

## Spuren der Weichkörperverlagerung auf Pyritsteinkernen von Ammonoideen

Ute Richter

**Zusammenfassung:** Auf sehr gut erhaltenen pyritisierten Steinkernen von Ammonoideen lassen sich eine ganze Reihe von Schleppstrukturen beobachten, die bei der Verlagerung des Weichkörpers während des Wachstums hinterlassen werden. Zu diesen Schleppstrukturen zählen im Einzelnen sogenannte Geisterlobenlinien, Pseudosuturen und Schleppstreifen, wie zum Beispiel Nabelbänder und Siphonalstreifen. Es treten bei Goniatiten, Ceratiten und Ammoniten sehr unterschiedliche Schleppstrukturen auf. Bei Goniatiten sind ausschließlich Geisterlobenlinien und Pseudosuturen zu beobachten. Sie entsprechen den ehemaligen Anheftungslinien des Mantels. Geisterlobenlinien werden beim Vorrücken des vorderen Mantelabschnitts in der Wohnkammer hinterlassen und Pseudosuturen entstehen beim Vorrücken des hinteren septalen Mantels im Phragmokon. Bei Ammoniten bestehen die typischen Schleppstrukturen aus Nabelbändern, Siphonalstreifen und Schleppstreifen an den Lobenzisionen. Die Nabelbänder und Siphonalstreifen entstehen bei der Vorwärtsbewegung der dorsolateralen und ventralen Retraktormuskulatur. Die Schleppstreifen an den einzelnen Lobenelementen werden vom vorrückenden septalen Mantel hinterlassen. Ceratiten nehmen eine Mittelstellung ein. Sie zeigen nicht nur Schleppstrukturen in Form von Pseudosuturen, die typisch für Goniatiten sind, sondern auch für Ammoniten typische Schleppstreifen an den Lobenelementen, die im Laufe des Wachstums stärker zerschlizt werden. Die Verlagerung der lateralen Kopfretraktoren läuft bei Goniatiten und Ammoniten gleichermaßen in diskreten Schritten ab.

Anhand der Schleppstrukturen läßt sich weiterhin ablesen, auf welche Art und Weise der Weichkörper verlagert wurde. Bei Goniatiten wird der Weichkörper rhythmisch in diskreten Schritten verlagert. Dazwischen liegen mehr oder weniger gleichlange Ruhephasen. Bei Ammoniten wird der Weichkörper entweder rhythmisch in einzelnen Schritten und/oder kontinuierlich verlagert. Eine kontinuierliche Verlagerung hinterläßt durchziehende Streifen in Form von Nabelbändern oder Siphonalstreifen. Eine Verlagerung in diskreten Schritten hinterläßt Reihen sichelförmiger Bögen. Die Schleppstrukturen auf dem Phragmokon von Goniatiten und Ammoniten lassen außerdem Rückschlüsse auf die Beschaffenheit und die Beweglichkeit des septalen Mantels zu. Bei Goniatiten war dieser relativ starr und wurde im Ganzen von der Schale gelöst, vorbewegt und wieder angeheftet. Bei Ammoniten war er dagegen sehr elastisch und war nur noch an einzelnen Punkten der Lobenspitzen angeheftet. Der restliche Teil des Mantels war von der Schale losgelöst und wurde erst in der neuen Position mit Hilfe von Muskelkontraktion in die Ausgangsform des Septums 'gezogen' und wieder komplett festgeheftet.

**Abstract:** One can observe traces of softbody translocation on well preserved pyritized moulds of ammonoids formed during the chamber formation cycle. These traces are called tracking structures ('Schleppstrukturen') and consist of phantom sutures ('Geisterlobenlinien'), pseudosutures and tracking bands, like umbilical tracking bands ('Nabelbänder') and siphonal bands ('Siphonalstreifen'). Different tracking structures can be observed on goniatites, ceratites and ammonites. Phantom sutures and pseudosutures are typical tracking structures of goniatites and correspond to the attachment sites of the septal and mantle myoadhesive band. Phantom sutures were left during forward movement of the anterior mantle myoadhesive band in the body chamber. Pseudosutures were left on the inner wall of the phragmocone during translocation of the rear septal mantle. Umbilical bands, siphonal bands and sutural tracking bands associated with the lobes of the suture lines are typical tracking structures of ammonites. Umbilical and siphonal bands were formed during forward movement of the ventral and dorsolateral retractor muscles. Sutural tracking bands were left during forward movement of the septal myoadhesive mantle and can be interpreted as attachment points of parts of the mantle margin corresponding to the incisions of the sutures during soft body translocation. Ceratites combine typical tracking structures of goniatites (pseudosutures) with such structures of ammonites (sutural tracking bands

that correspond to the lobes of the suture lines). The stepwise translocation of the lateral cephalic retractor muscles is characteristic in goniatites and ammonites.

Tracking structures indicate different mechanisms of soft body translocation in goniatites and ammonites. In goniatites the soft body moves stepwise in constant intervalls, interrupted by short time intervalls without movement. In ammonites the soft body moves stepwise and/or continuous without interruptions. A continuous translocation leaves continuous tracking bands like umbilical and siphonal bands. A stepwise translocation leaves rows of crescent shaped structures. At last tracking structures indicate different viscoelastical properties of the septal mantle in goniatites, ceratites and ammonites. The goniatite rear septal mantle was stiff. During translocation it was completely detached and reattached stepwise. In ammonites the rear septal mantle was of highly viscoelastic nature. Only parts of the mantle margin were attached. They correspond to the incisions of the suture lobes during soft body translocation. The rest of the septal mantle margin was completely detached. When the position of the new septum was reached the detached parts were 'pulled' in form of the preceding septum with the help of muscles. Finally the whole rear septal mantle was completely reattached.

