Kontakt mit benthisch lebenden Feinden auf. Damit tritt als wichtigstes Merkmal der untersuchten (sich noch im Wachstum befindlichen) Ammoniten die Fähigkeit der Migration hervor. Auf welche Art und Weise die Formen migrierten und durch welche Ereignisse dies gesteuert war, bleibt im Dunkeln.

6. 3. 3. Ammoniten des Callovium

Die Begleitfauna der untersuchten Callov-Ammoniten ist insbesondere durch die jahrzehntelangen Aufsammlungen von A. ILG hervorragend dokumentiert. Sie zeigt für den betreffenden Bereich der *lamberti*-Zone eine reiche endobenthische Fauna. Auch Krebse werden häufig gefunden. Aus diesem Grund kann einerseits angenommen werden, daß Ammoniten vielfältige Nahrungsquellen am Meeresboden vorfanden und andererseits, daß es am Meeresgrund eine Vielzahl von benthisch bis demersial lebenden Ammonitenräubern gab.

Dementsprechend treten bei allen untersuchten Gattungen die Spuren von Krebsattacken auf. Besonders häufig sind diese Spuren bei den breitmündigen Microconchen der Perisphinctiden die vorwiegend der Gattung ***Choffatia / Mirosphinctes*** angehören. 26 % aller Verletzungen treten bei dieser Gattung im Mantelrandepithelium auf. Wie auch bei den morphologisch ähnlichen liassischen Catacoeloceraten, ist die Verletzungsrate insgesamt sehr niedrig (1,7 %). WESTERMANN (1996: 653) zählte *Choffatia* zum "*sluggish nekton*" und trifft damit ganz sicher nur einen Aspekt der Lebensweise dieser Ammoniten. Wie bereits bei den Catacoeloceraten argumentiert (Kap. 6. 3. 2.), erscheint hinsichtlich der überlieferten Verletzungen für *Choffatia / Mirosphinctes* eine in der Wassersäule migrierende Lebensweise am wahrscheinlichsten. Denn nur so macht die geringe Zahl der überlieferten Verletzungen in Anbetracht der robusten Gehäuseform einen Sinn. Fischbisse hinterließen in der Mehrzahl keine Spuren, trotzdem mußte sich der recht träge Ammonit gegen diese Attacken schützen. Wenn diese Ammoniten trotz der wenigen überlieferten Verletzungen derart gut gegenüber durophagen Räubern geschützt waren, dann kann dies nur auf ein Leben in der freien Wassersäule deuten. Der hohe Anteil an Mantelrandverletzungen deutet jedoch auf einen ebenfalls regulären Kontakt mit benthisch lebenden Krebsen.

Die Daten, die wir von ***Kosmoceras*** besitzen, sind ebenfalls sehr widersprüchlich. Mehr als ein Fünftel aller Verletzungen sind Mantelrandverletzungen (21 %). Dies weist auf ein eher bodennahes Leben der Kosmoceraten hin (vgl. auch KEUPP & ILG 1992). Die Kosmoceraten waren aufgrund ihrer deutlichen Skulptur und der vier Dornenreihen sehr gut gegen räuberische Attacken von Fischen geschützt. Eine eher uneffektive Art der Schalenreparation (vgl. Kap. 5.4.1.) und eine vergleichsweise geringe Häufigkeit von Mehrfachverletzungen (6 %) verweisen auf eine hohe Empfindlichkeit gegenüber Schalenverletzungen. Beides sind Anpassungen, die einem Leben unabhängig vom Meeresboden am besten nutzen würden. Denn Fischbisse konnte in ihrer Mehrzahl sicherlich nicht überlebt werden, da sie das gesamte Gehäuse

betrafen. Daher machte es wenig Sinn, eine besonders effektive Technik für die Regeneration ungefährlicher Verletzungen zu entwickeln. Aufgrund ihrer hydrodynamisch extrem ungünstigen Skulptur werden die Kosmoceraten keine guten Schwimmer gewesen sein. Damit stellen sie sich als Formen dar, die mehr oder weniger treibend in der Wassersäule lebten. Möglicherweise konnte es sich *Kosmoceras* aus diesem Grunde leisten, daß er als mesodomer Ammonit mit einer relativ großen Mündungsöffnung gegenüber den Attacken von eryoniden Krebsen eher schutzlos ausgeliefert war. Auch eine Untersuchung von ANDERSON et al. (1994) vermittelte das Bild eines *Kosmoceras*, das in den oberflächennahen Gewässern lebte. In ihrer Studie verglichen sie die δ^{18} O-Isotopenverteilung an benthischen Muscheln, Belemniten und *Kosmoceras* im Oxford Clay. Bei der Auswertung ihrer Ergebnisse stießen die Autoren auf eine Differenz zwischen den Werten der Muscheln und Belemniten einerseits und *Kosmoceras* andererseits. Die Werte bei *Kosmoceras* verwiesen auf Paläotemperaturen, die im Mittel ca. 6°C über denen der Belemniten und Muscheln liegen. Die Autoren werteten dies als Indiz für die oberflächennahe Lebensweise von *Kosmoceras*. Auch bei den Kosmoceraten können die scheinbar paradoxen Befunde erklärt werden, wenn angenommen wird, daß die Gattung zwischen den oberflächennahen Gewässern und dem Meeresgrund wanderte.

Bei den **Quenstedtoceraten** sprechen die Gehäusemorphologie und die geringe Häufigkeit von Mehrfachverletzungen (4 %) für eine hohe bis mittlere Empfindlichkeit gegenüber Verletzungen. *Quenstedtoceras* muß den Attacken von eryoniden Krebsen recht schutzlos ausgeliefert gewesen sein. Es muß diesen Krebsen ein leichtes gewesen sein, in die großen Mündungen (hohe Windungsexpansionsrate) der juvenilen Tiere einzudringen. Trotzdem ist die relative Häufigkeit von forma *verticata*, also der Mantelrandverletzungen (18 %), nur wenig geringer, als die von den Kosmoceraten. Seine deutliche Berippung schützte vor Fischbissen und Krebsattacken, die das gesamte Gehäuse treffen wollten ebenso wie vor Attacken, die lediglich den Mundrand trafen. Im Vergleich zu *Kosmoceras* war *Quenstedtoceras* aufgrund seiner platyconen Form und seiner extrem kurzen Wohnkammer (ca. 180°) besser zu aktiver Fortbewegung in der Lage. *Quenstedtoceras* erscheint daher ein aktiver, langsam schwimmender, bodenbezogener Ammonit gewesen zu sein. Diese Einschätzung wird durch die palökologischen Studien von VIDIER et al. (1993) und NEIGE et al. (1997) unterstützt. In beiden Arbeiten wird übereinstimmend festgestellt, daß die suboxyconen Formen (Cardioceratidae) im borealen Callovium in flacheren Habitaten am häufigsten vorkommen.

Die vorliegenden **Hecticoceraten** sind in ihrer Mehrzahl hochmündig, mäßig skulpturiert und besitzen eine mesodome Wohnkammer. Dadurch sind sie gegen räuberische Attacken eher schlecht geschützt. Verletzungen des Mantelrandes (forma *verticata*) treten an Gehäusen von *Hecticoceras* selten auf (7 % aller regenerierten Verletzungen). Dies kann einerseits als Zeichen dafür gewertet werden, daß die Form sehr empfindlich gegenüber solchen Verletzungen gewesen ist (in der Tat war die große Mündungsöffnung der Hecticoceraten sehr schlecht vor den Scheren der Eryoniden geschützt), oder es kann darauf hinweisen, daß der Kontakt mit diesen bodenbewohnenden Krebsen eher unwahrscheinlich war. Beides spricht für eine Lebensweise in der freien Wassersäule. Gestützt wird diese Vermutung durch eine sehr geringe Rate an verheilten Verletzungen insgesamt (1,1 %). Auch hier ergänzte sich möglicherweise eine hohe Empfindlichkeit gegenüber Verletzungen mit einer geringen Wahrscheinlichkeit, überlieferbaren Interaktionen ausgeliefert zu sein, um die Zahl der regenerierten Verletzungen derart niedrig zu lassen. Eine nektonische Lebensweise in der freien Wassersäule wird auch durch die Arbeiten von ZIEGLER (1967) und VIDIER et al. (1993) evident. ZIEGLER (1967) fand, daß die Oppelien (zu denen die Hecticoceraten zählen) im Kimmeridgium eher in der küstenferneren Fazies vorkommen und VIDIER et al. (1993) konnten zeigen, daß die Hecticoceraten während des "*highstand systems tract*", also in Zeiten der maximalen Küstenferne am häufigsten sind. Trotzdem treten auch bei den Hecticoceraten (besonders bei den evoluten, platyconen Putealiceraten) des öfteren Bandschnitte und damit Spuren benthischer Interaktionen auf.

