

RB 1126

(4)

UB/TIB Hannover

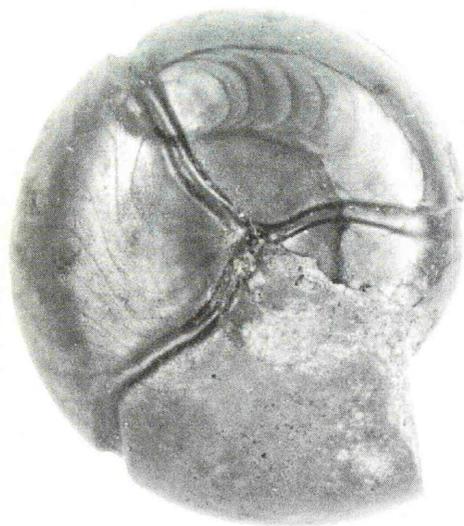
# Geologische Beiträge Hannover

Geological Contributions Hannover

Diss.  
nicht verleihbar

Band 4

2002



Ute Richter

## Gewebeansatz-Strukturen auf pyritisierten Steinkernen von Ammonoideen

Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover



„**Geologische Beiträge Hannover**“ ersetzt die bisherige Schriftenreihe „**Mitteilungen aus dem Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover**“. Frühere Hefte der bisherigen Reihe sind noch erhältlich.

„**Geologische Beiträge Hannover**“ replaces the periodical „**Mitteilungen aus dem Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover**“. Issues of the replaced series are still available.

**Gefördert mit Forschungsmitteln des Landes Niedersachsen**

**Geologische Beiträge Hannover / Geological Contributions Hannover**

**ISSN 1615-6684**

Schriftleitung: Immo Schülke, Rudolf Fischer

Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover

Callinstraße 30

30167 Hannover

Germany

Fax: +49-511-762 2172

E-mail: [schuelke@geowi.uni-hannover.de](mailto:schuelke@geowi.uni-hannover.de)

<http://www.unics.uni-hannover.de/igp/GeolContrHannover.html>

# **Gewebeansatz-Strukturen auf pyritisierten Steinkernen von Ammonoideen**

Vom Fachbereich Geowissenschaften und Geographie der Universität Hannover

zur Erlangung des Grades  
Doktor der Naturwissenschaften  
Dr. rer. nat.

genehmigte Dissertation  
von  
Dipl. Geol. Ute Richter  
geboren am 19.03.1964 in Tübingen

2002

**UB/TIB Hannover** 89  
123 210 348



Referent: Prof. Dr. R. Fischer, Hannover

Korreferent: Prof. Dr. H. Keupp

Tag der Promotion: 15.02.2001

Datum der Veröffentlichung: 01.07. 2002

# **Geologische Beiträge Hannover**

## Geological Contributions Hannover

**Band 4**  
2002

**Ute Richter**

### **Gewebeansatz-Strukturen auf pyritisierten Steinkernen von Ammonoideen**

Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover



Geologische Beiträge Hannover	<b>4</b>	1-113	25 Abb., 4 Tab., 26 Taf.	Hannover, Juli 2002
-------------------------------	----------	-------	--------------------------	---------------------



Geologische Beiträge Hannover	4	1-113	25 Abb., 4 Tab., 26 Taf.	Hannover, Juli 2002
-------------------------------	---	-------	--------------------------	---------------------

## Gewebeansatz-Strukturen auf pyritisierten Steinkernen von Ammonoideen

UTE RICHTER

Fössestrasse 93, 30453 Hannover, Germany

---

### Kurzfassung

Auf 3400 pyritisierten Steinkernen von Ammonoideen aus dem Ober-Devon, der Trias, dem Jura und der Unter-Kreide sind unterschiedliche Gewebe-Ansatzstrukturen in Form von dunklen Fleckenmustern erhalten. Alle Strukturen konnten als Ansatzflächen von Muskeln, Haftbändern und Kammermembranen interpretiert werden.

Entlang des Nabelrandes und auf den Flanken der Steinkerne sind paarige Muster zu erkennen, unpaarige sind auf der Mitte der Dorsal- und Ventralseite angelegt. Paarige Doppellinien auf den Flanken des Phragmokons und der Wohnkammer gehen auf die Ansatzflächen von kräftigen Kopfretraktormuskeln zurück. Auf der Ventralseite sichtbare, kleine rundliche oder halbmondförmige Flecken vor jedem Septum, die oft durch ein dunkles Band miteinander verbunden sind, werden durch einen kleinen ventralen Muskel verursacht. Breite dunkle Externbänder auf dem Phragmokon und ventrale, median eingebuchtete Präseptalfelder in der Wohnkammer, sowie schmale Doppellinien oder ovale Felder auf der Ventralseite der Wohnkammer vor dem letzten Septum angelegt, stellen paarige oder unpaare Ansätze der Trichtermuskulatur dar. Schmale dunkle oder raue Stellen vor den Dorsalloben deuten auf einen kleinen Dorsalmuskel hin. Rundliche dunkle Flecken entlang des Nabelrandes, die häufig durch ein dunkles Nabelband miteinander verbunden sind, werden durch ein Paar kleiner dorsolateraler Muskeln verursacht, die am hinteren Ende des Weichkörpers ansitzen. Schwarze Bänder, feine dunkle Linien und sichelförmige Schleppstrukturen hinter den Lobenspitzen zeugen von punktförmigen, temporären Anheftungsstellen des hinteren septalen Mantels während der Verlagerung des Weichkörpers bei der Anlage einer neuen Kammer.

Devonische Goniatiten weisen zwei paarige Ansatzstellen auf, die als schwarze oder in den Steinkernen eingeritzte Linienpaare auf den Flanken der Wohnkammer und als dunkle, median eingebuchtete Präseptalfelder vor dem letzten Septum in der Wohnkammer, erhalten sind. Sie stellen die Ansatzflächen von einem lateralen Paar Kopfretraktoren und einem paarigen ventralen Trichtermuskel dar. Spuren der Verlagerung des septalen und des vorderen Mantels sowie der rhythmischen Ausscheidung von Kammermembranen während des Wachstums sind als Geisterlobenlinien in der Wohnkammer und als feine dunkle Linien (Pseudosuturen) parallel zum Suturenverlauf auf dem Phragmokon erhalten. Während Goniatiten ein laterales und ein ventrales paariges Muskelsystem besaßen, zeigen Ammoniten neben paarigen Lateral- und Ventral-, noch paarige dorsolaterale und unpaarige Ventral- und Dorsalmuskeln. Ceratiten besaßen lediglich ein paariges laterales und ein unpaariges dorsales Muskelsystem. Feine dunkle Linien (Pseudosuturen) parallel der Sättel und hinter den Lobenelementen (parallel zur Wachstumsrichtung) auf dem Phragmokon sind als Spuren der Mantelverlagerung und einer temporären Ausscheidung von Kammermembranen während des Wachstums zu deuten. Die Kammermembranen steigerten die Effizienz des Auftriebsorgans Phragmokon.

Nur einige der beobachteten Strukturen lassen sich mit denen des rezenten *Nautilus* vergleichen. Dies deutet auf Unterschiede in der Weichkörper-Organisation von Ammonoideen und Nautiloideen hin. Die Ansatzstrukturen der Goniatiten, besonders die der Tornoceratidae, sind denen von *Nautilus* sehr ähnlich und deuten auf eine vergleichbare Lebensweise hin. Die Unterschiede in der Form und der Anlage der Strukturen zwischen Goniatiten und Ammoniten deuten auf eine zunehmende Differenzierung und Weiterentwicklung der Muskelsysteme im Laufe der Stammesgeschichte der Ammonoideen hin.

Die unterschiedliche Organisation des Muskelapparates ist funktionsmorphologisch bedingt und ist abhängig von der Gehäusemorphologie. Je nach Modifikation oder Reduktion bestimmter Muskelsysteme kann man die Ammonoideen

entsprechend der Lebensweise unterschiedlichen Gruppen zuordnen. Anhand der Gehäuseformen und der Muskelansatzflächen von Kopf- und Trichterretraktoren kann man zwei Haupt-Gruppen bei Goniatiten und Ammoniten unterscheiden:

- Breitmündige, mehr evolute Formen mit longidomen Wohnkammern besitzen häufig keine lateralen Kopfretraktoren, sondern nur schmale, ventrale Trichtermuskeln. Sie sind an ein Leben nahe dem Meeresboden angepaßt. Da ihnen die Kopfretraktoren zur Erzeugung eines Rückstoßes fehlen, zählen sie nicht zu den schnellen, aktiven Schwimmern. Nur eine vertikale Beweglichkeit ist mit Hilfe eines entsprechend effektiven Schwebapparates, zu dem multilobate Suturen, dichtstehende Septen und Kammermembranen zählen, möglich.
- Hochmündige, mehr involute Formen mit brevidomen Wohnkammern besitzen häufig große laterale Kopfretraktoren und Trichtermuskeln und zählen damit zu den aktiven Schwimmern. Ihnen stehen verschiedene Lebensbereiche, am Boden sowie in der freien Wassersäule, offen. Zu diesen Gruppen, die sowohl vertikal als auch horizontal mobil waren und nicht auf einen begrenzten Bereich im Lebensraum festgelegt waren (ausschließlich am Boden oder freischwebend in der Wassersäule), gehörten die meisten der hier untersuchten Gattungen und Arten.

Veränderungen der Ansatzmuster im Laufe der Ontogenese von Ammoniten bestätigen die Annahme, daß die Jungtiere von *Amaltheus* und *Quenstedtoceras* nach dem Schlüpfen zuerst ein passives planktonisches Leben in höheren oder intermediären Breichen der freien Wassersäule führten. Das Juvenil-Stadium endet mit der Neuanlage von Kopfretraktoren, die erst ab einem Gehäuse-Durchmesser zwischen 0,3 - 0,5 cm angelegt werden. Der Beginn eines aktiven nektonischen Stadiums entspricht dem spätjuvenilen bis subadulten Lebensabschnitt (neanisches Stadium), in dem die Tiere aus der freien Wassersäule in flacheres Wasser oder in bodennahe Zonen des Lebensraums wechseln. Bei *Fucinicerias* scheint dagegen kein deutlicher Wechsel in der Lebensweise zwischen Juvenil- und Adultstadium stattzufinden. Auf der Grundlage von Gehäusemerkmalen und Muskelansatzmustern können für die devonischen Goniatiten phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Familien der Tornoceratidae und Cheiloceratidae aufgestellt werden. Die Ansatzstrukturen können zum Teil auch für Ammoniten Hinweise auf phylogenetische Zusammenhänge auf Gattungs- und Familienebene liefern.

### Abstract

3400 pyritized internal moulds of Upper Devonian, Triassic, Jurassic and Lower Cretaceous ammonoids show various soft tissue attachment structures. They are preserved as regularly distributed black patterns on the moulds. All structures can be interpreted as attachment areas of muscles, ligaments and intracamerale membranes.

Paired structures are developed along the umbilicus and on the flanks of the moulds, unpaired ones appear on the middle of their dorsal and ventral sides. Strong lateral muscles cause paired twin lines on the flanks of the phragmocone and of the body chamber. A ventral muscle is deduced from small rounded or crescent shaped spots in front of each septum on the ventral side. These spots are often connected, forming a band-like structure. Broad dark external bands on the ventral side of the phragmocone, ventral preseptal areas in the posterior part of the living chamber, small twin lines or oval shaped areas on the ventral side of the living chamber represent paired or unpaired attachment areas of the hyponome muscle. A middorsal muscle is documented by small roughened areas in front of each dorsal lobe. Dark spots along the umbilicus, often connected and thus forming a band-like structure (tracking band), are remains of a pair of small dorsolateral muscles at the posterior end of the soft body. Dark bands, lines and rows of small crescent shaped structures behind the tips of sutural lobes are due to spotlike fixation places of the posterior part of the mantle and their translocation before subsequent septal secretion.

Devonian goniatites had a paired system of lateral and ventrolateral muscles preserved on the moulds as black or incised lines on the flanks of the living chamber and as dark preseptal areas, ventrally indented. These structures represent the attachment areas of paired lateral cephalic and paired ventral hyponome retractors. Fine black lines on the phragmocone situated parallel to the suture (pseudosutures) represent a rhythmical secretion of cameral membranes during softbody translocation. Goniatites had a paired system of lateral and ventrolateral muscles, whilst Neoammonoids have a paired lateral and dorsolateral system, and, additionally, an unpaired system on the ventral and on the dorsal side. Mesoammonoids show only a paired lateral and an unpaired dorsal one. Fine black lines situated parallel to the saddles and behind the lobes of the suture line can be interpreted as structures left during softbody translocation and a temporary attachment of rhythmical secreted cameral membranes. Cameral membranes had supported the efficiency of the phragmocone.

Only some of the observed structures are also present in recent *Nautilus*. Differences in the form and position of attachment sites between ammonoids and recent *Nautilus* indicate different soft body organizations between ammonoids and nautiloids. The attachment structures of goniatites especially of tornoceratids can be compared with those of *Nautilus* which indicates

a comparable mode of life. Differences in the form and position of attachment structures between goniatites and ammonites may indicate an increasing differentiation of the muscular system in the phylogeny of this group.

Different soft body organization may depend on shell morphology and on a different mode of life. On the modification or reduction of distinct muscle systems ammonoids can be assigned to different ecotypes. Based on shell morphology and the attachment areas of cephalic and hyponome retractor muscles two groups can be subdivided:

- Depressed, evolute morphotypes with longidome body-chambers show only small ventral hyponome retractor muscles. Lateral cephalic retractors are not developed. These morphotypes are adapted to a demersal mode of life. Without strong cephalic retractor muscles no efficient jet propulsion can be produced. These groups represent vertical migrants with efficient phragmocone properties (multilobate sutures, cameral membranes, narrow septal spacing).
- Compressed, involute morphotypes with brevidome body-chambers show strong cephalic and hyponome retractor muscles and represent a group of active swimmers. These morphotypes were able to live at different depths, in the free water column or/and near the seafloor. They are not confined only to one habitat. Most of the examined genera and species belong to this group.

Changes of the attachment structures in the course of ontogeny confirm that juveniles of *Amaltheus* and *Quenstedtoceras* lived as passive planctic drifters in upper and intermediate parts of the free water column after hatching. At the end of the juvenile stage with a shell diameter of 0,3 - 0,5 cm cephalic retractor muscles developed. With the beginning of an active swimming mode of life (neanic stage) the subadult animals left the free water column and moved into shallow water habitats. *Fucinoceras* showed no marked changes in the attachment structures during ontogeny. This indicates that there occur no differences in the mode of life between juvenile and adult growth stages. Based on attachment structures and shell morphology of Devonian goniatites their relation to the systematic position permits statements about probable phylogenetic relationships between the Cheiloceratidae and Tornoceratidae. In some cases attachment structures of ammonites permit statements about phylogenetic relationships on family and genus level.

**Stichworte:** Ammonoidea, Paläozoikum, Mesozoikum, Muskelansatz-Strukturen, Weichkörper-Organisation

**Keywords:** Ammonoidea, Paleozoic, Mesozoic, muscle attachment structures, soft body organization

### DANK

Für die Vergabe des Themas und die anschließende Betreuung möchte ich mich herzlich bei Prof. Dr. R. Fischer bedanken. Das interuniversitäre Forschungsprojekt wurde durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Projektnummer Fi 136/26-1,2) finanziert. Die Arbeitstreffen im Rahmen dieser Zusammenarbeit brachten mir immer neue Motivation und Anregungen für diese Arbeit. Dafür möchte ich mich besonders bei Prof. Dr. K. Bandel und Dr. W. Weitschat (beide Universität Hamburg) und bei Prof. Dr. H. Keupp, Dr. R.-T. Becker, Dr. B. Kröger und Dipl.-Geol. A. Sprey (alle Freie Universität Berlin) bedanken. Dr. R.-T. Becker danke ich außerdem für die Bestimmung der devonischen Goniatiten.

Weiterhin möchte ich mich bei August Ilg (Düsseldorf) und bei Dr. Volker Ebbighausen (Odenthal), dem Sammler-Ehepaar Krause (Wennigsen), Dr. J. Tilsley (Sheffield) und Dr. Wolfgang Weitschat für die Zuverfügungstellung von umfangreichem, zum Teil hervorragend erhaltenem und präpariertem Material bedanken. August Ilg stellte mir außerdem seine umfangreiche Literaturdatenbank zur Verfügung, half mir bei der Beschaffung von Literatur und las mit großer Sorgfalt diese Arbeit Korrektur. Auch dafür möchte ich mich sehr herzlich bedanken.

Bei Dr. C. H. von Daniels und T. Wiese (Sammlung der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe, BGR), sowie Dr. H. Jahnke (Sammlung des Instituts für Geologie und Paläontologie der Georg-August-Universität Göttingen) möchte ich mich für den Zugang und das Ausleihen von Material aus den jeweiligen Sammlungen bedanken.

Für die Motivation, die Geduld, die vielen Diskussionen und vor allem für die ausführliche und schnelle Einführung in die Welt der digitalen Datenverarbeitung mit dem PC, die zur Fertigstellung dieser Arbeit beigetragen haben, möchte ich mich ganz herzlich bei Dipl.-Geol. A. Mudroch bedanken. Bei Dipl.-Geol. A. Leidner möchte ich mich sehr herzlich für die engagierte Mitarbeit während der umfangreichen und beleuchtungstechnisch schwierigen Fotoarbeiten bedanken. Dipl.-Geol. C. Spille danke ich ganz herzlich für die freundliche Zuverfügungstellung der Abbildungen aus seiner Diplomarbeit.

Schließlich gilt mein besonderer Dank meinem Lebensgefährten Andreas Kaina, der immer für mich da war und dessen seelische Unterstützung mir immer wieder Kraft für die Fertigstellung dieser Arbeit gab.



## INHALTSVERZEICHNIS

<b>1</b>	<b>EINLEITUNG</b> .....	6
1.1	Vorbemerkungen.....	6
1.2	Einleitung und Thematik.....	6
1.3	Methodik.....	8
1.4	Material.....	8
<b>2</b>	<b>FLECKENMUSTER</b> .....	11
2.1	Erhaltung der Fleckenmuster.....	11
2.2	Genese der Fleckenmuster.....	12
2.3	Terminologie.....	13
2.4	Beschreibung der Fleckenmuster.....	15
2.4.1	Fleckenmuster der devonischen Goniaticen.....	15
2.4.2	Fleckenmuster bei Ceraticen.....	17
2.4.3	Fleckenmuster bei Ammoniten.....	17
2.5	Fleckenmuster im Bezug zur Gehäuseform.....	22
2.5.1	Goniaticen.....	22
2.5.2	Ammoniten.....	24
2.5.3	Zusammenfassung der statistischen Analysen.....	29
2.6	Ontogenetische Veränderungen der Fleckenmuster.....	30
2.6.1	<i>Amaltheus</i> .....	33
2.6.2	<i>Fuciniceras</i> .....	34
2.6.3	<i>Quenstedtoceras</i> .....	34
2.6.4	Zusammenfassung.....	36
2.7	Fleckenmuster und Phylogenie der Ammoniten.....	36
2.7.1	Tornoceratidae.....	36
2.7.2	Ammoniten.....	38
2.7.3	Familien-spezifische Fleckenmuster bei jurassischen Ammoniten.....	38
<b>3</b>	<b>INTERPRETATION DER FLECKENMUSTER</b> .....	40
3.1	Gewebeansatz-Strukturen bei <i>Nautilus</i> .....	40
3.2	Gewebeansatz-Strukturen bei Ammonoideen.....	41
3.2.1	Goniaticen.....	42
3.2.2	Ammoniten.....	42
3.3	Schleppstreifung im Bereich der Suturen.....	44
<b>4</b>	<b>SCHLUßFOLGERUNGEN</b> .....	51
4.1	Lebensweise und Habitat der devonischen Goniaticen.....	51
4.2	Lebensweise und Habitat der Ceraticen.....	53
4.3	Lebensweise und Habitat der Ammoniten.....	53
<b>5</b>	<b>LITERATUR</b> .....	58
	<b>TAFELN 1-26</b> .....	61

## 1 EINLEITUNG

### 1.1 Vorbemerkungen

Ammoniten oder Ammonshörner üben von je her eine große Faszination gleichermaßen auf Sammler, Liebhaber und Wissenschaftler aus. Seit mehr als 30 000 Jahren wurden in vielen Teilen der Welt Ammoniten als heilige Zauber- oder Schlangensteine, magische Heilmittel oder Prophetensteine benutzt. Schon die Menschen des Paläolithikums sammelten Ammoniten und trugen sie wahrscheinlich als Amulette zum Schutz vor dämonischen Kräften (Lehmann, 1990). Ihre Form symbolisierte die Schöpferkraft, die Spirale des Bewußtseins oder den spiralig gewundenen Weg zur Erleuchtung und Weisheit. Die Ägypter sahen in den Versteinerungen die Widderhörner ihres Sonnengottes Ammon, dem der Widder heilig war und dem die Ammoniten schließlich ihren Namen verdanken. "Das Ammonshorn gehört zu den heiligsten Edelsteinen Äthiopiens, ist goldfarben und zeigt die Gestalt eines Widderhorns; man versichert, es bewirke wahrsagende Träume" (Plinius, *Naturalis historiae*; aus: Rätsch, 1997). Obwohl Ammoniten die populärsten aller Fossilien darstellen und mannigfaltig beschrieben, klassifiziert und als Leitfossilien in der Stratigraphie genutzt wurden, ist über das Ammoniten-Tier als Lebewesen bis heute nur wenig bekannt. Heute lebende Cephalopoden, die rezenten Verwandten der Ammoniten, sind carnivore Mollusken mit hohem Organisationsgrad, leistungsfähigen Sinnesorganen, einem hoch entwickelten Gehirn und einer teilweise großen Beweglichkeit, Schnelligkeit und Intelligenz. Sie stellen die am höchsten entwickelten, wirbellosen Tiere in den heutigen Meeren dar, obwohl sie ihrer Artenanzahl nach eher unbedeutend sind. Doch sie vermitteln noch einen Eindruck von den einstigen Fähigkeiten, mit denen die ausgestorbenen Ammonoideen ebenfalls ausgestattet gewesen sein müssen. Die Anpassung an die unterschiedlichsten Lebensräume und vielfältige Überlebensstrategien ermöglichten dieser Gruppe über Millionen von Jahren, seit ihrem ersten Auftreten im Unter-Devon und besonders in ihrer Blütezeit im Mesozoikum, eine erfolgreiche Existenz in großer Formenvielfalt.

Bisher bezogen sich alle Untersuchungen zur Ökologie der Ammonoideen ausschließlich auf die fossil überlieferten Gehäuse. Die Erforschung der biologischen und ökologischen Faktoren, die den Organismus des Ammoniten-Tieres als Lebewesen und seine Lebensweise betreffen, wurde deshalb zum Inhalt des DFG-Projektes Ke 322/16-1 unter der Leitung von Prof. H. Keupp (Freie Universität Berlin). Die hier vorliegende Arbeit, betreut von Prof. R. Fischer (Universität Hannover), ist Teil dieses DFG-Gemein-

schaftsprojektes mit dem Rahmenthema: "Paläobiologie und Evolutionsökologie der Cephalopoden." Die Zusammenarbeit soll neue, wissenschaftlich fundierte Erkenntnisse zum biologischen Verständnis der Ammonoideen erbringen und darüber hinaus zur Klärung der phylogenetischen und ökologischen Einbindung dieser Gruppe in das System der übrigen Cephalopoden beitragen.

Bis heute ist zur Paläobiologie der Ammonoideen nur wenig bekannt und die wenigen Angaben dazu sind größtenteils spekulativ. Eine weit über die bisherigen Untersuchungen hinausgehende systematische Erfassung der Flecken-, Streifen- und Narbenmuster auf Pyrit-Steinkernen paläozoischer und mesozoischer Ammonoideen und deren Deutung als Muskelansatzflächen und/oder Auflageflächen von nichtmuskulären organischen Membranen soll zu biologisch vertretbaren Rekonstruktionen von Mantelanheftung und Muskelsystemen und damit zu sicheren Aussagen beispielsweise zur Beweglichkeit des Weichkörpers in der Wohnkammer und zu Mechanismen des Septeneinbaus führen. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung ermöglichen Aussagen zur Lebensweise der unterschiedlichen Ammonoideen-Gattungen in ihrem jeweiligen Lebensraum und Zeitalter.

### 1.2 Thematik

R. Jordan hat im Jahre 1968 erstmals in größerem Umfang auf besondere Strukturen aufmerksam gemacht, die als dunkle Flecken und Streifen regelhaft auf pyritisierten Steinkernen von Ammoniten-Gehäusen verteilt zu beobachten sind. Er deutete sie als Muskelansatz-Strukturen und gründete darauf eine vorsichtige Ableitung von Muskelzügen bei mesozoischen Ammoniten im Allgemeinen. Diese Beobachtungen dienten als Grundlage für eigene Vorarbeiten (Richter, 1992), in der die von Jordan beschriebenen Strukturen teilweise bestätigt und erweitert wurden. Von rund 4000 untersuchten Steinkernen der Gattungen *Amaltheus* und *Fuciniceras* aus dem Lias von Empelde (Hannover) zeigten ungefähr 1/3 der Exemplare regelhaft an bestimmten Stellen auf dem Steinkern verteilte, bilateral symmetrisch ausgebildete Fleckenmuster, deren Genese mit Sicherheit nicht zufällig war. Weitere Arbeiten zu dieser Thematik beispielsweise von Crick (1898), Vogel (1959), Jones (1961), Rakus (1978), Sarikadze et al. (1990) und Doguzhaeva und Mutvei (1991, 1996) unterstützen die Tatsache, daß Muskelansatz-Strukturen auch in Form von dunklen Fleckenmustern auf pyritisierten Steinkernen überliefert werden können. Anhand von neuem, umfangreichem mesozoischen und paläozoischen Material soll der Formschatz der unterschiedlichen, schon in früheren

Arbeiten beschriebenen Ansatzstrukturen bestätigt und erweitert werden. Die vorliegende Arbeit soll unter anderem einen Überblick über das Auftreten von Fleckenmustern bei unterschiedlichen Taxa im Laufe der Erdgeschichte geben. Die Zuordnung der verschiedenen Strukturen zu Muskelzügen und die damit verbundene Rekonstruktion des Ammonitentieres, wie sie schon von Jordan (1968) für mesozoische Ammoniten im Allgemeinen und von Doguzhaeva & Mutvei (1991, 1996) für die Gattung *Aconeceras* ausgearbeitet wurden, soll anhand von neuen zusätzlichen Mustern und Musterverknüpfungen für unterschiedliche Taxa ausgearbeitet werden.

Auf den Phragmokonen von pyritisierten Steinkernen sind häufig sehr unterschiedliche Spuren der Weichkörper-Verlagerung während des Wachstums zu beobachten, die wichtige Hinweise für die funktionsmorphologischen Vorgänge während des Gehäusebaus liefern. Die sogenannten Schleppestreifen, parallel zur Wachstumsrichtung und/oder parallel des Septenverlaufs auf dem Phragmokon, deuten auf komplexe Abläufe während des Kammerneubaus hin, die sich bei Goniatiten, Ceratiten und Ammoniten in unterschiedlicher Art und Weise abspielten. Im Gegensatz zu den Goniatiten mit relativ einfachen Suturen erforderte die Neubildung eines stärker verfalteten Septums bei Ammoniten komplexere Mechanismen des Septenbaus. Während der Bildung einer neuen Kammer erforderte die Loslösung des Weichkörpers, das anschließende Vorrücken und Festheften in der neuen Position an der Gehäusewand viskos-elastische Eigenschaften des hinteren (septalen) muskulären Mantels. Typische, horizontal verlaufende Strukturen hinter den Inzisionen der Loben und Sättel der Suturen können als kurzzeitige Anheftungszonen einzelner Abschnitte des septalen Mantels ('tie-points', Seilacher, 1988) während des Vorrückens des Weichkörpers interpretiert werden. Frühere Arbeiten von Hölder (1954), Zaborski (1986), Hewitt et al. (1991) und Lominadze et al. (1993) beschreiben Strukturen wie 'Schleppestreifen', 'drag bands' und 'telescoped pseudolobules', die auf kalzischen Steinkernen von mesozoischen Exemplaren zu beobachten sind. Schleppestrukturen, parallel zu den Septen angelegt, deuten auf organische Membranen in den einzelnen Kammern und deren Anheftungslinien hin ('pseudosepta' und 'pseudosutures', Landman et al., 1993; Checa, 1996; Tanabe et al., 1998). Diese organischen Phragmen wurden rhythmisch vom hinteren septalen Mantel während der Verlagerung des Weichkörpers ausgeschieden. Ihre fossilen Abbilder sind auch auf dem Phragmokon von pyritisierten Steinkernen von Goniatiten und phosphatisierten Phragmokonen von Ceratiten erhalten (Weitschat & Bandel, 1991). Diese Art von Schleppestrukturen ist bei Letzteren nicht auf eine dünne, zusätzliche Schalenschicht

zurückzuführen, sondern auf dehydrierte organische Substanz, die diagenetisch verfestigt schließlich fossil überliefert wurde.

Anhand von quantitativen Analysen soll überprüft werden, ob gesetzmäßige Zusammenhänge zwischen Ansatzmustern und systematischer Stellung zu beobachten sind. Sarikadze et al. (1990) konnten beispielsweise zeigen, daß sich anhand von Steinkernen und Schalenstücken mit sehr gut erhaltenen Muskelabdrücken 22 spätjurassischer und frühkretazischer Ammonitengattungen systematische und phylogenetische Fragen klären ließen. Aufgrund der Form, Größe und Lage der Strukturen können unterschiedliche Gattungen voneinander unterschieden werden. Auch Jordan (1968) konnte mit Hilfe der beobachteten Strukturen einzelne Wohnkammer-Bruchstücke bestimmten Gattungen und Arten zuordnen.

Darüber hinaus sind Aussagen über die ontogenetische Veränderung von Mustern und Beziehungen zum Gehäuse- und Septenbau nur anhand von größeren Materialmengen möglich. Dazu eignet sich das hier untersuchte Material besonders gut. Statistisch relevante Mengen an Steinkernen der Gattungen *Amaltheus*, *Quenstedtoceras* und *Fuciniceras* von jeweils einer Fundstelle/Horizontal, die alle einem Lebensraum angehörten und damit wahrscheinlich einer Population zuzuordnen sind, lassen Aussagen über Zusammenhänge zwischen Fleckenmustern und der Gehäuseform und deren Veränderungen im Laufe des Wachstums zu. Alle Untersuchungsergebnisse sollen schließlich dazu führen, daß ein wesentlich differenzierteres Bild über die Funktionsweise des Ammonitentiers und daraus abgeleitet seine Lebensweise und seine Beziehungen zu den jeweiligen Lebensräumen entsteht. Bisherige Arbeiten, in denen versucht wurde, anhand der Gehäuseform, der Wohnkammerlänge und der Effizienz des Phragmokons als Auftriebsorgan auf die jeweilige Lebensweise der Ammonoideen zu schließen (z.B. Chamberlain, 1980, Trueman, 1941), litten unter der mangelnden Kenntnis vom Bau des Ammoniten-Weichkörpers. Mit Hilfe der beobachteten Strukturen in dieser Arbeit, die Aussagen zur Körperorganisation zulassen, können die damals ermittelten Daten ergänzt und im Hinblick auf die Lebensweise neu interpretiert werden.

### 1.3 Methodik

Der erste Teil des beschreibenden Kapitels 2 beschäftigt sich zuerst mit der ausführlichen Beschreibung der verschiedenen beobachteten Fleckenstrukturen und deren Genese, d. h. mit einer qualitativen Auswertung der Strukturen. Da bisher außer bei Jordan (1968) keine Beschreibungen ähnlicher Strukturen auf Pyritsteinkernen in der Literatur zu finden sind, werden gut erhaltene, fleckentragende Einzelindividuen in Form von Zeichnungen und Photos, die mit Hilfe von Zeichenprogrammen (CorelDraw 7 und CorelPhotoPaint 7) bearbeitet wurden, abgebildet und deren Strukturen beschrieben. Dazu werden die einzelnen Musterelemente nur nach ihrem Erscheinungsbild benannt. Die entsprechende, insgesamt in dieser Arbeit verwendete Terminologie der unterschiedlichen Fleckenmuster ist in Kapitel 2.3 aufgeführt.

Im zweiten Teil des Kapitels 2 erfolgt dann die quantitative Auswertung des Materials durch Diagramme (Excel 7.0) nach bestimmten Gesichtspunkten wie: Fleckenmuster in Beziehung zur Gehäuseform und zur Ontogenese. In diese Analysen werden nur Gattungen einbezogen, die statistisch relevante Mengen an Steinkernen aus jeweils einer Fundstelle enthalten und möglichst nur aus ein und demselben stratigraphischen Horizont entnommen wurden. Für die Analyse der Fleckenmuster verschiedener ontogenetischer Stadien jeweils einer Gattung, werden nur vollständige Steinkerne mit Wohnkammer-Erhaltung berücksichtigt. Um die unterschiedlichen Gehäusetyper besser charakterisieren zu können, wird ein sogenannter Gehäuseindex definiert:

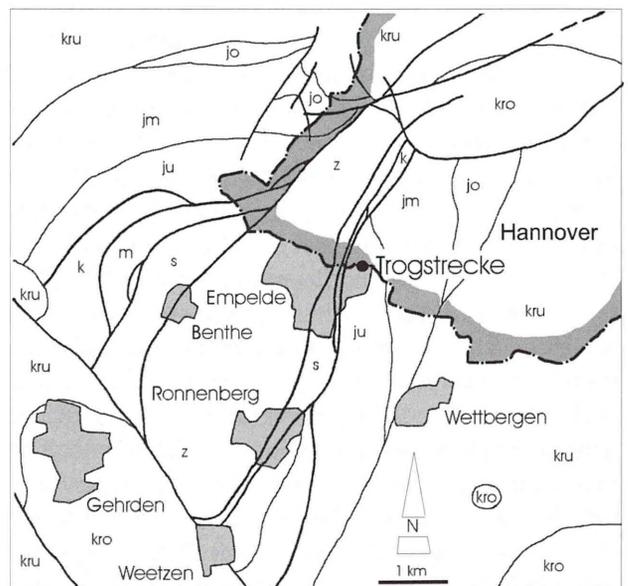
$$\text{Gehäuseindex} = W_H/W_B \times IG + 1/WL_{rel}$$

In die Formel gehen folgende wichtige Gehäuse-Parameter, wie die Windungshöhe  $W_H$  und -breite  $W_B$ , der Involutionsgrad  $IG$  (Werte zwischen  $0 = \text{evolut}$  und  $1 = \text{involut}$ ) und die relative Wohnkammerlänge  $WL_{rel}$  (brevidome =  $0,5$ , mesodome =  $0,75$ , longidome =  $1$ ) ein. Die Gleichung, der Einfachheit halber als **Gehäuseindex** bezeichnet, charakterisiert eine bestimmte Gehäuseform mit seinen typischen Parametern. Das Verhältnis der Höhe ( $W_H$ ) zur Breite ( $W_B$ ) einer Windung, ein Standardmaß für den Windungsquerschnitt, ergibt für breitmündige Gehäuse Werte unter 1 und für hochmündige Gehäuse Werte über 1. Das Produkt von Windungsquerschnitt und Involutionsgrad ( $IG$ ) bewirkt eine Spreizung der Werte auf der y-Achse zur besseren Diskriminierung der Gehäusetyper. Die Inversion der relativen Wohnkammerlängen ( $WL_{rel}$ ) ergibt immer Werte von 1, 1,34 und 2. Diese werden zum Produkt von Windungsquerschnitt und Involutionsgrad addiert, so daß die ermittelten Gehäusein-

dices immer über dem Wert 1 liegen und somit deutlich von der x-Achse abgesetzt sind. Da die meisten ermittelten Windungsquerschnitte Werte zwischen 1 und 2 annehmen und durch das Produkt mit dem Involutionsgrad nur unwesentlich voneinander getrennt sind, führt die Addition der reziproken, relativen Wohnkammerlänge in dieser Gruppe von Gehäusetyper zu einer besseren Verteilung auf der y-Achse. Eine Charakterisierung der Gehäuseform anhand eines diskreten Wertes erleichtert somit die Darstellung der Zusammenhänge von Gehäusemorphologie und Fleckenmustern und verbessert die Übersichtlichkeit durch eine Spreizung der Werte in den Diagrammen von Kapitel 2.5 und 2.6.