**Adresse:** Ute Richter, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover, Callinstraße 30, D-30167 Hannover

### Einleitung

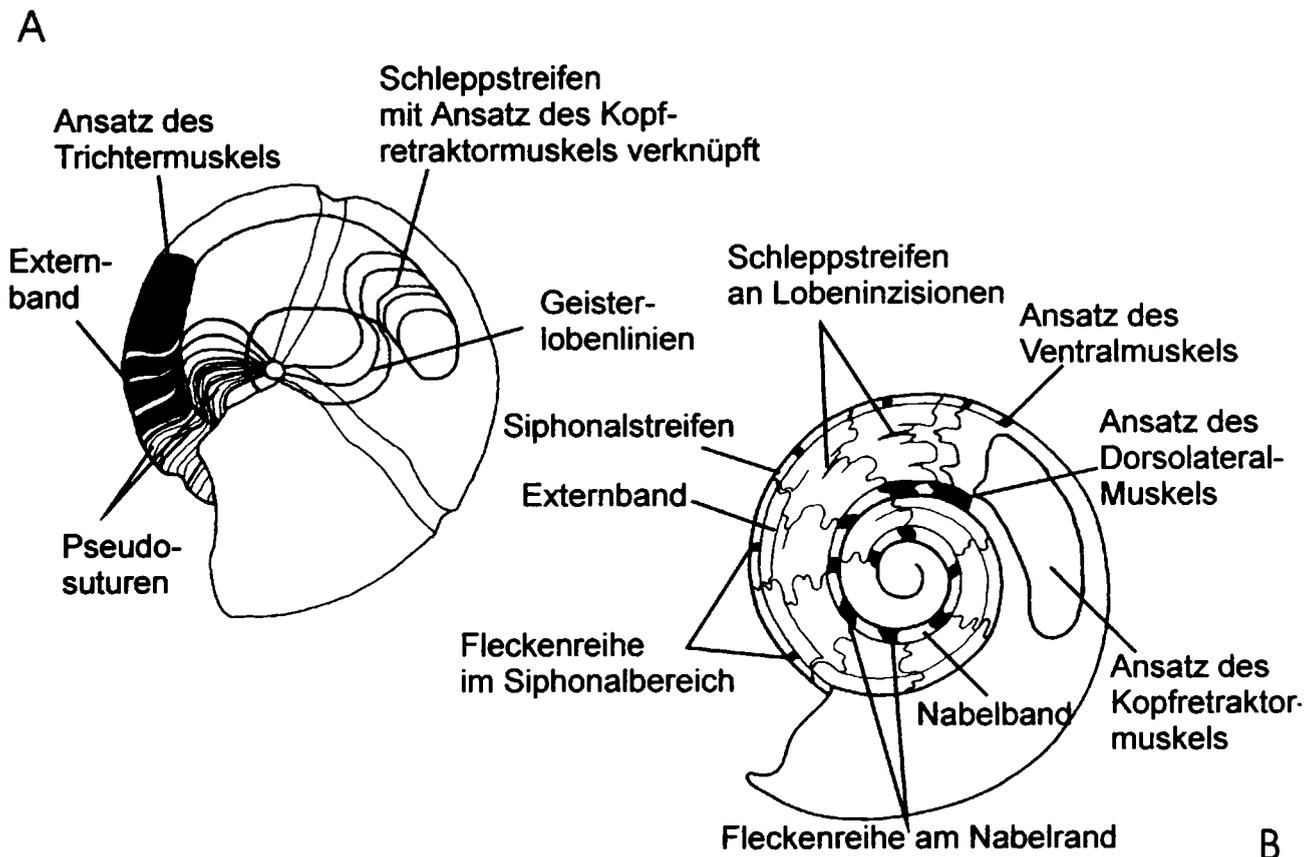
Auf sehr gut erhaltenen Pyrit-Steinkernen von Ammonoideen kann man unterschiedliche Weichkörperstrukturen beobachten, die sich in Form von schwarzen Fleckenmustern deutlich vom sonst gelblich-grünen Steinkern abheben. Es handelt sich im Einzelnen um Muskelansatzstellen, die immer regelhaft auf den Steinkernen verteilt sind und paarig (bilateral symmetrisch) oder unpaarig angelegt sind (Richter & Fischer 1999). Mit den Muskelansätzen verknüpft treten außerdem eine ganze Reihe von Verlagerungsspuren auf, die in Form von dunklen Bändern, feinen dunklen Linien und dunklen Bogenreihen und Kerben erhalten sind. Während des Wachstums rückte das Ammoniten-Tier in seiner Schale vorwärts, um eine neue Kammer anzulegen. Dazu wurde der Weichkörper von der Schaleninnenseite abgelöst und vor der neuangelegten Kammer wieder fixiert. In diesem recht komplexen Vorgang werden einige Muskeln dabei komplett von der Schale gelöst, andere wandern oder 'kriechen' nur leicht angeheftet entlang der Schaleninnenseite in ihre neue Position. Dieser Vorgang hinterläßt charakteristische Spuren, sogenannte Schlepstrukturen, auf der Schaleninnenseite. Diese Strukturen bestanden ursprünglich aus dünnen porösen Schalenschichten, organischer Substanz oder aus einer Kombination von beidem und boten den vorwandernden Muskeln den nötigen Halt an der sonst glatten Gehäuse-Innenwand (Spille 1998).

Da bei *Nautilus*, weder an den Septen noch an den Muskelansatzfeldern eine derartige Schlepstreifung beobachtet werden kann, geht man bei diesem von einer kontinuierlichen, langsamen Verlagerung des Weichkörpers ohne zwischenzeitliche Ruhephasen aus (vgl. Ward et al. 1981).

### Material

Das im Rahmen einer Dissertation untersuchte Material (Richter, in Druck) wurde von passionierten Fossiliensammlern vor allem vom Ehepaar Krause (Wenningsen), Herrn August Ilg (Düsseldorf), Herrn Volker Ebbighausen (Odenthal), Herrn John Tilsley (England) und Herrn Dr. Wolfgang Weitschat (Hamburg) zur Verfügung gestellt. Weitere Stücke wurden ergänzend aus den Sammlungen des Instituts für Geologie/Paläontologie in Göttingen, des Instituts für Geologie/Paläontologie der Universität Hannover und der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe in Hannover entliehen.

Untersucht wurden rund 4000 Steinkerne aus dem Devon, der Trias, dem Jura und der Kreide. Die Originalnummern sind in den Tafelblätterungen aufgeführt. Das Material wird in den Sammlungen des Humboldt-Museums in Berlin, des Instituts für Geologie/Paläontologie der Universität Hannover, der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe in Hannover und des Instituts und Museums für Geologie und Paläontologie der Universität Hamburg aufbewahrt.



**Abb. 1:** Übersichtsskizze zur Verteilung der Muskelansatz- und Schleppestrukturen bei Goniatiten (A) und Ammoniten (B)

### Mögliche Muskelansatz- und Schleppestrukturen bei Goniatiten und Ammoniten

Bei Goniatiten sind ein laterales, ein ventrales Muskelsystem und eine lineare Ansatzstruktur des vorderen Mantelabschnitts zu beobachten. Die Schleppestrukturen sind bei Goniatiten häufig in Form von sichelförmigen Bögen an den Lateralmuskelansätzen und in Form von Geisterlobenlinien in der Wohnkammer erhalten.