Damit ergibt sich ähnlich wie bei den Ammoniten des Unteren Toarcium ein weniger klar strukturiertes Bild für die Lebensräume der untersuchten Ammoniten, als es WESTERMANN (1996) proklamierte. Viele der Ammoniten standen eindeutig im regelmäßigen Kontakt zum Benthos, obwohl andere Merkmale für eine Lebensweise in der freien Wassersäule sprechen. Ausschließlich demersial le-

bende Ammoniten erscheinen ebensowenig wie ausschließlich in den höheren Wasserschichten lebende Gattungen. Allen untersuchten Ammoniten des Callovium war gemein, daß sie zwischen Meeresgrund und Oberflächenwasser (möglicherweise im Tag-Nacht-Rhythmus) migrierten. Im flachen Meeresbecken zwischen London-Brabanter und Armorikanischen Massiv (nach HUDSON & MARTILL 1991 war das Meer nicht tiefer als 30-50 m !) dürfte dies kein Problem für die Ammoniten dargestellt haben.

6. 3. 4. Zusammenfassung

Die Verletzungen zeigen ein hinsichtlich des möglichen Lebensraumes widersprüchliches Bild. Bei vielen Gattungen finden sich sowohl Hinweise auf ein Leben in der freien Wassersäule als auch Hinweise auf regelmäßigen Benthoskontakt. Problematisch erscheint ein solches Bild besonders, wenn, wie im Falle der Dactylioceraten, eindeutige Spuren von Interaktionen mit Krebsen vorliegen, ohne daß diese vom Fundort nachgewiesen sind. Erklärt werden können diese Widersprüche nur, wenn angenommen wird, daß die Ammoniten geographisch und bathymetrisch wanderten. Die Argumente, die für ein "planktisches Habitat" (WESTERMANN 1996) der kosmopolitischen Dactylioceraten, Hildoceraten, Harpoceraten und auch der Kosmoceraten sprechen, sind stark globale Verbreitung und Massenvorkommen in Schwarzschiefern. Trotzdem belegen regenerierte Verletzungen, daß auch bei diesen Formen der Kontakt mit benthischen Räubern keine Ausnahme war. Catacoeloceraten und die mikrokonche *Choffatia* sah auch WESTERMANN (1996) als vertikale Migranten. Diese Interpretation deckt sich mit den Befunden der verheilten Verletzungen. Relativ eindeutig erscheinen die Hinweise durch die regenerierten Verletzungen lediglich bei den wahrscheinlich demersial lebenden Quenstedtoceraten und bei den Hecticoceraten, denen am ehesten ein planktisches Habitat zugesprochen werden kann. Aber selbst bei den Hecticoceraten kommen eindeutige Spuren von Krebsattacken vor. So ist wohl anzunehmen, daß der Meeresboden für alle hier untersuchten Ammoniten ein wichtiger Lebensraum war und als Nahrungsquelle und Ruheplatz genutzt wurde, soweit er lebensfreundliche Bedingungen bot. Zumindest für die Dactylioceraten, die in benthosarmen Schwarzschiefern vorkommen, muß jedoch gelten, daß dieser Lebensraum nicht lebensnotwendig war. Dieser Bezug zum Meeresboden ist bei einer Auflistung der Habitate, wie sie WESTERMANN (1996) unternahm, zu ergänzen (vgl. Tab. 18).

Viel deutlicher als Differenzen, die durch den Lebensraum hervorgerufen wurden, markieren die regenerierten Verletzungen die Differenzen in der Ernährungsweise und in der Art und Weise der Fortbewegung. Die offensichtlich makrophagen Harpoceratinae weisen unter den Toarc-Ammoniten die höchsten Verletzungsraten auf. Sie waren durch ihre Gehäuseform sehr gut an eine aktive Fortbewegung angepaßt. Die eher plumpen Morphotypen, denen auch eine microphage Ernährungsweise zugesprochen wird (SEILACHER 1993, JÄGER & FRAAYE 1997), zeigen geringere Verletzungsraten. Diese Formen waren aufgrund ihrer Gehäusemorphologie besser gegen räuberische Attacken geschützt gewesen.

Da die untersuchten Ammoniten in aller Regel am noch im Wachstum befindlichen Gehäuse verletzt worden sind, wurden durch die Verletzungen Lebensräume frühontogenetischer oder die Lebensräume adulter Tiere nicht dokumentiert. Alle palökologischen Aussagen beziehen sich daher ausschließlich auf diesen begrenzten Lebensabschnitt der Ammoniten.

7. Schlußbetrachtung

Am Beginn der vorliegenden Untersuchung stand eine Frage, die, wie gezeigt werden konnte, im Laufe der Erforschung der Ammoniten sehr unterschiedlich interpretiert wurde: Die Frage, ob die Häufigkeiten regenerierter Verletzungen Ausdruck der Wahrscheinlichkeit sind, mit der räuberische Attacken stattfanden, oder ob sie Ausdruck der Verletzbarkeit sind. An dieser Stelle kann gesagt werden, daß bei den untersuchten jurassischen Ammoniten weder die Verletzbarkeit, noch die Wahrscheinlichkeit, mit einem Räuber zusammenzutreffen, als alleinige Ursache für die Häufigkeitsverteilung regenerierter Verletzungen angesehen werden kann. Es reicht also nicht aus, die Verletzungshäufigkeit zu bestimmen, um Aussagen über Lebensweise oder Habitat bestimmter Ammonitengattungen zu treffen.

Es konnte ebenfalls gezeigt werden, daß es nicht möglich ist, bestimmte Feindprofile anhand der Ausbildung der Bruchkanten der Verletzungen zu entwerfen. Zwar kann für einzelne Verletzungen ein spezifischer Räuber verantwortlich gemacht werden. Die Ausbildung der Bruchkanten ist im allgemeinen

jedoch sehr eng an Skulptur und Schalenform der Ammoniten gekoppelt. Ähnliches gilt für die Toleranz der Verletzungen und ihrer Folgen. Hier zeigt sich ein eindeutiger Zusammenhang zwischen Gehäuseform und den tolerierten mutmaßlichen Grenzwerten. Es lassen sich Gehäuseformen erkennen, die besser gegen räuberische Attacken geschützt waren als andere. Dieser Eindruck wird durch eine erhöhte Anzahl an Mehrfachverletzungen, Zeichen einer hohen Fehlerrate der Räuber, bestätigt.

Insgesamt erscheinen auf diese Weise drei morphologische Variablen als besonders sensitiv für den Schutz vor durophagen Räubern:

(1) Die Gehäuseform:

- Gehäuse mit rundem Querschnitt und serpenticonem Gehäuse waren besonders stabil gegenüber den Gebissen oder Scheren der Räuber.
- Serpenticone Gehäuse minimierten den Schalenverlust bei Mundrandattacken.
- Geringe Windungsexpansionsraten bedingten relativ zum Gehäusevolumen kleinere Mündungsöffnungen und verringerten dadurch das Risiko von räuberischen Attacken auf eben diese.

(2) Die Länge der Wohnkammer:

- Longidome Ammoniten waren in der Lage, sich in ihre Wohnkammer zurückzuziehen.
- Lange Wohnkammern schützten das Phragmokon vor durophagen Räubern.

(3) Die Skulptur der Ammonitenschale:

- Die Berippung verringerte das Risiko gefährlicher Schalenverletzungen.
- Die Berippung, Kiel und Knotenreihen kanalisierten und begrenzten Bruchlinien.
- Schalenstacheln vergrößerten den Radius des Ammoniten und kanalisierten die Kräfte, die bei einer räuberischen Attacke auftraten.

Je besser ein Ammonit gegen räuberische Attacken geschützt war, desto geringer war er an die aktive Fortbewegung angepaßt. Denn für eine aktive Fortbewegung war ein geringer Strömungswiderstand nötig, der am besten durch diskusförmige, engnabelige, glatte Gehäuseformen erreicht wurde. (vgl. CHAMBERLAIN 1980). Für eine trichtergetriebene Fortbewegung (wie sie für die Ammoniten im allgemeinen vermutet wird) war eine stabile Gleichgewichtslage nötig, die am besten durch hohe Windungsexpansionsraten und geringe Wohnkammerlängen realisiert wurde (vgl. TRUEMAN 1941).

Ein gegenüber räuberischen Attacken robustes Ammonitengehäuse erscheint somit unvereinbar mit einer effektiven Fortbewegung. Von VERMEIJ (1987) wurde dieses Phänomen als "adaptionaler Konflikt" bezeichnet. Die Ammoniten mußten im Angesicht ihrer zahlreichen Feinde ihr Gehäuse entweder an eine aktive Fortbewegung anpassen oder sie mußten ihre Schale gegenüber den Räubern möglichst robust gestalten. Beides gleichzeitig war nicht möglich. VERMEIJ (1987) sah hierin einen Schlüssel für das Verständnis der eingangs erwähnten dramatischen Entwicklungsgeschichte der Ammoniten im Speziellen und der Cephalopoden im Allgemeinen. War das gekammerte Phragmokon, das diese Mollusken vom Leben am Meeresboden emanzipierte, anfangs noch ein entscheidender Vorteil, so entwickelte es sich als ektocochleates Gleichgewichtsorgan mit der Zunahme der durophagen Räuber allmählich zum Verhängnis - so jedenfalls VERMEIJ (1987).