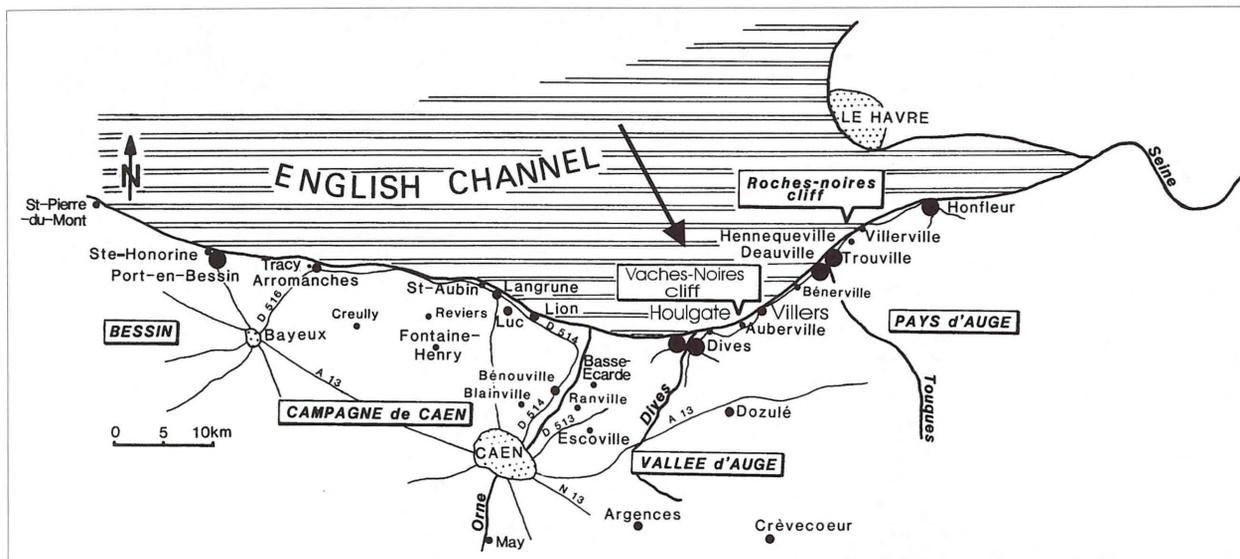
### 1.4 Material

Die Hauptmengen des untersuchten Materials wurde von passionierten Fossiliensammlern vor allem vom Ehepaar Krause (Wennigsen), Herrn August Ilg (Düsseldorf), Herrn Volker Ebbighausen (Odenthal), Herrn John Tilsley (England) und Herrn Dr. Wolfgang Weitshat (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. Die Originalnummern sind in den Tafelerläuterungen aufgeführt.



**Abb. 1** - Geologische Strukturkarte des Gebietes südwestlich von Hannover (nach Dietz, 1959; verändert nach: Fischer, Mutterlose & Rittig, 1986).

**Fig. 1** - Geological map of the area southwest of Hannover (after Dietz, 1959; altered after Fischer, Mutterlose & Rittig, 1986).



**Abb. 2** - Lagekarte des Vaches-Noires Kliffs bei Villers-Sur-Mer und Houlgate (Pfeil) in der Normandie (aus: Rioult et al., 1991).

**Fig. 2** - Sketch map of the Vaches-Noires cliff section near Villers-Sur-Mer and Houlgate (arrow), Normandy (after: Rioult et al. 1991).

Das Material der Sammlung Krause stammt hauptsächlich aus Aufsammlungen von Schichten des mittleren Lias (Domerium) von Empelde (OT Ronnenberg/Hannover). Das Lias-Profil, aus dem der größte Teil der Exemplare gesammelt wurde ist von Fischer, Mutterlose & Rittig (1986) beschrieben worden (Lageplan: Abb. 1). Einige wenige Stücke aus dieser Sammlung stammen von Luhnde (bei Hannover), von Mistelgau (Schwäbische Alb) und von Millau (Süd-Frankreich). Untersucht wurden 1603 Exemplare verschiedener Arten der Gattungen *Amaltheus* und *Fucinieras*. Das Material wird im Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover unter den Originalnummern GPH 1999 IV.... und 2000 I.... aufbewahrt. Das Material der Sammlung Ilg stammt aus der *lamberti*- und *henrici*-Subzone des Calloviums der Normandie (Houlgate und Villers-Sur-Mer) und wurde horizontal gesammelt. Das Profil der Fundstelle ist von Rioult et al. (1991) beschrieben worden (Lageplan: Abb. 2). Untersucht wurden 573 Steinkerne der Gattungen *Quenstedtoceras*, *Hecticoceras*, *Choffatia*, *Kosmoceras*, *Grossouvria* und Einzelstücke der Gattungen *Peltoceras* und *Binatisphinctes*. Die Stücke werden ebenfalls in der Sammlung des IGPH (s.o.) aufbewahrt.

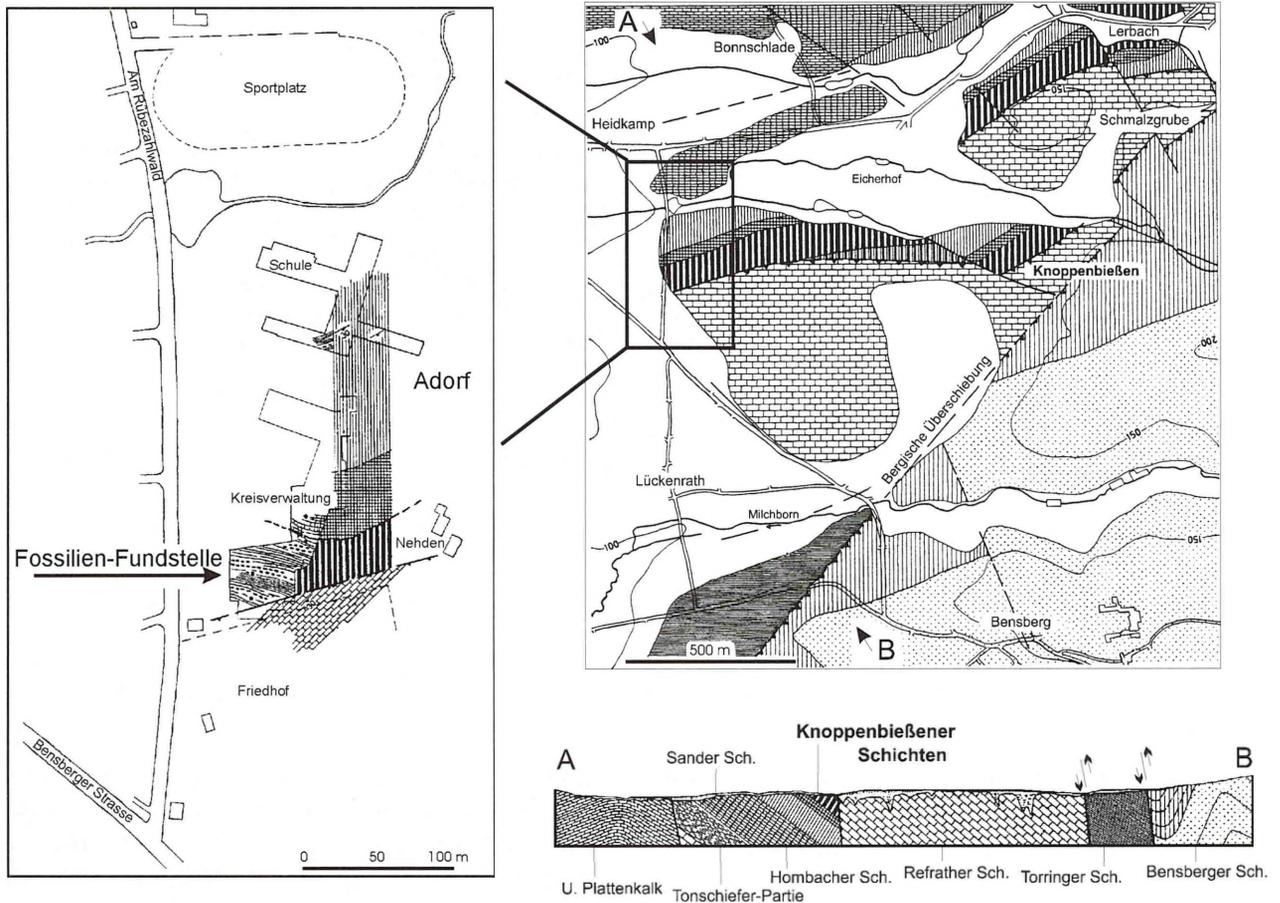
Das Material der Sammlung Ebbighausen stammt aus den Knoppenbießener Schichten von Bergisch-Gladbach, Nehden-Stufe und besteht aus 5020 Steinkernen verschiedener Arten der Gattungen *Cheiloceras* und *Tornoceras*. Das Profil, das unter anderem in der Grube des Kalkwerkes Cox aufgeschlossen ist, wurde von Jux & Krath (1974) beschrieben (Lageplan: Abb. 3). In dem Material sind 1471 Stücke mit deutlichen Flek-

kenmustern enthalten. Aus diesen wurden 417 gut erhaltene Exemplare zur genauen Untersuchung ausgewählt. Artlich bestimmt wurden die Stücke von Dr. Ralf-Thomas Becker, Humboldt-Museum Berlin. Das Material wird im Humboldt-Museum in Berlin unter den Originalnummern MB.C..... aufbewahrt.

Das Material Weitschat stammt aus der Trias von Spitzbergen und aus der Pierre Shale Formation (Ober-Kreide) von South-Dakota/USA. Das Profil von Spitzbergen (Svalbard-Archipel, Wiche Bukta) wurde von Dags & Weitschat (1993) beschrieben. Untersucht wurden 37 gut erhaltene Steinkerne von *Stolleyites tenuis* und 2 Steinkerne einer nicht näher bestimmten Art der Gattung *Baculites*. Das Spitzbergen-Material liegt in der Sammlung des IGPH (s.o.).

Aus dem Carixium von Saltburn/Cleveland stammt das Material des Sammlers Tilsley (Sheffield/England). Es wurden 42 Steinkerne verschiedener Arten der Gattungen *Polymorphites*, *Tragophylloceras* und *Hypoxynoticeras* untersucht. Bestimmt wurden die Exemplare von Prof. Dr. Fischer, Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover. Auch dieses Material wird in der Sammlung des IGPH (s.o.) aufbewahrt.

Aus der Instituts-Sammlung in Hannover sind 575 Steinkerne der Gattungen *Simbirskites* und *Endemoceras* aus der Unter-Kreide (Hauterive) der Umgebung von Hannover (Frielingen/ Neustadt am Rübenberge und Engelbostel) untersucht worden. Die Stücke gehören zur Sammlung Detlef Müller und werden in der Sammlung des IGPH (s.o.) aufbewahrt.



**Abb. 3** - Verbreitung der Knoppenbießener Schichten im Vorland der „Bergischen Überschiebung“ nördlich von Bensberg, Bergisch-Gladbach (aus: Jux & Krath, 1974).

**Fig. 3** - Surficial distribution of the „Knoppenbießener Schichten“ near the „Bergische Überschiebung“ north of Bensberg, Bergisch-Gladbach (after: Jux & Krath, 1974).

Das Material, das aus der Instituts-Sammlung in Göttingen entliehen wurde, stammt aus dem Bajocium, Bathonium und Callovium der Umgebung von Hildesheim (Lechstedt). Der Hauptanteil der Stücke sind Originale zu den Arbeiten von Roemer (1911), Wetzel (1950) und Westermann (1958). Einige Einzelstücke stammen aus den Sammlungen von Mascke und Meyer. Untersucht wurden 74 Steinkerne verschiedener Arten der Gattungen *Oppelia*, *Grossouvria*, *Oecotraustes*, *Paroecotraustes*, *Oxycerites*, *Dorsetensia*, *Clydoniceras*, *Parkinsonia*, *Sphaeroceras*, *Polysphinctites*, *Epalxites*, *Bullatimorphites* und *Macrocephalites*.

Das Material (Orig.-Nr.: L ...; b....., Ma.....), das aus der Sammlung der Bundesanstalt für Geowissenschaften und Rohstoffe in Buchholz/Hannover entliehen wurde, stammt hauptsächlich aus dem Carixium von NW-Deutschland. Einige Stücke sind Originale zu Arbeiten von Hoffmann (1982), Fischer (1975), Huf (1968), Spiegelger (1966) und Jordan (1968). Weitere Exemplare stammen aus dem Barremium von Berenbostel und dem Bajocium von Warzen. Untersucht wur-

den insgesamt 209 Steinkerne verschiedener Arten der Gattungen: *Acanthopleuroceras*, *Ancyloceras*, *Arietoceras*, *Arnioceras*, *Beaniceras*, *Bifericeras*, *Bochiannites*, *Brasilia*, *Callizoniceras*, *Clydoniceras*, *Crioceras*, *Echioceras*, *Eoderoceras*, *Graphoceras*, *Hyperlioceras*, *Leioceras*, *Ludwigia*, *Oedania*, *Oxynoticeras*, *Platynoticeras*, *Platypleuroceras*, *Polymorphites*, *Procerites*, *Sonninia*, *Staufenia*, *Tragophylloceras*, *Uptonia*.

Von Dipl.-Geol. A. Sprey (FU Berlin) wurden 263 Steinkerne der Gattung *Cadoceras* zur Verfügung gestellt, die aus dem Callovium von Riasan (südl. von Moskau) stammen. Aus diesem Material wurden 72 Exemplare mit deutlichen Fleckenmustern ausgewählt und untersucht. Das Material wird im Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover (s.o.) aufbewahrt.

Alle untersuchten Exemplare liegen in einer Größenordnung zwischen 0,3 - 5,5 cm vor. Es sind auffällig viele Juvenilformen und/oder Mikroconche in dem bearbeiteten Material enthalten. In den meisten Fällen

ist dies jedoch darauf zurückzuführen, daß bei der Pyritisierung die kleinen Gehäuse oft vollständig in Pyrit-Steinkerne umgewandelt werden als größere. So kann der Eindruck einer zwergwüchsigen Population durch eine ungleichmäßige Fossildiagenese vorgetäuscht werden, bei der bevorzugt die kleinen Exemplare pyritisiert wurden (vgl. Jux & Krath, 1974).

## 2 FLECKENMUSTER

### 2.1 Erhaltung der Fleckenmuster

Die untersuchten Strukturen sind auf pyritisierten Steinkernen in Form von dunklen Flecken, Bändern und Linien erhalten. Sie sind auf hellglänzendem Pyrit ebenso sichtbar wie auf matten Erzflächen. Der Schwärzungsgrad der Strukturen ist unterschiedlich stark ausgeprägt. Einige Bereiche sind nur schwach gedunkelt, andere dagegen sind tiefschwarz erhalten. Tiefschwarze und leicht gedunkelte Strukturen können sich auch überlagern. Die geschwärzten Flecken und Streifen sind scharf gegenüber dem hellen unfleckigen Pyrit des Steinkern abgesetzt. Die Umgrenzungen der Fleckenstrukturen sind in manchen Fällen noch von einer feinen Furche begleitet oder sie bilden eine Kante, wenn die Struktur als Erhebung auf dem Steinkern ausgebildet ist.

Die unterschiedlichen Fleckenmuster treten regelhaft, immer an spezifischen Stellen auf dem Steinkern auf und sind häufig bilateral symmetrisch auf beiden Flanken angelegt. Eine zufällige Entstehung der Flecken kann damit ausgeschlossen werden. Vergleichbare Strukturen, die auf Ton- und Kalzitsteinkernen und auf der Innenseite der Gehäuse von Ammonoideen beobachtet wurden, sind von einer ganzen Reihe von Autoren beschrieben worden (Kap. 2.3). Auch auf sideritischen oder Pyrit-Steinkernen von Muscheln können Ansatzstrukturen des Weichkörpers, Mantellinie und Schließmuskeln als geschwärzter Streifen und dunkle Flecken überliefert werden (vgl. Jordan, 1968: Taf. 1, Fig. 1, 2, 3; Taf. 17, Fig. 1). Die gute Übereinstimmung der Fleckenstrukturen bei Ammonoideen und den Ansatzfeldern von Muskeln und Haftbändern beim rezenten *Nautilus* belegt zweifelsfrei, daß die dunklen Fleckenmuster auf ehemalige Weichkörperstrukturen bei Ammonoideen zurückgehen.

Zwischen dem untersuchten mesozoischen Material und den Funden aus dem Oberdevon gibt es Erhaltungsunterschiede. Die Stücke aus dem Steinbruch Cox (Knoppenbießener Schichten) sind echte Erzsteinkerne. Die Kammern des Phragmokons und häufig auch die Wohnkammer sind vollständig von grobkristallinem Pyrit ausgefüllt, nur manchmal bleibt ein Rest-

lumen frei. Die mesozoischen Exemplare zeigen in der Regel nur eine dünne Pyrittapete auf einem Toneisen-Steinkern. Diese Pyrittapete lag der Innenseite des nicht mehr vorhandenen Gehäuses unmittelbar an. Der verbleibende Hohlraum in den Kammern ist entweder mit Sediment oder mit einem Gemisch aus Sediment und feinkörnigem Pyrit verfüllt. Im Bereich der dunklen Flecken und Linien ist der Pyrit in Form von dünnen Häutchen dem hellen Pyrit aufgelagert. Durch Kratzen auf den dunklen Flächen zum Beispiel mit einer Präpariernadel, kommt sehr schnell heller "Normalpyrit" zum Vorschein. Gut zu erkennen ist der schichtartige Aufbau auch auf Aufnahmen mit dem Raster-Elektronen-Mikroskop von devonischen Steinkernen, die im Rahmen einer Diplomarbeit (Spille, 1998) am IGP Hannover angefertigt wurden. Nach entsprechendem Anschliff der Steinkerne an Grenzflächen zwischen dunklen Flecken und hellem Normalpyrit kann man eindeutig eine dünne Schicht mit schwammigporöser Struktur ausmachen, die dem hellen, eher kompakten Pyrit aufsitzt (Taf. 14, Fig. 1, 2; Taf. 16, Fig. 2). In dieser Schicht sind keine einzelnen Pyritkristalle zu erkennen, sondern nur eine deutliche Lineation senkrecht zur Steinkern-Oberfläche. Bei mesozoischen Steinkernen ist ebenfalls eine auflagernde Schicht in den dunklen Flecken vorhanden, sie ist jedoch im Gegensatz zu den devonischen wesentlich dünner ausgebildet. Spille (1998) konnte durch die Untersuchung mit dem Raster-Elektronenmikroskop bei hohen Vergrößerungen auch einen deutlichen Unterschied in der Oberflächenstruktur zwischen dunklen und hellen Pyritbereichen bei devonischen und mesozoischen Steinkernen nachweisen. In den hellen Bereichen überwiegen plattig-ebene Flächen (Taf. 15, Fig. 1). In den dunklen Flecken herrschen ein ungleichmäßiges Relief und rundliche, knollige Formen vor, die zusätzlich engräumig von Vertiefungen durchzogen sind (Taf. 15, Fig. 2; Taf. 16, Fig. 1). Der Durchmesser der einzelnen rundlichen Erhebungen liegt zwischen 0,5 - 1 Mikrometer, durch die Abrundung liegt der Durchmesser der reflektierenden Flächen sogar noch unter 400 Nanometern. Daraus resultiert schließlich ein unterschiedliches Reflexionsverhalten der beiden Bereiche. Sind die Oberflächen, an denen reflektiert wird kleiner als die Wellenlängen der betrachteten Strahlung, so gilt nicht mehr das Gesetz der regulären, sondern der diffusen Reflexion. Die Lichtwellen werden nicht mehr an der Oberfläche reflektiert, sie dringen in den Pyrit ein. Da feinkörniger Pyrit die Eigenschaft besitzt, das gesamte sichtbare Farbspektrum zu absorbieren, erscheint der Bereich mit einer knolligen, rundlichen Oberfläche auf dem Steinkern dunkel. An den plattig-ebenen Pyritbereichen wird dagegen das sichtbare Licht regulär reflektiert, diese Stellen erscheinen hellglänzend auf dem Steinkern.

## 2.2 Genese der Fleckenmuster

Die dunklen Fleckenstrukturen werden in einem frühen Stadium der Diagenese, noch vor der Verfüllung des Gehäuses mit Sediment, gebildet. Spille (1998) diskutiert vor allem drei Möglichkeiten, die für die Entstehung maßgeblich sind:

1. Abdruck einer Rauigkeit auf der Schaleninnenseite und
2. selektiven Schalenersatz.
3. Weichteilnachzeichnung durch Bakterien-Pyrit

Die erste Möglichkeit erfordert keine besonderen Umstände bei der Diagenese und keine Beteiligung von organischer Substanz. Die Pyritkristallisation setzt an den rauhen und porösen Stellen der Muskel- bzw. Gewebeanheftung früher ein als an der glatten Schaleninnenwand, da an rauhen Flächen günstigere Bedingungen für die Keimbildung und die Keimauslese von Kristallen herrschen. Die Pyritausfällung kann sogar schon vor der Auflösung der Schalensubstanz einsetzen. Der Pyrit füllt die durch Karbonatlösung sich erweiternden Hohlräume und wächst dabei nicht idiomorph, sondern zeichnet die Hohlräume nach. Damit ließe sich die Porosität in den schwarzen Flecken und die Ausbildung als aufliegendes Häutchen mit einer bestimmten Mächtigkeit erklären. Nach vollständiger Auflösung der Schale bleibt der Steinkern erhalten, der durch seine dunklen rauhen Flecken und die glatten hellen Bereiche die ursprünglichen Oberflächenverhältnisse an der Schaleninnenseite wiedergibt.

Bei der zweiten Möglichkeit ist das Vorhandensein von organischer Substanz notwendig. Diese wird in einem sehr frühen Stadium in der Schale durch Pyrit ersetzt, während der karbonatische Teil der Schale nicht beteiligt ist und unverändert bleibt. In den feinen Hohlräumen und Poren der Schalenschichten, an denen das Haftepithel des Muskelgewebes mit Hilfe kleiner Fortsätze inserierte, kann sich durch die verwesende organische Substanz an diesen Stellen schon früh ein vollständig anoxisches Mikro-Milieu ausbilden. Es kommt zu einer ersten kurzen Phase der Pyritbildung, in der der Schwefelwasserstoff nicht aus dem Sediment, sondern aus dem verwesenden Weichkörper und/oder aus der organischen Matrix der Schale stammt. Die andersartige Ausbildung des Pyrits und die in der Summe sehr geringe Menge des Pyrits in den schwarzen Flecken deuten auf eine solche nur sehr kurze erste Pyritbildungsphase hin. In einer späteren Phase, wenn das Sediment vollständig anoxisch ist und die Reduktion von Meerwassersulfat im Sediment erfolgt, kommt es zur Bildung des eigentlichen Erzsteinkerns. In dieser Phase bildet sich der Pyrit im Innern des Gehäuses aus eindringenden Porenwasserlösungen und füllt die

verbleibenden Hohlräume teilweise oder ganz aus. Der Pyrit ist hier idiomorph ausgebildet, die Kristalle sind deutlich gegeneinander abgegrenzt.

Die Beteiligung einer zusätzlichen Schalenschicht, möglicherweise eines Myostracums, in Bereichen der Muskelanheftung wurden schon von Jordan (1968), Doguzhaeva & Kabanov (1988) und von Doguzhaeva & Mutvei (1991) angeführt. Ein besonders gut erhaltener Toneisenstein-Steinkern von *Stolleyites tenuis* von Spitzbergen und eines *Quenstedtoceras* von Polen (Sammlung Weitschat) zeigen ebenfalls eine dünne Schalenschicht in den Bereichen der großen Lateralmuskeln (Taf. 19, Fig. 4; Taf. 22, Fig. 8, 9). Auch auf pyritisierten Steinkernen der paläozoischen Muschel *Loxopteria dispar* aus dem Devon von Bergisch-Gladbach (Sammlung Ebbighausen) ist die Mantellinie in Form einer breiten geschwärzten Linie erhalten (Taf. 17, Fig. 1).

Die Tatsache, daß meistens zwei Drittel der Steinkerne aus ein und derselben Fundstelle keine Fleckenmuster aufweisen, kann zum Einen darauf zurückzuführen sein, daß die dünnen auflagernden Häutchen, aus denen sich ein schwarzer Fleck zusammensetzt, durch Verwitterungseinflüsse oder mechanischen Abrieb wieder entfernt wurden. Zum Anderen sind die wichtigsten Bildungsfaktoren wie die Rauigkeit der Schale und das Vorhandensein von organischer Substanz in den Gewebeansatzfeldern nicht immer erfüllt gewesen. Das war zum Beispiel der Fall, wenn der Weichkörper während der Einbettung und beginnender Pyritisierung schon nicht mehr vorhanden war. Oft werden die leeren Gehäuse postmortal über einen bestimmten Zeitraum verdriftet, bevor sie absinken und eingebettet werden. Je nach Dauer dieses Transports kann die restliche organische Substanz, die vielleicht noch in der Schale haftete, mehr oder weniger vollständig entfernt worden sein. Die Ansatzstrukturen werden dann nicht mehr oder nur noch unregelmäßig auf dem Steinkern in Form von dunklen Flecken abgebildet.

Eine 3. Möglichkeit, die ebenfalls von Spille (1998) in Betracht gezogen wurde, ist eine Weichteil-Nachzeichnung durch Pyrit. Wie sich durch die optischen Untersuchungen gezeigt hat, werden jedoch keine Membranen oder Muskelfasern direkt durch Pyrit ersetzt (echte Weichteil-Erhaltung). Entsprechende histologisch interpretierbare Mikrostrukturen konnten nicht nachgewiesen werden. Stattdessen wird eine Bakterien-schicht, die sich auf dem verwesenden Gewebe bildet in Form eines Mineralüberzugs überliefert, der die äußere Form der Gewebeoberfläche abbildet. Damit ließen sich auch die zum Teil irregulären schwarzen Flächen, häufig auf dem Phragmokon

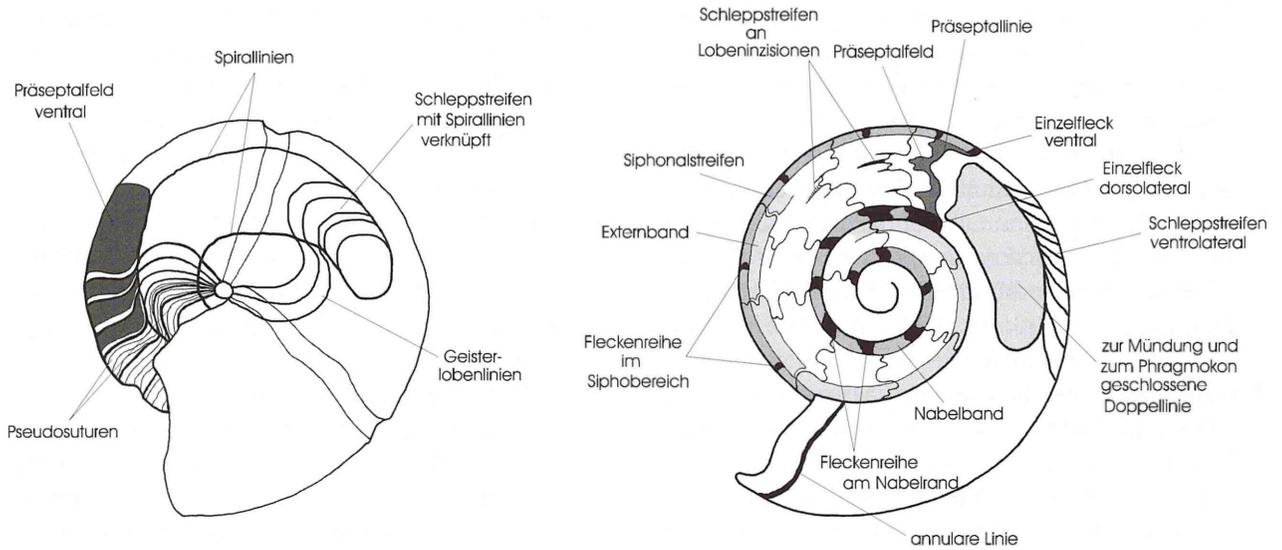


Abb. 4 - Übersichtszeichnungen zur Terminologie der beobachteten Fleckenmuster.

Fig. 4 - Idealized sketch of the observed tissue attachment structures.

bei mesozoischen Ammoniten zu beobachten, erklären. Dort ist der Zersatz von organischen Kammerauskleidungen und Membranen durch Bakterien an der Bildung von dunklen Strukturen im Bereich des Phragmokon beteiligt. Die Erhaltung von Linienstrukturen zwischen den Suturen, sogenannten Pseudosuturen, kann ebenfalls anhand dieser Möglichkeit erklärt werden (Kap. 3.3). Für diese Annahme gibt es jedoch keinen sichtbaren Nachweis beispielsweise in Form von charakteristischen Oberflächenstrukturen auf den Steinkernen (s.o.).

### 2.3 Terminologie

Die unterschiedlichen Fleckenmuster treten regelhaft verteilt, immer an bestimmten Stellen auf dem Steinkern auf. Man kann paarige Muster, die bilateral symmetrisch auf den beiden Flanken des Steinkerns und unpaarige Muster, die jeweils in der Mitte der Ventral- und Dorsalseite einer Windung erhalten sind, unterscheiden (Abb. 4). Folgende Begriffe werden für die Beschreibung der verschiedenen Strukturen der Wohnkammer (Wk) und des Phragmokon (Phragm.) benutzt:

- 1. Einzelfleck, dorsolateral Wk:** Diese paarig angelegten, meist rundlichen Flecken sind vor dem letzten Septum in der Wohnkammer am Nabelrand zu beobachten. Die Flecken können dem letzten Septum auch direkt angelagert sein. (= paarige Muskelansatz-Strukturen, JORDAN 1968; Abdruck des Lateral Muskels, Sarikadze et al., 1990; paired dorsal scars, Doguzhaeva & Mutvei, 1996; empreinte de type ouvert/ferme, Rakus, 1978).
- 2. Siphonalstreifen Wk:** Unpaariges dunkles schmales Band auf der Ventralseite der Wohnkammer angelegt. Entspricht einer Schleppstreifen-Fortset-

zung aus dem Phragmokon. (= dunkles Siphoband/Siphostruktur, Jordan, 1968). Meist endet dieses Band in einem unpaarigen rundlichen oder sichelförmigen Einzelfleck in der Wohnkammer.

- 3. Einzelfleck, ventral Wk:** Ein unpaariger, rundlicher oder sichelförmiger Fleck mit ungefähr einem Septen-Abstand vor dem letzten Septum im Bereich des Externlobus in der Wohnkammer angelegt. Oft am Ende der Siphostreifenverlängerung aus dem Phragmokon ausgebildet oder ohne Verbindung zu dieser Struktur erhalten. (= Siphonstruktur, Jordan, 1968; Abdruck des Ventralmuskels, Sarikadze et al., 1990; unpaired ventral scar, Doguzhaeva & Mutvei, 1996; empreinte siphonale, Rakus, 1978)
- 4. Präseptalfeld, ventral Wk:** Ein schwach dunkles Feld, vor letztem Septum in der Wohnkammer angelegt. Es ist wesentlich breiter angelegt als die Siphostreifen-Verlängerung. Die dunkle Fläche reicht bis zum Bereich der Lateralloben auf den Flanken hinunter und ist dort scharf begrenzt. Seine Ausdehnung und Form können variieren.
- 5. Präseptalfeld, lateral Wk:** Ein schwach dunkles Feld in der Wohnkammer vor dem letzten Septum angelegt. Es erstreckt sich über die gesamte Flankenbreite und ist apertural scharf begrenzt. Seine Breite und Form können variieren. Häufig ist dieses Feld auch auf dem Phragmokon zwischen den Suturen vollständig als dunkles Interseptalfeld oder als dunkle Restflecken meist zwischen den Lateralloben, untergeordnet auch zwischen den Umbilikalloben, erhalten. Der gedunkelte Bereich ist nach vorne scharf begrenzt und ist, manchmal mit geringem Abstand, vor dem vorhergehenden Septum angelegt. (= posterior aponeurosis, Hewitt et al., 1991)
- 6. Präseptallinie, lateral Wk:** Eine dunkle Linie oder Band, entweder direkt vor dem letzten Septum oder mit ungefähr einer Kammerbreite vor dem letzten

- Septum in der Wohnkammer angelegt. Sie erstreckt sich vom Nabelrand der einen Flanke bis auf die Gegenseite und verläuft entweder geradegestreckt über die Ventralseite oder biegt ventral vor oder zurück. Oft bildet diese Linie die aperturale Begrenzung des leicht dunklen Präseptalfelds und ist in manchen Fällen mit den dorsolateralen paarigen Einzelflecken und dem ventralen Einzelfleck in der Wohnkammer verbunden. (= Haftband-Struktur, Jordan, 1968, Rakus, 1978; annular elevation, Doguzhaeva & Mutvei, 1996)
- 7. Doppellinie, geschlossen zur Mündung**, lateral Wk: Eine paarige Struktur in Form eines dunklen Linienpaares, das sich vom letzten Septum bis ungefähr zur Mitte der Wohnkammer-Flanke erstreckt und zur Mündung hin buchtartig geschlossen ist. (= paired lateral scars, Doguzhaeva & Mutvei, 1996)
- 8. Doppellinie, geschlossen zur Mündung und zum Phragmokon**, Wk-Flanke: Ein kleiner rundlicher oder langgestreckter ovaler Bereich, meist ventrolateral in der Wohnkammer angelegt, mit unterschiedlichem Abstand zum letzten Septum. Er ist von einer feinen dunklen Linie umgrenzt, die den leicht gedunkelten Innenraum vom hellen Pyrit der Umgebung, und umgekehrt, abgrenzt.
- 9. Geisterlobenlinie(n)**, Wk: Eine feine dunkle Linie, ausschließlich in der Wohnkammer erhalten, die den Verlauf des letzten, echten Septums exakt nachzeichnet (= Pseudo-Lobenlinie, Blind, 1975). Es können auch mehrere Linien hintereinander in der Wohnkammer erhalten sein. Es handelt sich in dem Fall dann um eine Sonderform der Schleppestreifung (siehe Punkt 22).
- 10. Schleppestreifen, mit Doppellinie verknüpft**: Eine Struktur im Innenraum einer zur Mündung geschlossenen Doppellinie (siehe Punkt 9.), die aus vielen feinen dunklen Bögen besteht. Die Bögen reichen von einer Linie zur anderen und sind konkav zum rundlichen Ende der Doppellinie gebogen, die Zwischenräume der Bögen sind nicht gedunkelt.
- 11. Spirallinien**, lateral Wk: Eine paarig entwickelte spezielle Form der Doppellinie auf den Wohnkammer-Flanken. Die feinen dunklen Linien verlaufen jedoch dem Nabelrand und der Ventralseite der Wohnkammer und des Phragmokon parallel. Zur Mündung hin ist das Linienpaar geschlossen. Die Struktur erstreckt sich vom letzten Septum bis ungefähr zur Mitte der Wohnkammer.
- 12. Schleppestreifen, mit Spirallinien verknüpft**: Feine dunkle, konkav zum geschlossenen Ende der Spirallinien gebogene Linien im Zwischenraum des Spirallinien-Paares angelegt. Diese Schleppestreifung ist auch zwischen den Linien auf dem Phragmokon häufig erhalten.
- 13. Schleppestreifen**, ventrolateral Wk: Feine dunkle Linien, die ventrolateral und ventral zwischen den Doppellinien oder Spirallinien verlaufen und diese so miteinander verbinden. Die feinen Linien laufen V-förmig auf der Ventralseite des Steinkerns zusammen.
- 14. annulare Linie**, Wk: Eine feine dunkle Linie im vorderen Teil der Wohnkammer, nahe der Mündung entwickelt und ungefähr den Mündungsrand nachzeichnend. Eine typische Struktur juveniler Exemplare.
- 15. Siphonalstreifen**, Phragm.: Schmales dunkles Band, meist mit der Breite des Externlobus, unpaarig auf der Ventralseite des Phragmokon entwickelt. Reicht häufig mit ungefähr einer Kammerbreite in die Wohnkammer hinein (siehe Punkt 2). Es zieht entweder ungestört über die Septen hinweg oder ist von den Septen unterbrochen. Seine Begrenzungslinien können als feine Furchen im Steinkern erhalten sein. Das Band entspricht einem Schleppestreifen, der ventrale Einzelflecken verbindet (= dunkles Siphoband, Jordan, 1968).
- 16. Nabelband**, Phragm.: Paariges dunkles Band von unterschiedlicher Breite entlang des Nabelrandes auf dem Phragmokon entwickelt. Es endet immer in einem Fleck vor dem letzten Septum in der Wohnkammer (siehe Punkt 1). Das Band entspricht einem Schleppestreifen, der paarige, dorsolaterale Einzelflecken auf dem Phragmokon verbindet (siehe Punkt 17) (= "Schleppestreifung", dunkles Band, Jordan, 1968).
- 17. Fleckenreihe am Nabelrand**, Phragm.: Einzelne dunkle, deutlich umgrenzte Flecken entlang des Nabelrandes auf dem Phragmokon, die jeweils dem vorhergehenden Septum angelagert sind. Sie sind paarig angelegt und jedes Paar ist einer Kammer zuzuordnen. (= paarige Muskelansatz-Strukturen, Jordan, 1968).
- 18. Fleckenreihe dorsal**, Phragm.: Eine Reihe schmaler, nur leicht gedunkelter Flecken zwischen den Internloben des Phragmokon. Oft heben sich die sehr kleinen Strukturen nur durch eine rau erscheinende Oberfläche und eingetieft umgrenzungslinien vom restlichen Steinkern ab. Sie sind unpaarig angelegt (Weitschat, 1986; Sarikadze et al., 1990; Weitschat & Bandel, 1991; unpaired mid-dorsal scar, Doguzhaeva & Mutvei, 1996).
- 19. Fleckenreihe im Siphobereich**, Phragm.: Unpaarige dunkle Einzelflecken, zwischen den Septen im Bereich der Externloben angelegt. Sie entsprechen dem unpaarigen Einzelfleck, der jeweils in der Wohnkammer vor dem letzten Septum angelegt ist (siehe Punkt 2).
- 20. Externband**, Phragm.: Ein breites dunkles Band, dessen Grenzlinien ungefähr auf der Mitte der Phragmokon-Flanken durch die Lateralloben ver-

laufen. Es kann entweder über die Septen hinweg durchgängig verlaufen oder von den Septen regelmäßig durchbrochen werden und endet in der Wohnkammer im ventralen Präseptalfeld (siehe Punkt 4).