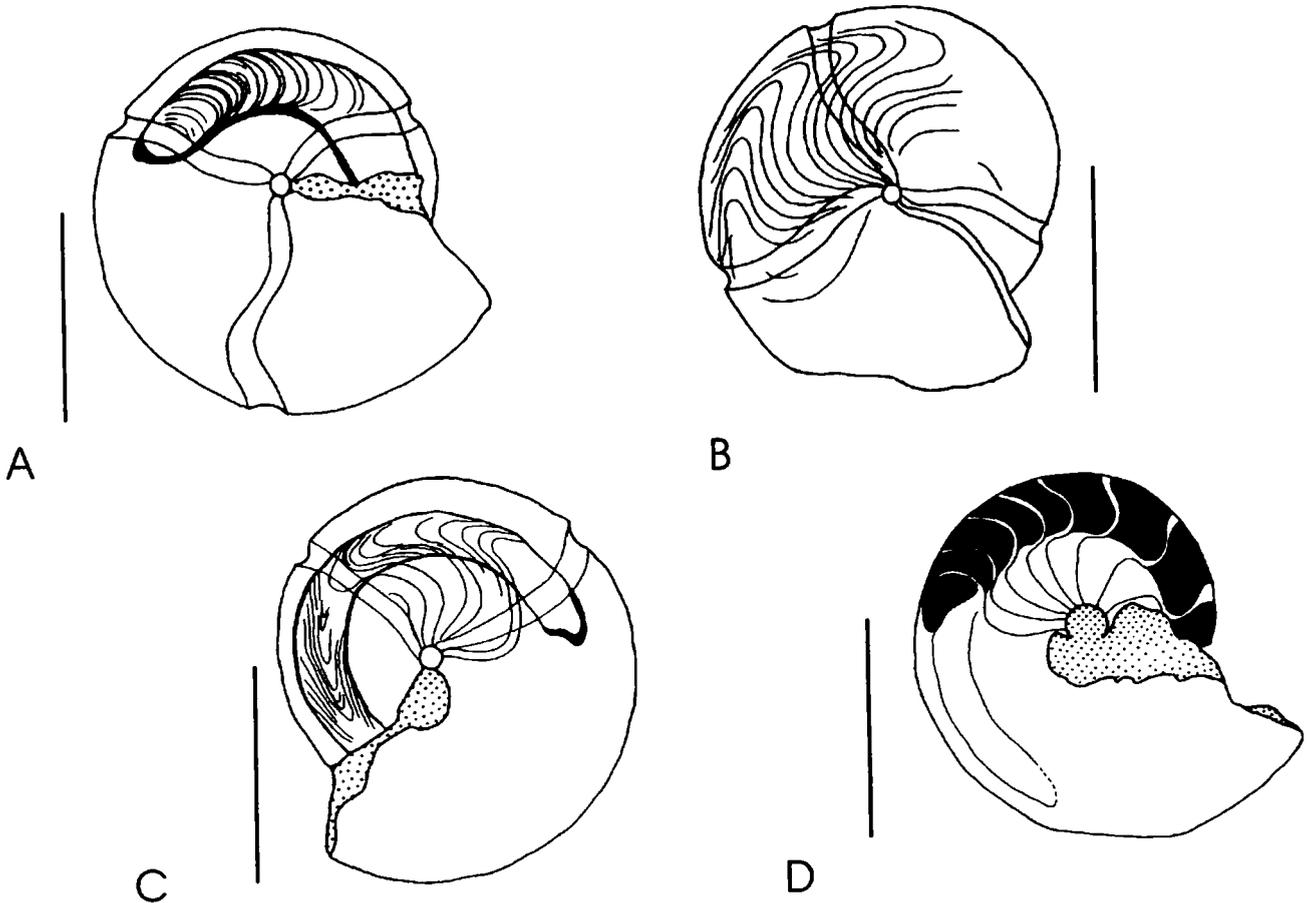
Im Bereich des Phragmokons sind Schleppestrukturen in Form von Pseudosuturen zu finden, die immer parallel zu den Suturen angelegt sind. Die Schleppestuktur des ventralen Trichtermuskels ist in Form eines breiten dunklen Externbandes überliefert (Abb. 1a).

Bei Ammoniten sind neben einem lateralen Retraktormuskelpaar noch ein kleines, dorso-laterales Muskelpaar und ein ventraler Einzelmuskel ausgebildet. Diese relativ kleinen Muskeln hinterlassen als Schleppestrukturen jeweils einen Siphonalstreifen und ein Nabel-

band. Die dunklen Einzelflecke im Siphonalstreifen und im Nabelband repräsentieren die ehemaligen, ontogenetisch früheren Ansatzstellen dieser Muskeln. Schleppestrukturen im Bereich des Phragmokons sind in Form von dunklen Streifen hinter den jeweiligen Lobenelementen angelegt und verlaufen parallel zur Wachstumsrichtung. Ein breiteres Externband wird, wie bei Goniatiten, von einem größeren Trichterretrektormuskel hinterlassen (Abb. 1b).

### Schleppestrukturen bei Goniatiten und Ceratiten

In der Wohnkammer ist bei Goniatiten häufig eine bogenförmige Streifung in der Wohnkammer zu beobachten. Sie tritt immer in Verbindung mit einer Doppellinienstruktur auf, die nach vorne geschlossen ist (Abb. 2a; Taf. 1, Abb. 2). Eine weitere Lateralansicht der Wohnkammer zeigt eine Reihe von feinen dunklen Linien, die den Verlauf der „echten“ Suturen nachzeichnen, sogenannte Geisterlobenlinien (Abb. 2b).



**Abb. 2:** Schlepstrukturen der Wohnkammer und des Phragmokons bei Goniatiten (Maßstabsbalken entsprechen 1 cm). **A)** *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum crassum* (MB.C.3080) Lateralansicht der Wohnkammer. **B)** *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum crassum* (MB.C.3093) Lateralansicht der Wohnkammer. **C)** *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum subpartitum* (MB.C.2903) Lateralansicht der Wohnkammer. **D)** *Armatites aff. planidorsatus* (MB.C.2910) Lateralansicht von Wohnkammer und Phragmokon eines adulten Exemplars.

Geisterlobenlinien können auch mit der bogenförmigen Schlepstreifung und einer Doppellinie zusammen erhalten sein (Abb. 2c; Taf. 1, Abb. 5). Eine weitere häufige Schlepstruktur bei Goniatiten ist ein breites dunkles Externband im Ventralbereich des Phragmokons, das immer ein Stück vor dem letzten Septum in der Wohnkammer endet (Abb. 2d).

Im Bereich des Phragmokons ist bei Goniatiten häufig eine Schlepstreifung zwischen den Septen parallel zum Sutureverlauf entwickelt. Feine Linien unterteilen den Septenzwischenraum in unterschiedlich stark geschwärzte Zonen und zeichnen den Sutureverlauf exakt nach. Die dunkelste Zone ist immer direkt hinter jedem Septum angelegt (Abb. 3a).