Die palökologischen Analyse der bearbeiteten Gattungen aus dem Blickwinkel regenerierter Verletzungen schließlich macht diesen adaptive Konflikt sehr deutlich. Die "schnittigen" Morphotypen, die Morphotypen also mit geringer Nabelweite, schwacher Skulptur und kurzer Wohnkammer, waren im Toarcium die Ammoniten, denen eine makrophage Ernährung zugesprochen wird (vgl. JÄGER & FRAAYE 1997). Um an ihre Nahrung zu kommen, benötigten diese Ammoniten eine aktive, schnelle Fortbewegung, die sich um den Preis eines recht empfindlichen Gehäuses "erkauft" werden mußte. Sichtbar wird dies unter anderem an den hohen Verletzungsraten der Harpoceratinae. Die geringsten Verletzungsraten treten bei Ammoniten auf, denen eine träge Fortbewegungsweise und damit eine weniger aktive/agressive Nahrungsweise zugesprochen werden muß.

Die regenerierten Verletzungen zeigen, daß sich alle untersuchten Ammoniten zumindest zeitweise am Meeresgrund aufhielten. Für viele der untersuchten Gattungen muß eine bathymetrisch (und auch geographisch) wandernde Lebensweise angenommen werden.

Möglicherweise unterstützte sie dabei ein effektiverer Gleichgewichtsapparat, als wir ihn vom rezenten *Nautilus* kennen. Der maximal beobachtete tolerierte Schalenverlust bei den untersuchten Ammoniten gibt Anlaß zu dieser Vermutung. Die hier untersuchten Gattungen konnten einen Verlust von bis zu 20 % ihres Schalengewichtes tolerieren. Wenn angenommen wird, daß die Ammoniten wie der rezente *Nautilus* im annähernden Schwebegleichgewicht lebten, dann bestätigt dies den Eindruck, daß die Ammoniten einen sehr viel effektiveren Gleichgewichtsapparat besaßen. Die Flüssigkeit, die ins Phragmokon rückgeführt werden mußte, um diesen Gewichtsverlust auszugleichen, scheint bei etwas mehr als 10 % begrenzt gewesen zu sein.

Die Untersuchung konnte damit das große Potential aut- und synökologischer Aussagen, das anhand von regenerierten Verletzungen möglich ist, aufzeigen. Ausschöpfen konnte sie dieses Potential bei weitem nicht. Zukünftigen Arbeiten bleibt es vorbehalten, paläogeographischen Fragestellungen, ontogenetischen und phylogenetischen Aspekten mit Hilfe dieser wichtigen Lebensspuren nachzugehen.

8. Dank

Für die Vergabe des Themas, die anschließende Betreuung und die vielen Diskussionen möchte ich mich herzlich bei Prof. Dr. H. KEUPP bedanken.

Das Forschungsvorhaben wurde durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Projektnummer Ke 322/16-1) finanziert. Die Arbeitstreffen innerhalb des Projektes waren eine besondere Motivation für die weitere Arbeit. Dafür möchte ich mich bei Prof. Dr. K. BANDEL (Universität Hamburg), Prof. Dr. R. FISCHER und Dipl. Geol. U. RICHTER (beide Universität Hannover) bedanken.

Für die fruchtbaren Diskussionen innerhalb des Berliner Arbeitskreises möchte ich Dr. F. RIEDEL, Dr. T. BECKER, Dipl.-Geol. A. SPREY und Dipl.-Geol. M. GUÉRIN danken. Für die stetige Diskussionsbereitschaft sei besonders Dr. C. NEUMANN und Dr. F. WIESE gedankt. Wichtige Anregungen in der Endphase der Arbeit gab auch PD Dr. T. ENGESER.

Bei der Einführung in die Unix-Computerwelt halfen mir Dipl.-Geol. R. PRISSANG und Dipl.-Geol. P. GONI. Auch dafür herzlichen Dank.

Herr A. ILG (Düsseldorf) gab wichtige Hinweise zur Fauna des Calloviums von den Vaches Noires und stellte mir seine umfangreiche Literatur-Datenbank zur Verfügung.

Dr. J. KRIWET gab mir Informationen zu durophagen Fischen. An dieser Stelle sei dafür herzlich gedankt.

Für das Korrekturlesen danke ich Maike, Jan und Katja.

9. Literatur

ALDINGER, H. (1965): Zur Ökologie und Stratinomie der Fische des Posidonienschiefers (Lias Epsilon).- Senckenbergiana lethaia, **46a** [WEILER-Festschrift]: 1-13; Frankfurt am Main

ANDERSON, T. F., POPP, B. N., WILIAMS, A. C., HO, L. Z. & HUDSON, J. D. (1994): The stable isotopic records of fossils from the Peterborough Member, Oxford clay Formation. (Middle Jurassic): paleoenvironmental implications.- Journal of the Geological Society, London, **151**: 125-138; London

ARKELL, W. J., KUMMEL B., MILLER, A. K. & WRIGHT C. W. (1957) Morphological terms applied to Ammonoidea.- In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Palaeontology, Part L, Molluska 4, Cephalopoda, Ammonoidea: 2-6; New York (Geological Society of America & University of Kansas Press)

ARP, G. (1989): Neue Profile des Unter Toarciums aus dem Altdorf-Neumarkter Raum.- Geologische Blätter NO-Bayern, **39** (1/2): 99-116; Erlangen

BANDEL, K. (1981): The structure and formtion of the siphuncular tube of *Quenstedtoceras* (Ammonoidea) compared with that of *Nautilus* (Cephalopoda).- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **161**: 153-171; Stuttgart

BASSE, É. & PERRODON, M. (1951): Macrocéphalitides du Sud-Est de Madagascar.- Mémoires de la Sociéte Géologique de France (NS), **65**: 1-100; Paris

BAYER, U. (1970): Anomalien bei Ammoniten des Aaleniums und ihre Beziehung zur Lebensweise.- Neues Jahrbuch Geologie Paläontologie, Abhandlungen, **135**: 19-41; Stuttgart

BAYER, U. (1978): Morphogenetic programs, instabilities and evolution - a theoretical study.- Neues Jahrbuch Geologie und

Paläontologie, Abhandlungen, **156** (2): 226-261; Stuttgart

BESAIRIE, H. & COLLIGNON, M. (1972): Géologie de Madagascar I. - Les terrains sédimentaires.- Annales de géologie de Madagascar, **35**: 463 S; Tananarive

BEURLEN, K. (1928): Die Decapoden des Schwäbischen Jura mit Ausnahme der aus den oberjurassischen Plattenkalk stammenden.- Palaeontographica, A, **70**: 115-278; Stuttgart

BLACKWELDER, P. L. & WATABE, N. (1977): Studies on shell regeneration. II. The fine structure of normal and regenerated shell of the freshwater snail *Pomacea paludosa*.- Biomineralisation Forschungsberichte, **9**: 1-10; Stuttgart

BÖSS, H. -P. (1982): Locomotion and feeding in Mesozoic durophagous fishes.- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **164**: 167-171; Stuttgart

BOND, P. N. & SAUNDERS, W. B. (1989): Sublethal injury and shell repair in Upper Mississippian ammonoids.- Paleobiology, **15** (4): 414-428; Davis

BIRKELUND, T. (1980): Ammonoid shell structure.- In: HOUSE, M. R. & SENIOR, J. R. (eds.): The Ammonoidea. - Systematics Association Special Volume, **18**: 177-214; London / New York (Academic Press)

BIRZER, F. (1936): Die Monotis-Bank in den Posidonienschiefern, besonders Frankens.- Abhandlungen Geologischer Landesuntersuchungen im Bayerischen Oberbergamt, **26**: 3-32; München

BUCHER, H., LANDMAN; N. H., KLOFAK, S. M. & GUEX, J. (1996): Mode and rate of growth in ammonoids.- In: LANDMAN, N. H.: Ammonoid Paleobiology: 407-461; New York / London (Plenum Press)

BUCKLAND, W. (1836): Geology and mineralogy considered with reference to natural theology, Volume 1.- London (William Pickering)

BUCKMANN, S. S. (1889-92): Monograph of the ammonites of the Inferior Oolite Series.- Palaeontographical Society, 456 S.; London

BÜLOW, E. von (1917): Über einige abnorme Formen bei Ammoniten.- Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Berlin, Monatsberichte, **69**: 132-139; Berlin

CHAMBERLAIN, J. A. Jr. (1980): Hydromechanical design of fossil cephalopods.- In: HOUSE, M. R. & SENIOR, J. R. (eds.): The Ammonoidea. - Systematics Association Special Volume, **18**: 289-336; London / New York (Academic Press)

CHAMBERLAIN, J. A. Jr. (1993): Locomotion in ancient seas: Constraint and opportunity in cephalopod adaptive design.- Geobios, M. S., **15**: 49-61; Lyon

CHECA, A. (1994): A model for the morphogenesis of ribs in ammonites inferred from asssociated microsculptures.- Paleontology, **37** (4): 863-888; Oxford

CHECA, A. & WESTERMANN, G. E. G. (1988): Segmental growth in planulate ammonites: inferences on costal function.- Lethaia, **22**: 95-100; Oslo

CHECA, A. G. & JIMÉNEZ-JIMÉNEZ, A. P. (1997): Regulation of spiral growth in planorbid gastropods.- Lethaia, **30**: 257-269; Oslo

CLARK, G. R.,II (1976) Shell growth in the marine environment: approaches to the problem of marginal calcification.- American Zoologist, **16**: 617-626; Fall

COLLIGNON, M. (1949): L'Oxfordien dans le Sud-Quest de Madagascar.- Annales de Hébert et Haug, Tome **VII**: 85-97; Paris