- 21. Schleppstreifen an Lobeninzeptionen, Phragm.:** Unterschiedlich lange dunkle Streifen, entweder mit parallelen Begrenzungslinien oder sich langsam auf die Breite der Lobeninzeptionen verbreiternde dunkle Streifen, die meist komplett geschwärzt sind oder Reihen von konvex gekrümmten dunklen Bögen (sukzessive Strukturen). Sie sind besonders deutlich an den Extern-, Dorsal- und Lateralloben entwickelt und erstrecken sich jeweils hinter dem zugehörigen Septum, parallel zur Wachstumsrichtung. Die Grenzlinien der geschwärzten Streifen und die Bögen können auch von feinen Furchen im Steinkern gebildet werden. Spezielle Strukturen bei Ammoniten und Ceratiten, die mit dem Kammerneubau während des Wachstums in Zusammenhang stehen (= Schleppstreifen, Hölder 1954; dragbands, Hewitt et al., 1991; Zaborski, 1986; lines of longitudinal contact, telescoped pseudolobules, Lominadze et al., 1993).
- 22. Pseudosuturen, Phragm.:** Feine dunkle Linien zwischen den Septen auf dem Phragmokon, den Sutureverlauf nachzeichnend. Sie trennen verschieden gedunkelte Streifen im Septenzwischenraum, wobei der dunkelste Streifen direkt vor dem vorhergehenden Septum liegt. Am deutlichsten sind die Linien im Extern- und Lateralbereich erhalten. Spezielle Strukturen bei Goniatiten und Ceratiten, die mit dem Kammerneubau während des Wachstums in Zusammenhang stehen (= phantom sutures, Seilacher, 1988; pseudosutures, Checa, 1996, Checa & Garcia-Ruiz, 1996; Tanabe et al., 1998).

## 2.4 Beschreibung der Fleckenmuster

### 2.4.1 Fleckenmuster bei devonischen Goniatiten

#### Tornoceratidae

In der Familie der Tornoceratidae sind bei den Gattungen *Tornoceras* und *Linguatornoceras* als charakteristische Muster Doppellinien (7) auf den Wohnkammer-Flanken erhalten, die zur Mündung hin rundlich geschlossen sind, jedoch nicht parallel zu den Windungsrandern verlaufen. Auf dem Phragmokon sind die Linien nicht zu beobachten. Eine weitere typische Struktur sind komplett geschwärzte Interseptalflächen, deren Schwärzungen als dunkle **Präseptalfelder** (5) verschieden weit in die Wohnkammer hineinreichen (meist mit ungefähr einer Kammerbreite, seltener doppelte Kammerbreite) und dort scharf begrenzt sind. Auf

der Ventralseite in der Wohnkammer sind diese Felder häufig median mehr oder weniger tief eingebuchtet. Vor dem **Präseptalfeld** (5) ist die **Doppellinie** (7) angelegt, die Linien sind mit dem Feld direkt verbunden (Taf. 1, Fig. 1, 2, 3, 9). Die umfangreichen Schwärzungen der Phragmokone sind bei Tornoceraten verschiedener Wachstumsstadien sehr häufig zu beobachten. Bei den Gattungen *Linguatornoceras* und *Oxytornoceras* sind die **Präseptalfelder** (5) in typischer Weise im oberen Flankendrittel zu zwei zungenförmigen schmalen Zonen verlängert. Unter diesen ventrolateralen Verlängerungen ist bei *Linguatornoceras* die **Doppellinien**-Struktur auf der Flankenmitte angelegt (Taf. 3, Fig. 4, 6, 10; Taf. 17, Fig. 4, 6; Taf. 20, Fig. 7). Bei *Linguatornoceras* kann selten auch eine feine Schleppstruktur vor dem **Präseptalfeld** (5) erhalten sein (Taf. 12, Fig. 6).

Die **Doppellinien** (7) sind nicht geschwärzt, sondern ausnahmslos als sehr feine, leicht eingekerbte Linien erhalten. Oft erscheint diese Linie auch wie eine Kante, die einen leicht vertieften Innenraum der **Doppellinie** (7) einfaßt. Sehr häufig ist bei den Tornoceraten nur der externe Teil der **Doppel-** oder **Spirallinie** (11) oder ein zur Mündung offenes Spirallinienpaar erhalten. Vollständige Strukturen sind auch bei guter Erhaltung der Steinkernoberfläche nur sehr schwach ausgebildet. Die Linienstrukturen variieren deutlich in der Breite des Innenraums und in der Länge der Erstreckung in die Wohnkammer hinein. Dabei können drei verschiedene Grundtypen unterschieden werden:

1. Exemplare mit relativ breiter **Doppellinie** (7). Zu beobachten bei den Gattungen *Tornoceras* und *Linguatornoceras* (Taf. 1, Fig. 1, 3, 9; Taf. 17, Fig. 3, 4).
2. Exemplare mit kurzer und schmaler **Spirallinie** (11). Bei den Gattungen *Phoenixites*, *Falcitornoceras* und *Tryolsoceras* ausgebildet, häufig mit geschwärztem Innenraum erhalten (Taf. 1, Fig. 2, 5, 7, 8; Taf. 20, Fig. 2).
3. Exemplare mit langgestreckter und intermediärer **Spirallinie** (11), die auch auf dem Phragmokon erhalten ist und deren Linien den Windungsrandern parallel verlaufen. Typisch für die Gattungen *Armatites* und *Aulatornoceras*, deren Muster den **Spirallinien** der Cheiloceraten sehr ähnlich sind (Taf. 1, Fig. 4, 10; Taf. 3, Fig. 2; Taf. 17, Fig. 2).

Zusätzlich zu dieser Linienstruktur ist bei *Aulatornoceras* und *Armatites* ein dunkles **Externband** (20) erhalten, das ein Stück in den hinteren Teil der Wohnkammer hineinreicht (Taf. 1, Fig. 4; Taf. 3, Fig. 1, 2; Taf. 17, Fig. 2, 5). Laterale **Präseptalfelder** (5) sind bei diesen beiden Gattungen nicht entwickelt. Bei einem sehr gut erhaltenen, ausgewachsenen Exemplar

eines *Armatites planidorsatus* sind Muster erhalten, die sonst an keinem weiteren devonischen Exemplar beobachtet werden konnten. Die plane Ventralseite ist weit in die Wohnkammer hinein gedunkelt und läuft dort deutlich begrenzt spitz zu (Taf. 3, Fig. 12). Am Nabelrand ist unmittelbar vor dem letzten Septum ein paariger, gedunkelter **Einzelfleck** (1) erhalten, der dem dorsolateralen **Fleckenpaar** (1) der mesozoischen Exemplare in Form und Lage zu entsprechen scheint (Taf. 1, Fig. 10).

Schließlich ist eine **Schleppstreifung** (22) im Bereich des Phragmokon parallel zu den Septen zu beobachten. Durch mehrere feine Linien, die den Verlauf des Septums nachzeichnen (**Pseudosuturen** (22)), wird der Bereich zwischen zwei Suturen auf der ganzen Flankenbreite in verschieden dunkle, schmale Zonen unterteilt. Die dunkelste Zone liegt jeweils direkt hinter dem jeweiligen Septum. Besonders deutlich sind die **Pseudosuturen** (22) im Bereich zwischen den Lateralloben erhalten (Taf. 12, Fig. 5; Taf. 20, Fig. 10). Innerhalb der Gattung *Crassotornoceras* sind keine Flankenmuster in Form von **Doppellinien** (7) erhalten. Lediglich mehr oder weniger vollständig geschwärmte **Präseptalfelder** (5) und komplett geschwärmte Interseptalflächen der Phragmokon sind zu beobachten (Taf. 1, Fig. 6; Taf. 20, Fig. 8).

#### Cheiloceratidae

In dieser Familie zeigen vor allem *Cheiloceras subpartitum* und *Cheiloceras verneuili* deutlich geschwärmte und sehr detailliert erhaltene Muster in Form eines **Spirallinien**-Paares (11), welches immer zur Mündung hin rundlich bis eckig geschlossen ist. Die externe und interne Linie dieser Struktur verläuft immer parallel zu den Windungsrandern. Die interne Linie ist häufig deutlicher erhalten als die externe und ist oft noch durch eine feine Furche begleitet. Die Linien sind auf dem Phragmokon ebenso zu beobachten wie auf den Wohnkammer-Flanken. Dort erstrecken sie sich bis ungefähr zur Mitte in die Wohnkammer hinein. Die Lage des Linienpaares variiert zwischen der Flankenmitte und einer ventrolateralen Position im oberen Drittel der Flanke, bei der dann die externen Linien sehr dicht zusammenliegen oder sich zu einer Linie verbinden. Auch der Abstand der Linien zueinander ist variabel. Entweder liegen die Linien sehr weit außen an den Windungsrandern oder sie liegen dicht auf der Flankenmitte zusammen und bilden eine schmal-zungenförmige Struktur. Im Innenraum zwischen den Linien sind außerdem mehr oder weniger dichte, teilweise deutlich geschwärmte, konkave **Schleppstrukturen** (12) entwickelt, die sich auch auf dem Phragmokon fortgesetzt verfolgen lassen (Taf. 2,

Fig. 1, 2, 3, 7, 9; Taf. 18, Fig. 1, 2, 7, 8A, 9; Taf. 20, Fig. 3).

An wenigen Exemplaren von *Cheiloceras subpartitum* sind auf den Flanken im Bereich der **Spirallinien** (11) und auch darüber hinaus dicht aufeinander folgende "**Geisterlobenlinien**" (9) erhalten (Taf. 12, Fig. 4; Taf. 18, Fig. 9; Taf. 20, Fig. 9). Bei *Cheiloceras pompeckji* und *Cheiloceras tenue* konnten derartige **Spirallinien**-Strukturen auf den Flanken nicht beobachtet werden. Möglicherweise waren sie ursprünglich zwar vorhanden, aber nur sehr schwach strukturiert, so daß sie bei der nachfolgenden Diagenese nicht überliefert wurden. Als typische Strukturen sind hier lediglich ein breites, dunkles **Externband** (20) auf dem Phragmokon und in der Wohnkammer erhalten. Das vordere Ende des **Externbandes** in der Wohnkammer, ein **ventrales Präseptalfeld** (4), ist in der Wohnkammer zusätzlich median leicht eingebuchtet. Eine ähnliche Struktur ist auch bei *Cheiloceras sacculum* zu beobachten (Taf. 3, Fig. 7, 8, 8A; Taf. 18, Fig. 10, 10A). Bei *Cheiloceras tenue* ist nur eine **Präseptallinie** (6) als Grenzlinie eines nicht gedunkelten **Präseptalfeldes** (5) in der Wohnkammer erhalten (Taf. 2, Fig. 8; Taf. 20, Fig. 4, 4A).

Bei den meisten *Cheiloceras*-Arten ist die **Spirallinien**-Struktur (11) mit einem dunklen **Externband** (20), dem zweiten typischen Musterelement dieser Gattung, verknüpft. Es ist auf dem Phragmokon von schmalen hellen Säumen vor den Septen regelmäßig durchbrochen erhalten und reicht verschieden weit auch in die Wohnkammer hinein. Entweder läuft es dort dann diffus aus oder es ist scharf rundlich begrenzt oder median deutlich eingebuchtet. Begrenzt wird das Band durch die externe Linie des **Spirallinien**-Paares (11) (Taf. 2, Fig. 6, 7; Taf. 3, Fig. 3, 5; Taf. 18, Fig. 8; Taf. 20, Fig. 6).

Auch bei den Cheiloceratidae sind **Pseudosuturen** (22) auf dem Phragmokon parallel dem Septenverlauf an den Lateralloben und im Ventralbereich erhalten, in der Art, wie sie zuvor für die Tornoceratidae beschrieben wurden (z. B. *Cheiloceras (Puncticeras) longilobum*: Taf. 12, Fig. 3).

Bei einigen hier untersuchten *Cheiloceras*-Arten sind **Spirallinien**-Muster zu beobachten, die nicht geschwärmte ausgebildet sind, sondern in Form von feinen Linien erhalten sind, die sich durch eine rauhere Oberflächenstruktur vom glatten umgebenden Steinkern abheben. Sie sind nur im Streiflicht deutlich zu erkennen. Derartige Erhaltungsformen sind auch bei den mesozoischen Pyrit-Steinkernen häufig zu beobachten. Manchmal, meist bei juvenilen Exemplaren von *Cheiloceras amblylobum* und *Cheiloceras saccu-*

lum zwischen 1 und 1,4 cm im Durchmesser, ist der Innenraum der **Spirallinien** (11) zum Teil oder vollständig geschwärzt und alle umgebenden Flächen hell glänzend erhalten (Taf. 2, Fig. 3, 4, 5, 6; Taf. 18, Fig. 4; Taf. 20, Fig. 1). Auch der umgekehrte Fall ist zu beobachten, bei dem der Innenraum der **Spirallinien** (11) hell und die Umgebung dieser Struktur leicht gedunkelt erhalten ist. Eine derartige Farbumkehr an den verschiedenen Fleckenmustern kann auch bei mesozoischen Steinkernen beobachtet werden.

Eine unvollständige Erhaltung komplexerer Fleckenstrukturen kann zur Vortäuschung eines neuen Mustertyps führen. Eine Teilerhaltung beispielsweise von verschiedenen Schlepstrukturen (**„Geisterlobenlinien“** (9)) auf den Wohnkammer-Flanken sind an einigen Exemplaren von *Cheiloceras subpartitum* gut zu beobachten. Die **Spirallinien** (11) wurden nicht oder nur unvollständig überliefert. Die **Schlepstrukturen** (9) deuten eine nach hinten geschlossene Linienstruktur an (Taf. 12, Fig. 1, 2; Taf. 20, Fig. 9).

#### 2.4.2 Fleckenmuster bei Ceratiten

Auf Pyrit-Steinkernen von *Stolleyites tenuis* aus der Oberen Trias (Unter-Carnium) von Spitzbergen sind ebenfalls Fleckenstrukturen auf den Flanken und im Extern- und Dorsalbereich überliefert. Wie zuvor für die devonischen Goniatiten beschrieben, sind ebenfalls **Doppellinien** (7) zu beobachten, die paarig auf den Flanken der Wohnkammer angelegt sind. Ihre Spuren sind seltener auch auf dem Phragmokon zu verfolgen. Beide Teillinien entsprechen **Spirallinien** (11) und verlaufen zu den Windungsändern parallel, wobei die gesamte Struktur mehr im oberen Drittel der Flanke liegt. Der Abstand der internen Linie zum Nabelrand ist wesentlich größer, als der Abstand der externen Linie zum Venter (Taf. 4, Fig. 5).

Auf den Flanken und auf der Externseite des Phragmokons sind außerdem charakteristische **Pseudosuturen** (22) parallel den Septen zu finden. Sie entsprechen den **Pseudosuturen** (22) der zuvor beschriebenen, devonischen Exemplare. Die Strukturen sind in Form von mehreren feinen dunklen Bögen oder feinen Furchen zwischen den Suturen ausgebildet und zeichnen den Verlauf der jeweiligen Septen, vor allem den Bereich der Lateralloben und -sättel, nach. Bei einigen kleineren Exemplaren wird noch die gesamte Lobenlinie durch die **Pseudosuturen** (22) nachgezeichnet. Es fehlen bei diesen Exemplaren die Streifenbündel und Furchen parallel zur Wachstumsrichtung an den Lateral- und Externloben, weil der Zerschlitungsgrad der Loben noch sehr schwach ausgeprägt ist. Im Laufe des Wachstums, bei zunehmender Zer-

schlitzung der Lateralloben werden zusätzlich feine, dunkle **Schleppstreifen** (21) oder Furchen parallel zur Wachstumsrichtung am hinteren Ende und besonders an den Rändern der Lobenelemente angelegt. Aus dicht stehenden **Schlepstrukturen** (21) können auch breite dunkle Streifen an den Loben, untergeordnet auch an den Sätteln, entstehen (Taf. 13, Fig. 1, 1A; Taf. 23, Fig. 8).

Auf der Externseite ist ein von den Septen unterbrochener **Siphonalstreifen** (15) zu beobachten. Dieser kann zusätzlich aus sichelförmigen Einzelbögen zusammengesetzt sein, verbunden durch einen leicht dunklen Schleppstreifen (**Siphonalstreifen** (15)). Die Bögen sind am deutlichsten direkt hinter jedem Externlobus erhalten (Taf. 7, Fig. 1, 7).

Im Dorsalbereich sind sehr schmale, langgestreckte unpaare **Flecken** (18) zwischen den Internloben zu beobachten. Sie sind deutlich von einer Furche umgrenzt, das Innere der Flecken ist leicht geschwärzt und mit rauher Oberfläche erhalten. Die Strukturen sind den Septen nicht direkt angelagert, sondern liegen mit geringem Abstand vor dem jeweiligen Septum (Taf. 6, Fig. 5; Taf. 25, Fig. 2).

#### 2.4.3 Fleckenmuster bei Ammoniten

Bei der Darstellung der Muskelmuster der von ihm untersuchten jurassischen Ammonitensteinkerne unterschied Jordan (1968) dunkle **„Flecken“**, die paarig oder unpaarig in der Wohnkammer auftreten und oft in übereinstimmender Lage auch im Phragmokon zu finden sind, und **„Bänder“** (auch Schleppstreifung genannt), die einzelne Fleckenstrukturen miteinander verbinden. Diese Benennung wird hier beibehalten. Jordan (1968) unterscheidet auf Pyritsteinkernen:

1. Flecken im Bereich der Nabelkante, die vor dem letzten Septum in der Wohnkammer und in ähnlicher Position auch im Phragmokon erhalten sind, wo sie durch ein **„dunkles Band“** (Nabelband) miteinander verbunden sein können;
2. die **„Siphostruktur“**, rundliche bis halbmondförmige Einzelflecken auf der Externseite, die knapp vor der letzten Lobenlinie und in ähnlicher Position auch vor vorhergehenden Suturen zu sehen sind;
3. das **„dunkle Sipo-Band“** (Siphonalstreifen), das die Sipostrukturen (ventrale Einzelflecken) miteinander verbindet. Es ist auf der Externseite des Phragmokons ausgebildet und reicht bis zur jüngsten Sipostruktur in die Wohnkammer hinein;
4. **„Einbuchtungen“** auf den Flanken der Wohnkammer erhalten. Es sind zwei in Wachstumsrichtung laufende parallele Linien, die eine nach hinten ge-

schlossene, nach vorne offene, laterale Bucht bilden. Die Linien trennen verschieden gefärbte Pyritbereiche voneinander.

Durch das neue, umfangreiche, hier untersuchte Material ergaben sich Erweiterungen und Präzisierungen der Jordan'schen Beobachtungen. Sie betreffen einzelne Fleckenmuster und ihren inneren Aufbau, gehen auf ihre ontogenetischen Veränderungen ein und ermöglichen auch eine Differenzierung verschiedener Ammoniten-Taxa.

#### Fleckenmuster im Bereich des Nabels und der Internseite

Fleckenmuster aus der Nabelregion von pyritisierten Ammonitensteinkernen sind von Jordan (1968) detailliert beschrieben worden. Sie können aus einer **Reihe von Einzelflecken** (17) bestehen, die entlang des Nabelrandes vor den Septen liegen. Entweder sind die Flecken direkt dem jeweiligen vorhergehenden Septum angelagert (entspricht dem "empreinte de type ouvert", Rakus, 1978) oder sie liegen mit geringem Abstand vor der zugehörigen Suture (entspricht dem "empreinte de type ferme", Rakus, 1978) (Taf. 4, Fig. 3; Taf. 5, Fig. 4, 6, 8; Taf. 25, Fig. 6). Sie sind nicht nur auf die Windungsflanke beschränkt, sondern setzen sich auch auf der Internseite fort. In seltenen Fällen, wie bei *Baculites*, können die **Flecken** (1) dicht zusammenliegen, sodaß sie wie ein einziger großer, median eingebuchteter Fleck erscheinen (Taf. 5, Fig. 5). Der Umriss der **Einzelflecken** (1) variiert zwischen einer rundlichen bis eckigen, seltener sogar dreieckigen Form (z. B. *Quenstedtoceras* und *Callizoniceras*: Taf. 5, Fig. 4, 8; Taf. 22, Fig. 10). Auch ist die Höhe und Breite des Flecks häufig unterschiedlich entwickelt.

Die **Flecken** (1) am Nabelrand im Phragmokon sind sehr häufig durch ein durchziehendes **Nabelband** (16), einen Schleppstreifen (Jordan, 1968), miteinander verknüpft. Das **Nabelband** (16) endet an der jüngsten **Fleckenstruktur** (1), die vor dem letzten Septum am Nabelrand der Wohnkammer liegt (Taf. 4, Fig. 1, 2, 7, 8, 11; Taf. 21, Fig. 11; Taf. 23, Fig. 1, 2, 3, 7; Taf. 26, Fig. 2). An Stelle eines dunklen **Nabelbandes** (16) ist manchmal nur noch seine externe Begrenzung als feine dunkle Linie oder feine Furche erhalten. Auf mesozoischen Steinkernen sind **Nabelbänder** (16) ein sehr häufig erhaltenes Muster. Paarige **Einzelflecken** (1) am Nabelrand in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon können bei allen mesozoischen Exemplaren immer wieder beobachtet werden. Diese Strukturelemente sind für Jura- und Kreideammoniten typisch. Bei heteromorphen Ammoniten, wie *Bochianites*

und *Ancyloceras*, sind keine dunklen Bänder zwischen den paarigen **Dorsolateralflecken** (1) zu beobachten (Taf. 5, Fig. 3, 6, 11; Taf. 25, Fig. 4, 5).

Steinkerne von *Amaltheus*-Arten zeigen Nabelstrukturen bei einem Gehäusedurchmesser von ca. 0,3 cm. Sie werden im Wachstumsverlauf im gleichen Maße breiter wie sich der Abstand des U2 zum Nabelrand vergrößert. Bei *Fuciniceras* treten Nabelstrukturen auf der ersten Windung auf, bei einem Durchmesser von ca. 0,3 cm. Der externe Rand liegt immer auf dem Sattel zwischen dem U2 und den jüngeren Lobenelementen, nähert sich aber im Laufe des Wachstums mehr und mehr dem umbilikalen Rand des U2, das heißt die Struktur verbreitert sich nicht mehr in dem Maße weiter wie die Windungshöhe zunimmt (Taf. 5, Fig. 2). Gleichermaßen verhält es sich bei den Gattungen *Staufenia*, *Ludwigia*, *Simbirskites* und *Tragophylloceras* (Taf. 5, Fig. 7, 9, 10; Taf. 7, Fig. 11; Taf. 23, Fig. 6; s. Kap. 2.6).

Die Gattung *Hecticoceras* zeigt im Bereich des Nabelrandes der Wohnkammer eine zusätzliche Struktur, die nur bei dieser Gattung zu beobachten war. Um einen kleinen **Fleck** (1) vor dem letzten Septum in der Wohnkammer herum und darüber hinaus liegt entlang der Nabelkante eine paarig breitere, eingetieft geschwärtzte Zone mit rauher Oberfläche, die weit in die Wohnkammer hineinreicht und rundlich endet. Der kleine paarige **Einzelfleck** (1) erscheint dagegen leicht erhaben und ist nur an den Rändern geschwärtzt. Der innere Teil ist hell erhalten (Taf. 4, Fig. 4; Taf. 10, Fig. 5; Taf. 26, Fig. 4, 5A, 5B).

Besonders bei Steinkernen der heteromorphen Gattungen *Baculites*, *Crioceratites*, *Ancyloceras* und *Bochianites*, aber auch bei Windungsbruchstücken von *Amaltheus*, *Hecticoceras*, *Quenstedtoceras* und *Simbirskites* kann eine Reihe unpaariger **Einzelflecken** (18) zwischen den Internloben im Dorsalbereich des Phragmokons beobachtet werden. Die **Flecken** (18) sind schmal langgestreckt oder rundlich-oval ausgebildet und sind selten dem vorhergehendem Internlobus direkt angelagert. Meistens liegen sie mit etwas Abstand zwischen den Septen (Taf. 5, Fig. 3, 5, 11; Taf. 6, Fig. 1, 2, 3, 4, 6; Taf. 25, Fig. 1, 3, 5). Umgrenzt werden die Strukturen auch durch eine feine Furche. Häufig ist der Innenraum des Flecks deutlich rauher auf der Oberfläche als der umgebende helle Pyritbereich und leicht erhaben erhalten. Seltener ist der Fleckinnenraum geschwärtzt. Unpaarige, schmale dorsale **Einzelflecken** (18) sind ebenso häufig zu beobachten wie paarige dorsolaterale **Flecken** (1), verbunden durch **Nabelbänder** (16). Bei *Crioceratites* kann zusätzlich hinter den Inzisionen der Internloben und -sättel eine deutliche **Schleppstreifung** (21) in Form

von dunklen Streifen und kleinen eingekerbten Bögen und Linien beobachtet werden (Taf. 6, Fig. 1). Derartige **Schleppstrukturen** (21) treten auch häufig an anderen Stellen am Steinkern auf (siehe unten).

#### Fleckenmuster im Bereich der Externseite

Auf der Externseite nahezu aller untersuchter Ammoniten aus dem Jura und der Kreide zeigen sich Fleckenmuster im Bereich des Externlobus. Im Detail sind sie unterschiedlich ausgebildet, doch es gibt eine gemeinsame Grundform.

Bis in die Wohnkammer hinein kann man meist sichelförmige, seltener rundliche **Einzelflecken** (3) beobachten, die vor dem Externlobus angelegt sind, wie sie Jordan (1968: Abb. 7, 15, 17) bereits dokumentiert hat. Sie liegen mit ungefähr einer Kammerbreite vor dem letzten Septum oder sind, wie bei *Baculites* und *Hyperlioceras*, direkt dem letzten Septum angelagert (Taf. 8, Fig. 2, 3). Eine besondere Struktur zeigen einige Exemplare von *Hecticoceras*, *Arietoceras* und *Oedania*. Anstelle eines dunklen **Flecks** (3) ist eine rundlich-ovale Erhebung zu sehen, ähnlich den zuvor beschriebenen, leicht erhaben erscheinenden paarigen **Flecken** (1) am Nabelrand in der Wohnkammer. An diesen Stellen müssen sich Vertiefungen in der Schale befunden haben (Taf. 8, Fig. 4, 5, 8, 9; Taf. 9, Fig. 7; Taf. 24, Fig. 2, 4; Taf. 26, Fig. 4A).

Nach hinten ist der ventrale **Einzelfleck** (3) mit weiteren **Flecken** (19) im Phragmokon durch ein schmales dunkles Band, einen **Siphonalstreifen** (2,15), verbunden (Taf. 7, Fig. 2; Taf. 8, Fig. 1, 5; Taf. 9, Fig. 1; Taf. 21, Fig. 11A; Taf. 24, Fig. 6). Dieses Band entspricht auch einem Schleppstreifen (Jordan, 1968), ähnlich der oben beschriebenen Schleppstreifung der paarigen **Einzelflecken** (1) am Nabelrand. Manchmal sind in ihm noch einzelne **Fleckenstrukturen** (19) zu erkennen wie beispielsweise bei *Polymorphites*, *Simbirskites*, *Tragophylloceras* und *Acanthopleuroceras* (Taf. 7, Fig. 5, 6, 8, 9). Man kann ein schmales Band (**Siphonalstreifen** (2,15)), das im Bereich der Externloben bis in die Wohnkammer hinein verläuft, von einem breiten dunklen Band (**Externband** (20)) unterscheiden, das vom umbilikaten Rand des Laterallobus bis zur Gegenseite reicht und häufig in der Wohnkammer in Form eines ventralen **Präseptalfeldes** (4) endet (Taf. 5, Fig. 2, 4; Taf. 7, Fig. 12; Taf. 9, Fig. 4; Taf. 23, Fig. 1, 2). Auf den Pyritsteinkernen von *Quenstedtoceras* und *Choffatia* sind die Ränder der Bänder häufig eingeritzt, wie auch die Ränder des **Nabelbandes** (16) bei einigen Exemplaren anderer Gattungen (z. B. *Echioceras*, *Acanthopleuroceras*). Auf der Innenseite der Schale müßte sich dort also eine leisten-

artige Erhebung befunden haben. Die schmalen **Siphonalstreifen** (15) sind meistens durchziehend entwickelt, werden aber manchmal wie z.B. bei *Acanthopleuroceras* und *Ancyloceras* auch von den Septen unterbrochen (Taf. 7, Fig. 3, 8; Taf. 19, Fig. 2). Die breiteren **Externbänder** (20) sind dagegen häufig von den Septen unterbrochen erhalten (Taf. 9, Fig. 2; Taf. 23, Fig. 4, 6).

Oft ist bei juvenilen Wachstumsstadien das **Externband** (20) zuerst noch durchziehend ausgebildet, im Laufe des Wachstums wird das Band regelmäßig von den Septen und schmalen hellen Flächen vor jedem Septum unterbrochen. Beide Strukturen sind häufig zusammen auf dem Steinkern eines Individuums überliefert, z.B. bei *Endemoceras* und *Callizoniceras* (Taf. 7, Fig. 4, 10, 11, 12). Im Fall von *Quenstedtoceras* wird im Laufe des Wachstums das **Externband** (20) in zwei schmale, parallel zueinander verlaufende Bänder aufgeteilt. Im Bereich der Externloben, zwischen den dunklen Bändern, verläuft dann ein schmaler heller Streifen. Ein ventraler **Einzelfleck** (3) oder ein **Siphonalstreifen** (15) konnte bei dieser Gattung nicht beobachtet werden (Taf. 11, Fig. 9, 12; Taf. 22, Fig. 2A, 4A, 7).

Eine besondere Externstruktur in der Wohnkammer ist bei einigen Exemplaren der Gattungen *Choffatia* und *Oxynoticeras* zu finden. Bei *Choffatia* ist der Externbereich auf einer breiten Fläche, fast bis zum Nabelrand herunter, geschwärzt. Nach vorne zur Mündung hin verschmälert sich der dunkle Bereich und ist am Ende in der Mitte mehr oder minder stark eingebuchtet (Taf. 9, Fig. 3, 5, 6; Taf. 24, Fig. 8, 9). Auch bei *Oxynoticeras* endet das **Externband** (20) in einem median eingebuchteten ventralen **Präseptalfeld** (4) (Taf. 9, Fig. 4; Taf. 19, Fig. 5). Bei *Hecticoceras* ist der geschwärzte Bereich wesentlich schmaler ausgebildet und sein vorderes Ende läuft häufig spitz aus oder ist rundlich begrenzt. Die Ränder der Schwärzung sind noch zusätzlich von tiefen Furchen im Steinkern begleitet. Die gesamte geschwärzte Fläche weist oft eine rauhe Oberfläche auf (Taf. 8, Fig. 8, 9; Taf. 9, Fig. 9, 10; Taf. 26, Fig. 2, 4A, 5B).

Zusätzlich zu den Bandstrukturen kann man häufig auf der Externseite im Bereich des Externlobus dunkle **Schleppstreifen** (21) beobachten, die zum Teil auch aus hintereinander folgenden konvexen, kleinen Bögen aufgebaut sein können. Ihre Ränder und die Bögen sind hin und wieder ebenfalls eingekerbt. Diese **Schleppstreifen** (21) befinden sich hinter den Teilspitzen des Externlobus und untergeordnet im Bereich des Externsattels (Taf. 7, Fig. 3; Taf. 13, Fig. 3; Taf. 19, Fig. 2). Dieser **Schleppstreifen**-Typ (21) ist auch sehr häufig hinter den Hauptinzisionen der Lateral- und

Umbilikalloben auf den Phragmokon-Flanken entwickelt (Kap. 3.3).

**Siphonalstreifen** (15) und **Externbänder** (20) sind ebenso häufig wie Strukturen am Nabelrand und auf der Dorsalseite zu finden und sind für Ammoniten charakteristische Musterelemente. Ein **Siphonalstreifen** (15) und unpaarige **Dorsalflecken** (18) sind auch bei Ceratiten (*Stolleyites*) zu beobachten.