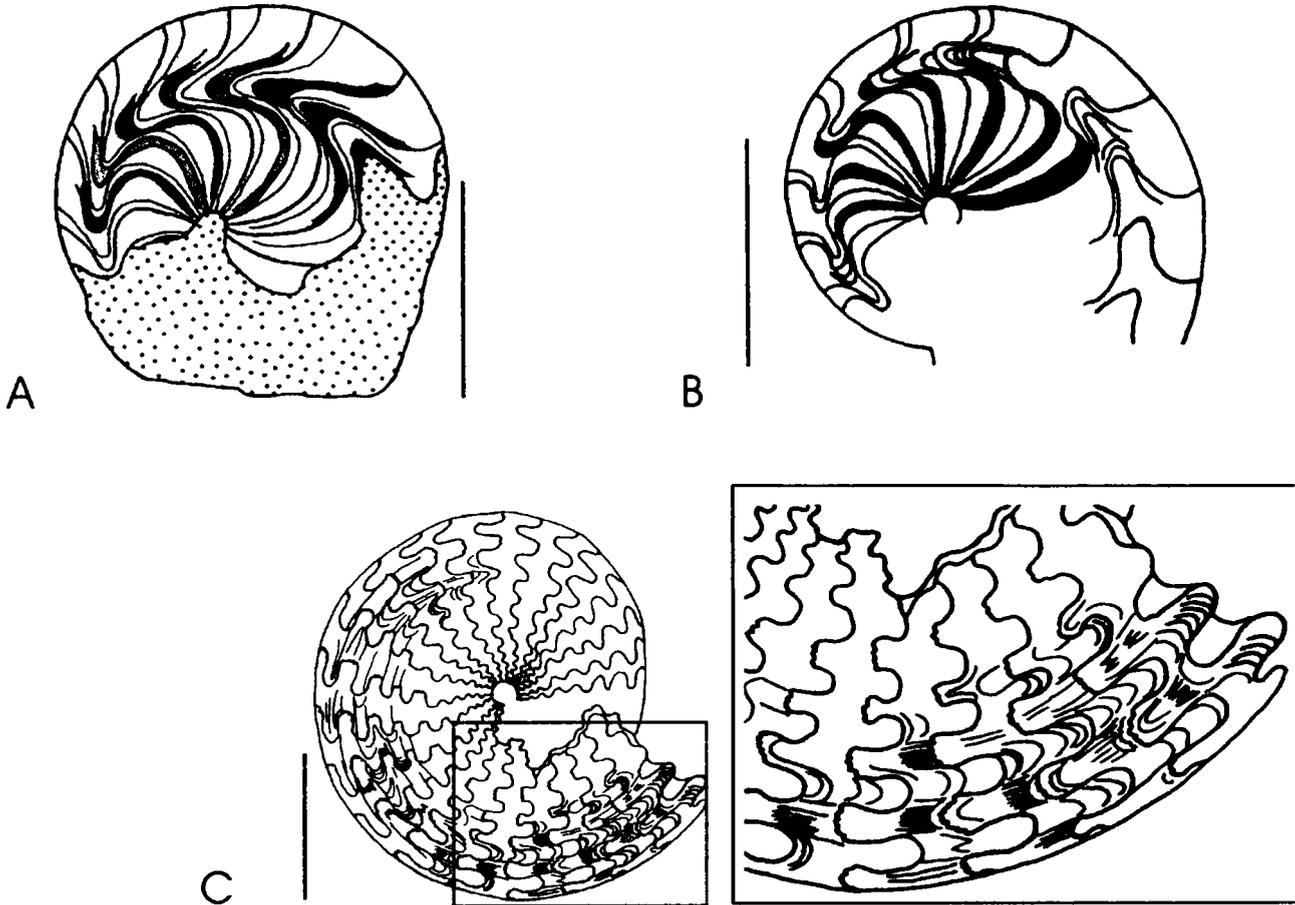
Auch bei Tornoceraten sind derartige Pseudosuturen auf dem Phragmokon zu beobachten. Obwohl die Lateralloben etwas stärker eingefaltet sind als bei den Cheiloceraten, zeichnen

die Pseudosuturen den Sutureverlauf genau nach (Abb. 3b; Taf. 1, Abb. 4).

Bei Ceratiten sind ebenfalls Pseudosuturen im Bereich des Phragmokons erhalten. Bei zunehmender Zerschlitzung der Lateral- und Umbilikalloben tritt jedoch noch zusätzlich eine feine Schlepstreifung parallel zur Wachstumsrichtung an den jeweiligen Loben auf. Diese Form der Schlepstreifung ist immer mit einer zunehmenden Lobenzerschlitzung verknüpft (Abb. 3c; Taf. 1, Abb. 6).

### Schlepstrukturen bei Ammoniten

Auf dem Phragmokon von Ammoniten ist an den stark zerschlitzen Lobenlinien häufig eine Schlepstreifung parallel zur Wachstumsrichtung zu beobachten. Schwarze Streifen sind jeweils hinter den zugehörigen Lobenelementen angelegt.



**Abb. 3:** Schleppstrukturen des Phragmokons bei Goniatiten und Ceratiten (Maßstabsbalken entsprechen 1 cm). **A)** *Cheiloceras (Puncticerus) longilobum* (MB.C.2908) Lateralansicht des Phragmokons. **B)** *Linguatornoceras haugi* (MB.C.3091) Lateralansicht des Phragmokons. **C)** *Stolleyites tenuis* (SGPIH4266) Lateralansicht des Phragmokons und Ausschnitt aus der Flanke des Phragmokons (Kasten).

Durch Überlagerung mehrerer dichtstehender Streifen können auch breitere Schleppstreifenflächen entstehen (Abb. 4a).

Auch bei Ammoniten ist eine bogenförmige Schleppstruktur in Verbindung mit einer Doppellinienstruktur zu beobachten. Ebenso kann im Ventralbereich ein dunkles Externband auftreten. Im Dorsolateralbereich entlang der Nabelkante ist häufig ein Nabelband entwickelt (Abb. 4b).