COLLIGNON, M (1959): Atlas de fossils caractéristique de Madagascar.- Fasc. IV, Service Geologique, Tananarive

COLLINS, D., WARD, P. D., WESTERMANN, G. E. G. (1980): Function of cameral water in *Nautilus*.- Paleobiology, **6** (2): 182-172; Davis

COLLOMON, J. H. (1985) The evolution of the Jurassic ammonite family Cardioceratidae.- Special Papers in Palaeontology, **33**: 49-90; London

COMBEMOREL, R. (1988): Les belemnites de Madagascar.- Documents de Laboratoires de Geologie Lyon, **104**: 238 S.; Lyon

COSSMANN, M. (1922): Paléochronologie.- Revue critique de Paléozoologie et de Paléophytologie, **26**: 102-110; Paris

DAGYS, A. & KEUPP, H. (1998) Internal ventral keels in Triassic ceratid ammonoids: description and functional interpretation as muscle scars.- Zeitschrift der Deut-

schen Geologischen Gesellschaft, **149** (1): 81-89; Stuttgart

DANIEL, T. L., HELMUTH, B. S., SAUNDERS, B. & WARD P. D. (1997): Septal complexity in ammonoid cephalopods increased mechanical risk and depth.- Paleobiology, **23** (4): 470-481; Washington, DC

DEAN, W. D. DONOVAN, D. T. & HOWARTH, M. K. (1961): The liassic ammonite zones and subzones of the North-West European Province.- Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology, **4** (10): 435-505; London

DENTON, E. J. & GILPIN-BROWN, J. B. (1966): On the bouyancy of the pearly *Nautilus*.- Journal of the Marine Biological Association of the U. K., **46**: 365-381; London

DENTON, E. J. & GILPIN- BROWN, J.B. (1973): Flotation mechanisms in modern cephalopods.- Advances in marine Biology, **11**: 197-268, London

DOMMERGUES, J. -L., LAURIN, B. & MEISTER, C. (1996): Evolution of ammonoid morphospace during the Early Jurassic radiation.- Paleobiology, **22** (2): 219-240; Washington, DC

EBEL, K. (1983): Berechnungen zur Schwebfähigkeit von Ammoniten.- Neues Jahrbuch Geologie Paläontologie, Monatshefte, **1983** (10): 614-640; Stuttgart

EBEL, K. (1990): Swimming abilities of ammonites and limitations.- Paläontologische Zeitschrift, **64** (1/2): 25-37; Stuttgart

ENGEL, T. (1894): Ueber kranke Ammonitenformen im schwäbischen Jura.- Nova Acta Kaiserlich Leopoldinisch-Carolinischen Akademie der Naturforscher, **61** (5): 327-383; Halle

ETTER, W. (1995): Benthic diversity patterns in oxygenation gradients: an example from the Middle Jurassic of Switzerland.- Lethaia, **28**: 259-270; Oslo

FÖRSTER, R. (1966): Über die Erymiden, eine alte konservative Familie der mesozoischen Dekapoden.- Palaeontographica, A, **125**: 61-175; Stuttgart

FÖRSTER, R. (1971): Die Mecochiridae, eine spezialisierte Familie der mesozoischen Glyphaeoidea (Crustacea, Decapoda).- Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **137**: 396-421; Stuttgart

FÖRSTER, R. (1977): Untersuchungen an jurassischen Thalassinoidea (Crustacea, Decapoda).- Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung der Paläontologie und historischen Geologie, **17**: 137-156; München

FÖRSTER, R. (1980): Krebs-Funde aus dem obersten Lias und dem untersten Dogger von Mistelgau bei Bayreuth, Oberfranken.- Geologische Blätter NO-Bayern, **30**: 73-90; Erlangen

FUTUYMA, D. J. (1990): Evolutionsbiologie.- 679 S.; Basel, Boston, Berlin (Birkhäuser Verlag)

GABILLY, J., ELMI, S., MATTEI, J. MOUTERDE, R. & RIOULT, M. (1971): L'Etage Toarcien Zones et Sous - Zones d'Ammonites.- Colloque du Jurassique, Luxembourg, Memoire Bureau Recherche Géologiques et Miniéres, France. **75**: 605-634; Paris

GANS, C. (1993): On the merits of adequacy.- American Journal of Science, A, **293**: 391-406; New Haven

GECZY, B. (1965): Pathologische jurassische Ammoniten aus dem Bakony-Gebirge.- Annales Universitatis Scientiarium Budapestensis, Sectio Geologica., **9**: 31-37; Budapest

GLAESSNER, M. F. (1965): Vorkommen fossiler Dekapoden (Crustacea) in Fisch-Schiefern.- Senckenbergiana lethaea, **46a** [Wilhelm-WEILER-Festschrift]: 111-122; Frankfurt am Main

GLAESSNER, M. F. (1969) Decapoda.- In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Palaeontology, Part R, Arthropoda 4, Volume 2: 651 S.; New York (Geological Society of America & University of Kansas Press)

GOULD, S. J. & VRBA, E. S. (1982): Exaptation - a missing term in the science of form.- Paleobiology, **8** (1): 4-15; Davis

GRASSÉ, P. P. (1958): Agnathes et Poissons, Anatomie, Éthologie, Systématique.- Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie, Tome, **8**, 442 S.; Paris

GREENWALD, L. & Ward, P. D. (1987): Buoyancy in *Nautilus*.- In: SAUNDERS, B. W. & LANDMAN, N. H. (eds): *Nautilus* - The biology and paleobiology of a living fossil: 547-562; New York / London (Plenum Press)

GREENWALD, L., COOK, C. B. & WARD, P. D. (1982): The structure of the chambered *Nautilus* siphuncle: The siphonal epithelium.- Journal of Morphology, **172**: 5-22; London

GUEX, J. (1967): Contribtion à l'etude des blessures chez les ammonites.- Bulletin Laboratoires de Géologie, Minéralogie, Géophysique et du Musée Géologique de l'Université de Lausanne, **165**: 1-16; Lausanne

GUEX, J. (1972): Réparition biostratigraphique des ammonites du Toarcien moyen de la bordure sud de Causses (France) et révision des ammonites décrites et figurées par MONESTIER (1931).- Eclogae geologicae Helveticae, **65** (3): 611-647; Basel

GUEX J. & RAKUS, M. (1971): Sur la régulation bathymetrique des ammonites (Cephalopoda).- Bulletin de la Societé Vaudoise Science Naturelle, **71** (337): 157-164; Lausanne

HAARLÄNDER, W. (1952): Die Spirale der Ammonoidea.- Geologische Blätter NO-Bayern, **2**: 1-15; Erlangen

HANSEN, M. C. & MAPES, R. H. (1990): A predator-prey relationship between sharks and cephalopods in the late Paleozoic.- In: BOUCOT, A. J. (ed.): Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution: 189-192; Amsterdam (Elsevier)

HAVEN, N. (1972): The ecology and behavior of *Nautilus pompilius* in the Philipines.- Veliger, **15**: 75-81; Berkeley

HELLER, F. (1958): Gehäusemißbildungen bei Amaltheiden.- Geologische Blätter NO-Bayern, **8** (2): 66-71; Erlangen

HELLER, F. (1964): Neue Fälle von Gehäuse-Mißbildungen bei Amaltheiden.- Paläontologische Zeitung, **38** (3/4): 136-141, Stuttgart

HENNIG, E. (1906): Gyrodus und die Organisation der Pycnodonten.- Palaeontographica, A, **53**: 206 S.; Stuttgart

HENGSBACH, R. (1979): Weitere Anomalien an Amaltheen-Gehäusen (Ammonoidea; Lias).- Senckenbergiana lethea, **60** (1/3): 243-251; Frankfurt am Main

HENGSBACH, R. (1985): Die Ammoniten-Gattung *Catacoeloceras* im S-französischen und S-deutschen Ober Toarcien.- Senckenbergiana lethaea, **65** (4/6): 347-411; Frankfurt am Main

HENGSBACH, R. (1990) Studien zur Paläopathologie der Invertebraten I: die Paläoparasitologie eine Arbeitsrichtung der Paläobiologie.- Senckenbergiana lethaea, **70** (4/5): 439-461; Frankfurt am Main

HENGSBACH, R. (1991) Studien zur Paläopathologie der Invertebraten III: Parasitismus bei Ammoniten.- Paläontologische Zeitschrift, **65** (1/2): 127-139; Stuttgart

HENGSBACH, R (1996): Ammonoid Pathology.- In: LANDMAN, N. H., TANABE, K. & DAVIS, R. A. (eds.): Ammonoid Paleobiology: 581-605; New York / London (Plenum Press)

HEPTONSTALL, W. B. (1970): Buoyancy control in ammonoids.- Lethaia, **3**: 317-328; Oslo

HEWITT, R. A. (1996): Architecture and strength of the ammonoid shell.- In: LANDMAN, N. H., TANABE, K. & DAVIS, R. A. (eds.): Ammonoid Paleobiology: 297-339; New York / London (Plenum Press)

HEWITT, R. A. & WESTERMANN E. G. (1987): Function of complexly fluted septa in ammonoid shells. II. Septal evolution and conclusions.- Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie, Abhandlungen **174**: 135-169; Stuttgart