#### Fleckenmuster auf den Flanken

Auf den Flanken der Wohnkammer von Gehäusen nahezu aller hier untersuchter Gattungen, mit Ausnahme der heteromorphen Exemplare, ist eine sich in Wachstumsrichtung erstreckende **Doppellinie** (7) zu beobachten (Taf. 4, Fig. 1, 2, 4, 5, 9). Ähnlich den Linienstrukturen der devonischen Steinkerne können die Doppellinien-Strukturen der mesozoischen Steinkerne auch aus zwei **Spirallinien** (11) bestehen, einer im oberen Flankendrittel gelegenen und einer dazu parallelen nahe des Nabels. Die beiden Linien sind immer am vorderen Ende buchtartig geschlossen, seltener kurz vor dem letzten Septum im hinteren Teil der Wohnkammer. Solche "Einbuchtungen" beschrieben auch Jordan (1968: 37 ff), der sie mit einer zusätzlichen, meist nicht erhaltenen Schalenschicht in der Wohnkammer in Verbindung bringt (s. Kap. 2.2), und Crick (1898: 98 ff). Die "Einbuchtungen" auf den Flanken, die Jordan auf Steinkernen von *Pleurolytoceras hircicorne* (Taf. 10, Fig. 5), *Pseudogrammoceras doerntense* (Taf. 10, Fig. 6) und *Amaltheus wertheri* (Taf. 10, Fig. 3 und 4) und die Crick bei *Hecticoceras hecticum* (Taf. 20, Fig. 5, 6, 7) und *Distichoceras* sp. (Taf. 20, Fig. 8) beobachteten, stellen vermutlich Doppellinien-Strukturen dar, die auch zur Mündung hin geschlossen ausgebildet waren. Durch die Untersuchung größerer Mengen von Steinkernen zeigte sich, daß eine solche Struktur innerhalb der Gattungen *Amaltheus* und *Hecticoceras* nur vereinzelt auftritt und deshalb nicht als relevantes Muster betrachtet werden kann. Bei einigen Exemplaren von *Amaltheus* konnte eine Doppellinie in Form einer lateralen Bucht, zum Phragmokon hin geschlossen, beobachtet werden. Bei *Hecticoceras* ist ebenfalls eine laterale, gedunkelte Bucht zu sehen. In dieser Bucht ist zusätzlich immer noch eine nach vorne geschlossene **Doppellinie** (7) erhalten. Vermutlich handelt es sich bei *Amaltheus* auch um eine nach hinten geschlossene Bucht, in der noch eine nach vorne geschlossene **Doppellinie** (7) lag, die jedoch nicht vollständig überliefert wurde. Lediglich ventrale und dorsolaterale Relikte der **Doppellinie** (7) und die oft deutlichen Grenzlinien der Ventral- und Dorsolateralstrukturen bilden so die Buchtränder auf der Flankenmitte. Der vordere geschlossene Abschnitt

ist nur schwach erhalten oder fehlt (Taf. 10, Fig. 4, 5, 6; Taf. 21, Fig. 2; Taf. 26, Fig. 4). Es handelt sich in diesen Fällen wahrscheinlich um einen speziellen Erhaltungszustand, bei dem nur Teilbereiche einer Struktur überliefert wurden. Diese Erhaltungsform scheint besonders bei Exemplaren aufzutreten, bei denen die lateralen **Doppellinien** (7) mit etwas Abstand zum letzten Septum angelegt waren und bei denen ventrale und dorsolaterale Muster deutlich hervortreten. Im Gegensatz dazu verlaufen die **Doppellinien** (7), die nach vorne zur Mündung hin geschlossen ausgebildet sind, fast immer parallel zu den Windungsrändern. Die Lage der **Doppellinie** (7) auf der Flanke und der Abstand der Linien zueinander kann von einem Individuum zum anderen, sogar innerhalb einer Art stark variieren (*Amaltheus*: Taf. 4, Fig. 1, 2; *Simbirskites*: Taf. 4, Fig. 5; Taf. 5, Fig. 1). Eine derartige Varianz dieser Struktur konnte auch schon bei paläozoischen Exemplaren (z.B. *Cheiloceras subpartitum*) beobachtet werden. Zwischen den Linien, die sich ungefähr bis zur Mitte der Wohnkammer erstrecken, kann **Schleppstreifung** (10) in Form von konkaven Bogenlinien auftreten, die auf das hintere Ende der Struktur beschränkt sind (*Quenstedtoceras*: Taf. 4, Fig. 9; Taf. 11, Fig. 7).

Von der **Doppellinie** (7) findet man auch im Phragmokon Spuren. Die externe Linie liegt in der Fortsetzung der Externband-Begrenzung durch den Laterallobus oder im Bereich des Sattels zwischen dem Laterallobus und dem benachbarten Umbilikallobus. Die interne Teillinie liegt etwas über dem Rand des **Nabelbandes** (16) oder seltener in seiner direkten Fortsetzung (Taf. 5, Fig. 10; Taf. 11, Fig. 8). Wie schon in Kapitel 2.4.1 für die devonischen Goniaticeras beschrieben, sind auch bei den mesozoischen Exemplaren die **Doppellinien** (7) entweder als feine dunkle oder als feine gerauhte oder leicht eingeritzte Linien überliefert. Oft begrenzen die Linien zusätzlich noch verschiedenen gefärbte Pyritbereiche auf dem Steinkern (z. B. *Amaltheus*, *Amauroceras* und *Arietoceras*: Taf. 4, Fig. 2, 3; Taf. 9, Fig. 1; Taf. 21, Fig. 1, 5, 7, 8, 11, 11A; Taf. 23, Fig. 3, 7). Besonders deutliche **Spirallinien** (11) auf der Wohnkammer und auf dem Phragmokon sind bei *Quenstedtoceras* zu beobachten. Ab einer Größe von ca. 0,5 cm, im Durchschnitt nach dem 45. Septum, wird diese Struktur, zusätzlich zu einem **Externband** (20) und einem **Nabelband** (16), auf den Flanken angelegt. Im Laufe des Wachstums verbreitert sich der Innenraum der Linien langsam, wobei die Breite des **Externbandes** (20) leicht reduziert wird (Taf. 4, Fig. 9; Taf. 11, Fig. 7, 8, 10, 11, 12; Taf. 19, Fig. 3; Taf. 22, Fig. 6).

Bei *Fucinoceras* und *Arietoceras* sind die **Doppellinien** (8) ebenfalls in charakteristischer Weise ausgebildet. Die Strukturen liegen immer ventrolateral im oberen

Flankendrittel der Wohnkammer dicht zusammen. Sie erstrecken sich nur jeweils ein kurzes Stück in die Wohnkammer hinein und sind zur Mündung und zum Phragmokon hin geschlossen. Häufig ist eine feine dunkle Umgrenzungslinie erhalten, die die unterschiedlich gefärbten Pyritbereiche voneinander abgrenzt (Taf. 4, Fig. 3; Taf. 5, Fig. 2; Taf. 9, Fig. 7, 8; Taf. 11, Fig. 9; Taf. 23, Fig. 2, 7).

Manchmal können in der Wohnkammer als weitere dunkle Muster relativ kleine, ovale Flecken ausgebildet sein. Sie wurden bei einigen wenigen *Amaltheus*- und *Hecticoceras*-Steinkernen beobachtet. Vermutlich handelt es sich hierbei um eine Teilerhaltung einer größeren **Doppellinien**-Struktur (7). Die Flecken sind paarig auf beiden Flanken in dem Bereich erhalten, in dem sonst **Doppellinien** (7) zu finden sind (Taf. 10, Fig. 1, 2). Als weitere Teilerhaltungen sind Doppellinien, die nach vorne und hinten offen erhalten sind, oder einzelne Linien, die nahe den Windungsrandern liegen, zu erklären (Taf. 5, Fig. 4; Taf. 10, Fig. 3; Taf. 19, Fig. 7).

Ein weiteres, sehr häufig auftretendes Merkmal auf den Flanken der Wohnkammer ist ein **Präseptalfeld** (5) und eine **Präseptallinie** (6). Bei *Amaltheus*, *Poly-morphites*, *Choffatia*, *Simbirskites*, *Fuciniceras* und *Oedania* ist diese Struktur deutlich erhalten (Taf. 4, Fig. 7, 8, 11, 12; Taf. 21, Fig. 3; Taf. 23, Fig. 5). Beide Strukturen sind im hinteren Abschnitt der Wohnkammer entwickelt. Meist liegt die **Präseptallinie** (6) im Abstand ungefähr einer Kammerbreite vor dem letzten Septum und begrenzt diesen Bereich, der auch geschwärzt als **Präseptalfeld** (5) erhalten sein kann, scharf nach vorne. Die Linie oder das Feld setzen am Nabelrand ein (über einen inneren Abschnitt ist nichts bekannt) und queren die Externseite auf die andere Flanke des Steinkerns (Taf. 8, Fig. 1, 4). Sie verbinden häufig die paarigen **Einzelflecken** (1) am Nabelrand und den ventralen **Einzelfleck** (3) bzw. den **Siphonalstreifen** (2) miteinander (Taf. 4, Fig. 7, 8, 10, 11; Taf. 7, Fig. 2, 4; Taf. 8, Fig. 6, 8). Seltener ist außerdem die **Doppellinien**-Struktur (7) an die **Präseptallinie** (6) angeschlossen, wie z.B. bei juvenilen Exemplaren von *Amaltheus* (Taf. 11, Fig. 2, 3, 4A, 5; Taf. 21, Fig. 7, 8, 9). Die Doppellinie wird dabei zum letzten Septum hin geschlossen. Bei *Echioceras* sind schmale **Präseptalfelder** (5) vor jedem Septum auf dem Phragmokon erhalten (Taf. 4, Fig. 10). Eine "Haftband-Struktur", der die beschriebenen Strukturen entsprechen, wurde von Jordan (1968: 34 ff) bekannt gemacht. Er vermutete eine Beziehung zwischen den dorsalen, lateralen und ventralen Strukturen und einem Haftband im hinteren Teil der Wohnkammer, konnte aber nur die Verbindung von Haftband und Siphonstruktur (ventralem **Einzelfleck** (3)) eindeutig belegen.

Eine relativ selten zu beobachtende Struktur ist im vorderen Teil der Wohnkammer nahe der Mündung erhalten. Es handelt sich um eine feine dunkle Linie, die ungefähr den Mündungsrand nachzeichnet (**annulare Linie** (14)). Zusammen mit einer solchen Linie ist häufig ein median eingebuchtetes dunkles **Präseptalfeld** (5) und/oder eine **Doppellinie** (7) entwickelt (Taf. 11, Fig. 1; Taf. 21, Fig. 4, 10). Diese Strukturen wurden nur bei einigen juvenilen Exemplaren von *Amaltheus* beobachtet (Kap. 2.6.1). Ebenso selten ist eine sogenannte **Geisterlobenlinie** (9) zu finden. Die feine dunkle Linie zeichnet exakt den Verlauf des letzten Septums nach. Erst bei genauerer Betrachtung stellt sich heraus, daß es sich um keine echte Suturlinie handelt (Taf. 10, Fig. 7; Taf. 21, Fig. 6). Diese Linie kennzeichnet ein bestimmtes Stadium während des Kammerneubaus. Sie stellt vermutlich die Ansatzlinie der Muralleiste dar, an der das neue Septum angesetzt und verankert werden sollte (Kap. 3.2.2).

Auffällige Fleckenmuster auf den Flanken im Phragmokon bei allen hier untersuchten mesozoischen Gattungen sind dunkle **Schleppstreifen** (21) hinter den Lobenspitzen. Ausschließlich an den nach hinten gerichteten Lobenelementen sind solche Muster zu beobachten. Es sind unterschiedlich lange, parallel begrenzte oder sich langsam auf die Breite der Lobenzinnsion ausdehnende dunkle Streifen, die noch durch kleine dunkle Bögen gegliedert sein können. Mit zunehmender Zerschlitzung der Suture im Verlauf des Gehäusewachstums werden die **Schleppstreifen** (21) immer deutlicher, weshalb man sie auf Windungen größerer Exemplare schon mit bloßem Auge gut erkennen kann. Streifen hinter Hauptzinnsionen sind kräftiger als hinter Nebenzinnsionen (Taf. 13, Fig. 5; Taf. 21, Fig. 6). Ihre Seitenränder sind nicht nur durch Farbunterschiede des Pyrits markiert, sondern oft auch durch feine Furchen. Die Querbögen der **Schleppstrukturen** (21) sind manchmal in den Steinkernen eingekerbt. Auch hier kann man, wie oben für den **Siphonalstreifen** (15) und das **Nabelband** (16) beschrieben, auf feine schmale, leistenartige Auflagerungen auf der Innenseite des Gehäuses rückschließen (Taf. 13, Fig. 4). Aus sehr dicht stehenden, dunklen **Schleppstreifen** (21) entstehen oft breitere, dunkle Bänder auf den Flanken des Steinkerns (zum Beispiel bei *Choffatia*: Taf. 13, Fig. 2; *Ludwigia*: Taf. 5, Fig. 9; *Arietoceras*: Taf. 4, Fig. 3). Meistens sind sie auf den Bereich des Laterallobus beschränkt, können aber auch über größere Bereiche der Flanke entwickelt sein.

Wie sich gezeigt hat, tritt eine **Schleppstreifung** (21) an den Inzisionen der Haupt- und Nebenloben, untergeordnet auch an den Sätteln, im Lateralbereich ebenso häufig auf wie auf der Ventral- und Dorsalseite des Steinkerns. Derartige Schleppstrukturen stellen zusam-

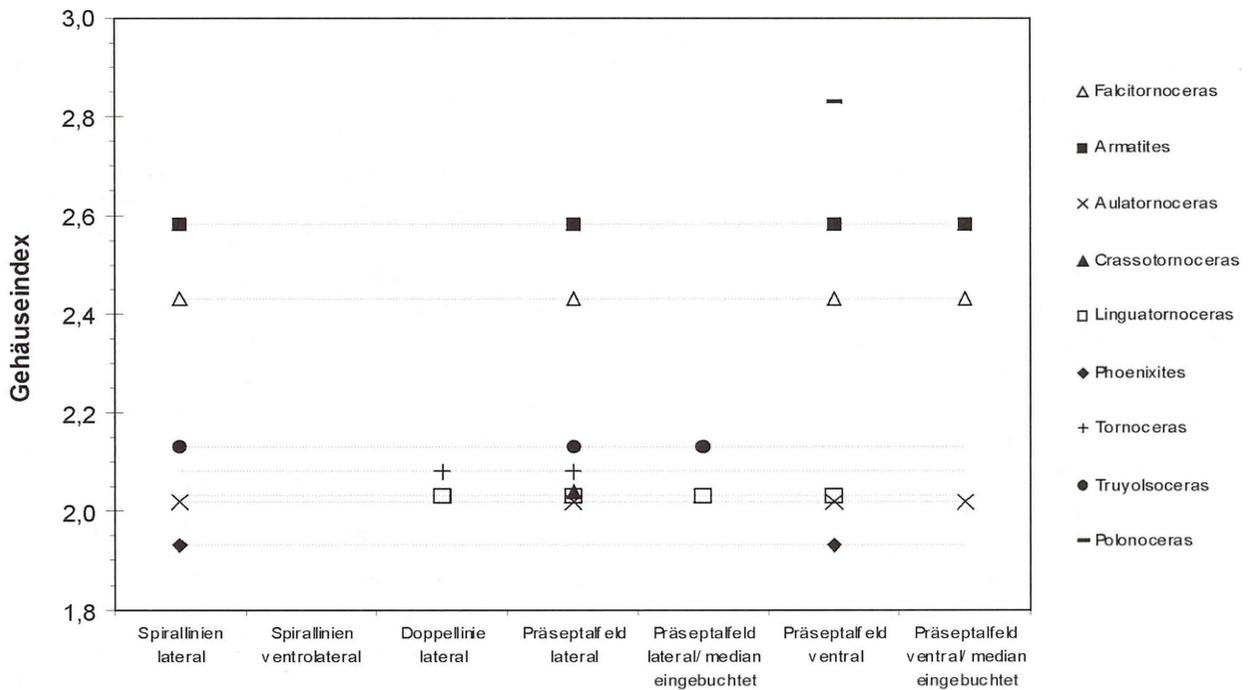


Abb.5 - Charakteristische Fleckenmuster der Tornoceratidae in Beziehung zur Gehäuseform (n = 165).

Fig. 5 - Characteristic attachment structure patterns in relation to shell morphology (n=164).

men mit **Nabelbändern** (16) und **Siphonalstreifen** (2, 15) eines der häufigsten Fleckenmuster bei Ammoniten dar. In Kapitel 3.3 wird deshalb auf diese Muster aufgrund ihrer paläobiologischen Signifikanz noch einmal ausführlicher eingegangen.

## 2.5 Fleckenmuster im Bezug zur Gehäuseform

### 2.5.1 Goniatiten

Aufgrund der großen Menge an gut erhaltenen fleckentragenden Steinkernen verschiedener Arten und Gat-

Gattung	Gehäuseindex	Individuenanzahl
<i>Polonoceras</i>	2,83	1
<i>Armatites</i>	2,58	8
<i>Falcitornoceras</i>	2,43	15
<i>Truyolsoceras</i>	2,13	2
<i>Tornoceras</i>	2,08	4
<i>Aulatornoceras</i>	2,02	9
<i>Crassotornoceras</i>	2,04	8
<i>Linguatornoceras</i>	2,03	37
<i>Phoenixites</i>	1,93	2

Tab. 1 - Gehäuseindex und Individuenanzahl der analysierten Gattungen aus der Familie der Tornoceratidae.

Tab. 1 - Shell indices and number of analyzed specimens of different genera belonging to the Tornoceratidae.

tungen der Familie der Cheiloceratidae und verschiedener Gattungen der Familie der Tornoceratidae kann eine statistische Analyse vorgenommen werden, in der ein möglicher Zusammenhang zwischen dem Auftreten und der Lage der Fleckenstrukturen bei unterschiedlichen Gehäuseformen ermittelt werden soll. Für die Analyse kommen nur Exemplare mit Wohnkammer-Erhaltung in Betracht, da nur in den Wohnkammern die relevanten Merkmale (Fleckenmuster) der Goniatiten erhalten sind. Für jeden Gehäusertyp wird ein entsprechender Gehäuseindex berechnet (siehe Kap. 1.3).

Der mittlere Gehäuseindex der Cheiloceratidae beträgt beispielsweise 1,5, der mittlere Index der Tornoceratidae beträgt 2,1. Der Wert 1,5 sagt aus, daß es sich bei *Cheiloceras* um relativ breitmündige ( $W_H/W_B$  entspricht dem Wert 0,5), involute Gehäuse (IG entspricht dem Wert 1) mit langer Wohnkammer (1 Windungsumgang entspricht dem Wert 1) handelt. Ein Wert von 2,1 dagegen bezeichnet involute, hochmündige Gehäuse ( $W_H/W_B$  entspricht dem Wert 0,75) mit einer kürzeren Wohnkammer (3/4 Windungsumgang entspricht dem Wert 0,75). Beide Familien sind also durch einen bestimmten Gehäusertyp gekennzeichnet. Der Gehäusertyp der Tornoceratidae wird im allgemeinen als discoidal bis subglobular mit mesodomen, der der Cheiloceratidae als subdiscoidal bis globular, mit longidomen

Wohnkammern bezeichnet. In einem Diagramm werden die Gehäuseindices (x-Achse) gegen die verschiedenen Fleckenmuster (y-Achse) aufgetragen, um eine etwaige morphologische Abhängigkeit von Fleckenmustern und ihrer Anordnung auf unterschiedlichen Gehäuseformen ableiten zu können.

#### Tornoceratidae

Alle in die Analyse einbezogenen Individuen zeigen deutlich erhaltene Fleckenmuster in der Wohnkammer. Auf den häufig komplett geschwärzten Phragmokonen sind, außer den Spirallinien bei einigen wenigen Individuen, keine Muster überliefert. Deswegen wurden Exemplare ohne Wohnkammer-Erhaltung bei dieser Analyse nicht mit einbezogen. Im Diagramm werden die ausgewählten Muster im Verhältnis zum Gehäuseindex der verschiedenen Gattungen und Arten dargestellt.

Es ergaben sich zwei Mustergruppen:

- Linienstrukturen, wobei sich Spirallinien und Doppellinien immer gegenseitig ausschließen;
- Felderstrukturen, die sich gegenseitig nicht unbedingt ausschließen. Laterale und ventrale Präseptalfelder können durchaus innerhalb einer Gattung/Art zusammen auftreten, jedoch niemals zusammen auf ein und demselben Individuum.

In Abbildung 5 wird deutlich, daß laterale Spirallinien nur bei den Gattungen *Armatites*, *Falcitornoceras*, *Aulatornoceras*, *Truyolsoceras* und *Phoenixites* entwickelt sind. Bei den Gattungen *Tornoceras* und *Linguatornoceras* dagegen sind ausschließlich Doppellinien als typisches Muster erhalten. Innerhalb der Gattungen *Armatites*, *Falcitornoceras*, *Aulatornoceras* und *Truyolsoceras* sind laterale und ventrale, median eingebuchtete Präseptalfelder zusammen mit Spirallinien ausgebildet. Bei *Tornoceras* treten ausschließlich laterale, bei den Gattungen *Phoenixites* und *Polonoceras* ausschließlich ventrale, nicht median eingebuchtete Präseptalfelder auf. *Linguatornoceras* zeigt zusätzlich noch laterale, median eingebuchtete Präseptalfelder. Bei *Phoenixites* ist das ventrale Präseptalfeld zusammen mit Spirallinien erhalten. Nur bei der Gattung *Crassotornoceras* ist die Musterausprägung auf ein laterales Präseptalfeld reduziert.

#### Cheiloceratidae

Aus Abbildung 6 wird ersichtlich, daß ein typisches Muster der Cheiloceratidae die lateral und ventrolateral angelegte Spirallinie darstellt. Innerhalb der Arten *Cheiloceras subpartitum*, *Ch. verneuili*, *Ch. ambly-*

Gattung	Gehäuseindex	Individuenanzahl
<i>Cheiloceras amblylobum</i>	1,5	6
<i>Cheiloceras pompeckji</i>	1,36	6
<i>Cheiloceras sacculum</i>	1,4	13
<i>Cheiloceras subpartitum</i>	1,7	107
<i>Cheiloceras</i> aff. <i>subpartitum</i>	1,8	1
<i>Cheiloceras verneuili</i>	1,6	17
<i>Cheiloceras circumflexum</i>	1,7	3
<i>Cheiloceras rotundum</i>	1,8	4
<i>Cheiloceras undulosum</i>	1,4	3
<i>Cheiloceras praelentiforme</i>	1,7	2
<i>Paratorleyoceras globosum</i>	1,25	2

**Tab. 2** - Gehäuseindex und Individuenanzahl der analysierten Gattungen und Arten aus der Familie der Cheiloceratidae.

**Tab. 2** - Shell indices and number of analyzed specimens of different genera belonging to the Cheiloceratidae.

*lobum* und *Ch. sacculum* können die Spirallinien zwischen einer lateralen und ventrolateralen Lage im Gehäuse variieren. Nur bei *Paratorleyoceras globosum* sind die Spirallinien ausschließlich ventro-lateral angelegt. Zusammen mit den Spirallinien sind, wie bei den Tornoceratidae, ebenfalls laterale oder ventrale Präseptalfelder innerhalb einer Art erhalten (*Ch. subpartitum*). Bei *Ch. verneuili* und *Ch. sacculum* sind die ventralen Präseptalfelder noch zusätzlich median eingebuchtet entwickelt. Bei *Paratorleyoceras globosum* fehlen Präseptalfelder dagegen völlig. Innerhalb der Art *Ch. undulosum* ist die Spirallinie ausschließlich mit einem lateralen, bei *Ch. praelentiforme*, *Ch. rotundum* und *Ch. circumflexum* ausschließlich mit einem ventralen Präseptalfeld zusammen erhalten. Bei den Arten *Ch. pompeckji* und "*Ch.*" aff. *subpartitum* fehlen dagegen die Spirallinien, es ist lediglich ein laterales Präseptalfeld entwickelt, welches bei "*Ch.*" aff. *subpartitum* noch median eingebuchtet ist. Laterale Doppellinien treten innerhalb der Cheiloceratidae nicht auf.

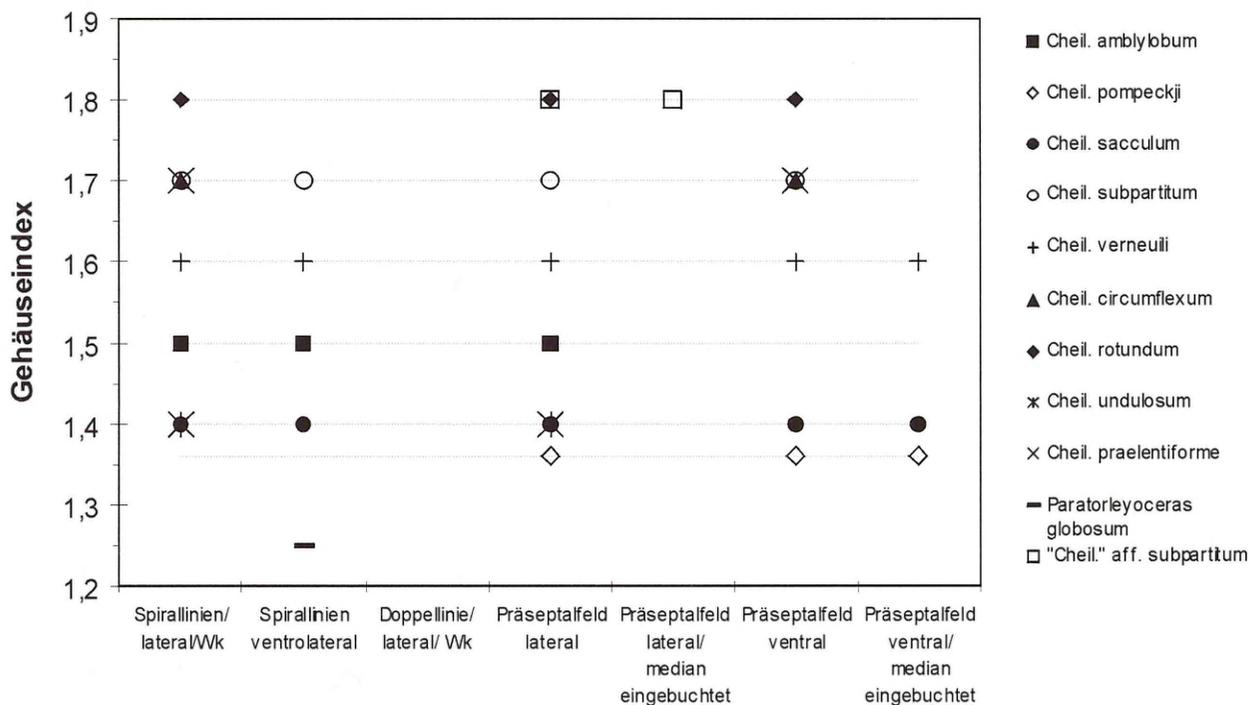


Abb. 6 - Charakteristische Fleckenmuster der Cheiloceratidae in Beziehung zur Gehäuseform (n = 86).

Fig. 6 - Characteristic attachment structure patterns of cheiloceratids in relation to shell morphology (n = 86).

### 2.5.2. Ammoniten

Für eine statistische Analyse der Fleckenmuster in Beziehung zur Gehäuseform bei Ammoniten wurden folgende Gattungen untersucht: *Amaltheus*, *Quenstedtoceras*, *Hecticoceras*, *Fuciniceras* und *Choffatia*. Diese fünf Gattungen wurden aufgrund ihrer Individuenanzahl, des guten Erhaltungszustandes der fleckentragenden Exemplare und ihrer unterschiedlichen Gehäusetyphen ausgewählt. Die den unterschiedlichen Morphotypen entsprechenden Gehäuseindices wurden, wie zuvor für die Goniatiten, mit der in Kapitel 2.5.1. aufgestellten Formel ermittelt. Allerdings wurden bei den Ammoniten auch Steinkerne ohne Wohnkammer in die Analyse miteinbezogen, da auf den Phragmo-konen sehr häufig deutliche Reste von Strukturen erhalten sind, die aus der Zeit überliefert wurden, als der jeweilige Kammerabschnitt noch als Wohnkammer diente. So kann man mit Hilfe des Phragmokons zumindest auf einen Teil des Musterinventars, das in der Wohnkammer des Exemplares angelegt worden sein muß, zurückschließen.

Bei *Amaltheus* handelt es sich um oxycone, eher involute Gehäuseformen mit einer Wohnkammerlänge

von ca. 1/2 eines Windungsumgangs (brevidom), bei *Quenstedtoceras* um suboxycone bis cadicone, relativ involute Formen mit häufig hochovalem, seltener gerundeten Windungsquerschnitt und brevidomen Wohnkammern (ca.180 Grad). *Fuciniceras* gehört zu den platyconen, relativ evoluten Formen mit hochelliptischem Windungsquerschnitt und einer Wohnkammerlänge, die einer 1/2 Windung entspricht. Auch bei *Hecticoceras* handelt es sich um relativ evolute, platycone Gehäuseformen mit hochovalem Windungsquerschnitt und einer Wohnkammerlänge von etwas über 180 Grad (brevidom). Bei *Choffatia* handelt es sich um evolute Gehäuse, mit cadiconen bis rundlichen Windungsquerschnitten und langen Wohnkammern, die einen Windungsumgang einnehmen (longidom).

In den folgenden Diagrammen wurden auf der x-Achse die verschiedenen Mustertypen gegen die Gehäuseindices aufgetragen. Auf der linken Seite der x-Achse wurden die Musterelemente der Wohnkammer aufgetragen, die den Hauptanteil aller ermittelten Strukturen darstellen, auf der rechten Seite die Phragmokon-Muster.

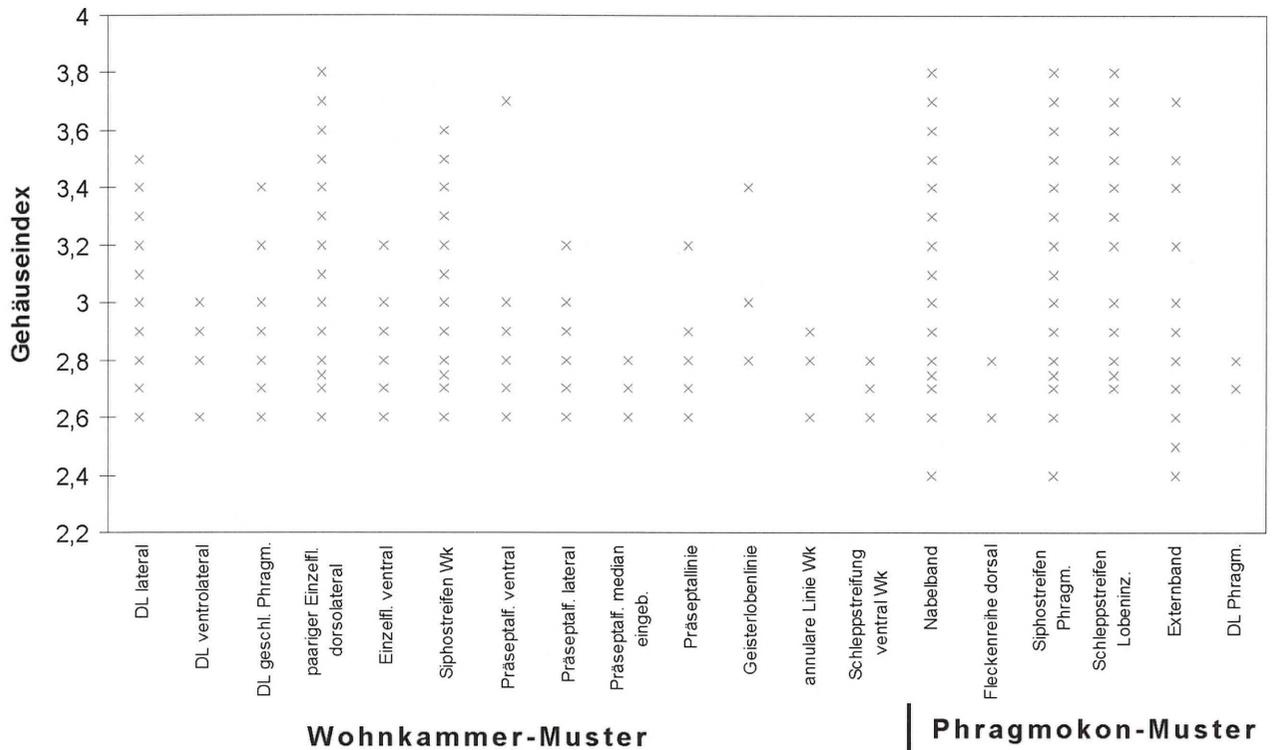


Abb. 7 - Charakteristische Fleckenmuster der Gattung *Amaltheus* in Beziehung zur Gehäuseform (n = 508).

Fig. 7 - Characteristic attachment structure patterns of the genus *Amaltheus* in relation to shell morphology (n = 508).

### *Amaltheus*

In die Analyse von *Amaltheus* sp. wurden 508 Exemplare mit gut erhaltenen Fleckenmustern in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon einbezogen. Die errechneten Gehäuseindizes liegen in einem Bereich zwischen 2,4 und 3,7 und wurden auf der y-Achse aufgetragen. Die tieferen Werte stellen einen eher breitmündigeren Gehäusetyp dar, die höheren Werte (größer 3) entsprechen hochmündigen Gehäuseformen. Innerhalb dieser Art besteht eine deutliche Morphovarianz der Gehäuseform, die charakteristisch für die meisten Ammoniten-Gattungen ist.

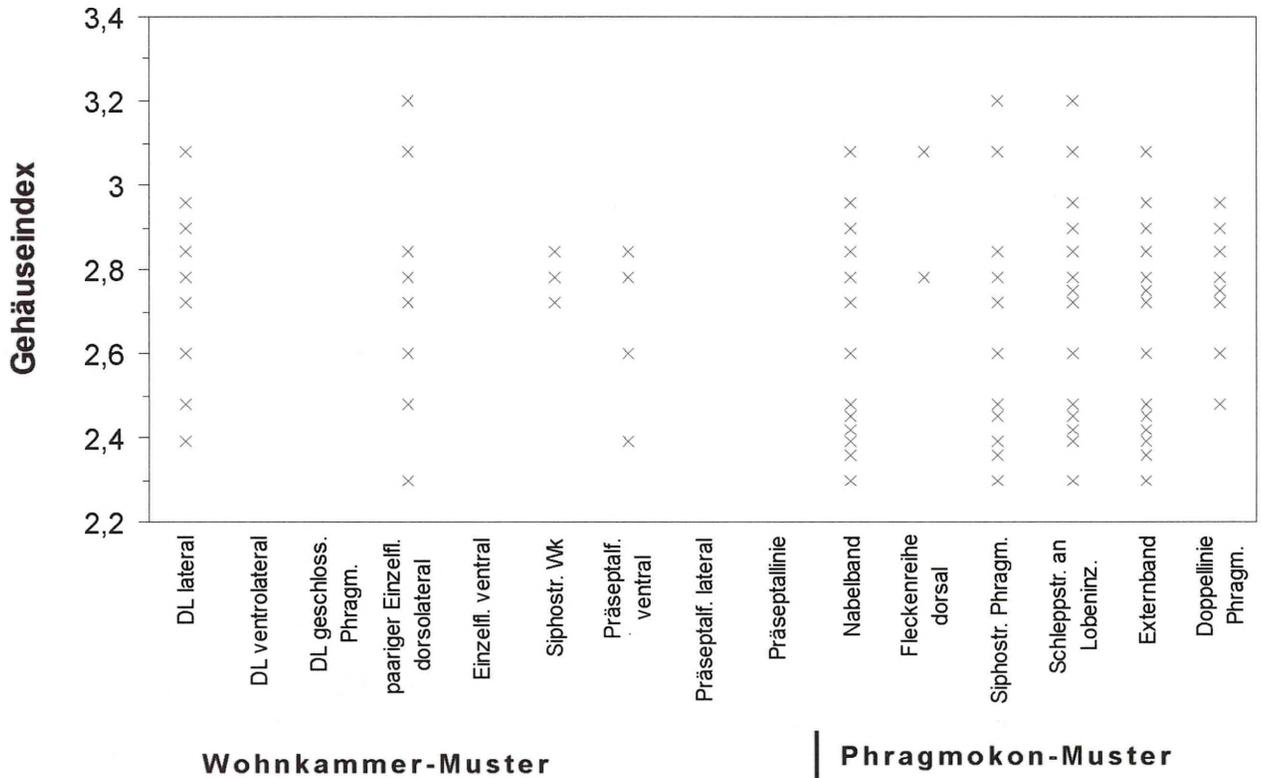
Als relevante **Wohnkammer-Muster** wurden für *Amaltheus* auf der x-Achse aufgetragen: Doppellinie (DL) lateral, Doppellinie ventrolateral, Doppellinie geschlossen zum Phragmokon, paariger Einzelfleck dorsolateral, Einzelfleck ventral, Siphostreifen Wohnkammer (Wk), Präseptalfeld ventral, Präseptalfeld lateral, Präseptalfeld median eingebuchtet, Präseptallinie, Geisterlobenlinie, annulare Linie vorderer Teil Wohnkammer, Schleppstreifung ventral Wohnkammer.