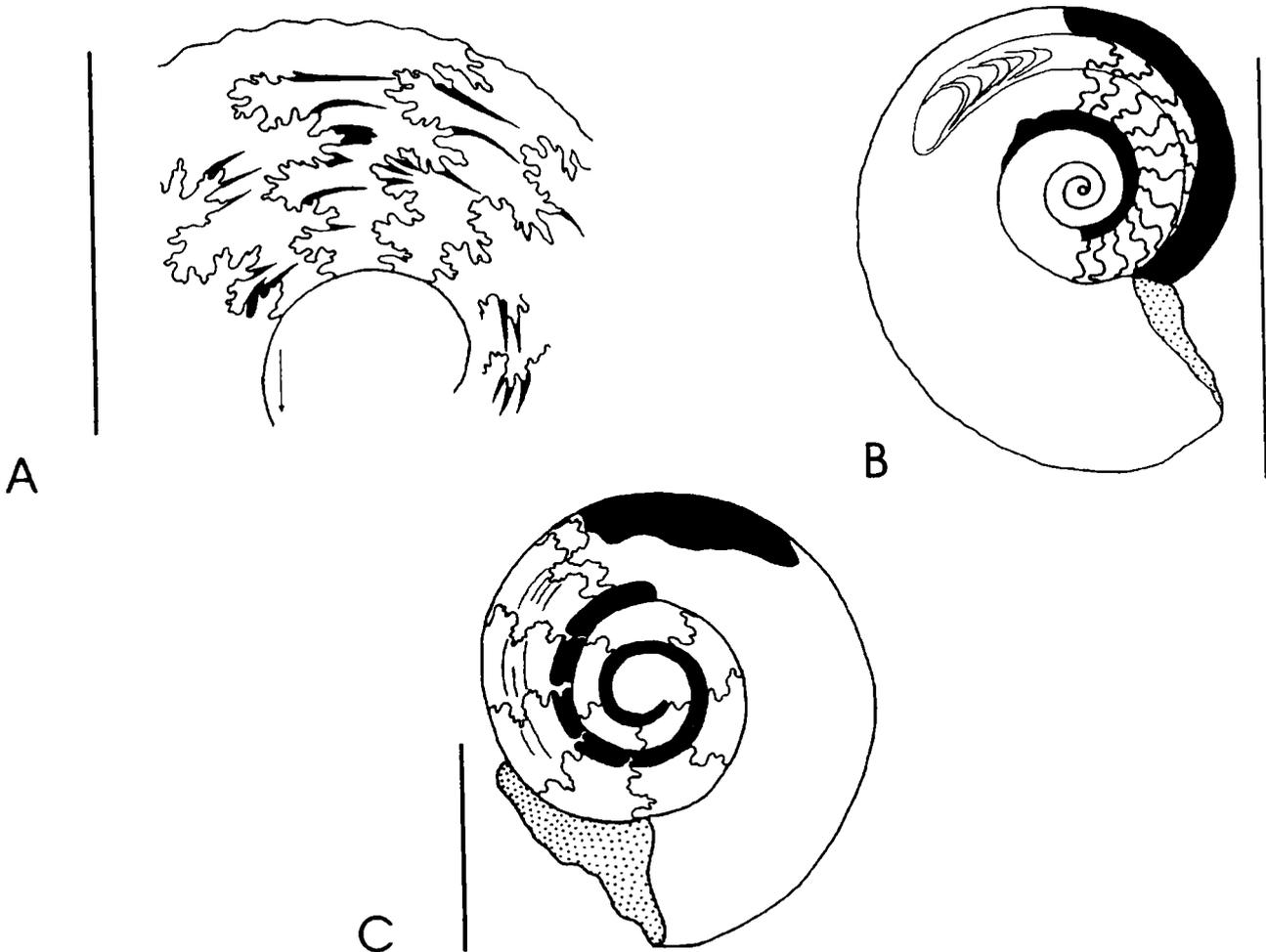
Bei *Arietoceras* sind im Nabelband noch deutlich dunklere Einzelflecken zu sehen, die jeweils dem vorhergehenden Septum zuzuordnen sind. Diese besondere Ausbildung des Nabelbandes ist häufig bei Ammonitengattungen mit großen Septenabständen zu beobachten (Abb. 4c).

Bei Ammoniten ist außerdem im Ventralbereich häufig ein Siphonalstreifen zu finden. Bei *Choffatia* ist er gleichmäßig dunkel gefärbt. Das Exemplar zeigt außerdem, daß

Schleppstreifen an den Lobenzinisionen bei ein und demselben Exemplar unterschiedlich ausgebildet sein können: entweder als durchziehende Streifen oder als Reihen kleiner schwarzer Bögen oder Kerben (Abb. 5a).

Bei *Acanthopleuroceras* ist der Siphonalstreifen nicht durchziehend ausgebildet, sondern endet jeweils in einem tiefdunklen Bogenpaar ein Stück hinter dem nächsten Septum. Jedes Bogenpaar ist jeweils dem vorhergehenden Septum zuzuordnen (Abb. 5b).

Bei *Polymorphites* ist ein durchziehender, leicht dunkler Siphonalstreifen noch zusätzlich von einer Reihe tiefdunkler Einzelbögen durchbrochen. Hier sind jeweils dunkle Bögen in wechselnder Anzahl einem Septum zuzuordnen (Abb. 5c).



**Abb. 4:** Schleppstrukturen bei Ammoniten (Maßstabsbalken entsprechen 1 cm). **A)** *Amaltheus* sp. (1999 IV 4) Lateralansicht des Phragmokons. **B)** *Quenstedtoceras* sp. (2000 I 16) Lateralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer. **C)** *Arieticeras* aff. *falciplicatum* (L 249, Original zu Jordan 1968, Taf.5, Fig.2, Abb.10) Lateralansicht der Wohnkammer und des Phragmokons.

### Interpretation der Schleppstrukturen

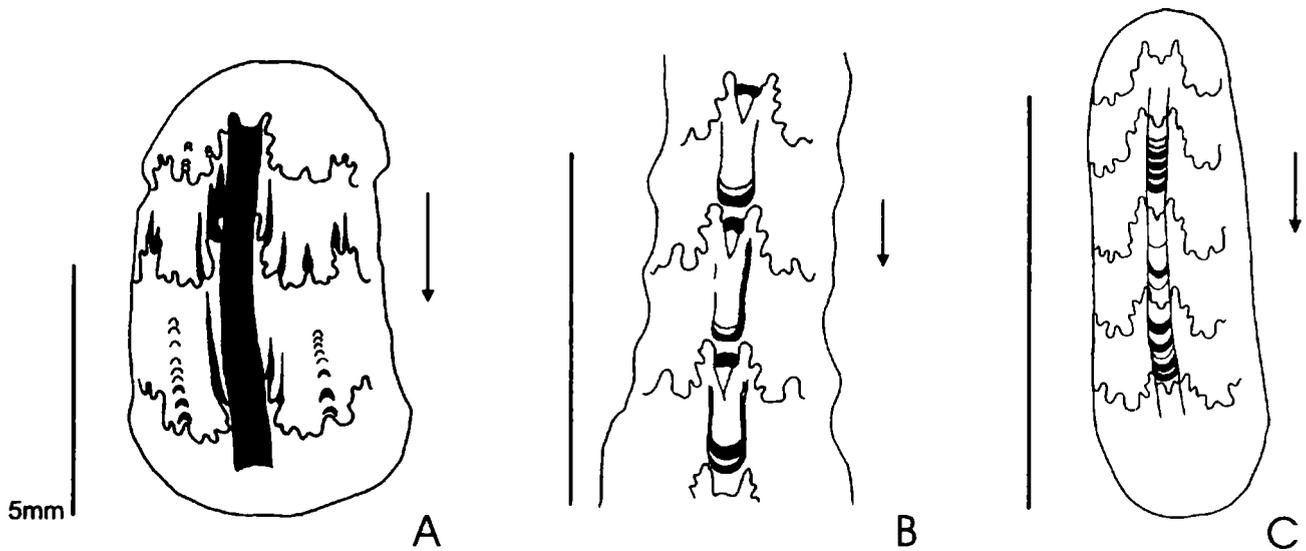
#### Goniatiten:

Die bogenförmige Streifung in der Doppellinie zeigt die ehemaligen hinteren Ränder des Retraktormuskelsansatzes und dokumentiert das schrittweise Vorwachsen des Retraktormuskels. Geisterlobenlinien werden von der schrittweise vorrückenden Muskulatur des vorderen Mantelabschnittes gebildet. Beide Schleppstrukturen zeigen ein gleichzeitiges Vorrücken von Mantelmuskulatur und Retraktormuskel in diskreten Schritten an. Das Externband wird vom kontinuierlich vorrückenden Trichtermuskel hinterlassen.