HEWITT, R. A. & WESTERMANN E. G. (1997): Mechanical significance of ammonoid septa with complex sutures.- Lethaia **30**: 205-212; Oslo

HEWITT, R. A., WESTERMANN, G. E. G. & JUDD, R. L. (1999): Buoyancy calculations and ecology of Callovian (Jurassic) cylindrotheuthid belemnites.- Neues Jahrbuch Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **211**: 89-112; Stuttgart

HÖLDER, H. (1952): Über den Gehäusebau, insbesondere Hohlkiel jurassischer Ammoniten.- Palaeontographica, A, **102**: 18-48; Stuttgart

HÖLDER, H (1956): Über Anomalien an jurassischen Ammoniten.- Paläontologische Zeitschrift, **30** (1/2): 95-107; Stuttgart

HÖLDER, H. (1970): Anomalien an Molluskenschalen, insbesondere Ammoniten und deren Ursachen.- Paläontologische Zeitschrift, **44** (3/4): 182-195: Stuttgart

HÖLDER, H (1973): Miscelleana cephalopodica.- Münsterländer Forschungshefte

Geologie Paläontologie, **29**: 39-76: Münster

HÖLDER, H (1977): Zwei ungewöhnliche Erscheinungsformen anomaler Jura-Ammoniten der forma *aegra verticata*.- Paläontologische Zeitschrift, **51** (3/4): 254-257; Stuttgart

HOLLMANN, R. (1969): Die Entstehung fossilisationsfähiger Schalen-Fraßreste, dargestellt am Nahrungserwertb von *Homarus gammarus* (Crustacea, Decapoda).- Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, **19**: 401-416; Hamburg

HOWARTH, M. K. (1962): The Jet Rock Series and the Alum Shale Series of the Yorkshire coast.- Proceedings of the Yorkshire geological Society, **33**: 381-422; Hull

HOWARTH, M. K. (1973): The stratigraphy and ammonite fauna of the upper liassic Grey Shales of the Yorkshire Coast.- Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology, **24** (4): 235-277; London

HOWARTH, M. K. (1975): The shell structure of the Liassic Ammonite Family Dactalioceratidae.- Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology, **26** (2): 47-89; London

HUDSON, J. D. & PALFRAMAN, D. F. B. (1969): The ecology and preservation of the Oxford Clay fauna at Woodham, Buckinghamshire.- Quarterly Journal of the geological Society London, **124**: 387-418; London

HUDSON, J. D. & MARTILL, D. M. (1991): The Lower Oxford Clay: production and preservation of organic matter in the Callovian (Jurassic) of central England.- In: TYSON; R. V. & PEARSON, T. H. (eds.): Modern and ancient continental shelf anoxia.- Geological Society Special Publication, **58**: 291-309; London

HUTCHINSON, G. E. (1957): Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium.- Quantitative Biology, **22**: 415-427; New York

JACOBS, D. K. (1992): The support of hydrostatic load in cephalopod shells.- In: HECHT, M. K., WALLACE, B. & MACINTYRE, R. J. (eds.): Evolutionary Biology, **26**: 278-349; New York (Plenum Press)

JACOBS, D. K. (1996): Chambered cephalopod shells, buoyancy, structure and decoupling: history and red herrings.- Palaios, **11**: 610-614; Tulsa

JACOBS, D. K. & CHAMBERLAIN, J. A. JR. (1996) Buoyancy and Hydrodynamics in Ammonoids.- In: LANDMAN, N. H.: Ammonoid Paleobiology: 169-224; New York / London (Plenum Press)

JÄGER, M. & FRAAYE, R. (1997): The diet of Early Toarcian ammonite *Harpoceras falciferum*.- Paleontology, **40** (2): 557-574; Oxford

JANICH, P. & WEINGARTEN, M. (1999): Wissenschaftstheorie der Biologie.- 316 S.; München (Wilhelm Fink Verlag)

JORDAN, R. (1968): Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach Strukturelementen der Gehäuse-Innenwand.- Geologisches Jahrbuch, Beihefte, **77**: 1-64; Stuttgart

KAISER, P. & LEHMANN, U. (1971): Vergleichende Studien zur Evolution des Kieferapparats rezenter und fossiler Cephalopoden.- Paläontologische Zeitschrift, **45**: 18-32; Stuttgart

KEAR, A. J. (1994): Morphology and function of the mandibular muscles in some coleoid cephalopods.- Journal of the marine biological Association of the U. K., **74**: 801-822; Cambridge

KESSEL, E. (1938): Der Gelbrand als Schnekkenfresser.- Natur und Volk, **68**: 572-574; Frankfurt am Main

KENNEDY, W. J. & HALL, A. (1967): The influence of organic matter on the preservation of aragonite in fossils.- Proceedings of the geological Society of London, **1643**: 253-255; London

KAUFFMAN, E. G. (1990): Mososaur predation on ammonites during the cretaceous - an evolutionary history.- In: BOUCOT, A. J.: Evolutionary paleobiology of behavior and coevolution: 184-189; Amsterdam (Elsevier)

KAUFFMAN, E. G. & KESLING, R. V. (1960): An Upper Cretaceous ammonite bitten by a mosasaur.- Contributions of the Museum of Paleontology of the University of Michigan, **15** (9): 193-248; Michigan

KELLER, T. (1977): Fraßreste im Posidonienschiefer.- Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, **132**: 117-134; Stuttgart

KEUPP, H. (1976): Neue Beispiele für den Regeneartionsmechanismus bei verletzten und kranken Ammoniten.- Paläontologische Zeitschrift, **50** (3/4): 70-77; Stuttgart

KEUPP, H. (1977): Paläopathologische Normen bei Amaltheiden (Ammonoidea) des Fränkischen Lias.- Jahrbuch der Coburger Landesstiftung, **1977**: 263-280; Coburg

KEUPP, H (1979): Nabelkanten-Präferenz der forma *verticata* HÖLDER 1956 bei Dactylioceraten (Ammonoidea, Toarcien).- Paläontologische Zeitschrift, **53** (3/4): 214-219; Stuttgart

KEUPP, H. (1985a): Pathologische Ammoniten-Kuriositäten oder paläobiologische Dokumente?.- Fossilien **1984** (6): 258-262, 267-275; Korb

KEUPP, H. (1985b): Pathologische Ammoniten-Kuriositäten oder paläobiologische Dokumente?, Teil 2.- Fossilien **1985** (1): 23-35; Korb

KEUPP, H. (1991): Bißmarken oder postmortale Implosionsstrukturen?- Fossilien, **1991**(5): 275-280; Korb

KEUPP, H. (1992): Rippenscheitel bei Ammoniten-Gehäusen.- Fossilien, **1992** (5): 283-290; Korb

KEUPP, H. (1995): Volumenvergrößernde Anomalien bei Jura-Ammoniten.- Fossilien, **1995** (1): 54-58; Korb

KEUPP, H. (1996): Paläopathologische Analyse einer Ammoniten-Vergesellschaftung aus dem Oberjura Westsibiriens.- Fossilien, **1996** (1): 45-54; Korb

KEUPP, H. (1997a): Anomal kiellose Hildoceratidae (= "Subfamilie *Monesterinae* SAPUNOV 1965"): Ursache taxonomischer Konfusionen (Ammonoidea, Toarcium).- Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen, E, **25**: 233-241; Berlin

KEUPP, H. (1997b): Paläopathologische Analyse einer "Population" von *Dactyliceras athleticum* (SIMPSON) aus dem Unter-Toarcium von Schlaifhausen / Oberfranken.- Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen, E, **25**: 243-267; Berlin

KEUPP, H. (1998): Mundsaumverletzungen bei *Pleuroceras* (Ammonoidea).- Fossilien, **1998** (1): 37-42; Korb

KEUPP, H. (in press): Chaos mit System.- Fossilien; Korb

KEUPP, H. & ILG, A. (1992): Paläopathologische Interpretation der Ammoniten Fauna des Ober-Callovium von Villers sur Mer / Normandie.- Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen, E, **3**: 171-189; Berlin

KEUPP, H. & ILG, A. (1994): Paläopathologische Nachlese zur Ammonitenfauna aus dem Obercallovium der Normandie.- Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen, E, **13**: 321-327; Berlin

KOLB, H. (1964): Der Lias epsilon im Gebiet zwischen Altdorf und Neumarkt.- Geologische Blätter NO-Bayern, **30**: 135-147; Erlangen

KROPP, R. K. (1992): Repaired shell damage among soft-bottom mollusks on the continental shelf and upper slope north of Point Conception, California.- Veliger, **35** (1): 36-51; Berkeley

KRUMBECK, L. (1943): Zur Stratigraphie und Faunenkunde des Lias zeta in Nordbayern, Teil 1.- Deutsche Geologische Gesellschaft, **95**: 279-340; Berlin

KRUMBECK, L. (1944): Zur Stratigraphie und Faunenkunde des Lias zeta in Nordbayern, Teil 2.- Deutsche Geologische Gesellschaft, **96**: 1-74; Berlin

KULICKI, C. (1979): The ammonite shell: Its structure, development and biological significance.- Palaeontologica Polonica, **39**: 79-142; Warszawa