Als relevante **Phragmokon-Muster** wurden auf der x-Achse aufgetragen: Nabelband, Fleckenreihe dorsal, Siphostreifen Phragmokon, Schleppstreifen Lobenz. Lobenz., Externband, Doppellinie Phragmokon.

Die Musterelemente von Wohnkammer und Phragmokon stehen folgendermaßen in Beziehung zueinander:

- die laterale Doppellinie ist immer zur Mündung hin geschlossen und kann auf dem Phragmokon (DL Phragm.) fortgesetzt sein; ihre Lage kann in der Wohnkammer nach ventrolateral verlagert sein und sie kann zum Phragmokon hin, im hinteren Teil der Wohnkammer, zusätzlich geschlossen sein. Diese beiden Modifikationen der Doppellinien-Struktur stellen Spezialfälle dar;
- das Nabelband auf dem Phragmokon endet in den paarigen dorsolateralen Einzelflecken in der Wohnkammer;
- der Siphostreifen auf dem Phragmokon reicht mit gleicher Breite noch ein Stück in die Wohnkammer hinein und endet dort oder in einem verbreitertem rundlichen oder ovalen ventralen Einzelfleck in der Wohnkammer;
- das ventrale Präseptalfeld stellt das Ende des Externbandes aus dem Phragmokon dar;
- ventrale oder laterale Präseptalfelder können noch zusätzlich median eingebuchtet sein;

Aus Abbildung 7 wird deutlich, daß bestimmte Mustertypen wie ein paariger dorsolateraler Einzelfleck und das Nabelband, ein Siphostreifen in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon und das Externband gleich-



**Abb.8** - Charakteristische Fleckenmuster der Gattung *Quenstedtoceras* in Beziehung zur Gehäuseform (n = 210).

**Fig. 8** - Characteristic attachment structure patterns of the genus *Quenstedtoceras* in relation to shell morphology (n = 210).

mäßig bei alle Gehäuseindices von 2,4 bis 3,7 auftreten. Diese Strukturen sind also nicht an eine bestimmte Gehäuseform gebunden. Ein weiteres, häufig auftretendes Muster ist die zur Mündung oder zum Phragmokon hin geschlossene Doppellinie. Sie ist ebenfalls bei Gehäuseindices von 2,6 bis 3,5 vertreten. Eine ventrolaterale Lage der Doppellinie setzt allerdings schon bei einem Gehäuseindex von 3 aus. Bei hochmündigeren Gehäusen werden also die Doppellinien ausschließlich lateral angelegt. Hier besteht möglicherweise ein Zusammenhang von Gehäuseform bzw. dem Windungsquerschnitt und der Anlage des Musters. Diese Annahme soll jedoch im Vergleich mit anderen Gattungen, die einen ähnlichen Gehäuseindex und vergleichbare Muster aufweisen, überprüft werden (Kap. 2.5.3).

Weiterhin deuten sich Unterschiede zwischen juvenilen und adulten Mustern an. Im Indexbereich zwischen 2,4 und 3 liegt der Hauptanteil der juvenilen Exemplare und einiger Mikroconche. Muster wie die annulare Linie im vorderen Teil der Wohnkammer, ein median eingebuchtetes laterales Präseptalfeld und eine ventrolateral angelegte Doppellinie treten in diesem Indexbereich auf und setzen dann abrupt aus. Offensichtlich besteht mehr ein funktionmorphologischer als

ein konstruktionsmorphologischer Zusammenhang zwischen dem Auftreten der Fleckenmuster und deren Anlage an spezifischen Stellen im Gehäuse innerhalb der Gattung *Amaltheus* (Kap. 2.6). Eine dorsale Fleckenreihe kann wegen der Lage auf der Innenseite der Windungen nur bei Windungsbruchstücken erkannt werden. Man kann aber davon ausgehen, daß diese Struktur bei den verschiedenen Gattungen immer entwickelt ist, wie die nachfolgenden Kapitel für einige andere analysierte Gattungen belegen.

#### *Quenstedtoceras*

Für die Analyse von *Quenstedtoceras* sp. wurden 210 gut erhaltene Exemplare mit und ohne Wohnkammer-Erhaltung herangezogen. Die ermittelten Gehäuseindices (y-Achse) liegen bei Werten von 2,3 bis 3,2. Es besteht auch innerhalb dieser Gattung eine deutliche Morphovarianz der Gehäuse. Die Gehäuseindices weisen auf einen der Gattung *Amaltheus* ähnlichen Gehäusertypus hin. Diese Ähnlichkeit erlaubt damit auch einen Vergleich beider Gattungen hinsichtlich der auftretenden Muster und deren Verteilung bei gleichen Gehäuseindices.

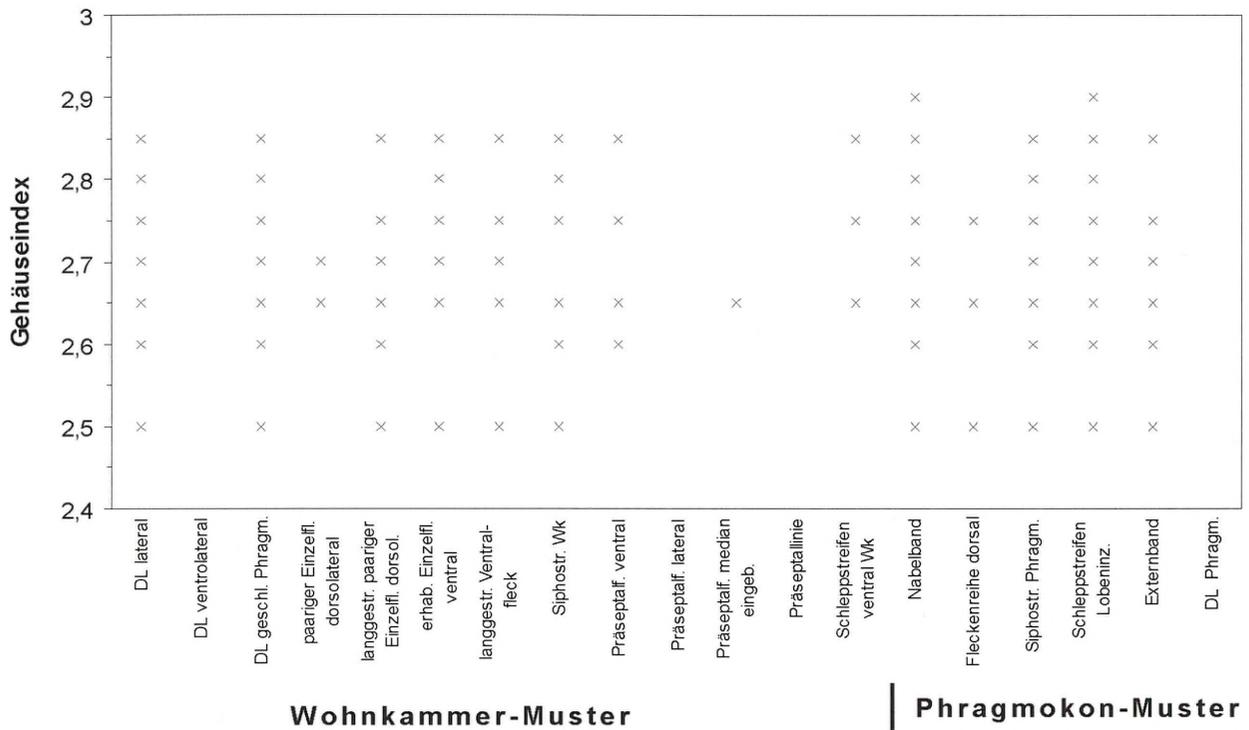


Abb. 9 - Charakteristische Fleckenmuster der Gattung *Hecticoceras* in Beziehung zur Gehäuseform (n = 140).

Fig. 9 - Characteristic attachment structure patterns of the genus *Hecticoceras* in relation to shell morphology (n = 140).

Auch in Abbildung 8 zeigt sich, daß die Doppellinie in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon, der paarige dorsolaterale Einzelfleck, das Nabelband, der Siphostreifen auf dem Phragmokon, Schleppstreifen an den Lobeninzisionen und das Externband jene Strukturen darstellen, die unabhängig von den Gehäuseindices verteilt sind. Bei *Amaltheus* deutete sich an, daß eine ventrolateral angelegte Doppellinie möglicherweise auf bestimmte Indices festgelegt sei. Bei *Quenstedtoceras* ist in dem Bereich von 2,4 bis 3,1 die Doppellinie nur lateral angelegt. Innerhalb dieser Gattung tritt eine ventrolaterale Doppellinie überhaupt nicht auf. Laterale Präseptalfelder und Präseptallinien sind ebenfalls nicht ausgebildet. Bei gleichen Gehäuseindices waren dagegen bei *Amaltheus* immer laterale Präseptalfelder und Präseptallinien entwickelt. In charakteristischer Weise ist bei *Quenstedtoceras* die Doppellinie auch immer mit deutlichen schwarzen Linien auf dem Phragmokon fortgesetzt zu erkennen. Diese Struktur ist nur bei dieser Gattung derart markant auch auf dem Phragmokon entwickelt, ähnlich den Spirallinien der devonischen Cheiloceratidae. Man kann dieses Muster also als gattungstypisch bezeichnen. Außerdem deuten modifizierte Fleckenmuster, die vom häufig auftretenden Grundtyp abweichend ausgebildet sind möglicherweise auf eine Anpassung an eine bestimmte Lebensweise hin.

#### *Hecticoceras*

Für die Analyse wurden 140 Steinkerne mit und ohne Wohnkammer-Erhaltung ausgewählt. Die errechneten Gehäuseindices enthalten Werte von 2,5 bis 2,9. Die Morphovarianz der Gehäuse ist geringer ausgeprägt als bei *Quenstedtoceras* oder *Amaltheus*.

Aus Abbildung 9 wird ersichtlich, daß auch bei *Hecticoceras* sp. die laterale Doppellinie, das Nabelband, der Siphostreifen in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon, das Externband und ein ventrales Präseptalfeld, eine dorsale Fleckenreihe und Schleppstreifen an den Lobeninzisionen zu den Mustern gehören, die bei unterschiedlichen Gehäuseindices immer wieder auftreten. Die Doppellinien sind immer zur Mündung und zum Phragmokon hin geschlossen entwickelt und lateral, nicht ventrolateral, in der Wohnkammer angelegt. Eine Fortsetzung dieser Struktur auf dem Phragmokon fehlt ebenso wie laterale Präseptalfelder und Präseptallinien.

Einige Musterelemente sind jedoch bei *Hecticoceras* im Detail abgewandelt wie der ventrale Einzelfleck und der paarige dorsolaterale Fleck, die als erhabene Stellen auf dem Steinkern erhalten sind. Beide Flecken sind oft noch zusätzlich von markanten langge-

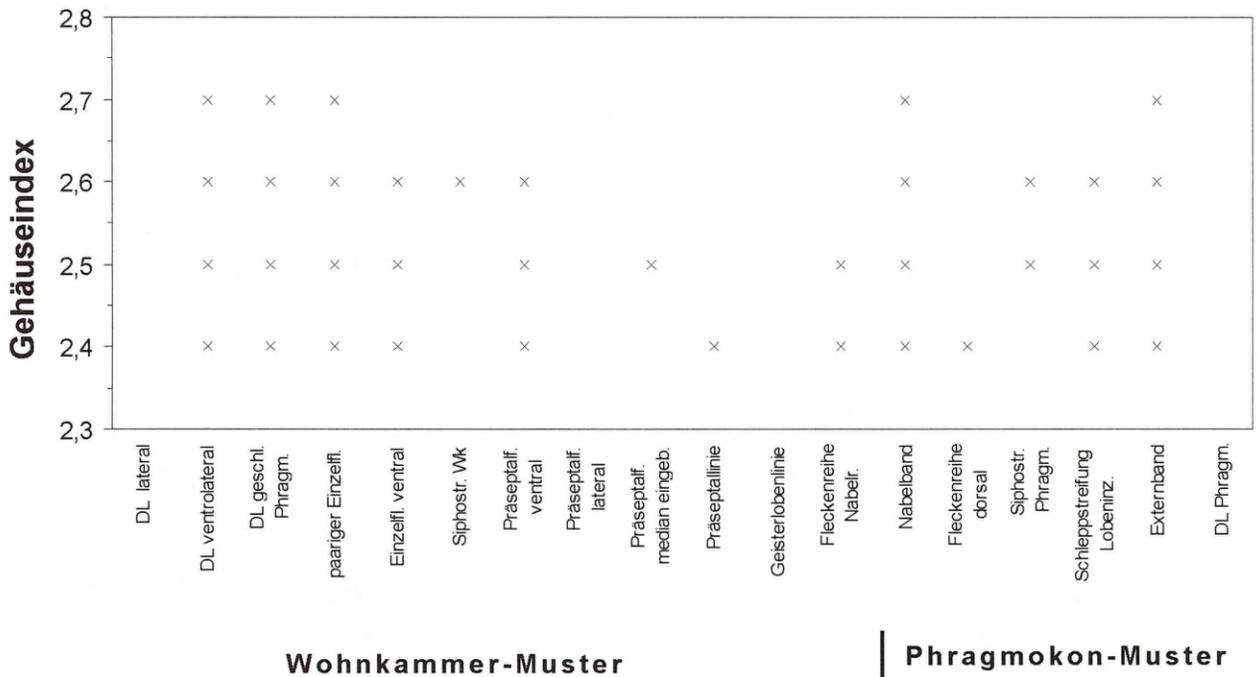


Abb. 10 - Charakteristische Fleckenmuster der Gattung *Fucinieras* in Beziehung zur Gehäuseform (n = 64).

Fig. 10 - Characteristic attachment structure patterns of the genus *Fucinieras* in relation to shell morphology (n = 64).

streckten dunklen Flecken begleitet, die sich deutlich durch eine rauhe oder geriefte Oberfläche vom Steinkern abheben. Diese rauhen dunklen Bereiche sind häufig noch in den Steinkern eingetieft. An der Schaleninnenseite müssen demnach am Nabelrand und im Ventralbereich in der Wohnkammer Verdickungen oder leistenartige Erhebungen vorgelegen haben. Sie dienten möglicherweise einer Verstärkung dieser Ansatzflächen, weil die dort inserierenden Muskeln aufgrund einer spezifischen Lebensweise der Hecticoceraten stark beansprucht wurden. Derartige Mustertypen treten in dieser Form nur bei *Hecticoceras* auf und sind damit als gattungsspezifische Muster zu bewerten. Auch bei dieser Gattung deutet die Modifizierung der Fleckenmuster möglicherweise auf eine Spezialisierung der Lebensweise hin.

#### *Fucinieras*

Aus dieser Gattung wurden 64 Steinkern mit gut erhaltenen Mustern, mit und ohne Wohnkammer-Erhaltung analysiert. Die Gehäuseindices liegen bei Werten von 2,4 bis 2,7. Eine Morphovarianz der Gehäuseformen ist bei *Fucinieras* nur schwach ausgeprägt. In Abb. 10 ist zu erkennen, daß bei *Fucinieras* die

Hauptmustertypen eine ventrolaterale, zur Mündung und zum Phragmokon hin geschlossene Doppellinie, paarige dorsolaterale Einzelflecken, ein Nabelband, ein Externband und ein ventrales Präseptalfeld sind. Diese treten gleichermaßen bei allen Gehäuseindices auf. Die Doppellinien-Struktur ist allerdings ausschließlich am hinteren und vorderen Ende geschlossen. Sie ähnelt eher einem länglich-ovalen Fleck, da sie nur ein kurzes Stück in die Wohnkammer hineinreicht und ist häufig ventro-lateral und seltener auch lateral angelegt. Bei den anderen betrachteten Gattungen treten bei gleichen Index-Werten aber auch laterale, nur zur Mündung geschlossene Doppellinien auf. Diese Art der Doppellinie kann demnach nicht abhängig von einer bestimmten Gehäuseform sein. Ein Siphostreifen tritt innerhalb dieser Gattung anscheinend seltener auf als bei gleichen Index-Werten der anderen analysierten Gattungen. Dies ist wahrscheinlich auf eine unterschiedlich gute Erhaltung von Siphostreifen und Externband zurückzuführen. Die schmale Siphostreife war vermutlich erheblich schwächer strukturiert als das Externband, so daß auf den meisten Steinkernen nur das Externband deutlich überliefert worden ist. Aufgrund des häufigen Auftretens von ventralen Einzelflecken müßte aber auch der damit verknüpfte Siphostreifen entwickelt gewesen sein.

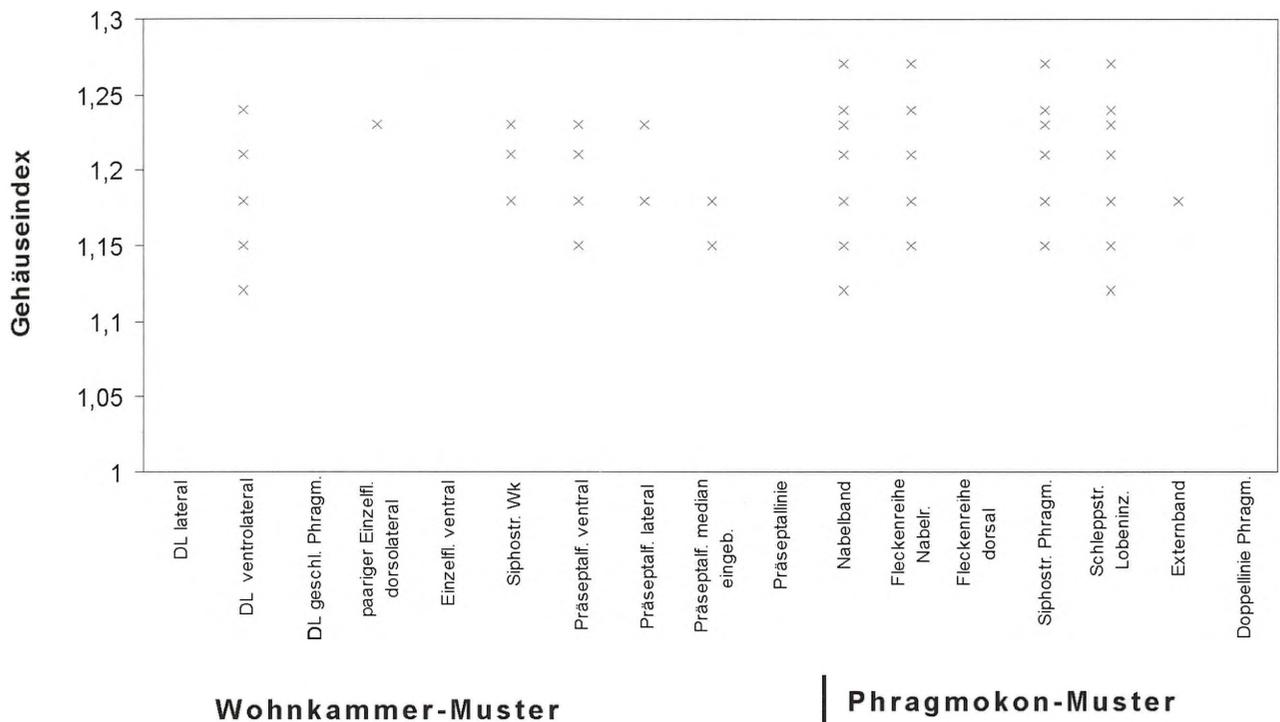


Abb. 11 - Charakteristische Fleckenmuster der Gattung *Choffatia* in Beziehung zur Gehäuseform (n = 63).

Fig. 11 - Characteristic attachment structure patterns of the genus *Choffatia* in relation to shell morphology (n = 63).

### *Choffatia*

Es wurden 63 Steinkerne dieser Gattung mit und ohne erhaltener Wohnkammer analysiert. Die Gehäuseindices liegen zwischen 1,12 - 1,27. Diese Werte deuten auf eine nur geringe Morphovarianz hin. Das Gehäuse dieser Gattung liegt nach den ermittelten Werten im Bereich von relativ breitmündigen Formen. Aus Abb. 11 wird deutlich, daß die typischen Musterelemente von *Choffatia* aus einer ventrolateral angelegten Doppellinie, die nur zur Mündung geschlossen ist, einem zum Teil eingebuchteten, ventralen Präseptalfeld, einem lateralem Präseptalfeld, einem Nabelband und dorsolateralen Einzelflecken innerhalb des Nabelbandes und in der Wohnkammer, einem Siphostreifen auf dem Phragmokon und in der Wohnkammer, einem Externband und Schleppestreifen an den Lobeninzipien bestehen. Wie bei *Fucinieras* sind deutliche Einzelflecken am Nabelrand als Fleckenreihe ausgebildet. Beide Gattungen weisen große Abstände zwischen den Septen auf und die Ausbildung der deutlich abgehobenen Einzelflecken vor jedem Septum läßt Rückschlüsse auf die Verlagerungsrhythmik des Weichkörpers zu. Auch Jordan (1968) machte auf einen Zusammenhang von Nabelrandflecken und -bändern und den Septenabständen aufmerksam.

### 2.5.3 Zusammenfassung der statistischen Analysen

#### Goniatiten

Nach der Aufnahme der charakteristischen, häufig auftretenden Mustertypen der beiden Familien Tornoceratidae und Cheiloceratidae stellte sich die Frage, ob möglicherweise ein Zusammenhang zwischen der Gehäusemorphologie und der Ausbildung bestimmter Muster-Elemente bestehen könnte. Interessant ist besonders die Lage der Doppellinien-Struktur in der Wohnkammer und die Ausbildung eines eingebuchteten Präseptalfeldes, stellen diese doch die Hauptmerkmale der Goniatiten dar. Vermutungen hinsichtlich eines Zusammenhangs von Gehäuseform und der Lage der Strukturelemente auf der Gehäuseinnenwand bei Ammoniten wurden schon von Jordan (1968) geäußert. Diese Annahme konnte für die Cheiloceratidae belegt werden. Ventrolateral angelegte Spirallinien treten bei den Tornoceratidae und Cheiloceratidae bei Gehäuseindices von sehr breitmündigen Formen auf. Es gibt allerdings auch einen Übergangsbereich bei den Indices von 1,5 - 1,7. In diesem Bereich können laterale und ventrolaterale Doppellinien nebeneinander auftreten. Bei den Tornoceratidae, deren Gehäuseindices alle im Bereich der hochmündigen Formen lie-

gen, treten ventrolateral angelegte Doppellinien überhaupt nicht auf. Im Fall von *Cheiloceras pompeckji* und *Cheiloceras sacculum* fehlen laterale Doppellinien, wenn ventrale, deutlich eingebuchtete Präseptalfelder erhalten sind. Nicht eindeutig konnten art- bzw. gattungsspezifische Mustertypen ermittelt werden. Die beiden Mustergruppen, Linien- und Feldstrukturen, sind nach einem einheitlichen Grundmuster angelegt, welches gattungsübergreifend beibehalten wird.

Ein weiterer Aspekt hinsichtlich der phylogenetischen Beziehungen der beiden Goniatiten-Familien zeichnete sich ebenfalls im Rahmen dieser Analyse ab. In der Familie der Tornoceratidae kann man zwei verschiedene Linienmuster, Doppellinien und Spirallinien, voneinander abgrenzen. Bei den Cheiloceratidae sind diese Muster auf die Spirallinien-Struktur reduziert. Möglicherweise ist eine der beiden Gattungen *Aulatornoceras* oder *Phoenixites* das Taxon für die Entwicklung der Cheiloceratidae aus den Tornoceratidae. Beide Gattungen weisen einen Gehäuseindex auf, der relativ nahe an dem der Cheiloceratidae liegt und sie zeigen eine gute Übereinstimmung in der Form der Spirallinienstrukturen (Kap. 2.7.1).

#### Ammoniten

Es gilt auch bei mesozoischen Ammonoideen, daß ein Muster-Grundtyp immer beibehalten wird (z.B. Doppellinie, Nabelstruktur, Siphonstruktur, Externband, Präseptalfeld) und daß einige Musterelemente auf gattungsspezifische Art und Weise im Detail modifiziert auftreten, beziehungsweise innerhalb einer Gattung völlig fehlen können. Vor allem die Lage der Doppellinien-Struktur scheint bei Ammoniten zum Teil vom Windungsquerschnitt abhängig zu sein. Doch sind Abweichungen möglich, was bei *Quenstedtoceras* im folgenden deutlich wird. Bei *Hecticoceras* sind die ventralen und dorsolateralen Fleckenstrukturen in der Wohnkammer deutlich modifiziert entwickelt.

*Quenstedtoceras* fehlen Präseptalstrukturen wie laterale Präseptalfelder und Präseptallinien. Dafür ist eine markante, ausschließlich laterale Doppellinien-Struktur in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon ausgebildet. Der Bereich zwischen den Linien auf dem Phragmokon ist leicht gedunkelt und eine markante Schleppestreifung ist im Bereich zwischen beiden Linien in der Wohnkammer ausgebildet. Bei *Fuciniceras*, dessen Gehäuseindices zwischen 2,4 und 2,7 liegen (breiter, rundlicher Windungsquerschnitt), sind ausschließlich typische kurze, ventrolateral angelegte Doppellinien ausgebildet. *Amaltheus* stellt sich schließlich als eine Gattung dar, in der alle Musterelemente vertreten sind, wobei sich besonders die Doppellinien-

Struktur als sehr variabel in ihrer Anlage in der Wohnkammer erwiesen hat. Innerhalb dieser Gattung kann die Doppellinie lateral und auch ventrolateral angelegt sein. Die ventrolaterale Lage der Doppellinie ist innerhalb dieser Gattung auf Gehäuse mit niedrigen Gehäuseindices, also breiteren Windungsquerschnitten beschränkt (2,4 - 3). Die laterale Doppellinie ist sogar manchmal auf dem Phragmokon fortgesetzt erhalten, jedoch nicht in derart markanter Form wie bei *Quenstedtoceras*. Ist sie ventrolateral angelegt, so reicht sie nur kurz in die Wohnkammer hinein und ähnelt einem ovalen Fleck wie bei *Fuciniceras*. Auffällig ist, daß im Bereich der Indices zwischen 2,4 und 3 bei *Quenstedtoceras* nur laterale Doppellinien entwickelt sind. Bei *Hoffatia* steht die Lage der Doppellinie eindeutig in Beziehung zur Gehäuseform. Ein breitmündiger Gehäusotyp mit longidomer Wohnkammer (GI: 1,12 - 1,27) zeigt ausschließlich ventrolaterale Doppellinien.

Abschließend ist also festzustellen, daß ein funktionsmorphologischer Zusammenhang zwischen Fleckenmustern und Gehäuseform bei Ammoniten besteht. Die Abweichungen in der Verteilung einiger Muster an bestimmten Stellen in der Wohnkammer, die zum Teil im Zusammenhang mit der Gehäusemorphologie stehen, modifizierte einzelne Musterelemente oder die Reduktion einzelner Elemente könnten auf eine Anpassung an eine spezialisierte Lebensweise hindeuten.

#### 2.6 Ontogenetische Veränderungen der Fleckenmuster

Schon während erster Studien an Steinkernen von adulten und juvenilen Exemplaren deutete sich an, daß das Auftreten bestimmter Mustertypen bei *Amaltheus* mit unterschiedlichen Wachstumsstadien des Gehäuses verknüpft sein könnte, bei *Fuciniceras* dagegen die Muster bei juvenilen und adulten Exemplaren gleichartig ausgebildet sind (Richter, 1992). Diese Annahmen sollten anhand der folgenden statistischen Auswertungen bestätigt und präzisiert werden.

Für die Analyse wurden zwei Arten der Gattung *Fuciniceras*, *Amaltheus* sp. und *Quenstedtoceras* sp. ausgewählt. Alle Arten enthalten neben Steinkernen mit einem Gehäusedurchmesser größer 1 cm auch eine größere Anzahl juveniler Exemplare mit einer Gehäusegröße ab 0,3 cm im Durchmesser. In die Analyse wurden nur vollständige Steinkerne, keine Windungsbruchstücke, mit und ohne Wohnkammer-Erhaltung einbezogen.

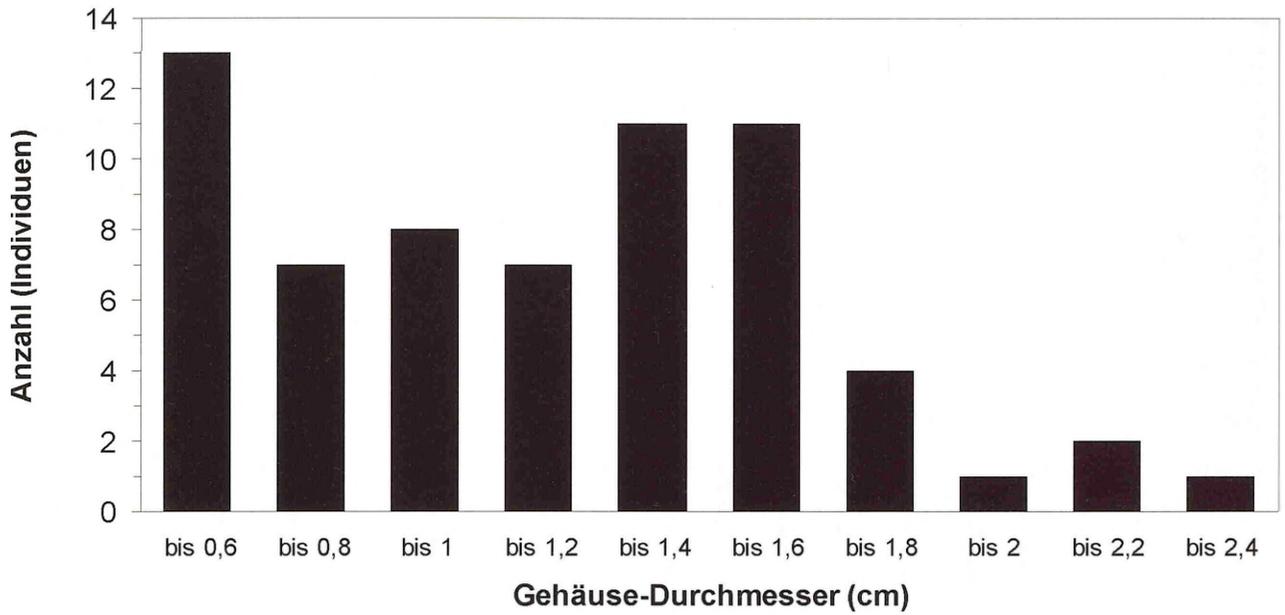


Abb. 12 - Verteilung der adulten Individuen mit Septendrängung (Mikroconche) von *Amaltheus* auf die unterschiedlichen Gehäuse-Durchmesser (n = 68).

Fig. 12 - Distribution to different shell diameters of adult specimens (microconchs showing septal approximation) of *Amaltheus* (n = 68).



Abb.13 - Auftreten von Fleckenmuster bei Mikroconchen (mit Septendrängung) und juvenilen Makroconchen der Gattung *Amaltheus* (n = 235).

Fig. 13 - Appearance of attachment structure patterns on microconchs (with septal approximation) and juvenile macroconchs of *Amaltheus* (n = 235).

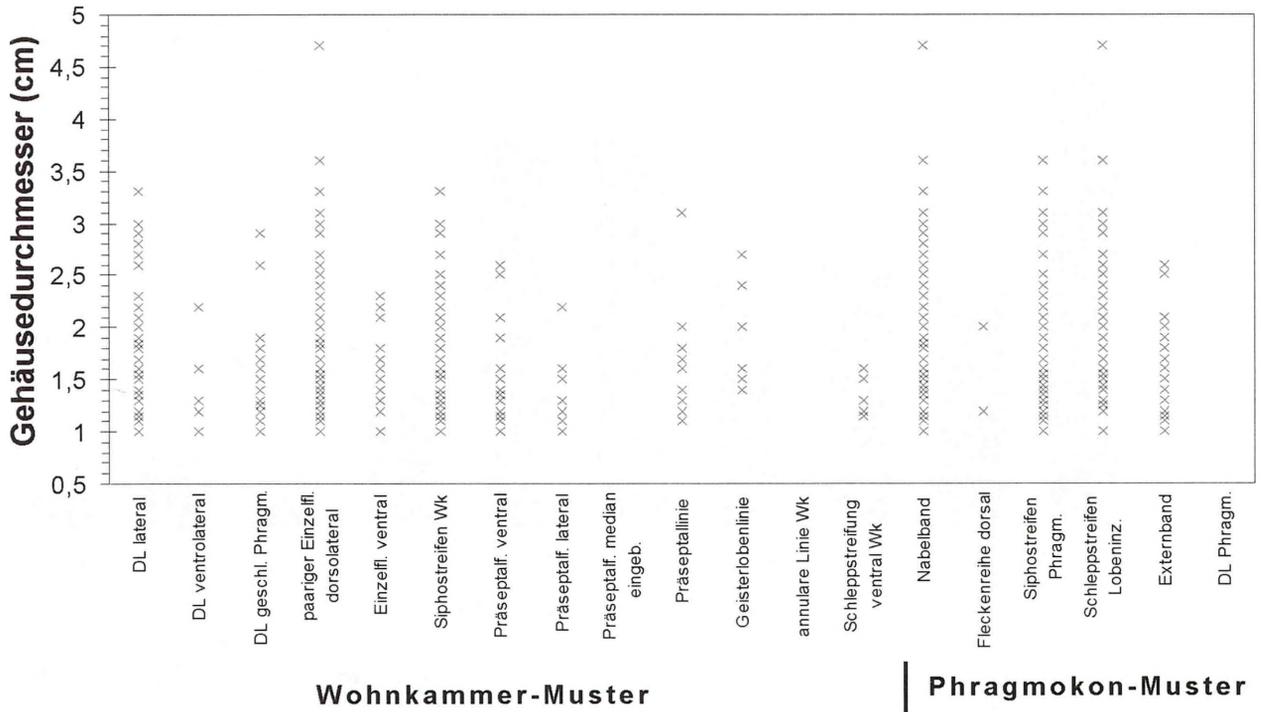


Abb. 14 - Auftreten von Fleckenmuster bei Mikroconchen (mit Septendrängung) und juvenilen Makroconchen der Gattung *Amaltheus* (n = 254).

Fig. 14 - Appearance of attachment structure patterns on microconchs (with septal approximation) and juvenile macroconchs of *Amaltheus* (n = 254).