Pseudolobenlinien entstehen bei der rhythmischen Verlagerung des hinteren septalen Mantels in einzelnen Schritten.

#### Ammoniten:

Die Schleppstreifen an den Lobeninzisionen werden vom hinteren septalen Mantel gebildet, der an punktförmigen Stellen während der Verlagerung temporär angeheftet war. Die Zwischenfixierung hinterließ immer wieder eine dünne Schalenschicht, die der inneren Prismenschicht der Gehäuseinnenseite zusätzlich aufgesetzt war. Diese wurden vom muralen Teil des Mantels gebildet. Es handelt sich um das gleiche Gewebe, mit dem auch die Septen ausgeschieden werden (Lominadze et al. 1993). An diesen Stellen wurden dann wieder die Lobenelemente des neuen Septums gebildet. Ein Nabelband wurde von dem kontinuierlich vorrückenden Dorsolateralmuskel hinterlassen. Bei *Arieticeras* zum Beispiel verlief die Verlagerung des Dorsolateralmuskels nur über eine bestimmte Strecke kontinuierlich.



**Abb. 5:** Ventrale Schlepstrukturen bei Ammoniten (Maßstabsbalken entsprechen 1 cm). **A)** *Choffatia (Grossouvria) sulcifera* (2000 I 21) Ventralansicht des Phragmokons. **B)** *Acanthopleuroceras cf. maugenesti* (Ma 13456) Ausschnitt aus der Ventralseite des Phragmokons. **C)** *Polymorphites interruptus* (1999 IV 8) Ventralansicht des Phragmokons.

Dann folgte eine Stillstandsphase, in der der Muskel längere Zeit fixiert war und sich nicht bewegte, dokumentiert durch die tiefdunklen Einzelflecken.

Der Siphonalstreifen wird von einem kleinen ventralen Muskel hinterlassen. Ist er einheitlich dunkel ausgebildet, deutet das auf eine kontinuierliche Verlagerung des Muskels hin. Wurde eine kontinuierliche Verlagerung von mehreren Haltephasen unterbrochen, in der der Muskel längere Zeit an einer Stelle zwischenfixiert war, zeigt er Reihen von tiefdunklen Bögen. Die Verlagerung des Ventralmuskels verlief dann zwar schrittweise aber mit ungleichmäßig langen Stillstandsphasen.

Ebenso kann die Verlagerung des hinteren Mantels, die die dunklen Schlepstreifen erzeugt entweder in diskreten Schritten ablaufen, wobei jeder der dunklen Bögen einem Haltepunkt entspricht oder kontinuierlich ohne Haltephasen, markiert durch einen gleichmäßig geschwärzten Streifen.

### Schlußfolgerungen

Die unterschiedlichen Spuren der Weichkörper-Verlagerung bei Goniaticen, Ceraticen und Ammoniten liefern wichtige Hinweise für die funktionsmorphologischen Zusammenhänge während des Gehäusebaus und des Wachstums. Bei Goniaticen war der hintere septale Mantel noch starr und wenig differenziert. Er wurde rhythmisch in diskreten Schritten verlagert, wobei bei jedem Schritt

der komplette Mantel abgelöst und wieder im Ganzen angeheftet bzw. zwischengeheftet wurde. Der Verlauf der Suturen wurde bei jedem Schritt beibehalten, was auf einen starren, in sich wenig beweglichen septalen Mantel hindeutet, dessen Ränder in Form von Pseudosuturen zwischen den echten Septen erhalten wurden. Ein modernes Modell von Checa (1996) anhand von Trias-Ammonitoiden entwickelt, würde die Pseudosuturen, die in Form von feinen dunklen Linien oder feinen Kerben parallel zu den echten Septen verlaufen, am besten erklären. Checa geht davon aus, daß die Pseudosuturen, die auf den Steinkernen von Ceraticen und Goniaticen zwischen den echten Septen erhalten sind, die Spuren der Außenränder ehemaliger Kammermembranen ('pseudosepta') auf der Schaleninnenseite darstellen, die vom hinteren Mantelrand während der Verlagerung des Weichkörpers rhythmisch in konstanten Intervallen ausgeschieden wurden. Ihre Replizierung erfolgte noch vor Mineralisation des neuen Septums. Sie belegen die Rekonstruktionsvorgänge in der Gestaltung des hinteren Mantels während der Verlagerung des Weichkörpers. Die Pseudosepta oder Kammermembranen waren zuerst in Form von weichen, elastischen organischen Lamellen, die ungefähr der Form des echten Septums entsprechen, ausgebildet. Später wurden sie durch Entwässerung verfestigt und konnten so fossil überliefert werden (z. B. phosphatisch, vgl. Weitschat 1986). Die Lamellen

wurden bei jedem schrittweisen Vorrücken des Mantelrandes mit Schleimbändern an der Schaleninnenwand fixiert. Diese dünnen Anheftungsbänder wurden dann ebenfalls später durch Dehydrierung verfestigt und als Pseudosuturen auf dem Pyrit-Steinkern fossil überliefert.