KULICKI, C. (1996): Ammonoid shell microstructure.- In: LANDMAN, N. H.: Ammonoid Paleobiology: 65-101; New York / London (Plenum Press)

KULICKI, C & MUTVEI, H. (1988): Functional interpretation of ammonoid septa.- In: WIEDMANN, J. & KULLMANN, J. (eds.): Cephalopods in present and past: 215-228; Stuttgart (Verlag Schweizerbart)

KURSAWE, U. (1994): Ein neuer Krebsfund aus dem Lias von Altdorf (Franken): *Proeryon* sp. (n. sp. ?).- Geologische Blätter NO-Bayern, **44** (1/2): 113-120; Erlangen

LANGE, W. (1932): Über Symbiosen von *Serpula* und Ammoniten im unteren Lias Norddeutschlands.- Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, **84**; 229-234: Berlin

LANGE, W. (1941) Die Ammonitenfauna der *Psiloceras*-Stufe Norddeutschlands.-

Palaeontographica, A, **93**: 1-192; Stuttgart

LANDMAN, N. H. & WAAGE, K. M. (1986): Shell abnormalities in scaphitid ammnonites.- Lethaia, **19**: 211-224; Oslo

LEHMANN, U. (1974): Ein pathologisches Gehäuse von *Eleganticeras elegantulum* (Ammonoidea) aus Ahrensburger Geschieben.- Der Geschiebesammler, **8** (2): 1-5; Hamburg

LEHMANN, U. (1975): Über Biologie und Gehäusebau bei *Dactylioceras* (Ammonoidea) aufgrund einer Fraktur-Analyse.- Mitteilungen des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Hamburg, **44**: 195-206; Hamburg

LEHMANN, U. (1979): The jaws and radula of the Jurassic ammonite *Dactylioceras*.- Paleontology, **22**: 265-271, London

LEHMANN, U (1981): Ammonite jaw apparatus an soft parts.- In: HOUSE, M. R. & SENIOR, J. R. (eds.): The Ammonoidea. - Systematics Association Special Volume, **18**: 275-287; London / New York (Academic Press)

LEHMANN, U. (1990): Ammonoidea - Leben zwischen Scylla und Charybdis.- 257 S., Stuttgart (Enke Verlag)

LEHMANN, U. & KULICKI, C. (1990): Double function of aptychi (Ammonoidea) as jaw elements and opercula.- Lethaia, **23**: 325-331; Oslo

LEHMANN, U. & WEITSCHAT, W. (1973): Zur Anatomie und Ökologie von Ammoniten: Funde von Kropf und Kiemen.- Paläontologische Zeitschrift, **47**: 69-76; Stuttgart

MARTILL, D. M. (1990): Predation on *Kosmoceras* by semionotid fish in the Middle Jurassic Lower Oxford Clay of England.- Palaentology, **33** (3): 739-742; Oxford

MARTILL, D. M., TAYLOR, M. A. & DUFF, K. L. (1994): The trophic structure of the biota of the Peterborough Member. Oxford Clay Fomation (Jurassic), UK.- Journal of the Geological Society, **151**: 173-194; London

MAYR, E. (1963): Animal species and evolution.- 617 S.; Cambridge (Harvard University Press)

MEHL, J. (1978): Anhäufungen scherbenartiger Fragmente von Ammonitenschalen im süddeutschen Lias und Malm und ihre Deutung als Fraßreste.- Berichte der Naturforschenden Gesellschaft in Freiburg i. Br., **68**: 75-93; Freiburg im Breisgau

MEIGEN, W. (1870): Über den hydrostatischen Apparat bei *Nautilus pompilius*.- Archiv für Naturgeschichte, **36** (1): 1-36; Leipzig

MORTON, N. (1983): Pathologicall deformed *Graphoceras* (Ammonitina) from the Jurassic of Skye, Scotland.- Palaeontology, **26** (2): 443-453; London

MOSELEY, H. (1838): On the geometrical forms of turbinated and discoid shells.- Philosophical Transactions of the Royal Society **1838**: 351-370; London

MUTVEI, H. (1967): On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids.- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **129** (2): 157-166; Stuttgart

NEIGE, P., MARCHAND, D. & BONNOT, A. (1997): Ammonoid morphological signal versus sea-level changes.- Geological Magazine, **134** (2): 261-264; Cambridge

NIXON, M. (1996): Morphology of the jaws and radula in Ammonoids.- In: LANDMAN, N. H.: Ammonoid Paleobiology: 23-42; New York / London (Plenum Press)

PALMER, A. R. (1979): Fish predation and the evolution of gastropod shell sculpture: experimental and geographic evidence.- Evolution, **33** (2): 697-713; Lawrence

PAPP, A., ZAPFE, H., BACHMAYER, F. & TAUBER, A. F. (1947): Lebensspuren mariner Krebse.- Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften Wien (Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung 1), **155**: 281-317; Wien

PFAFF, E. (1911): Über Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Suturlinie.- Jahrbuch des Niedersächsischen Geologischen Vereins Hannover, **1911**: 207-223; Hannover

PRESTON, S. J., ROBERTS; D. & MONTGOMERY, W. I. (1996): Crab Predation as a selective agent on shelled Gastropods: A case study of *Calliostoma ziziphinum* (Prosobranchia, Trochidae).- In: J. TAYLOR (ed.): Origin and evolutionary radiation of the Mollusca: 313-325; Oxford (Oxford University Press)

RAUP, D. M. (1967): Geometric analysis of shell coiling: Coiling in ammonoids.-

Journal of Paleontology, **41** (1): 43-65; Tulsa

RAUP, D. M. & CHAMBERLAIN, J. A. Jr. (1967): Equations for volume and center of gravity in ammonoid shells.- Journal of Paleontology, **41** (3): 566-574; Tulsa

REIN, S. (1989): Über das Regenerationsvermögen der germanischen Ceratiten (Ammonoidea) des Oberen Muschelkalks (Mitteltrias).- Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen, **4**: 47-54; Schleusingen

REIN, S. (1998): Schalen-Verletzungen der Gehäusemündung (forma *refecta*) bei *Ceratites* (Ammonoidea).- Fossilien, **1998** (1): 356-360; Korb

REMMERT, H. (1992): Ökologie.- 363 S.; Berlin (Springer Verlag)

REYMENT, R. A. (1958): Some factors in the distribution of fossil cephalopods.- Stockholm Contributions in Geology, 1: 97-184; Stockholm

RICHTER; A. E. (1999): Ammonitensammeln in Südfrankreich - Sté Héléne in den Grands Causses, Teil 2.- Fossilien, 1999 (3): 175-181; Korb

RIEGRAF, W., WERNER, G. & LÖRCHER, F. (1984): Der Posidonienschiefer. Biostratigraphie, Fauna und Fazies des südwestdeutschen Untertoarciums (Lias epsilon).- 195 S.; Stuttgart (Enke)

RIOULT, M., DUGUÉ, O., JAN DU CHÊNE, R., PONSOT, C., FILY, G., MORON; J. -M. & VAIL, P. R. (1991): Outcrop Sequence stratigraphy of the Anglo-Paris Basin, Middle to Upper Jurassic (Normandy, Maine, Dorset).- Bulletin Centres Rechererché Exploration - Production Elf Aquitaine, **15** (1): 101-194; Boussens

RÖHL, H. -J. (1998): Hochauflösende palökologische und sedimentologische Untersuchungen im Posidonienschiefer (Lias ε) von SW-Deutschland.- Tübinger Geowissenschaftliche Arbeiten, A, **47**: 170 S; Tübingen

ROLL, A. (1935): Über Fraßspuren an Ammonitenschalen.- Zentralblatt für Mineralogie Geology und Paläontologie, **1935** (B): 120-124; Stuttgart

SALEUDDIN, A. S. M. (1971): Fine structure of normal and regenerated shell of *Helix*.- Canadian Journal of Zoology, **49**: 37-41; Ottawa, Ontario

SARIKADZE, M. Z., LOMINADZE, T. A. & KVANTALIANI, I. V. (1990): Systematische Bedeutung von Muskelabdrücken spätjurassischer Ammonoideae.- Zentralblatt Geologischer Wissenschaften Berlin, **18**: 1031-1039; Berlin

SAUNDERS, W. B. & SHAPIRO, E. A. (1986): Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics. – Paleobiology, **12** (1): 64-79; Davis

SAUNDERS, W. B., SPINOSA, C., DAVIS, L. E. (1987): Predation on *Nautilus*. – In: SAUNDERS, B. W. & LANDMAN, N. H.: *Nautilus* - The biology and paleobiology of a living fossil: 547-562; New York / London (Plenum Press)

SAUNDERS, W. B. & WORKS, D. M. (1996): Shell morphology and suture complexity in Upper Carboniferous ammonoids.- Paleobiology, **22** (2): 189-218; Washington, DC

SCHÄFER, W. (1954): Form und Funktion der Brachyuren-Schere.- Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, **489**: 1-65; Frankfurt am Main

SCHÄFER, W. (1962): Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee.- 666 S.; Frankfurt am Main (Verlag Waldemar Kramer)

SCHINDEL, D., VERMEIJ, G. J. & ZIPSER, E. (1982): Frequencies of repaired shell fractures among the Pennsylvanian gastropods of north-central Texas. – Journal of Paleontology, **56**: 729-740; Tulsa