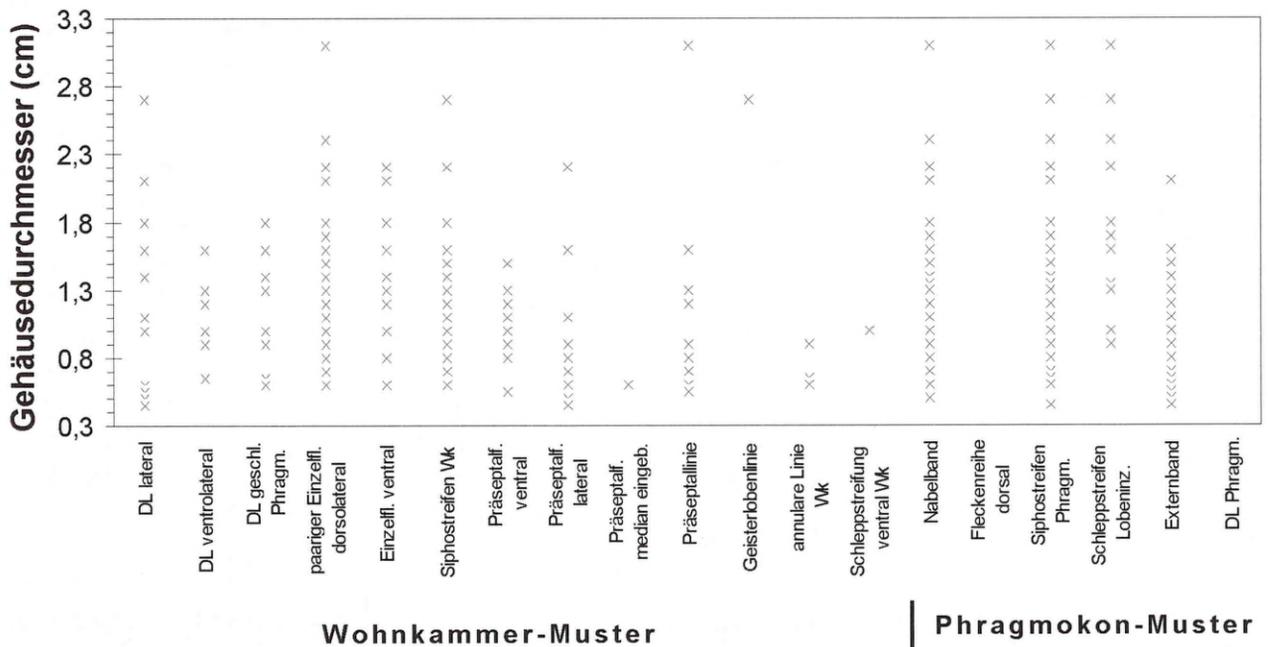


Abb. 15 - Auftreten von Fleckenmustern bei adulten Individuen mit Septendrängung (Mikroconche) der Gattung *Amaltheus* (n = 68).

Fig. 15 - Appearance of attachment structure patterns on adult specimens (with septal approximation) of *Amaltheus* (n = 68).

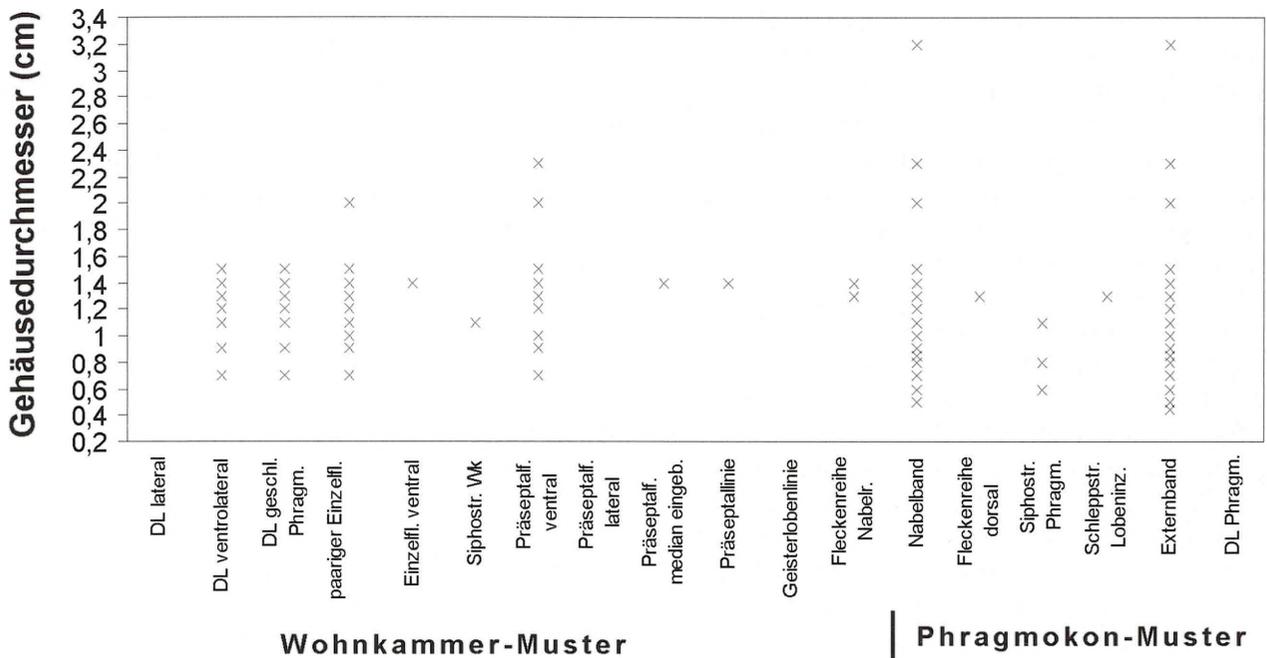


Abb. 16 - Auftreten von Fleckenmustern bei unterschiedlichen ontogenetischen Stadien von *Fuciniceras* (n = 45).

Fig. 16 - Appearance of attachment structure patterns on different ontogenetic stages of *Fuciniceras* (n = 45).

### 2.6.1 *Amaltheus*

Unter den 489 ausgewählten Exemplaren mit erhaltener Wohnkammer befanden sich 68 adulte Exemplare mit Septendrängung. Bei der Überprüfung der Verteilung der adulten Individuen auf die unterschiedlichen Gehäuse-Durchmesser ergaben sich zwei Maxima bei 0,5 cm und bei 1,6 cm (Säulendiagramm, Abb.12). Diese Verteilung deutet entweder auf zwei unterschiedliche Arten mikroconcher Amaltheen oder auf ein unterschiedliches Einsetzen des Adultstadiums innerhalb einer Art hin (vgl. Abb.15). Da eine artliche Bestimmung vor allem der kleinen Steinkerne unter 1 cm Durchmesser unsicher ist, wurde *Amaltheus* sp. in der weiteren Auswertung als eine Art betrachtet, in der Mikroconche mit Septendrängung neben juvenilen Makroconchen ohne Septendrängung enthalten sind.

In drei getrennten Diagrammen wurden jeweils zusammen für adulte Mikroconche und juvenile Makroconche getrennt nach Gehäuse-Durchmessern von 0,3 - 0,9 cm und von 1 - 4,7 cm und für alle adulten Individuen (Mikroconche) insgesamt die verschiedenen Muster (x-Achse) gegen die Gehäuse-Durchmesser (y-Achse) aufgetragen (Abb.13, 14, 15).

Aus Abbildung 13 wird ersichtlich, daß innerhalb der Gruppe von 0,3 - 0,9 cm (Mikroconche mit Septendrängung und juvenile Makroconche ohne Septen-

drängung) schon ab einem Durchmesser von 0,3 cm ein Nabelband und paarige dorsolaterale Einzelflecken, ein Externband und ein ventrales Präseptalfeld, zum Teil noch zusätzlich median eingebuchtet angelegt wurden, auftreten. Ab 0,45 cm Durchmesser treten dann zusätzlich eine laterale Doppellinie, ein laterales Präseptalfeld oder eine Präseptallinie und ein Siphostreifen auf. Diese ontogenetisch früh auftretenden Musterelemente waren vermutlich auch schon bei kleineren Durchmessern entwickelt, sie sind bei dieser Größenordnung nur nicht mehr erhalten. Die Doppellinien können also schon bei kleinen Durchmessern ab 0,5 cm zusätzlich zum Phragmokon hin geschlossenen oder ventrolateral in der Wohnkammer angelegt sein. Eine charakteristische Struktur für diese Größenordnung stellt die annulare Linie, im vorderen Teil der Wohnkammer angelegt, dar. Diese Struktur tritt nur bis zu einem Durchmesser von 0,9 cm auf und setzt dann aus. Median eingebuchtete ventrale und laterale Präseptalfelder treten ebenfalls nur in einem Größenbereich von 0,3 cm bis 0,9 cm auf. Ab 0,9 cm setzt erstmals eine Schleppstreifung an den Lobeninzisionen ein, da ab dieser Größe die Verfallung der Septen deutlich zunimmt (Kap. 3.2.2).

Innerhalb der Gruppe von 1 - 4,7 cm Gehäuse-Durchmesser (Mikroconche mit Septendrängung und juvenile Makroconche ohne Septendrängung), dargestellt in Abbildung 14, fehlen dann die charakteristischen

Juvenilmuster: eine annulare Linie am Vorderrand der Wohnkammer und median eingebuchtete Präseptalfelder. Alle anderen Musterelemente treten in unterschiedlicher Häufigkeit, aber für alle aufgetragenen Durchmesser durchgehend, auf. Einige Muster, wie die dorsale Fleckenreihe, Geisterlobenlinien, die Doppellinie auf dem Phragmokon und eine Schleppstreifung auf der Ventralseite der Wohnkammer sind Strukturen, die im allgemeinen nur selten überliefert oder auf den ersten Blick nicht einzusehen sind, wie z. B. die dorsale Fleckenreihe. Da in dieser Analyse keine Windungsbruchstücke einbezogen wurden, mußten einige Steinkerne aufgebrochen werden, um die dorsalen Strukturen aufzunehmen. Eindeutig belegt werden konnte, daß Siphostreifen und Externband sowohl bei juvenilen, als auch bei adulten Individuen nebeneinander auftreten können. Externbänder sind nicht ausschließlich bei Jugendformen entwickelt und werden nicht im Laufe des Wachstums durch einen Siphostreifen ersetzt (Richter & Fischer, 1992).

Aus Abbildung 15 wird ersichtlich, daß es sich um zwei Gruppen von adulten Mikroconchen handelt. Bei kleinen, ontogenetisch jungen Mikroconchen in der Größenordnung zwischen 0,45 - 0,9 cm treten noch die typischen juvenilen Musterelemente wie eine annulare Linie und ein median eingebuchtetes laterales Präseptalfeld auf. Bei größeren, ontogenetisch älteren Mikroconchen, deren Gehäuse-Durchmesser über 0,9 cm liegen, treten dagegen keine juvenilen Fleckmuster mehr auf.

### 2.6.2 *Fuciniceras*

Für die Analyse dieser Gattung wurden 45 Exemplare mit und ohne erhaltener Wohnkammer betrachtet. Die Gehäuse-Durchmesser liegen bei Werten von 0,45 cm bis 3,2 cm.

Aus Abbildung 16 wird ersichtlich, daß schon früh in der Entwicklung ab 0,45 cm basale Musterelemente wie ein Nabelband und dorsolaterale Einzelflecken, ein Externband und ein ventrales Präseptalfeld entwickelt wurden. Ein Siphostreifen war vermutlich ebenfalls früh ausgebildet, er tritt allerdings bei *Fuciniceras* nur relativ selten auf, wofür eine schlechtere Erhaltungsfähigkeit dieses Musters im Gegensatz zu den anderen Strukturen verantwortlich sein kann. Eine Schleppstreifung an den Lobeninzeptionen tritt, im Vergleich mit anderen untersuchten Gattungen, ebenso selten wie der Siphostreifen auf. Dafür ist häufig eine mangelhafte Erhaltung der Flecken auf manchen Steinkernen verantwortlich. Ab einem Durchmesser von 0,7 cm tritt dann eine zum Phragmokon und zur Mündung geschlossene Doppellinien-Struktur auf. Diese Struktur

muß aber auch schon bei kleineren Exemplaren vorhanden gewesen sein, da schon bei 0,45 cm Durchmesser ein Externband auftritt, das von einer Anlage einer Ventralstruktur in vorhergehenden, ehemaligen Wohnkammerabschnitten zeugt. Von *Fuciniceras* lagen nur sehr wenige Exemplare mit Durchmessern unter 0,6 cm vor. Die Möglichkeit, alle Strukturelemente zu erfassen, ist bei wenigen Exemplaren nur noch relativ gering.

### 2.6.3 *Quenstedtoceras*

Für die Untersuchung wurden 188 Exemplare mit und ohne Wohnkammern ausgewählt. Ihre Gehäuse-Durchmesser liegen bei Werten von 0,3 cm bis 2,9 cm.

Abbildung 17 zeigt, daß für *Quenstedtoceras* sp. eine laterale Doppellinie in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon, ein Externband und ein ventrales Präseptalfeld, ein Nabelband und paarige dorsolaterale Einzelflecken, ein Siphostreifen in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon und Schleppstreifen an den Lobeninzeptionen die Hauptmusterelemente darstellen, die ab 0,5 cm Durchmesser auftreten. Lediglich das Nabelband und Schleppstreifung an den Lobeninzeptionen können schon ab 0,3 cm Durchmesser auftreten. An dem charakteristischen Musterelement, der lateralen Doppellinie in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon kann die Änderung der Strukturen im Laufe des Wachstums am deutlichsten beobachtet werden. Sie wird in einem Größenstadium von 0,5 - 0,8 cm schmal angelegt und im Laufe des Wachstums kontinuierlich verbreitert, das Externband wird im gleichen Maße verschmälert (Kap. 2.4.3).

In Abbildung 18 wurde deshalb nur noch die Entwicklung der Doppellinien-Struktur betrachtet. Es wurden die Septen vom Protoconch aus bis zu dem Punkt gezählt, an dem die neu angelegte Doppellinie zu erkennen ist. Auf der x-Achse ist diese Septenzahl, die das Einsetzen der Doppellinie markiert, gegen die Individuenzahl auf der y-Achse aufgetragen. Betrachtet wurden 57 Exemplare, bei denen der Nabelbereich und die Doppellinie erhalten waren. Es zeigte sich, daß das Einsetzen der Doppellinie zwischen Septenzahlen von 35 bis 52 variiert. In einem Ausnahmefall setzte die Doppellinie erst nach 65 Septen ein. Das entspricht einer durchschnittlichen Anzahl von 45 Septen bis zum Auftreten der Doppellinie.

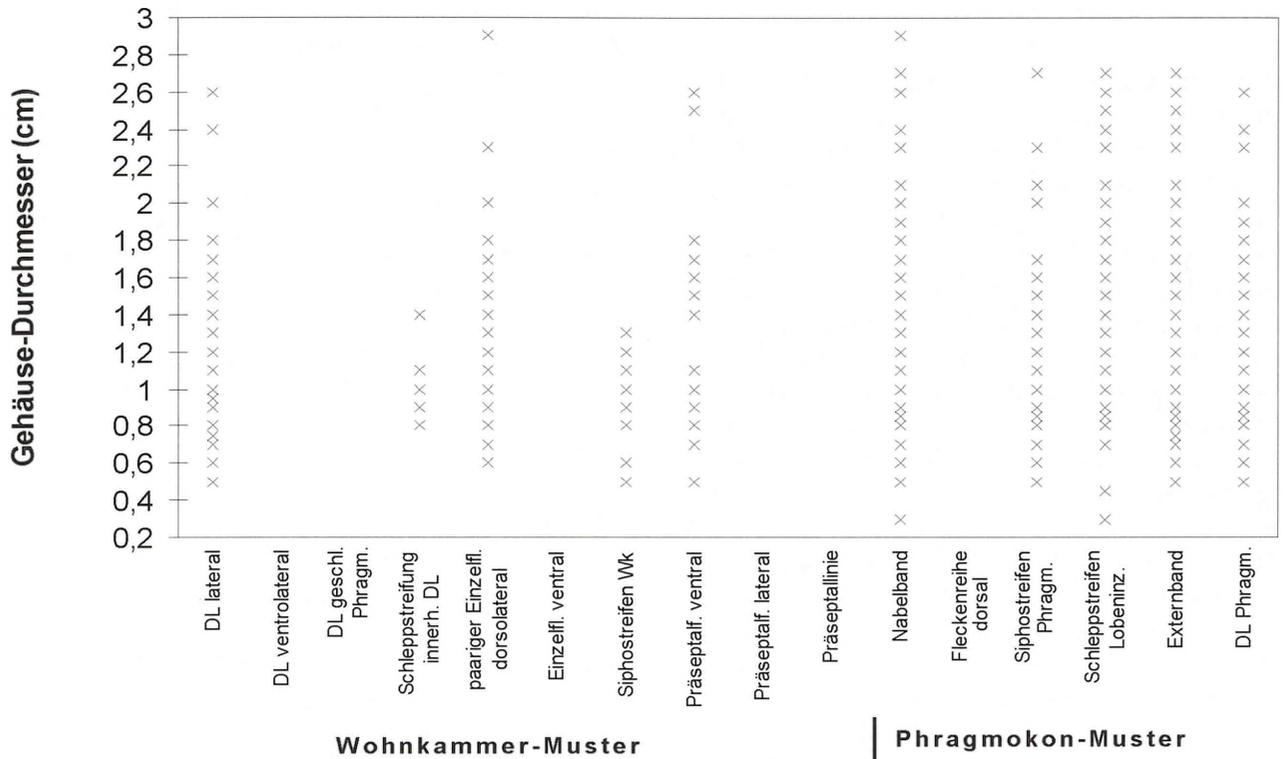


Abb. 17 - Auftreten von Fleckenmustern bei unterschiedlichen ontogenetischen Stadien von *Quenstedtoceras* (n = 188).

Fig. 17 - Appearance of attachment structure patterns on different ontogenetic stages of *Quenstedtoceras* (n = 188).

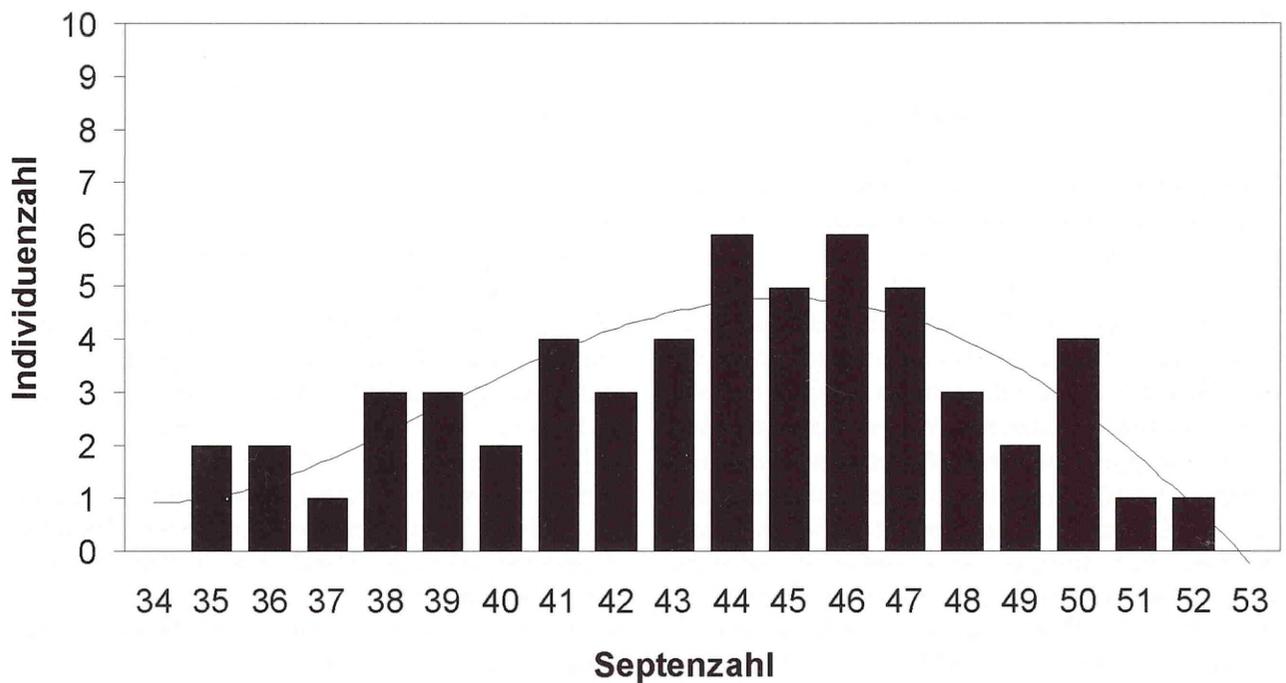


Abb. 18 - Die neue Anlage einer Doppellinien-Struktur in Bezug zur Gehäusegröße, ausgedrückt durch die Septenzahl (n = 57).

Fig. 18 - The appearance of a double line structure in relation to shell size, represented by numbers of septa (n = 57).

### 2.6.4 Zusammenfassung

Für *Amaltheus* sp. konnten charakteristische Muster, die nur bei Jugendstadien auftreten, wie eine annulare Linie im vorderen Teil der Wohnkammer und median eingebuchtete Präseptalfelder belegt werden. Eine Schleppstreifung an den Lobenzisionen tritt dagegen erst ab einer Größe von 0,9 cm auf und markiert damit den zunehmenden Grad der Septenverfaltung während des Wachstums des Gehäuses (Kap. 3.2.2). Ein Externband und ein Siphostreifen treten bei juvenilen und adulten Exemplaren gleichermaßen nebeneinander auf. Die Annahme, daß das für Jugendstadien typische Externband durch einen Siphostreifen während des Wachstums ersetzt wird (Richter, 1992, Richter & Fischer, 1992), konnte nicht bestätigt werden (Taf. 11, Fig. 4, 4A). Bei kleinen 0,3 cm messenden Exemplaren sind schon ein Externband und ein median eingebuchtetes ventrales und laterales Präseptalfeld und ein Nabelband entwickelt. Ab einer Größe von 0,45 cm sind dann neben den median eingebuchteten, ventralen und lateralen Präseptalfeldern auch sehr breit angelegte, laterale Doppellinien entwickelt. Die zusätzliche Anlage der Doppellinien kann auf einen Wechsel von einer passiv-planktonischen zur aktiv schwimmenden Lebensweise hindeuten (Kap. 4.3). Bei *Amaltheus* sind die typischen juvenilen Strukturen ebenfalls bei adulten Mikroconchen mit Gehäuse-Durchmessern von 0,45 - 0,9 cm zu beobachten und könnten Anzeichen für Neotenie oder Mikrogerontie sein (vgl. Hölder, 1952; Vogel, 1959). Die eingebuchteten Präseptalfelder, die bei juvenilen Amaltheen häufig auftreten, sind zuvor nur bei Goniatiten beobachtet worden. Diese Struktur stellt möglicherweise ein von "Vorfahren" ererbtes, ursprüngliches Merkmal dar und könnte auf die evolutiven Zusammenhänge zwischen paläozoischen Ammonoideen und Ammoniten hindeuten.

Für *Quenstedtoceras* sp. konnte ebenfalls eine markante Veränderung der Strukturen im Laufe des Wachstums belegt werden. Eine laterale Doppellinie wird zusätzlich zu früh angelegten Mustern wie dem Nabelband, Schleppstreifung an den Lobenzisionen (die bei *Quenstedtoceras* im Gegensatz zu *Amaltheus* schon bei einer Größe von 0,3 cm auftritt) und dem Externband angelegt. Dabei ist die Neuanlage dieser Struktur nicht auf eine bestimmte Gehäusegröße festgelegt. Anhand einer Septenzählung zeigte sich ein variables Einsetzen der Doppellinie zwischen 35 und 52 Septen (Mittelwert 45). Vermutlich wird die Ausbildung dieser neuen Struktur durch äußere Einflüsse mitgesteuert, zum Beispiel durch einen Wechsel der Lebensweise am Ende des Juvenilstadiums und zu Beginn eines subadulten Stadiums oder durch einen Wechsel in einen anderen Lebensraum. Durch den Erwerb einer zu-

sätzlichen paarigen Lateralstruktur ist ein Wechsel von passivem Schweben zum aktiven Rückstoßschwimmen vorstellbar (Kap. 4.3).

Für *Fuciniceras* konnte hingegen gezeigt werden, daß die im juvenilen Stadium angelegten Musterelemente während des Wachstums nicht mehr verändert werden. Über Jugendstadien mit einer Größe unter 0,45 cm können keine Aussagen gemacht werden, da diese Größenstadien fehlen. Vermutlich macht *Fuciniceras* aber keine so einschneidende Veränderung der Lebensweise während des Wachstums durch, wie beispielsweise für *Quenstedtoceras* belegt werden konnte (Kap. 4.3).

## 2.7 Fleckenmuster und Phylogenie der Ammoniten

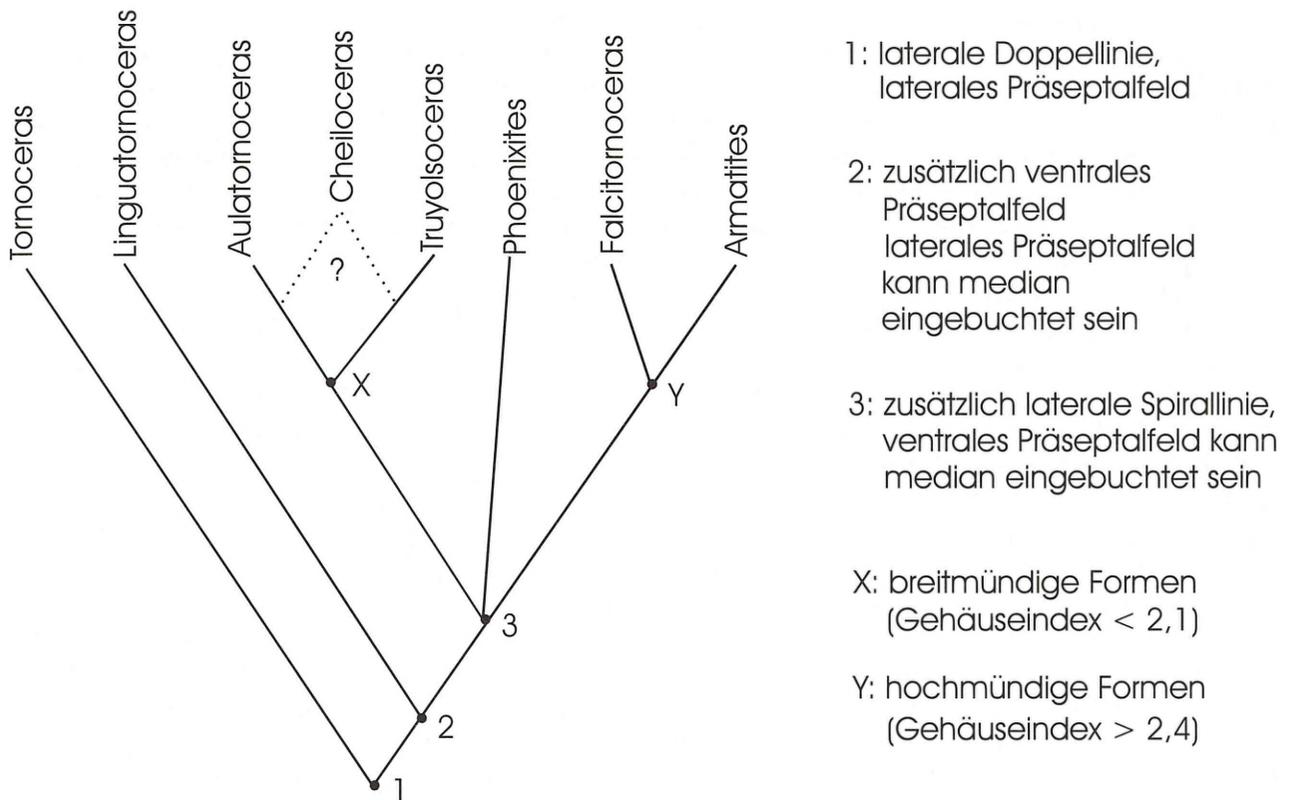
Nach der qualitativen und quantitativen Auswertung der Fleckenmuster und deren spezifischen Verteilung, soll überprüft werden, ob anhand der beobachteten Fleckenmuster Verwandtschaftsbeziehungen für Tornoceratidae und Cheiloceratidae abgeleitet werden können. Die folgenden Ausführungen sollen lediglich eine hierarchische Einteilung der beobachteten Musterverteilungen darstellen, die auf Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den unterschiedlichen Gattungen hindeuten könnten. Die möglichen Zusammenhänge auf der Grundlage der Fleckenmuster, die als Merkmale betrachtet werden, sind in einem Dendrogramm (Abb. 19) bildlich dargestellt. Das Dendrogramm entspricht jedoch keinem errechnetem Kladogramm im Sinne einer phylogenetischen Analyse, sondern wurde von Hand erstellt.

### 2.7.1 Tornoceratidae

Aus Abbildung 5, Kapitel 2.5.1, in der die Musterverteilungen der Goniatiten in Beziehung zur Gehäuseform dargestellt werden, ergeben sich folgende Zusammenhänge:

Die Grundannahme für das Dendrogramm basiert auf folgenden plesiomorphen Merkmalen: Laterale Doppellinie, laterales Präseptalfeld (1. Knotenpunkt). Diese Strukturen stellen den Grundzustand dar. Alle anderen beobachteten Muster werden als Ableitungen (Apomorphien) betrachtet.

Die Gattung *Tornoceras* repräsentiert somit den Grundzustand ohne weitere Ableitungen, entsprechend dem Ausgangspunkt der Entwicklung. Am 2. Knotenpunkt erfolgt eine Aufspaltung in zwei Gruppen. Eine Gruppe zu der *Linguatornoceras* gehört, die eine laterale



**Abb. 19** - Schematische Darstellung der möglichen Verwandtschaftsbeziehungen bei Tornoceratiden, abgeleitet von den beobachteten Fleckenmustern und den Gehäuseindices.

**Fig. 19** - Sketch of possible relationships within the Tornoceratidae, derived from observed attachment structure patterns and shell indices.

Doppellinie und laterale sowie ventrale Präseptalfelder besitzt, wobei das laterale Präseptalfeld median eingebuchtet sein kann. Eine zweite Gruppe, zu der *Aulatornoceras* und *Truysoceras*, *Phoenixites*, *Falcitornoceras* und *Armatites* gehören, zeigen an Knotenpunkt 3 zusätzlich eine laterale Spirallinie auf und die ventralen Präseptalfelder können dann auch median eingebuchtet sein. Die laterale Doppellinie ist reduziert. An den Knotenpunkten X und Y spalten sich unterschiedliche Gehäusetypen voneinander ab. Knotenpunkt X entspricht breitmündigen Formen mit einem Gehäuseindex < 2,1, Knotenpunkt Y entspricht hochmündigen Formen mit einem Gehäuseindex > 2,4. Zu den hochmündigeren Gehäusetypen gehören die Gattungen *Falcitornoceras*, *Phoenixites* (adulte Exemplare) und *Armatites*, zu den breitmündigeren die Gattungen *Aulatornoceras*, *Truysoceras* und juvenile Exemplare von *Phoenixites*. Die Gattung *Armatites* repräsentiert entsprechend das abgeleitete Endglied der Entwicklungsreihe. Die Gattungen *Polonoceras* und *Crassatornoceras* können bei dieser Betrachtung nicht mit einbezogen werden, da die wenigen Exemplare dieser Gattungen erhaltungsbedingt nur wenig aussagekräftige Merkmale zeigen.

Für die Tornoceratidae wurde von Becker (1993) folgende Einteilung aufgestellt:

- der Tribus Tornoceratini, zu dem die Gattungen *Tornoceras*, *Linguatornoceras* und *Crassatornoceras* zählen,
- der Tribus Aulatornoceratini, zu dem die Gattungen *Aulatornoceras*, *Truysoceras* und *Armatites* zählen und
- der Tribus Falcitornoceratini, zu dem die Gattungen *Falcitornoceras* und *Phoenixites* zählen.

Die entsprechenden Verwandtschaftsbeziehungen sind dann von Becker (1995) anhand relevanter Gehäusemerkmale (Wohnkammerlänge, Windungsquerschnitt, Berippung, Septenbau, Involution, Schalendicke, Ornamentierung und Mündungsgestalt) und der stratigraphischen Verbreitung der verschiedenen Arten ermittelt worden. Demnach sind *Tornoceras* und *Linguatornoceras* eng miteinander verwandt, was sich auch in der Ähnlichkeit der Ansatzstrukturen widerspiegelt. *Aulatornoceras* stellt den Ausgangspunkt der Entwicklung zu *Truysoceras* und *Armatites* dar. Die Ansatzmuster von *Aulatornoceras* und *Armatites* sind sich sehr ähnlich, die Strukturen von *Truysoceras* weichen im Detail dagegen etwas von denen der beiden anderen Gattungen ab. Nach dem ermittelten Gehäuse-

index ( $<2,1$ ) muß diese Gattung jedoch in die Gruppe zu *Aulatormoceras* gestellt werden. *Armatites* zeigt ähnliche Ansatzstrukturen wie *Aulatormoceras*, der ermittelte Gehäuseindex für *Armatites* liegt jedoch über 2,4, im Bereich von schmalen, hochmündigen Gehäuseformen. Deshalb steht *Armatites* am Außenrand des Dendrogramms, etwas abgesetzt von *Aulatormoceras* und *Truyoloceras*, als Endglied dieser Entwicklungsreihe. *Phoenixites* und *Falcitormoceras* sind eng miteinander verwandt, worauf ebenfalls die Ähnlichkeit ihrer Ansatzmuster hindeutet. Die möglichen Verwandtschaftsbeziehungen, die in dem Dendrogramm (Abb. 19) auf der Grundlage der beobachteten Strukturen dargestellt sind, entsprechen den von Becker (1995) dargelegten Verwandtschaftsverhältnisse für die Familie der Tornoceratidae. Die ermittelten Ansatzstrukturen liefern in diesem Fall zusätzliche relevante Merkmale, die für phylogenetische Fragen genutzt werden können.

Durch die Berücksichtigung der Gehäuseform als zusätzliches Merkmal ist es möglich, auch die Gattung *Cheiloceras*, deren Ursprung in der Familie der Tornoceratidae liegt, in diesem Zusammenhang zu betrachten. Nach den beobachteten Strukturen und der Gehäuseindices von *Cheiloceras*, die dem Diagramm (Abb. 6) zu entnehmen sind, wäre diese Gattung dann am wahrscheinlichsten aus der Gruppe der relativ breitmündigen Formen mit *Aulatormoceras* und *Truyoloceras* abzuleiten. Bei *Cheiloceras* ist als charakteristisches Merkmal nur noch eine laterale Spirallinie entwickelt, laterale Doppellinien fehlen. Laterale und ventrale Präseptalfelder, die auch median eingebuchtet sein können, sind ebenfalls vorhanden. Die Gehäuseindices dieser Gattung liegen alle im Bereich  $<2$ , also bei den breitmündigen Formen. Nach Becker (mündl. Mitteilung) würde der Ursprung der Cheiloceraten nach den Gehäusemerkmalen und der Suturform allerdings auf die Gattung *Crassotormoceras* zurückgehen. Diese Gattung ist von Becker (1993) zusammen mit *Tornoceras* und *Linguatormoceras* in einem Tribus vereint worden. Die typischen Merkmale innerhalb dieser Gruppe bestehen allerdings ausschließlich aus lateralen Doppellinien. Die Cheiloceraten zeigen dagegen ausschließlich laterale Spirallinien. Aufgrund der Ähnlichkeit der beobachteten Ansatzstrukturen wäre dann die Gattung *Aulatormoceras* bevorzugt als Ursprung der Cheiloceraten zu betrachten.