Die sogenannten Schleppestreifen an den Lobenzisionen bei Ammoniten deuten auf eine verstärkte Beweglichkeit und Aktivität des septalen Mantels während des Kammerneubaus hin. Im Gegensatz zu den Goniatiten mit relativ einfachen Suturen, erforderte die Neubildung eines stärker verfalteten Septums bei Ammoniten und bei Ceratiten spezifische viskos-elastische Eigenschaften des hinteren muskulären Mantelrandes. Der septale Mantel ist nur noch in den Punkten der Loben temporär angeheftet. Diese festgehefteten Mantelabschnitte bewegen sich entlang der Innenwand vorwärts, wobei der restliche Mantel, zwischen den Punkten flexibel bleibt, aber auf lokale Spannungsfelder mit Lobenbildung nach fraktalen Mustern reagiert. Die komplizierte Verfaltung des Septums erfolgt nach solch einem fraktalen Bildungsprozeß. Für die Vorwärtsbewegung wird eine Flüssigkeitsmenge hinter dem Weichkörper angenommen, die einen zunehmenden Druck auf diesen ausübt und eine gleichzeitige Kontraktion des hinteren Körperabschnittes. Die Flüssigkeit stammte vermutlich aus den zuletzt fertiggestellten Kammern und wurde entweder über den Siphon in den neu entstandenen Zwischenraum wieder ausgeschieden und/oder stammte direkt aus dem Gewebe des hinteren Mantels (Seilacher 1988). Auf den teilweise leistenartig erhabenen Schalenschichten, die häufig feine Riefen auf dem Steinkern hinterließen, bewegten sich die Teile des Mantelrandes vorwärts, welche später wieder die Loben des Septums bilden sollten. Diese Schleppestrukturen, parallel zur Wachstumsrichtung, entstehen immer nur dann, wenn es sich um komplex verfaltete Lobenlinien handelt (lines of longitudinal contact: Lominadze et al. 1993). Je komplexer die Lobenlinie veraltet war, umso mehr Schleppestreifen wurden gebildet. Nach Erreichen der Stelle, an der das neue Septum entstehen sollte, markiert durch die Muralleiste, wurde dann der gesamte hintere Mantelrand fixiert und die Ausscheidung der neuen Kammerscheidewand, die zuerst noch aus einer organischen Matrix besteht und dann zunehmend mineralisiert wird, begann. Gleichzeitig mit der Verlagerung des hinteren Mantels mußten auch alle an-

deren Muskeln von der Schale gelöst werden. Auch die verschiedenen Retraktormuskeln bewegten sich auf dünnen zusätzlichen Schalenschichten vorwärts, bis zu der Stelle, an der sie wieder fixiert werden sollten.

Während dieser Verlagerungsphasen entstanden Schleppestreifen in Form von Nabelbänder und Siphonalstreifen zwischen den Ansatzfeldern der dorsolateralen und ventralen Muskeln (Jordan 1968). Bei heteromorphen Ammoniten wurden nur Schleppestreifen im Ventralbereich (Siphonalstreifen) und an den Suturen ausgebildet. Auch das Siphonalrohr mußte für eine neue Kammer verlängert werden. Über den Siphon mußte die mit Kammerflüssigkeit gefüllte neue Kammer nach der Fertigstellung entleert werden. Deshalb war neben der Ausscheidung einer Muralleiste die Verlängerung des Siphons auch der erste Schritt (Henderson 1984, Weitschat & Bandel 1991), der die Anlage einer neuen Kammer einleitete, entsprechend den Vorgängen beim rezenten *Nautilus* (Denton & Gilpin-Brown 1966, Ward et al. 1981). Gleichzeitig wurde auch der ventrale kleine Muskel abgelöst und wanderte vorwärts. Dieser war dann auch der Muskel, der als erster in der Position der neuen Scheidewand wieder festgeheftet wurde. Dann erst wanderten die Retraktormuskeln und der hintere septale Mantelrand vorwärts. Wahrscheinlich bewegte sich erst der ventrale Teil des Weichkörpers, dann der laterale und schließlich der dorsale Abschnitt ungleichmäßig „kriechend“ vorwärts, ohne jemals komplett von der Gehäusewand losgelöst zu sein. In dieser Reihenfolge, von ventral beginnend, über die Lateralseite nach dorsal werden zuerst die Lobenabschnitte des neuen Septums wieder fixiert und danach bilden sich die Sättel (Seilacher 1988). Nach Abschluß der Verlagerung der dorsolateralen und dorsalen Muskeln begann dann die Ausscheidung und Mineralisierung des neuen Septums.

Bei Ceratiten werden zusätzlich zu den Pseudosuturen an den Lobenelementen erst mit beginnender Zerschlitzung Schleppestreifen parallel zur Wachstumsrichtung eingeschaltet. Besonders deutlich sind bei *Stolleyites* die Pseudosuturen im Bereich der Sättel im Ventrolateralbereich des Phragmokons entwickelt. Sie reflektieren eine in mehreren Schritten erfolgte elastische, ballonartige Aufblähung der Sättel durch den ansteigenden Druck der Kammerflüssigkeit kurz vor Erreichen der neuen Septenlage bis die typische konvexe Endform erreicht ist, noch bevor das

neue Septum mineralisiert wird (vgl. Hewitt et al. 1991).

Die bogenförmigen Strukturen im Bereich der Sättel auf dem Pyrit-Steinkern von *Stolleyites* ähneln denen, die Checa (1996) für ein Exemplar von *Amhipopanoceras* cf. *medium* aus dem Anisium von Zentral Spitzbergen beschrieben hat. Während bei den Goniatiten die Membranen während der Vorwärtsbewegung des Weichkörpers die Form des Septums beibehalten, sind bei den Mesoammonoideen die Pseudosepten einfacher gestaltet als das echte Septum. Die Membran muß also schon eine gewisse Elastizität besessen haben, um die gewellte Form des neu zu bildenden Septums schließlich zu erreichen. Der Mantel der Ceratiten stellt also vom elastischen Verhalten her einen intermediären Zustand zwischen Goniatiten und Ammoniten dar.