SCHINDEWOLF, O. H. (1934): Über Epöken auf Cephalopoden-Gehäusen.- Paläontologische Zeitschrift, **16** (1/2): 15-31; Stuttgart

SCHMID-RÖHL, A. (1999): Der Posidonienschiefer (Lias ε) Südwestdeutschlands: hochauflösende geochemische, palökologische und sedimentologische Untersuchungen.- Zentralblatt Geologie Paläontologie I, **1997** (7-9): 989-1004; Stuttgart

SECRETAN, S. (1964): Les Crustacés Décapodes du Jurassique Supérieur et du Cretacé de Madascar.- Mémoires du Museum National D'Histoire Naturelle, C, **14**: 226 S.; Paris

SEILACHER, A. (1982): Posidonia shales (Toarcian, S-Germany) - stagnant basin

model revaliated. In: GALLITELLI, E. M. (ed.): Paleontology, essentials of historical geology: 25-55; Modena

SEILACHER, A. (1993): Ammonite Aptychi: How to transform a jaw into an operculum?- American Journal of Science, A, **993**: 20-32; New Haven

SEILACHER, A. & LABARBERA, M. (1995): Ammonites as Cartesian Divers.- Palaios, **10**: 493-506; Tulsa

SIH, A. (1985): Evolution, predator avoidance and unsuccessful predation.- American Naturalist, **125** (1): 153-157; Chicago

SPATH, L. F. (1919): Notes on Ammonites.- Geological Magazine, **56**: 26-58, 65-74, 115-122, 170-177, 220-225; Oxford

STONE, J. R. (1997): Mathematical determination of coiled shell volumes and surface areas.- Lethaia, **30**: 213-219; Oslo

STRAELEN, V. van (1925): Contribution á l'étude des crustacés décapodes de la période jurassique.- Memoire, Classe de Science, Academie Royale des Sciences Belgique, (2) **7**: 462 S; Brüssel

SUCHOPAR, J (1995): Schlaifhausen. Über die Entstehung einer bekannten Fossilfundstelle.- Fossilien, **1995** (3): 144-148; Korb

SYLVESTER-BRADLEY, P. (1951): The Subspecies in Palaeontology.- Geological Magazine, **88**: 88-102; Cambridge

TAVERNE, N., FRAAYE, R.H.B. & JÄGER,M. (1999): Predation of early Jurassic ammonoids.- Berichte der Geologischen Bundesanstalt, **46** (abstr.vol.):111, Wien

TAYLOR, J. D. (1981): The evolution of predators in the late Cretaceous and their ecological significance.- In: FOREY, P. L. (ed.): The evolving biosphere: 229-240; Cambridge (British Museum of Natural History and Cambridge University Press)

TINTORI, A. (1995): Biomechanical fragmentation in shell-beds from the Late Triassic of the Lombardian Basin (Northern Italy). Preliminary Report.- Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, **101** (**3**): 371-380; Milano

TSHUDY, D. M., RODNEY, M., FELDMAN, R. M. & WARD, P. D. (1989): Cephalopods: Biasing agents in the preservation of lobsters.- Journal of Paleontology, **63** (5): 621-626; Tulsa

TRUEMAN, A. E. (1941): The ammonite body-chamber with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonite.- Quarternary Journal of the Geological Society of London, **96**: 339-383; London

URLICHS, M. (1993): Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie des Untertoarciums (Lias) bei Altdorf / Mittelfranken.- Geologische Blätter NO-Bayern, **43** (1/3): 201-226; Erlangen

VALE, K. F. & REX, M. A. (1988): Repaired shell damage in deep-sea prosobranch gastropods from the western north atlantic.- Malacologicia, **28** (1-2): 65-79;

VERMEIJ, G. J. (1977): The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers.- Paleobiology, **3**: 245-258; Davis

VERMEIJ, G. J. (1978): Biogeography and adaptation: patterns of marine life.- 332 S.; Cambridge (Harvard University Press)

VERMEIJ, G. J. (1982a): Gastropod shell form, breakage, and repair in relation to predation by the crab *Calappa*.- Malacologia, **23** (1): 1-12; Ann Arbor

VERMEIJ, G. J. (1982b): Unsuccesful predation and evolution.- The American Naturalist, **120** (6): 701-720; Chicago

VERMEIJ, G. J. (1983): Traces and Trends of predation with special reference to bivalve animals.- Journal of Paleontology, **26**: 455-465; Tulsa

VERMEIJ, G. J. (1987): Evolution and escalation. An ecological history of life.- 527 S; Princeton (Princeton University Press)

VIDIER, J. P., MARCHAND, D., BONNOT, A. & FORTWENGLER D. (1993): The Callovian and Oxfordian of the Boulonais area in northern France: new biostratigraphic data.- Acta Palaeontologica Polonica, **43** (3/4): 169-185; Warszawa

WARD, D. J. & HOLLINGWORTH, N. T. J. (1990): The first record of a bitten ammonite from the Middle Oxford Clay (Callovian, Middle Jurassic) of Blatchley, Buckinghamshire.- Mesozoic Research, **2**: 153-161; Leiden

WARD, P. D. (1979): Cameral liquid in *Nautilus* and ammonites.- Paleobiology, **5** (1): 40-49; Davis

WARD, P. D. (1981a): Chamber refilling in *Nautilus*.- Journal of the marine biolo-

gical Association U. K., **62**: 469-475, London

WARD, P. D. (1981b): Shell sculpture as a defensive adaption in ammonoids.- Paleobiology, **7** (1): 96-100; Davis

WARD, P. D. (1982): The relationship of siphuncle size to emptying rates in chambered cephalopods: Implications for cephalopod paleobiology.- Paleobiology, **8** (4): 426-433; Davis

WARD, P. D. (1986): Rates and Processes of Compensatory Buoyancy Change in *Nautilus macromphalus*.- Veliger, **28** (4): 356-368; Berkeley

WARD, P. D. (1987): The natural history of the Nautilus.- 267 S.; London (Allen & Unwin)

WARD, P. D. & GREENWALD, L. (1981): Chamber refilling in *Nautilus*.- Journal of the Marine Biological Association of The U. K., **62**: 469-475; London

WEITSCHAT, W & BANDEL, K. (1991): Organic components in phragmocones of Boreal Triassic ammonoids: implications for ammonoid biology.- Paläontologische Zeitschrift, **65** (3/4): 269-303; Stuttgart

WETZEL, W. (1964): Schalen-Parasitismus bei Ammoniten (aufgrund schleswig-holsteinischer Funde).- Meyniana, **14**: 66-69; Kiel

WESTERMANN, G.E.G. (1966): Covariation and taxonomy of the Jurassic ammonite *Sonninia adrica* (Waagen).- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **124**: 289-312; Stuttgart

WESTERMANN, G.E.G. (1971): Form, Structure and Function of Shell and Siphuncle in Coiled Mesozoic Ammonoids.- Life Science Contributions, Royal Ontario Museum, **78**: 1-39; Ontario

WESTERMANN, G. E. G. (1993): On alleged negative buoyancy in ammonoids.- Lethaia, **26**: 246; Oslo

WESTERMANN, G. E. G. (1996): Ammonoid life and habitat.- In: LANDMAN, N. H.: Ammonoid Paleobiology: 607-707; New York / London (Plenum Press)

WIGNALL, P. B. & HALLAM, A. (1991): Biofacies, stratigraphic distribution and depositional models of British onshore Jurassic black shales.- In: TYSON; R. V. & PEARSON, T. H. (eds.): Modern and ancient continental shelf anoxia.- Geological Society Special Publication, **58**: 291-309; London

WOODWARD, A., SMITH, S. Z. N. (1893): On the cranial osteologie of the Meseozoic Ganoid Fishes, *Lepidotus* and *Dapedius*.- Proceedings of the Zoological Society of London, **1893** (3): 559-565; London

ZIETHEN, C. W. (1830-33): Die Versteinerungen Württembergs.- 102 S.; Stuttgart.