### 2.7.2 Ammoniten

Aufgrund einer markanten Ventralstruktur, die bei der Gattung *Oedania* und der Gattung *Hecticoceras* in Form einer kleinen ovalen Erhebung im hinteren Teil der Wohnkammer zu beobachten ist, deutet sich bei

den Familien der Graphoceratidae und der Oppeliidae ebenfalls eine mögliche Verwandtschaftsbeziehung an. Donovan et al. (1981) stellen in Abb. 20 die Verwandtschaftsbeziehungen von jurassischen Ammonitina dar. Dabei existiert noch keine genaue Festlegung bezüglich der Abstammung der Über-Familie der Haplocerataceae, zu der auch die Familie der Oppeliidae gestellt wird. Postuliert wird eine Entwicklung aus den Phymatoceratidae, die sich aus den Hildoceratidae ableitet und die die Ausgangsfamilie für die Graphoceratidae darstellt. Mit der Einbeziehung der beobachteten Fleckenstrukturen könnten diese Annahmen unterstützt werden. Da aber bei keiner anderen verwandten Familie, wie zum Beispiel die Sonniniidae, eine solche Musterausbildung beobachtet wurde, könnte dies auch darauf hindeuten, daß die Abstammung der Oppeliidae nicht von den Phymatoceratidae, sondern direkt von den Graphoceratidae erfolgte. Um jedoch fundierte Aussagen über diese Zusammenhänge machen zu können, müßte man entsprechend mehr Material aus verwandtschaftlich benachbarten Familien untersuchen. Im Rahmen dieser Arbeit können lediglich Hinweise zu phylogenetischen Fragen geliefert werden.

### 2.7.3 Familienspezifische Fleckenmuster bei jurassischen Ammoniten

Innerhalb der Familien der Cardioceratidae und der Hildoceratidae kann man eine große Ähnlichkeit der ausgebildeten Fleckenmuster beobachten. Deutlich werden die Gemeinsamkeiten besonders in der Ausbildung der lateralen bzw. der ventralen Doppellinien-Strukturen. So zeigen die Gattungen *Fucinoceras* und *Arietoceras* relativ schmale, kurze und immer ventral angelegte Doppellinienpaare. Außer den Linienstrukturen sind ein dunkles Externband und ein Nabelband entwickelt. In dem Nabelband sind dann immer direkt vor jedem Septum deutlich geschwärzte dorso-laterale Flecken ausgebildet (vgl. Taf. 4, Fig. 3; Taf. 5, Fig. 2; Taf. 9, Fig. 7, 8; Taf. 11, Fig. 9; Taf. 23, Fig. 1, 7). Diese besondere Form der Doppellinien wurde bei keiner anderen der untersuchten Gattungen beobachtet. Aufgrund der deutlichen Übereinstimmung der Strukturen, sind diese beiden Gattungen zurecht in einer Familie zusammengefaßt.

Das gilt auch für die Familie der Cardioceratidae. Die Gattungen *Quenstedtoceras* und *Cadoceras* zeigen beide außerordentlich markante, laterale Doppellinien-Strukturen, die auch deutlich auf dem Phragmokon zu verfolgen sind (Taf. 22, Fig. 5, 6). Bei beiden Gattungen kann beobachtet werden, daß diese Struktur erst im Laufe des Wachstums zu den anderen, schon früher in der Entwicklung angelegten Mustern, wie ei-

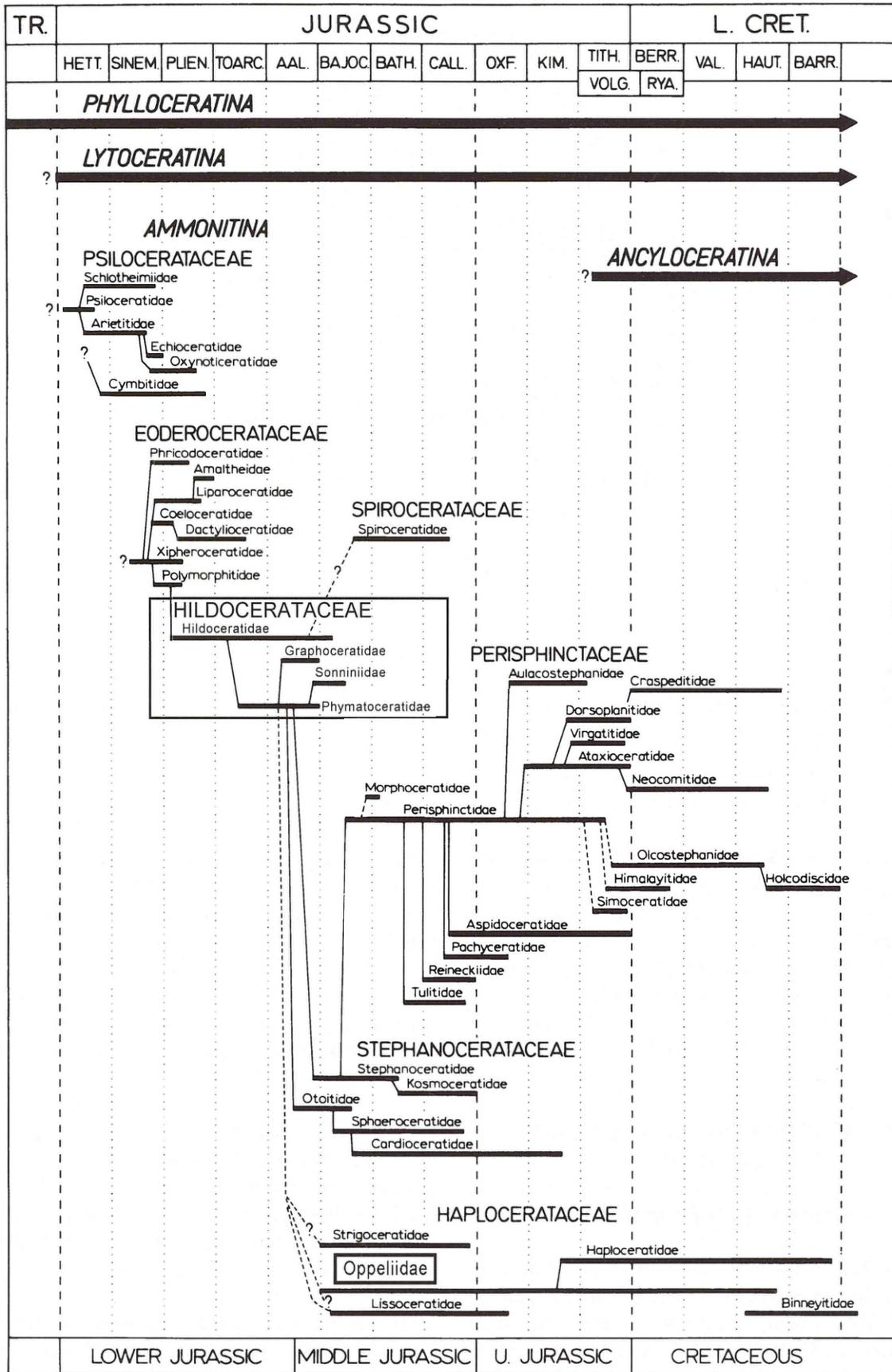
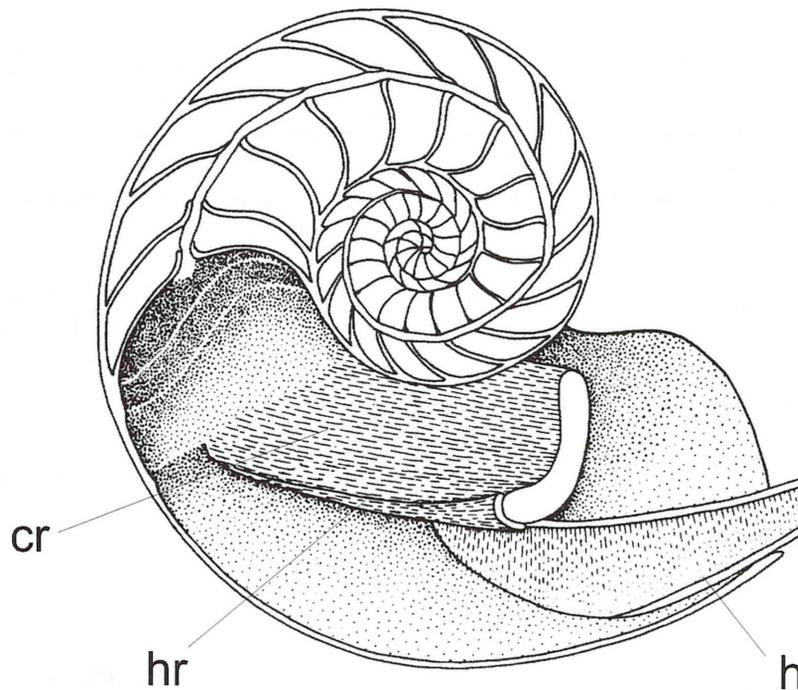


Abb. 20 - Phylogenie der Ammoniten aus dem Jura und der Unter-Kreide auf der Basis von Unterordnungen, Überfamilien und Familien (verändert nach: House & Senior, 1981).

Fig. 20 - Phylogenetic relationships of Jurassic- and Lower Cretaceous ammonites based on suborders, superfamilies and families (modified from House & Senior, 1981).



**Abb. 21** - Schematischer Medianschnitt durch ein Exemplar von *Nautilus*, der den Kopfretraktormuskel (cr), den Trichterretrektormuskel (hr) und den Trichter (h) zeigt (verändert nach: Mutvei, 1964, Fig.2).

**Fig. 21** - Diagrammatic median cross section through a specimen of *Nautilus* showing the cephalic retractor muscle (cr), hyponome retractor muscle (hr) and the hyponome (h) (modified from Mutvei 1964, Fig.2).

nem Externband, einem Siphostreifen und einem Nabelband, angelegt wird. Solche markanten Lateralstrukturen sind nur bei diesen beiden Gattungen zu beobachten (vgl. Taf. 4, Fig. 9; Taf. 11, Fig. 6, 7, 8, 10, 10A; Taf. 19, Fig. 3; Taf. 22, Fig. 1, 2, 3, 4). Wahrscheinlich spiegeln derartige strukturelle Modifikationen Anpassungen an eine spezielle Lebensweise wider.

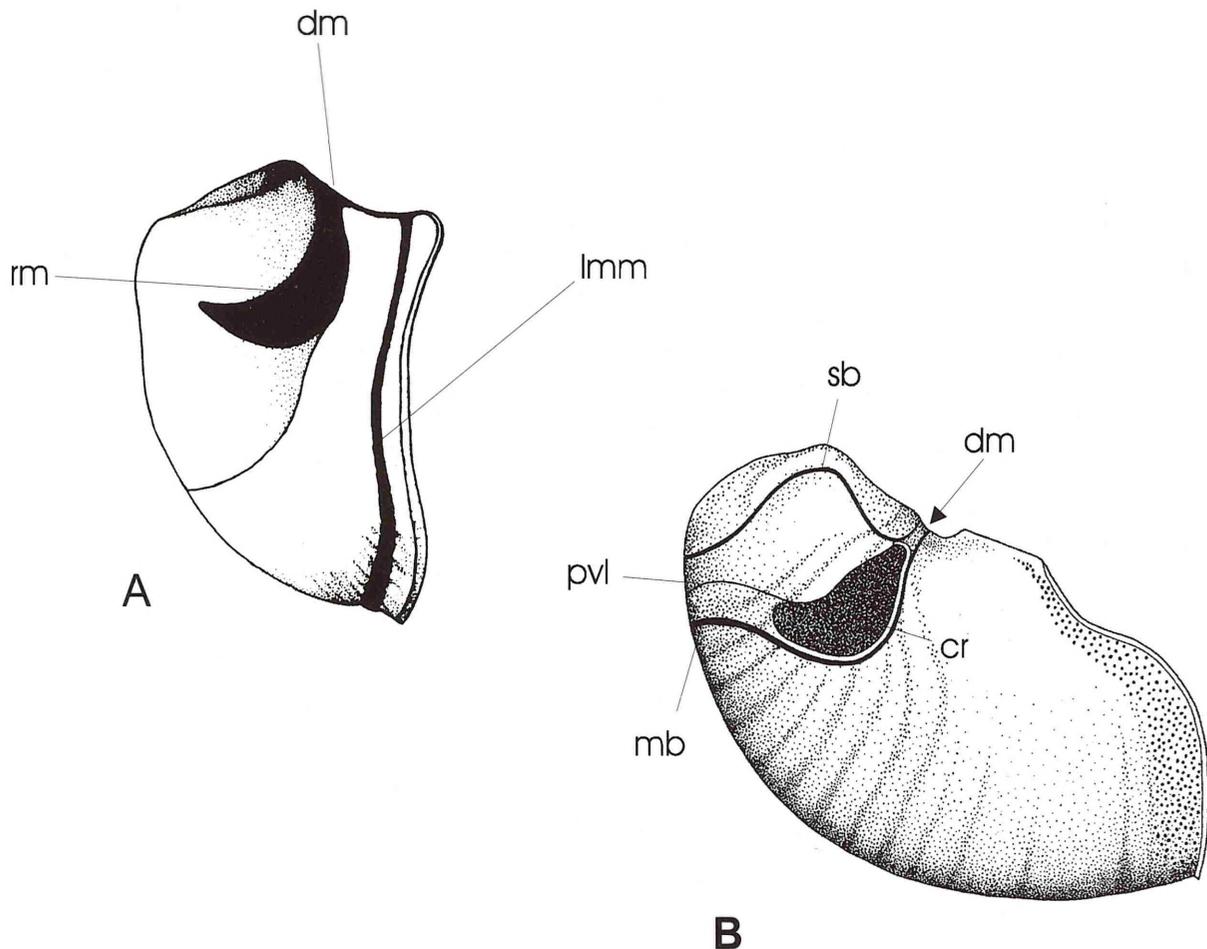
### 3 INTERPRETATION DER FLECKEN-MUSTER

#### 3.1 Gewebeansatz-Strukturen bei *Nautilus*

*Nautilus* besitzt einen paarigen kräftigen Retraktor-Muskel, der am Kopfknochen ansetzt und im hinteren Teil der Wohnkammer an großen halbmondförmigen Flecken an der Gehäusewand festgeheftet ist (cr, Abb. 21). Diese Anheftungsfelder erstrecken sich über den lateralen und dorsolateralen Bereich der Wohnkammer (Mutvei, 1957; Mutvei et al., 1993). Ein zweites Paar kleinerer Trichtermuskeln ist unter den Kopfretraktoren entwickelt. Diese Muskeln hinterlassen keine deutlichen Ansatzmarken auf der Schaleninnenseite, sie sind

in das Feld der Kopfretraktoren integriert (hr, Abb.21). Die kräftigen Kopfretraktormuskeln sind nötig, um einen Rückstoß zu erzeugen (Mutvei, 1964). Diese Muskeln bilden eine Art "Dach" über der Mantelhöhle. Werden sie kontrahiert, wird der gesamte Kopfbereich ruckartig in die Wohnkammer hineingezogen. Das Dach über der Mantelhöhle wird herabgedrückt und das Wasser aus der Mantelhöhle stoßartig durch den Trichter herausgepreßt.

Eine weitere Ansatzstruktur beim rezenten *Nautilus* bildet eine ringförmige (annulare) Zone vor den Ansatzfeldern der Kopfretraktoren. Entlang dieses schmalen Bereiches sind die Längsmuskeln des vorderen Mantels mittels eines Haftbandes mit der Schale fest verbunden (mb, Abb. 22B). Das hintere Weichkörper-Gewebe ist mit einem schmalen septalen Haftband direkt vor dem letzten Septum angeheftet (sb, Abb. 22B). Die beiden Anheftungsbereiche dieser Bänder sind auf der Schalenoberfläche kaum voneinander zu unterscheiden. Diese Zone ('annular elevation' von Mutvei, 1957) ist im Lateralbereich breit, im Dorsalbereich der Wohnkammer dagegen schmal ausgebildet. Die annulare Erhebung wird von einer dünnen prismatischen Schicht auf der Schaleninnenseite gebildet. Das Man-



**Abb. 22** - Schematische Ansicht der Mantel- und Muskelansatzfelder bei *Nautilus*. Frühes embryonales Stadium (A) und adultes Stadium (B). Abkürzungen: dm, Dorsalmuskel; rm, Retraktormuskel; lmm, ringförmiger Abschluß der Längsmuskeln des Mantels; cr, Kopfretraktor; mb, myoadhesives Band des Mantels; sb, myoadhesives Septalband; pvl, pallioviscerales Ligament (verändert nach: Mutvei et al., 1993, Fig.10 B, C).

**Fig. 22** - Diagrammatic lateral views of mantle and muscle attachment areas of *Nautilus*. Early embryonic stage (A) and adult stage (B). Abbreviations: dm, dorsal muscle; rm, retractor muscle; lmm, annular terminus of longitudinal mantle muscles; cr, cephalic retractor muscle; mb, mantle myoadhesive band; sb, septal myoadhesive band; pvl, palliovisceral ligament (modified from Mutvei et al. 1993, Fig.10 B, C).

telgewebe, das dort inseriert ist, besteht aus 'palisadenartigen Zellen' (Bandel & Spaeth, 1983). Bei adulten Exemplaren bildet diese Schalenschicht einen schmalen Grat an der vorderen Grenze der annularen Erhebung. Im Dorsalbereich direkt vor dem letzten Septum ist außerdem noch eine kleine unpaarige Ansatzstruktur zu beobachten, an der das pallio-viscerale Ligament ansitzt (pvl, dm, Abb. 22B).

### 3.2 Gewebeansatz-Strukturen bei Ammonoideen

In allen früheren Studien (Waagen, 1867, Crick, 1898, Jones, 1961, Jordan, 1968, Doguzhaeva & Kabanov, 1988, Doguzhaeva & Mutvei, 1991, 1996, Sarikadze et al., 1990), in denen verschiedene Muskelansatzstrukturen bei Ammonoideen beschrieben und interpretiert wurden, zeigte sich immer wieder, daß die

funktionelle Interpretation einiger Strukturen spekulativ bleiben wird, da *Nautilus* als einziger noch lebender ectocochleater Cephalopode nur bedingt zum Vergleich herangezogen werden kann. Es wurden einige Muskelfelder bei Ammonoideen beobachtet, die bei *Nautilus* nicht entwickelt sind. Daraus läßt sich schließen, daß die Weichkörper-Organisation in beiden Gruppen unterschiedlich sein muß. Ansatzstrukturen, wie die kleinen paarig-dorsolateralen und unpaarig-ventralen Felder, ventrale Präseptalfelder, schmale paarige ventrale Muskelfelder sowie jegliche Form von Schleppestreifung, die mit den Anheftungs-feldern verknüpft ist, fehlen bei *Nautilus*. Große paarig-laterale Muskelfelder, ein schmaler unpaariger Dorsalmuskel und eine Haftbandstruktur im hinteren Teil der Wohnkammer stimmen dagegen gut mit den Ansatzfeldern von *Nautilus* überein (siehe Tab. 3).

Die Wohnkammern von Ammonoideen und von *Nautilus* variieren deutlich in ihrer Form. *Nautilus* besitzt eine relativ kurze und breite Wohnkammer mit rundem Windungsquerschnitt. Bei Ammonoideen sind die Wohnkammern häufig lang und schmal, mit unterschiedlich hohen und breiten Windungsquerschnitten (von flach-scheibenförmig bis kugelig) ausgebildet. Das Schwimm- und Schwebevermögen sowie die Beweglichkeit des Weichkörpers in der Wohnkammer werden maßgeblich durch die Gehäusemorphologie mitbestimmt. Weiterhin bestehen deutliche Unterschiede in den Mechanismen des Kammerneubaus während des Gehäusewachstums.

### 3.2.1 Goniatiten

Wie bei *Nautilus* ist bei Goniatiten ein Anheftungsfeld im hinteren Teil der Wohnkammer zu beobachten, welches vor dem letzten Septum angelegt ist. Dieses Präseptalfeld und die Präseptallinie, die das Feld nach vorne scharf abgrenzt, entspricht dem Ansatzfeld eines septalen und pallialen myoadhesiven Bandes (Haftband) des Mantels (Abb. 23A: mb). Im Gegensatz zu *Nautilus* zeigen die Goniatiten je ein Paar große laterale und kleine ventrale Muskeln. Die paarige, nach vorne geschlossene Doppellinie wird als Umriß der Ansatzfläche kräftiger, paariger Kopfretraktoren gedeutet (Abb. 23A: dl,cr). Die mediane Einbuchtung des lateralen und des ventralen Präseptalfeldes im hinteren Abschnitt der Wohnkammer deutet auf paarige Trichterretrektoren hin (Abb. 23A: hr).

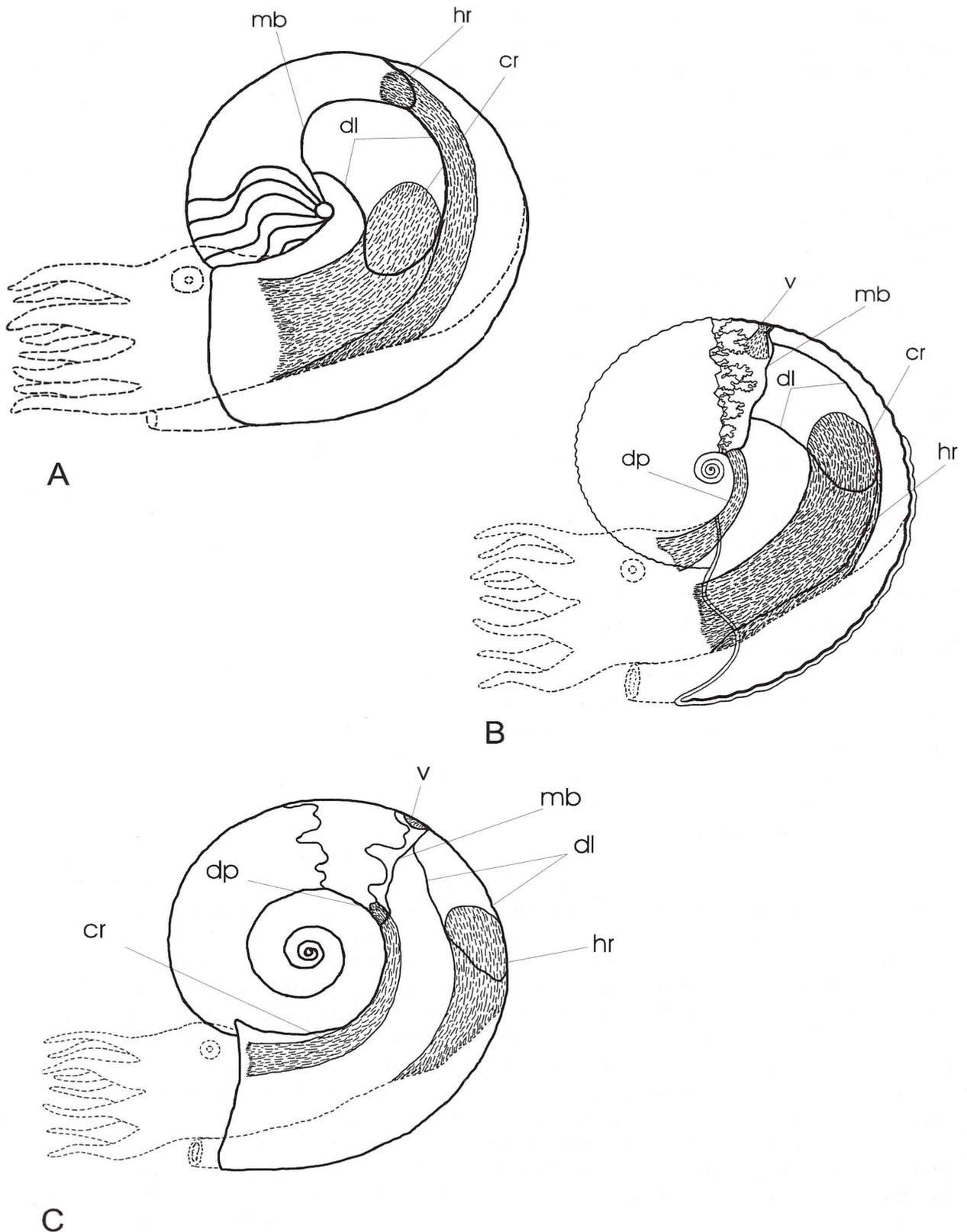
Die Schleppestreifung, die in Form von feinen Linien zwischen den echten Septen auf dem Phragmokon erhalten ist, kann als Abfolge einer zyklischen Ausscheidung von Kammermembranen, gebildet vom hinteren septalen Mantel auf dem Weg zur Ansatzstelle eines neuen Septums, interpretiert werden (pseudosutures, Tanabe et al., 1998; Hewitt et al., 1991; Checa, 1996) (Kap. 3.3). Geisterlobenlinien, die in der Wohnkammer mit den lateralen paarigen Ansatzflächen der Kopfretraktoren verknüpft auftreten, können als annulare Ansatzlinien der Längsmuskeln des vorderen Mantels gedeutet werden, der rhythmisch in einzelnen Schritten vorverlagert wurde.

### 3.2.2 Ammoniten

Auch bei Ammoniten sind ein Präseptalfeld und eine Präseptallinie vor dem letzten Septum im hintersten Teil der Wohnkammer erhalten (Abb. 23: mb), vergleichbar den Strukturen bei *Nautilus* und bei Goniatiten. Diese entsprechen auch hier der Ansatzfläche eines septalen bzw. pallialen Haftbandes. Die auf den

Flanken des Gehäuses erhaltenen Doppellinien können für Ammoniten ebenfalls als Umriß der kräftigen, paarigen Kopfretraktoren gedeutet werden. Im Gegensatz zu den Goniatiten waren die Trichterretrektoren der Ammoniten vermutlich in das Ansatzfeld der großen Kopfretraktoren integriert (Abb. 23: dl, cr, hr), vergleichbar der Situation bei *Nautilus*. Andererseits könnte auch das ventrale, teilweise median eingebuchtete Präseptalfeld oder die schmale paarige ventrale Doppellinie den Ansatz für die Trichtermuskulatur gebildet haben (Abb. 23C: hr), vergleichbar der Struktur bei den Goniatiten. Exemplaren mit dieser speziellen Struktur müßte dann allerdings ein getrennt ausgebildeter Kopfretraktor gefehlt haben. Die auch bei Ammoniten häufig ausgebildeten Externbänder auf dem Phragmokon und die damit verknüpften ventralen Präseptalfelder deuten bei einigen Gattungen auf eine getrennt entwickelte Trichtermuskulatur hin. Diese ist dann im Gegensatz zu den Goniatiten meist unpaarig ausgebildet, wie beispielsweise die Gattungen *Hecticoceras* und *Callizoniceras* zeigen (Taf. 7, Fig. 12; Taf. 8, Fig. 8, 9; Taf. 24, Fig. 3; Taf. 26, Fig. 2, 4A). An Jugendstadien von *Quenstedtoceras* wird deutlich, wie sich aus einem breiten Externband in der Wohnkammer (Trichterretrektor) ein zusätzlicher schmaler, lateraler Kopfretraktoransatz bildet (Taf. 11, Fig. 10, 10A; Taf. 22, Fig. 2, 3).

Die kleinen paarigen, dorsolateralen Ansatzflecken, die entlang der Nabelkante auftreten, können als Anheftungsfelder eines zweiten Paares von Kopfretraktoren gedeutet werden. Diese Muskeln könnten dazu gedient haben, den schnellen Rückzug des Kopfes in die Wohnkammer zu unterstützen und zusätzlich eine feste Fixierung des hinteren Weichkörperabschnittes an der Schalenwand zu gewährleisten. Die Funktion des kleinen unpaarigen Ventralmuskels war möglicherweise, den ventralen Körperabschnitt fest an der Schaleninnenseite zu befestigen, um als zusätzliches Gegenlager beim schnellen Zurückziehen des Kopfes zu dienen (Abb. 23B, C: dp,v). Einige Autoren gehen davon aus, daß der Weichkörper vieler Ammoniten wesentlich beweglicher innerhalb der Wohnkammer war und viel weiter aus der Wohnkammer herausgestreckt werden konnte als bei *Nautilus* (Doguzhaeva & Mutvei, 1991; Jacobs & Landman, 1993). Eine zusätzliche Muskelgruppe und eine feste Verankerung im hinteren Bereich des Gehäuses könnte eine derartige Beweglichkeit gewährleistet haben. Die kleine mediano-dorsale Ansatzfläche, die auf der Internseite der Windungen zwischen den Dorsalloben aufeinanderfolgender Septen zu beobachten ist, entspricht wahrscheinlich der Ansatzfläche eines palliovisceralen Ligaments, vergleichbar mit der des rezenten *Nautilus*.



**Abb. 23** - Schematische Rekonstruktionen der Muskelsysteme eines generalisierten Goniatiten (A) und zweier generalisierter Ammoniten (B, C). Abkürzungen: dl, Doppellinie; cr, Kopfretraktor; hr, Trichterretaktor; mb, myoadhesives Band des Mantels; v, Ventralmuskel; dp, paariger Dorsolateralmuskel (verändert nach: Doguzhaeva & Mutvei, 1996, Fig. 7A).

**Fig. 23** - Reconstruction sketches of different muscular systems in a generalized goniatite (A) and generalized ammonites (B, C). Abbreviations: dl, double line; cr, cephalic retractor; hr, hyponome retractor; mb, mantle myoadhesive band; v, ventral muscle; dp, paired dorsolateral muscle (modified from Doguzhaeva & Mutvei 1996, Fig.7A).

Eine annulare Linie im vorderen Bereich der Wohnkammer, die bei juvenilen Exemplaren von *Amaltheus* zu sehen ist, entspricht vermutlich dem beim juvenilen *Nautilus* zu beobachtenden ringförmigen Abschluß der Längsmuskeln des Mantels, der an der Gehäuseinnenwand im vorderen Teil der Wohnkammer festgeheftet ist (Abb. 22A: lmm). Man kann diese Linie auch mit der Mantellinie von Muscheln vergleichen (Mutvei et al., 1993). Aus einem median eingebuchteten Präseptalfeld könnte sich bei juvenilen Amaltheen im Laufe des Wachstums der Ansatz für die paarigen lateralen Kopfretraktoren entwickelt haben.

Die horizontalen Schleppstreifen parallel zur Wachstumsrichtung, die mit den Lobeninzisionen verknüpft auftreten, können als temporäre punktförmige Anheftungsstellen des hinteren septalen Mantels interpretiert werden ('tie points', Seilacher, 1988). Bei der Verlagerung des Weichkörpers während des Gehäusewachstums hielten sie den posterolateralen Mantelabschnitt im Bereich der Lobenelemente in Kontakt mit der Schaleninnenseite und ermöglichten so eine erneute Einfaltung des septalen Mantels im Bereich der Sattellelemente, noch bevor dieser mit Fertigstellung des neuen Septums wieder durchgehend festgeheftet wurde. Die Geisterlobenlinie entspricht der Muralleiste, die den äußeren "Rahmen" für das neue Septum auf der Schaleninnenseite bildet, an dem der hintere Mantelabschnitt fixiert wird. Mit diesem Rahmen wird die Form der neuen Kammerscheidewand und ihrer Suturen schon vor dessen endgültiger Mineralisierung festgelegt (Blind, 1975, Lehmann, 1990) (Kap. 3.3).

### 3.3 Schleppstreifung im Bereich der Suturen

Die hier beobachteten, unterschiedlich gestalteten Schleppstrukturen im Bereich des Phragmokons entlang der Lobenlinien, können als wichtige Hinweise für die Interpretation der verschiedenen Mechanismen des Kammerneubaus und der damit verbundenen Verlagerung des Weichkörpers während des Gehäusewachstums dienen. Aufgrund der paläobiologischen Signifikanz dieser Strukturen für die Ammonoideen wird die Interpretation dieser komplexen Vorgänge im folgenden etwas ausführlicher erläutert.

Da bei *Nautilus*, weder an den Septen noch an den Muskelansatzfeldern eine derartige Schleppstreifung beobachtet werden kann, geht man bei diesem von einer kontinuierlichen Verlagerung des Weichkörpers ohne zwischenzeitliche Stillstandsphasen aus (vgl. Ward et al., 1981). Diese Verlagerung erfolgt in Abhängigkeit vom Weiterbau der Gehäuseöhre, ist aber weitgehend unabhängig vom Bau eines neuen Septums. Bei Ammonoideen lief die Verlagerung des Weich-

körpers dagegen in ungleichmäßigen, unterschiedlich schnellen Phasen und anschließenden Ruhephasen ab, in denen der Weichkörper längere Zeit an einer Stelle im Gehäuse fixiert blieb, bis wieder eine neue Kammer gebildet wurde (vgl. Lominadze et al., 1993). Der Septeneinbau verlief im Gegensatz zu *Nautilus* in deutlich diskreten Schritten. Die Gehäuseöhre wurde bei Ammonoideen gleichfalls kontinuierlich weitergebaut, was an den gleichmäßig angelegten Wachstumslinien der Schalen zu erkennen ist.

### Ammoniten

Die horizontal verlaufenden Schleppstreifen an den Inzisionen der Loben, insbesondere die bogenförmigen, sukzessiven Strukturen entstanden durch ein zwischenzeitliches, kurzes Aussetzen der Verlagerung des hinteren muskulösen Mantels während der Anlage eines neuen Septums und spiegeln damit die Unterschiede im Ablauf der Mantelverlagerung wider. Sie erfolgte entweder kontinuierlich und hinterließ einen durchziehenden, gleichmäßig dunklen Streifen oder rhythmisch in diskreten Schritten und bildete Reihen von dunklen Bögen. 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). Wie vorhergehend in Kapitel 2.2 erläutert, werden dünne, zusätzlich angelegte Schalenschichten auf der Gehäuseinnenwand durch sehr feinkristallinen Pyrit überliefert und erscheinen dadurch auf den Steinkernen geschwärzt. Die Beobachtungen von Zaborski (1986) und Lominadze et al. (1993) an kalzitisch erhaltenen Steinkernen unterstützen die Annahme, daß zusätzliche dünne Schalenschichten zur Anheftung von muskulärem Gewebe auf der Gehäuseinnenwand angelegt worden waren, die zur Bildung der dunklen Fleckenmuster auf Pyritsteinkernen führten. Die Existenz dieser Schichten würde das Tie-Point-Konzept von Seilacher (1988) unterstützen, in dem eine vorübergehende Festheftung einzelner Punkte des septalen Mantels im Bereich der Haupt- und Nebenlobenelemente angenommen wird. Das septale Mantelgewebe wird in seinen Eigenschaften mit einer elastischen Gummihaut oder Membran verglichen ('diaphragm model' für das Ammoniten-Septum). Diese festgehefteten Mantelteile 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. Seilacher (1988) betrachtet die Ammoniten-Septen als mi-

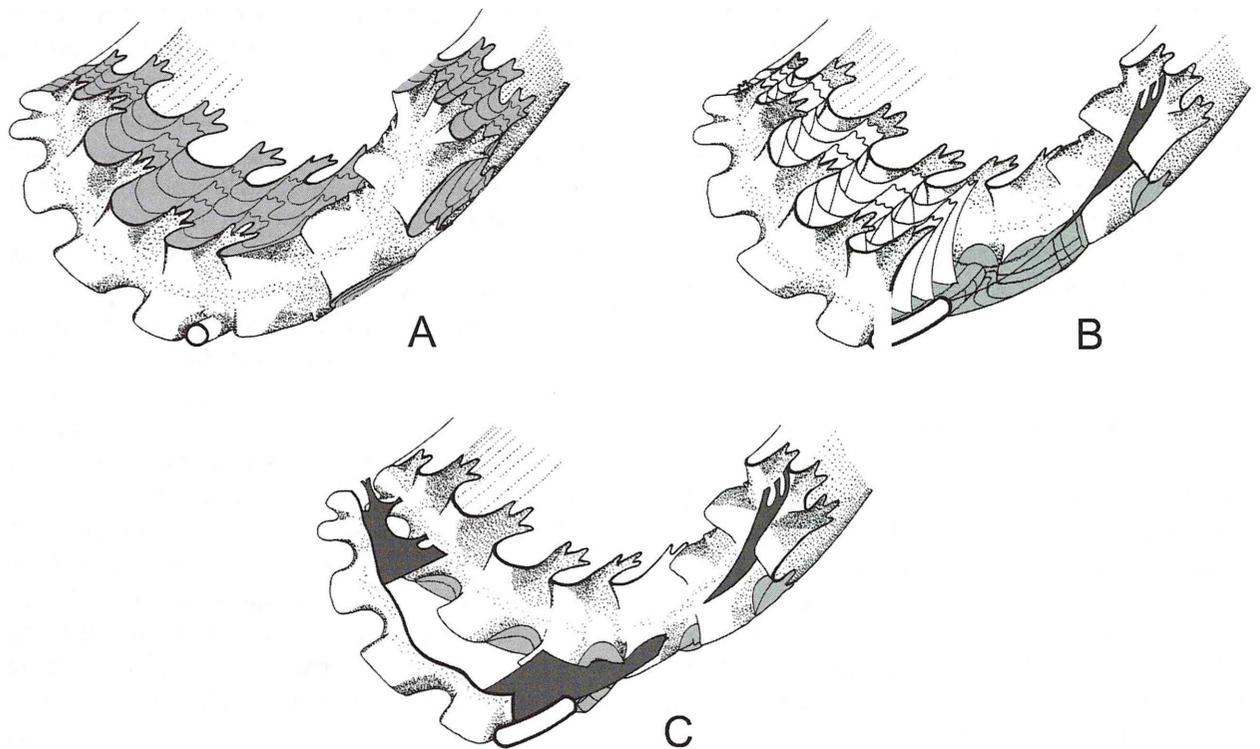
neralisierte Abbilder einer muskulären Haut, die im festen Rahmen der Lobenlinie ausgespannt war. Für die Vorwärtsbewegung wird eine Flüssigkeitsmenge hinter dem Weichkörper angenommen, die einen zunehmenden Druck auf diesen ausübt und eine gleichzeitige Kontraktion des hinteren Körperabschnittes. Die 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.