#### Literatur

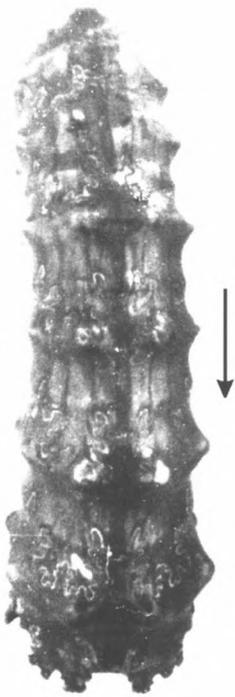
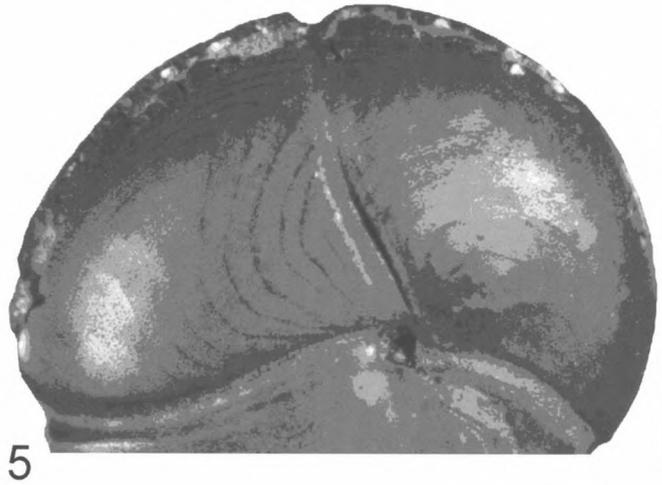
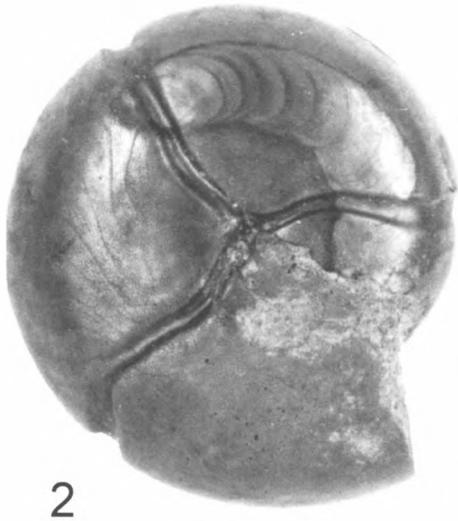
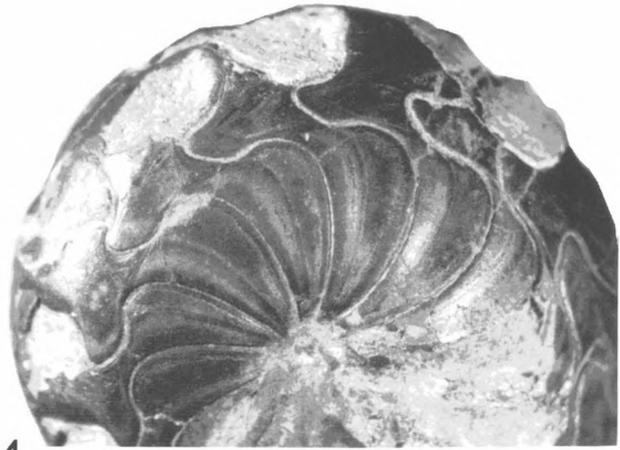
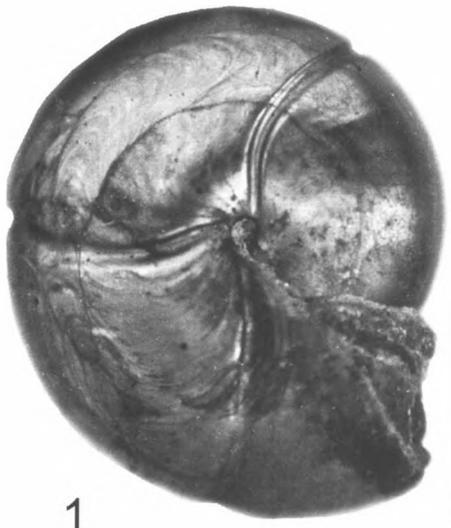
- Checa, A., (1996): Origin of intracameral sheets in ammonoids.- *Lethaia*, **29**: 61-75; Oslo.
- Denton, E. J. & Gilpin-Brown, J. B. (1966): On the buoyancy of the pearly *Nautilus*.- *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **46**: 723-759; Cambridge.
- Henderson, R. A. (1984): A muscle attachment proposal for septal function in mesozoic ammonites.- *Palaeont.*, **27**: 461-486; London.
- Hewitt, R. A., Checa, A. & Westermann, G.E.G. (1991): Chamber growth in ammonites inferred from colour markings and naturally etched surfaces of Cretaceous vascoceratids from Nigeria.- *Lethaia*, **24**: 271-287; Oslo.
- Jordan, R. (1968): Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach den Strukturelementen der Gehäuse-Innenwand.- *Beih. Geol. Jb.*, **77**: 1-64; Hannover.
- Lominadze, T., Sharikadze, M. & Kvantaliani, I. (1993): On the mechanism of soft body movement within body chamber in ammonites.- *Geobios, M.S.*, **15**: 267-273; Lyon.
- Richter, U.: Gewebeansatzstrukturen auf pyritisierten Steinkernen von Ammonoideen.- Dissertation Hannover (in Druck).
- Richter, U. & Fischer, R. (1999): Soft tissue attachment structures on pyritized internal moulds of ammonoids.- *Fifth International Symposium: Cephalopods-Present and Past*, Wien, Abstracts Volume: p. 95.
- Seilacher, A. (1988): Why are Nautiloid and Ammonite sutures so different?- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **177**, **1**: 41-69; Stuttgart.
- Spille, C. (1998): Schwarze Fleckenmuster auf pyritisierten Ammonitensteinkernen.- Unveröffentlichte Diplomarbeit, Universität Hannover.
- Ward, P., Greenwald, L. & Magnier, Y. (1981): The chamber formation cycle in *Nautilus macromphalus*.- *Paleobiol.*, **7**, **4**: 481-493; Davis, California.
- Weitschat, W. & Bandel, K. (1991): Organic components in phragmocones of boreal Triassic ammonoids: implications for ammonoid biology.- *Paläont. Z.*, **65**, **3/4**: 269-303; Stuttgart.
- Weitschat, W. (1986): Phosphatisierte Ammonoideen aus der Mittleren Trias von Central-Spitzbergen.- *Mitt. geol.-paläont. Inst. Univ. Hamburg*, **61**: 249-279; Hamburg.

## Tafel 1:

(Maßstabsbalken entsprechen 1 cm)

- Abb. 1:** Die Lateralansicht eines *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum subpartitum* (MB.C.2913) zeigt viele dichtstehende Geisterlobenlinien, die mit dem Retraktormuskelansatz verknüpft sind. Besonders gut erhalten im vorderen Teil des Retraktormuskelansatzes.
- Abb. 2:** Die Lateralansicht der Wohnkammer eines *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum crassum* (MB.C.3080) zeigt einen deutlichen Retraktormuskelansatz mit der typischen sichelförmigen Schleppstreifung, gebildet durch das schrittweise Vorwachsen des Muskels. Die einzelnen Streifen entsprechen den ehemaligen Hinterrändern des Retraktormuskels.
- Abb. 3:** Die Ventralansicht eines heteromorphen *Ancyloceras trispinosum* (Ma 13443) zeigt einen schmalen, durchziehenden Siphonalstreifen. An den Spitzen der Extern- und Lateralloben sind geschwärzte Schleppstreifen parallel zur Wachstumsrichtung erhalten.
- Abb. 4:** Ein Ausschnitt aus dem Phragmokon eines *Linguatormoceras haugi* (MB.C.3091) zeigt Pseudosuturen, die den Septenzwischenraum in unterschiedlich dunkle Flächen unterteilen.
- Abb. 5:** Die Lateralansicht der Wohnkammer eines *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum crassum* (MB.C.3093) zeigt eine Reihe von Geisterlobenlinien. Der Lateralmuskelansatz ist bei diesem Exemplar nicht erhalten.
- Abb. 6:** Ein Ausschnitt aus dem Phragmokon eines *Stolleyites tenuis* (SGPIH4266) zeigt neben Pseudosuturen, die besonders in den Sätteln gut erhalten sind, zusätzlich noch feine geschwärzte Schleppstreifen parallel zur Wachstumsrichtung an den Lateralloben.

# Tafel 1



3

6