ZIPSER, E. & VERMEIJ, G. J. (1978): Crushing Behaviour of tropical and temperate crabs.- Journal of experimental marine Biology and Ecology, **31**: 155-172; Amsterdam

ZIEGLER, B. (1967): Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjura.- Geologische Rundschau, **56**: 439-464; Stuttgart

Tafelerläuterung

Abb. a: *Hildoceras* (*Hildaites*) cf. *serpentinum* (REINECKE), PA 7487, forma *substructa*: Nach zwei aufeinanderfolgenden großflächigen Schalenverletzung wurde die reparierende Schale jeweils mit extrem weitständigen Wachstumsstreifen angesetzt. Wenn Wachstumstreifen als Isochronen verstanden werden, muß dies auf eine forcierte Schalenbildung wärend der Regeneration hindeuten. (x 1.2)

Abb. b: *Hildoceras* (*Hildaites*) cf. *serpentinum* (REINECKE), PA 10717, forma *substructa-verticata-pexa*: Im hinteren Bereich der tiefen Schalenverletzung wurde eine fein geriffelte, reparierende Schale ohne Wachstumsstreifung angesetzt. Der erste Wachstumsstreifen der reparierenden Schale liegt auf der Höhe des interimistischen Mundrandes zum Zeitpunkt der Verletzung. Es tritt keine Skulpturverzerrung auf. Der Beginn der Wachstumstreifung markiert die Lage des Mundranepitheliums zur Zeit der Regenereration. (x 1.5)

Abb. c: *Hildoceras* (*Hildaites*) *serpentinum* (REINECKE), PA 10492, forma *substructa-verticata-pexa*: Wie in Abb. 2 ist der hintere Bereich der reparierenden Schale fein geriffelt und weist keine Wachstumsstreifung auf, diese beginnt erst unmittelbar am interimistischen Mundrand der unverletzt gebliebenen Gehäusepartien. Die Verletzung ist die größte bei *Hildoceras* beobachtete regenerierte Verletzung. Der Schalenverlust lag bei etwa 14 %. (x 1.6)

Abb. d: *Dactylioceras commune* (SOWERBY), PA 10253, forma *substructa*: Schlitzförmige Verletzung (Muster-s). Die Skulptur auf dem Steinkern ist im Bereich der Verletzung über die gesamte Windung deutlich abgeflacht. Am tiefsten Punkt der Verletzung befindet sich auf dem Steinkern eine Einschnürung. Beide Phänomene sind Ausdruck der internen Schalenverstärkung als Folge der Verletzung. (x 1.2)

Abb. e: *Kranaosphinctes* (*Pachyplanulites*) *subevolutus* WAAGEN, PA 11161, forma *verticata-cacoptycha*: Eine Verletzung des Mundrandepithels führte zur punktuellen Störung des Schalenfortbaus mit der Folge einer "Narben"-Bildung und einer zeitweise punktuell geschwächten Skulptur. (x 1.2)

Abb. f: *Kosmoceras* (*Spinikosmoceras*) *aculeatum* (EICHWALD), PA 5886, forma *aptycha*: Skulpturverlust auf dem Steinkern als Folge innerer Schalenverstärkung nach einer Verletzung. (x 2)

Abb. g, h: *Quenstedtoceras* sp., PA 9138, forma *verticata-cacopytcha*: Aufgrund einer unbekannten Ursache kommt es auf der linken Flanke zur punktuellen Störung des Schalenfortbaus. Im Laufe des Wachstums verstärkt sich die Störung weite Bereiche der Flanke werden Skulpturlos fortgebaut. (x 2.7)

Abb. i: *Dactylioceras athleticum* (SIMPSON), PA 7697, forma *substructa*: Schlitzförmige Verletzung (Muster-s). Die Skulptur der reparierenden Schale setzt erst im vorderen Bereich der Verletzung ein. Der Beginn der Skulptur markiert die Position des Mundrandepitheliums zu Beginn der Regeneration der Verletzung. (x 1.2)

Abb. j: *Dactylioceras sp.*, PA 9138, forma *substructa-undatispirata*: Nach einer Verletzung verlor der Ammonit zeitweise die Kontrolle über die Wachstumsrichtung. Die Windung pendelte stark nach rechts. Dabei kam es zu skulptureller Kompensation. Nach ca. 120° erreichte die aberrante Windung wieder die normale Position und die Verzerrung der Skulptur nahm ab. (x 2)

Abb. k, l: *Kranaosphinctes* (*Pachyplanulites*) *subevolutus* WAAGEN, PA 11200, forma *semiverticata*, skulpturelle Kompensation: Eine unbekannte Ursache bewirkte bei dem juvenilen Exemplar eine punktuelle Störung des Mundrandepithels. Der Ammonit versuchte den gestörten Bereich durch Verzerrung des gesamten Mündungsrandes zu kompensieren. (x 1.2)

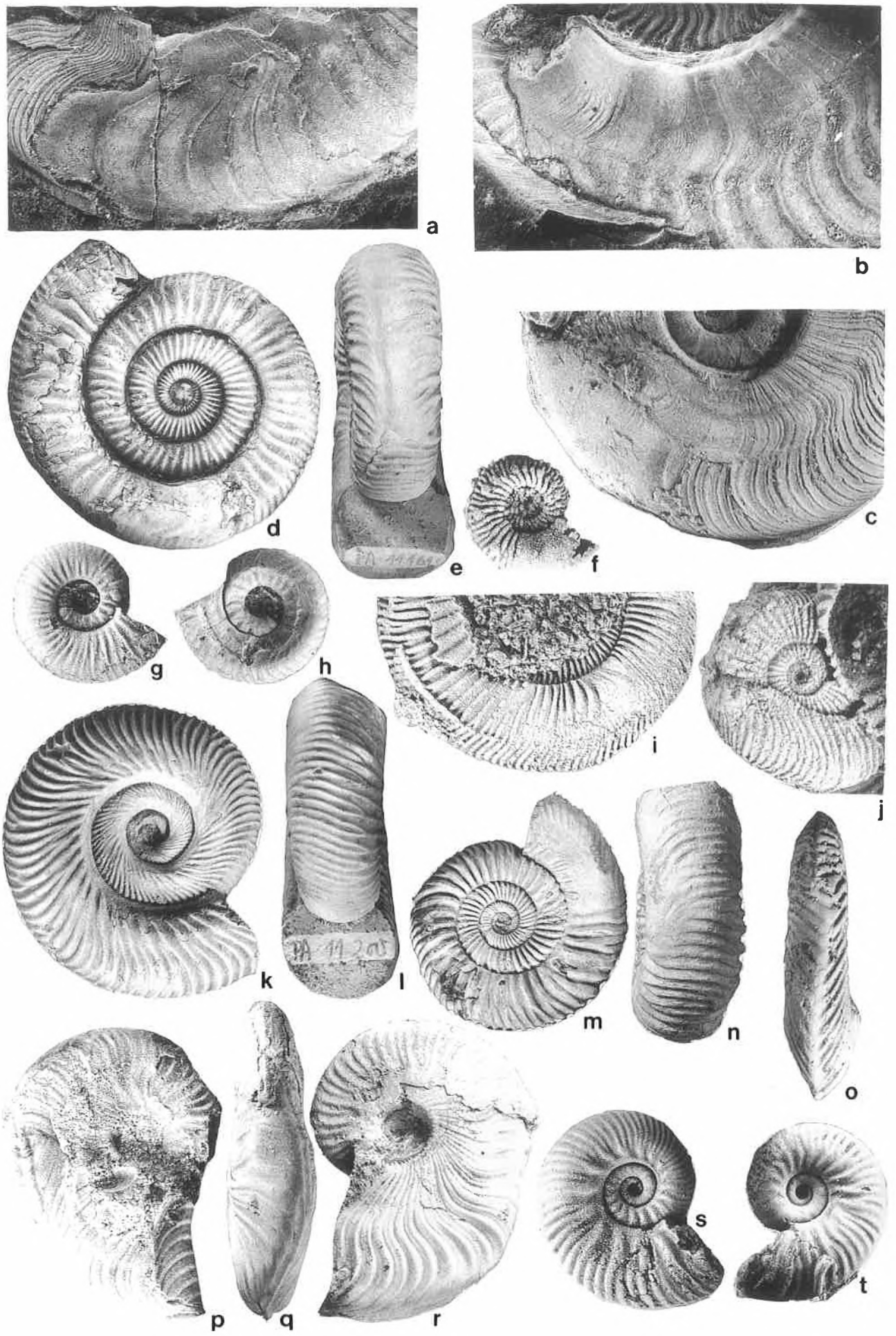
Abb. m, n: *Kranaosphinctes* (*Pachyplanulites*) *subevolutus* WAAGEN, PA 11191, forma *verticata-cacoptycha-undatispirata*: Eine Verletzung des Mundrandepithels auf der Flanke führte zum zeitweiligen Verlust des skulpturbildenden Potentials des Mantelrandes und zum Auspendeln der gesamten Windung. (x 1)

Abb. o: *Quenstedtoceras* cf. *lamberti* (SOWERBY), PA 5266 forma *undatispirata*: Nach einer Schalenverletzung (forma *substructa*) pendelt der Kiel zeitweise leicht in die Verletzungsrichtung. (x 1.2)

Abb. p, q, r: *Harpoceras* cf. *exaratum* (YOUNG & BIRD), forma *substructa-verticata*: Nach einer Verletzung setzte die Schale unter der Bereits abgelagerten neu an. Dabei zog der Kiel zeitweise stark nach rechts. Auf der rechten Flankenmitte tritt ab dem Zeitpunkt der Verletzung forma *verticata* auf. (x 1)

Abb. s: *Quenstedtoceras* cf. *lamberti* (SOWERBY), PA 7415, forma *umbilicata* n.f.: Verzögerte Schalenbildung an der Nabelkante. Die Anomalie setzte graduell ein und verstärkte sich zunehmend. Es kam zu skulptureller Kompensation. Ursache ist vermutlich ein Parasitenbefall. (x 2.5)

Abb. t: *Quenstedtoceras* cf. *lamberti* (SOWERBY), PA 7413, forma *semiverticata* nach einer Verletzung vom *typus acutus* (Pfeil): Die Verletzung traf offensichtlich auch das Mundrandepithel direkt an der Nabelkante. Dadurch kam es in der Folge zu einer punktuellen Verzögerung des Schalenfortbaus an der Nabelkante. (x 2.5)


a
b
d
e
f
c
g
h
i
j
k
l
m
n
o
p
q
r
s
t