Auf den teilweise leistenartig erhabenen Schalenschichten, die häufig feine Riefen auf dem Steinkern hinterließen, bewegten sich die Teile des septalen Mantels vorwärts, welche später wieder die Loben des Septums bilden sollten. Diese horizontalen Schleppstrukturen, 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 Schleppstreifen wurden gebildet. Nach Erreichen der Stelle, an der das neue Septum entstehen sollte, markiert durch die Muralleiste, wurde dann der gesamte hintere Mantelabschnitt fixiert und die Ausscheidung der neuen Kammercheidewand, die zuerst noch aus einer organischen Matrix besteht und dann zunehmend mineralisiert wird, begann.

Gleichzeitig mit der Verlagerung des hinteren Mantels mußten auch alle anderen 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 kontinuierlicher Verlagerungsphasen entstanden Schleppstreifen in Form von Nabelbänder und Siphonalstreifen zwischen den Ansatzfeldern der dorsolateralen und ventralen Muskeln (Jordan, 1968). Bei heteromorphen Ammoniten wurden nur Schleppstreifen im Ventralbereich (Siphonalstreifen) und an den Suturen ausgebildet. Die Verlagerung der paarigen Dorsolateralflecken kam offensichtlich in diesen Fällen ohne Zwischenfixierung aus. Eine ventrale Fixierung, unterstützt durch die zusätzliche Anheftung des hinteren septalen Mantels an den Tie-Points bot ausreichenden Halt. Zudem mußte nur ein relativ kleiner Abstand zwischen dem letzten und dem neuen Septum überwunden werden. 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 Mantel 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). Der ventrale Muskel, inzwischen wieder fixiert, konnte dann dem restlichen, noch in Vorwärtsbewegung begriffenen Weichkörper zusätzlich Halt bieten. Nach Abschluß der Verlagerung der dorsolateralen und dorsalen Muskeln begann dann die Ausscheidung und Mineralisierung des neuen Septums.

Auf der Basis des Tie-Point Modells argumentiert auch Zaborski (1986). Er interpretiert außerdem die beobachteten Schleppstrukturen auf kalzitischen Steinkernen von Ammoniten der Gattung *Paravascoceras* (Ober-Kreide) als das schrittweise Vorrücken des Weichkörpers in zwei unterschiedlich schnellen Phasen, das präseptale schmale Streifen aus prismatischem Schalenmaterial hinter den Loben zurückließ. Auch Lominadze et al. (1993) gehen von einer zusätzlichen, der Schaleninnenseite aufgelagerten prismatischen Schicht aus, die vom vorrückenden septalen Mantel periodisch ausgeschieden wurde und dem Steinkern Furchen, Kerben und Linien aufprägte. Hewitt et al. (1991) interpretieren die unterschiedlichen Schleppstrukturen der kretazischen Gattung *Vascoceras*, Schleppstreifen und Pseudosuturen, als ausschließlich durch Kammermembranen (Pseudosepten) und Gele erzeugte Strukturen, anhand eines flexiblen, zum Teil eingefalteten hinteren Mantelabschnitts. Dieser war außerdem in der Lage, sich während der Verlagerung zur Position des neuen Septums zusammenzuziehen und auszudehnen, um so die Loben- und Sattellemente des neuen Septums wieder herzustellen, ohne dabei fixierte Tie-Points zu benötigen. Diese Membranen und Gele werden durch die spätere Fossilisation in unterschiedlichster Form und Lage als Schleppstrukturen, zum Beispiel durch ein U-förmiges Überlappen der Kammermembranen ('pseudosepta') in diesen Bereichen, in Form von feinen Furchen ('spiral grooves') oder als dunkler gefärbte Streifen ('drag-bands') auf den kalzitisch erhaltenen Steinkernen überliefert.



**Abb. 24** - Modell zur Bildung von Kammermembranen am Beispiel von longidomen triassischen Ammonoideen (hellgrau: Kammerflüssigkeit; dunkelgrau: Kammermembranen). A: Die letzte fertiggestellte Kammer mit Pseudosepten (organische Phragmen). B: Fast vollständig entwässerte Kammer, mit Ausnahme einiger Tropfen, die in der Nähe des Siphos und in einigen Septalfalten verblieben sind. Die horizontale organische Membran beginnt von den Kammerwänden in Richtung des Siphos zu dehydrieren. C: Vollständig entwässerte Kammer mit Resttropfen aus Kammerflüssigkeit in einigen Septalfalten und als Menisken auf beiden Seiten des Siphos (verändert nach: Checa, 1996).

**Fig. 24** - Proposal for the formation of cameral sheets in longidome Triassic ammonoids (light grey: cameral liquid; dark grey: cameral sheets). A: Last completed chamber with pseudosepta (organic sheets). B: Almost drained chamber, except for drops retained near the siphuncular area and at some septal flutes. The horizontal sheet begin to dehydrate from the sides of the chamber towards the siphuncle. C: Drained chamber with drops of cameral liquid at some folds and menisci on both sides of the siphuncle (modified from Checa 1996).

#### Goniatiten

Im Gegensatz zu den Ammoniten mit kompliziert verfalteten Septen läuft die Verlagerung des Weichkörpers bei Goniatiten etwas anders ab. Die Schleppstreifung in Form von Pseudosuturen, die parallel zu den Septen angelegt ist und den Verlauf des vorhergehenden Septums nachzeichnen, deutet darauf hin, daß der hintere Mantelabschnitt bei der Dehnung und Verlagerung des Weichkörpers während des Baus einer neuen Kammer niemals von der Innenwand losgelöst wurde. Der gesamte hintere, septale Mantelbereich "kroch" schrittweise, in konstanten Intervallen, in die Position des neuen Septums ('phantom sutures', Seilacher, 1988). Hinweise auf Schleppstreifen an den Loben im Ventral- und Lateralbereich parallel zur Wachstumsrichtung, ähnlich denen der mesozoischen Ammoniten, konnten nicht beobachtet werden. Die Verlagerung des Weichkörpers der Goniatiten des Devon kam ohne Tie-Points aus. Seilacher (1988) geht für

die Bildung von einfach gewellten Nautiloideen- und Ammonoideen-Septen bei paläozoischen Formen von einem Ballonmodell ('balloon model') aus. Anders als bei mesozoischen Ammoniten wird die Septenform durch einen bestimmten Gehäusequerschnitt und eine andere Druckverteilung erzeugt. Der Weichkörper wird einem hydrostatischen Ballon in einer Röhre gleichgesetzt. Mit Hilfe des hydrostatischen Drucks im hinteren Weichkörperabschnitt und einem Unterdruck der Kammerflüssigkeit hinter dem Weichkörper (Bayer, 1979) wird der hintere Mantelabschnitt an die Gehäusewand gepreßt und mit gleichzeitigem Ausziehen und Dehnen bestimmter Teile des Mantels in den Lobenbereichen wird die konkave Septenform der Nautiloideen erzeugt. Die Anordnung der Schleppstrukturen, die bei devonischen Ammonoideen zwischen den echten Septen in Form von Pseudosuturen beobachtet werden kann, würden diese Annahme unterstützen.

Ein modernes Modell von Checa (1996) anhand von Trias-Ammonoideen entwickelt, würde die vertikalen Schlepplstrukturen, 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 Ceratiten und Goniatiten zwischen den echten Septen erhalten sind, die Spuren der Außenränder ehemaliger Kammermembranen ('pseudosepta') auf der Schaleninnenseite darstellen, die vom hinteren septalen Mantel während der Verlagerung des Weichkörpers rhythmisch 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 Pseudosepten 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 Schritt des vorrückenden septalen Mantels 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 (Abb. 24A-C; 25A-D).

Während bei Ammoniten vom vorrückenden septalen Mantel ausgeschiedene dünne, parallel zur Wachstumsrichtung angelegte Schalenschichten die Substanz bilden, die dann fossil als geschwärzte Streifen oder kleine, dunkle Bogenreihen auf den Pyritsteinkernen überliefert werden, war die Ausgangssubstanz bei den Schlepplstrukturen von Goniatiten organisches Material. Der septale Mantel hinterließ feine organische Membranen und deren Anheftungslagen aus proteinhaltigem Schleim oder Gel, die als feine Linien und unterschiedlich geschwärzte Flächen auf pyritisierten Steinkernen überliefert werden. Diese Art der Schlepplstrukturen, parallel zum Sutureverlauf, tritt nicht nur bei Goniatiten und Ceratiten auf, sondern kann auch bei einigen Ammoniten beobachtet werden (vgl. Zaborski, 1986; Lominadze et al., 1993; *Hecticoceras*: Taf. 13, Fig. 4). Sie sind dann immer noch zusätzlich mit Schlepplstreifen hinter den Loben kombiniert, die auf eine parallel zur Wachstumsrichtung ablaufende Verlagerung von spezifischen Abschnitten des hinteren Mantels, zum Beispiel durch Tie-Points hindeuten.

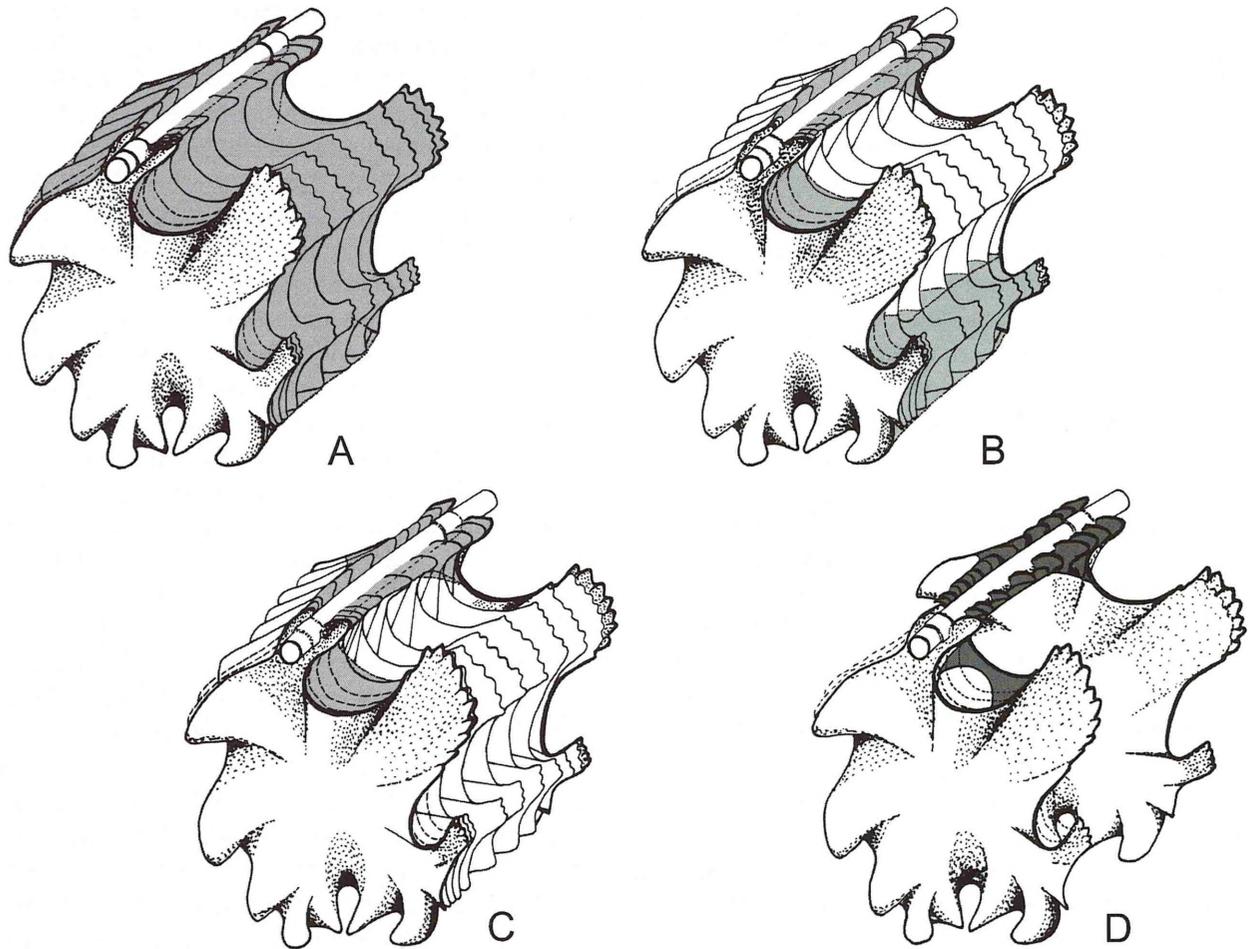
#### Ceratiten

Bei *Stolleyites tenuis* werden zusätzlich zu den Pseudosuturen an den Lobenelementen erst mit beginnender

Zerschlitzzung Schlepplstreifen parallel zur Wachstumsrichtung eingeschaltet (Taf. 13, Fig. 1, 1A; Taf. 23, Fig. 8). Besonders deutlich sind bei *Stolleyites* die Pseudosuturen im Bereich der Sättel im Ventrolateralbereich des Phragmokons entwickelt. Sie reflektieren eine in einzelnen 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 *Amphipopanoce- ras* 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. Demzufolge müssen Ammoniten mit komplex verfalteten Septen einen sehr elastischen, die Goniatiten einen eher starren, wenig elastischen septalen Mantel besessen haben. Der hintere Mantelabschnitt der Ceratiten stellt also vom elastischen Verhalten her einen intermediären Zustand zwischen Goniatiten und Ammoniten dar.

Checa & Garcia-Ruiz (1996) und Garcia-Ruiz et al. (1990) betrachten den hinteren septalen Mantel der Ammonoideen in seiner Funktion nicht mehr als eine Membran, sondern als eine hochviskose, elastische Masse. Setzt man diese unter gerichteten Druck in einer zylindrischen Zelle (entspricht dem Innenraum der Wohnkammer), entstehen mit Vergrößerung des Zylinderquerschnittes dendritenartige Fraktal-Muster verschiedener Ordnung, die den komplex verfalteten Septenformen entsprechen (viscous fingering model). Eine Festheftung des hinteren Mantelabschnitts an einzelnen, fixierten tie-points nach dem Modell von Seilacher (1975), wäre für dieses Modell nicht mehr notwendig.

Eine der wichtigsten Funktionen der Kammermembranen (Pseudosepten) könnte eine Verbesserung des Flüssigkeitstransports in fast vollständig entleerten Kammern gewesen sein. In Kammern, in denen der Flüssigkeitsspiegel vom Siphon entkoppelt ist, traten große Oberflächenspannungen auf, die ein Entfernen kleinerer Flüssigkeitsmengen erschwerten (vgl. Abb. 24C; 25B, C). Die vielen Membranen in den Kammern, wie auch deren organische Auskleidung, funktionierten wie einzelne Löschblätter und transportierten die Restflüssigkeit in kleinen Portionen zum Si-



**Abb. 25** - Modell zur Entstehung von Kammermembranen am Beispiel von brevidomen triassischen Ammonoideen (hellgrau: Kammerflüssigkeit; dunkelgrau: Kammermembranen). A: Letzte fertiggestellte Kammer mit Pseudosepten. B: Die Kammerflüssigkeit wurde vom Siphon entkoppelt, mit Ausnahme von Menisken auf beiden Seiten des Siphons und zwischen dem Siphon und den Septen. Eventuell befinden sich weitere Reservoirs zwischen einigen Septalfalten. C: Entleerte Kammer mit Flüssigkeitsreservoirs. D: Entleerte Kammer mit längstehenden Siphonallamellen, schrägstehenden Siphonallamellen, Transversallamellen und Pseudosepten (verändert nach: Checa, 1996).

**Fig. 25** - Mode of formation of cameral sheets in brevidome Triassic ammonoids (light grey: cameral liquid; dark grey: cameral sheets). A: Last completed chamber with pseudosepta. B: The cameral liquid became decoupled from the siphuncle except for menisci retained on both sides of the siphuncle and between the siphuncle and septa. There were eventually other reservoirs retained in septal folds. C: Empty chamber with liquid reservoirs. D: Empty chamber with longitudinal siphuncular, oblique siphuncular and transverse sheets, and pseudosepta (modified from Checa 1996).

pho, selbst wenn der Siphon schon längere Zeit entkoppelt war. Die Entleerungskapazität der Kammern konnte so erheblich gesteigert werden. Dies war besonders wichtig, da keine neue Kammer angelegt werden konnte, solange die vorhergehende Kammer nicht vollständig geleert war, wie bei *Nautilus* zu beobachten ist. Die Entleerungsrate der Kammern stellt einen maßgeblichen Faktor zur Begrenzung des Wachstums dar (Weitschat & Bandel, 1991). Ebenso konnte Flüssigkeit wieder schnell in die Kammern hineingebracht werden und wurde dort sofort gleichmäßig mit Hilfe der Membranen verteilt.

Kröger (2000) konnte durch seine Berechnungen belegen, daß Ammoniten einen wesentlich größeren Verlust an Schalenmaterial, zum Beispiel durch räuberische Angriffe von Freßfeinden, verkraften konnten als *Nautilus*. Der Verlust an Gewicht konnte durch eine schnelle Aufnahme von Flüssigkeit in den Phragmokon kompensiert werden, wodurch das lebenswichtige, neutrale Gleichgewicht schnell wieder hergestellt wurde, ähnlich wie bei den rezenten Sepien. Je größer die Phragmokone waren, umso größer war der Toleranzspielraum für die Gleichgewichtsregulierung. *Nautilus* kann nur ungefähr 5% Schalenverlust (ca. 7-10 g) tolerieren. Dazu müssen ca. 4% des Phragmokon-Volumens zum Ausgleich wieder mit Flüssigkeit gefüllt

werden. Ammoniten müssen nach den Berechnungen für das Schalengewicht bis zu 20% des Phragmokon-Volumens wieder mit Flüssigkeit aufgefüllt haben, um einen neutralen Auftrieb zu erreichen. Diese Menge entspricht den Gewichtsmengen maximal regenerierbarer Schalenverluste nach Attacken von Räubern. Aber auch die Kompensation von Gewichtserhöhungen des Gehäuses, zum Beispiel durch die Besiedlung von Epöken (Cirripediern, Austern, Polychaeten) war ungefähr 5-mal effektiver als die des heutigen *Nautilus*, bei dem kaum 1% des Gewichtes der leeren Schale beim Aufwuchs von Epöken überschritten wird (Keupp et al., 1999). Die Membranen sorgten außerdem durch das Speichern von kleinen Flüssigkeitsmengen in Hohlräumen und Taschen für eine schnelle Regulierung des neutralen Gleichgewichts des Tieres, besonders in Phasen des aktiven Schwimmens in unterschiedlichen Tiefen. Die Flüssigkeit konnte bei Bedarf entfernt werden (Weitschat & Bandel, 1991). Dies stellte einen funktionellen Vorteil gegenüber *Nautilus* dar, bei dem der gesamte osmotische Pumpvorgang nur über die Oberfläche des Siphos abläuft (Checa, 1996).

Man geht heute davon aus, daß eine Steigerung der Effizienz des Schwebearrates der Hauptgrund für die immer komplexer verfalteten Septen der Ammoniten im Laufe der Evolution dieser Gruppe war, stellte dieser Zustand doch einen bedeutenden Vorteil für den Organismus dar. Zusammen mit den Kammermembranen wurde so die Oberfläche der auskleidenden saugfähigen organischen Häute auf den Septalflächen und an den Kammerwänden vergrößert, um die Funktion des Siphos zu unterstützen und eine Verbesserung und Beschleunigung des Abpumpens von Flüssigkeit zu ermöglichen (Lehmann, 1990). Eine derartige Optimierung ('Fein-Trimmung', Weitschat & Bandel, 1991) des Auftriebskörpers Phragmokon stellte wahrscheinlich die Hauptfunktion verfalteter Septen und Membranen dar. Die Gewährleistung eines beständigen Ausgleichs von Auftrieb und der entgegengerichteten Gewichtszunahme des Weichkörpers und der Schale während des Wachstums war lebenswichtig. Nur so konnte der kraftsparende Schwebestand erhalten werden. Das Auf- und Absteigen wurde bei Ammoniten mit einem leistungsfähigen Phragmokon mit wesentlich weniger Energieaufwand vollzogen. Im Gegensatz zu den Ammoniten wird bei *Nautilus* der Phragmokon mit den einfach gewölbten Septen nicht zu vertikalen Bewegungen in der Wassersäule benutzt. Die täglichen Migrationen über mehrere hundert Meter werden ausschließlich durch Rückstoßschwimmen bewältigt. Die Auffüllung und Leerung des Phragmokons für eine 'passive Migration' dauert bei *Nautilus* viele Stunden, in denen auch nur verhältnismäßig kleine Flüssigkeitsmengen bewegt werden (Chamberlain,

1981). Die vertikalen Bewegungen der Ammonoideen wurden dagegen durch den leistungsfähigen Schwebearrat möglich, allerdings auch unterstützt durch den Einsatz des Rückstoßantriebs beim Manövrieren in eine bestimmte Richtung. Die Vorstellung von Henderson (1984), daß die Verfallung der Septen einer Vergrößerung der Ansatzfläche des hinteren muskulösen Mantelabschnitts gedient hat, konnte hier nicht bestätigt werden. Es wurden keine geschwärtzten Ansatzfelder auf den Septalflächen beobachtet.

Fleckenmuster	Weichkörperstruktur
1. paariger dorsolateraler Einzelfleck	zusätzliches dorsolaterale Kopfretraktormuskel-Paar bei mesozoischen Ammoniten;
2. Siphonalstreifen in der Wohnkammer	ein Schleppstreifen, der das Vorwachsen eines Ventralmuskels bei mesozoischen Ammoniten anzeigt;
3. unpaariger ventraler Einzelfleck	zusätzlicher Muskel, der die dorsolateralen Kopfretraktoren bei Ammoniten unterstützt;
4. ventrales Präseptalfeld	unpaariger Ansatz eines Trichterretrektormuskels bei Ammoniten und Goniatiten;
5. laterales Präseptalfeld	Ansatzfeld der pallialen und septalen Haftbänder des Mantels bei Ammoniten und Goniatiten;
6. Präseptallinie	Ansatzlinie des pallialen Haftbandes bei Ammoniten und Goniatiten;
7. zur Mündung geschlossene Doppellinie	Umrißlinien der lateralen Ansatzfläche des Kopfretraktormuskels bei Ammoniten, Ceratiten und Goniatiten;
8. zum Phragmokon und zur Mündung geschlossene Doppellinie	Umrißlinien des schmalen Ansatzfelds des Kopfretraktormuskels oder des Trichterretrektormuskels bei Ammoniten und Goniatiten;
9. Geisterlobenlinie(n)	Ansatzlinie der Muralleiste bei Ammoniten; bei Goniatiten mehrere Ansatzlinien der Längsmuskeln des vorderen Mantels;
10. Schleppstreifen, mit Doppellinie verknüpft	Umrißlinien der Ansatzfelder der lateralen Kopfretraktoren; sie zeigen ein Vorwachsen des Muskels bei Ammoniten und Goniatiten an;
11. Spirallinien	umgrenzen das Ansatzfeld des lateralen Kopfretraktormuskels bei Goniatiten und Ceratiten;
12. Schleppstreifen, mit Spirallinien verknüpft	Umrißlinien der Ansatzfelder der lateralen Kopfretraktoren; sie zeigen ein Vorwachsen des Muskels bei Goniatiten an (Cheiloceratidae);
13. ventrolaterale Schleppstreifen in der Wohnkammer	annulare Ansatzlinien der Längsmuskeln des vorderen Mantels bei Ammoniten und Goniatiten;
14. annulare Linie	ringförmige Ansatzlinie der Längsmuskeln des vorderen Mantels bei juvenilen Ammoniten ( <i>Amaltheus</i> );
15. Siphonalstreifen auf dem Phragmokon	siehe Punkt 2.;
16. Nabelband	ein Schleppstreifen, der das Vorwachsen des dorsolateralen Kopfretraktormuskels bei mesozoischen Ammoniten anzeigt;
17. Fleckenreihe am Nabelrand	eine Reihe von kleinen Ansatzfeldern des dorsolateralen Kopfretraktormuskels bei Ammoniten;
18. dorsale Fleckenreihe	eine Reihe von kleinen Ansatzfeldern des palliovisceralen Ligaments zwischen den Internloben bei Ammoniten und Ceratiten;
19. Fleckenreihe im Siphobereich	eine Reihe von kleinen Ansatzfeldern des Ventralmuskels bei Ammoniten und Ceratiten;
20. Externband	frühere Ansatzflächen des ventralen Trichterretrektormuskels auf dem Phragmokon bei Ammoniten und Goniatiten;
21. Schleppstreifen an Lobenininzisionen	punktuelle Anheftungsstellen des hinteren septalen Mantels bei der Verlagerung des Weichkörpers während des Wachstums bei Ammoniten und Ceratiten;
22. Pseudosuturen	Ansatzlinien der rhythmisch ausgeschiedenen Kammernmembranen beim Bau einer neuen Kammer bei Ceratiten und Goniatiten;

Tab. 3 - Zusammenfassung der Fleckenmuster 1-22 (Kap. 2.3) und deren Bezug zu verschiedenen Weichkörperstrukturen.

Tab. 3 - Summary of attachment structures 1-22 (Chap. 2.3) in relation to different parts of the soft body.

## 4 SCHLUßFOLGERUNGEN

### 4.1 Lebensweise und Habitat der devonischen Goniatischen

Die untersuchten Exemplare stammen aus einer Fundregion bei Bergisch-Gladbach (Grube des Kalkwerkes Cox und aus dem Aushub der Baugrube für das Kreishaus), deren Alter im mittleren Ober-Devon (Nehden-Stufe) einzugliedern ist. Der Ablagerungsraum der Knoppenbießener Schichten, aus denen die Goniatischen entnommen wurden, ist folgendermaßen von Jux & Krath (1974) beschrieben worden: es handelte sich um einen ehemaligen seewärtigen Schelfrand, südlich vom "Old-Red-Kontinent" mit einer Wassertiefe von 50 - 200 m. Die Sedimentationsraten in diesem Bereich waren zu dieser Zeit nur relativ gering und die damalige Meeresbucht war nach Osten hin für die Einwanderung von Hochseeorganismen geöffnet. Ausgeglichenere, ablandige Strömungen und aufwallendes Tiefenwasser brachten Ventilation und Nährstoffe. Das Festland lag nicht sehr weit vom Sedimentationsraum entfernt. Die Sedimentationsflächen am Grund waren nicht völlig lebensfeindlich, aber schon die obersten Bodenschichten, reich an organischer Substanz, waren vermutlich frei von Sauerstoff. Man kann zwei verschiedene benthonische Lebensbereiche unterscheiden: offene Schlickflächen, fleckenartig von besonders angepaßten Filtrierern besetzt (Posidonien, Productiden), daneben Bereiche mit ausgedehnten Algenbeständen. Die damalige Lebensgemeinschaft setzte sich aus benthonischen, nektonischen und planktischen Faunen-Elementen zusammen. Den Hauptanteil der Thanatozönose stellen Cephalopoden (vor allem Cheiloceratidae und Tornoceratidae), Brachiopoden und Muscheln. Marines Phytoplankton und Sporen von Landpflanzen sind in den Schichten ebenfalls massenhaft enthalten. Spuren von grabenden oder wühlenden Organismen sind selten.

Die Goniatischen waren deutlich an eine bestimmte Fazies gebunden. Stark bewegte Ablagerungsräume mit klastischer Sedimentation (Strandnähe) wurden offensichtlich von ihnen gemieden. Nach Jux & Krath (1974) lebten die Goniatischen vermutlich nahe dem Meeresgrund, wo sie nach Nahrung suchten und jagten (z. B. Foraminiferen, Ostracoden, Conodonten). Eine Anpassung an ein Leben nahe dem Grund wird nach funktionsmorphologischen Analysen von Windungsmodi und Mündungsgestaltung der Gehäuse angenommen, wobei den Tieren mit globulären Gehäuseformen eine grundnahe, an Tiefenbereiche gebundene Lebensweise zugesprochen wird, im Gegensatz zu den flachen, scheibenförmigen Formen. Vor allem die bei *Cheiloceras* festgestellten, ehemaligen Verletzungen des Mundrandepithels werden als Stoßverletzungen am

Meeresboden interpretiert. Algendickichte in tieferen Bereichen der Bucht werden als Lebensraum für kleine Goniatischen angenommen. Gerade die oft hypoxischen Zonen am Grund der epikontinentalen Becken stellten Lebensräume dar, die Schutz vor Freßfeinden und gleichzeitig reichlich Nahrung boten (Westermann, 1996). Die vielen verschiedenen Morphotypen der Goniatischen-Gehäuse deuten auf eine Vielfalt an ökologischen Nischen in diesem Lebensraum hin. Für die Zuordnung der Gehäusetypen zu morphologischen Anpassungen an bestimmte Habitate (s. u.) geben die Länge der Wohnkammer (Orientierung des Gehäuses), der Windungsquerschnitt und die Involution (horizontale Beweglichkeit), die Komplexität der Sutura (vertikale Beweglichkeit), die Skulptur (Schutz, horizontale Beweglichkeit) und die Muskelansatzstellen (aktiver Schwimmer, passiv schwebend) wichtige Hinweise. Becker (1995, 1996) differenziert folgende 8 Anpassungstypen, die für die untersuchten Gattungen und Arten des mittleren Famenniums relevant sind:

- eunektonische (relativ schnelle Schwimmer),
- heminektonische (mäßige Schwimmer),
- megaplanktonische (schlechte Schwimmer im freien Wasser),
- migronektonische (Schwimmer mit regelmäßigem Bodenkontakt),
- migroplanktonische (vertikal mobil mit Bodenkontakt),
- nektobenthonische (intermediär),
- suprabenthonische (vagil über dem Meeresboden) und
- planktobenthonische (unbeweglich über dem Meeresboden) Formen.

Becker stellt die *Falcitornoceratini*, zu denen die Gattungen *Falcitornoceras* und *Phoenixites* gehören, in die Gruppe der guten Schwimmer (eunektonisch bis migronektonisch) mit voll pelagischer Lebensweise in der freien, gut durchlüfteten Wassersäule, in hydrodynamisch ruhigen Bereichen. Die Gehäuseformen dieser Gattungen sind strömungsgünstig (hochmündig) und engnabelig, die Wohnkammern sind relativ kurz (breviom). Tägliche vertikale Migrationen sind außerdem anzunehmen. Die Phragmokone der beiden Gattungen weisen deutlich verfaltete Septen auf, die auf einen effektiven Schwebapparat hindeuten. Die beobachteten Ansatzstrukturen sind bei beiden Gattungen schmale laterale Kopfretraktoren und ventrale paarige oder unpaarig ausgebildete Trichterretrektoren, welche eine Zuordnung zum aktiv schwimmenden, vertikal und horizontal beweglichen Nekton unterstützen. Der Lebensraum und die Lebensweise der *Falcitornoceratini* kann mit dem der *Phylloceraten* des Mesozoikums verglichen werden.

Die Aulaternoceratini, zu denen die Gattungen *Armatites*, *Aulaternoceras*, *Truyolsoceras* und *Polonoceras* zählen, gehören ebenfalls zu einer Gruppe mit pelagischer Lebensweise und guter bis mäßiger Mobilität, je nach Involution des Gehäuses und dem Windungsquerschnitt (subinvolut bis convolut, hoch- bis niedrigmündig). Sie wird als eunektonisch (*Armatites*, *Polonoceras*) bis heminektonisch (*Aulaternoceras*, *Truyolsoceras*) eingeordnet, mit schneller vertikaler und guter bis mäßiger horizontaler Mobilität in ebenfalls ruhigem Wasser, auch im äußeren Schelfbereich (Becker, 1996). Die Phragmokone weisen dichtstehende, deutlich verfaltete Septen auf. Regelmäßige Bodenkontakte sind für die Gattungen der beiden Tribus unwahrscheinlich, da Verletzungen der Schale nur selten auftreten. Charakteristische Ansatzstrukturen sind bei den Gattungen *Armatites* und *Aulaternoceras* langgestreckte, relativ breite laterale Kopfretraktoren und ventrale unpaarige Trichterretrektoren. Bei *Truyolsoceras* sind schmale laterale Kopfretraktoren und paarige ventrale Trichterretrektoren entwickelt. Dies unterstützt die Einordnung des Tribus in eine Gruppe von guten bis mäßig guten horizontalen Schwimmern mit einer guten vertikalen Beweglichkeit.

Die Tornoceratini, zu denen die Gattungen *Tornoceras*, *Linguaternoceras*, *Crassotornoceras* und *Oxytornoceras* gerechnet werden, nehmen eine Mittelstellung ein. Mit einer mesodomen, discoconen Gehäuseform stellt Westermann (1996) sie in die Gruppe der horizontal wie vertikal guten, aktiven Schwimmer, die sich distal bis 150m Tiefe frei in der Wassersäule bewegen. Aber auch regelmäßiger Kontakt zum Meeresboden, wo sie vermutlich auch nach Nahrung jagten, ist wahrscheinlich. *Tornoceras* und *Linguaternoceras* zeigen sehr ähnliche Muskelansatz-Muster wie der rezente *Nautilus* und lassen auf eine ähnliche Weichkörperorganisation schließen. Eine vergleichbare, migronektonische Lebensweise mit täglichen vertikalen Migrationen in unterschiedliche Wassertiefen und auch kurze Jagden nach Nahrung wären bei beiden devonischen Gattungen vorstellbar. Die Phragmokone zeigen dichtstehende, gut verfaltete Septen und Kammermembranen, welche auf einen effizienten Schwebepapparat hindeuten. Die beobachteten Ansatzmuster bei *Tornoceras* und *Linguaternoceras* bestehen aus breiten lateralen Kopfretraktoren und großen unpaarigen oder paarigen Trichterretrektoren. Eine Einteilung in eine vertikal wie horizontal aktiv schwimmende Gruppe im Sinne von Westermann (1996), wird durch die Ausbildung der entsprechenden Muskelansatz-Strukturen unterstützt.

Zusammenfassend läßt sich grundsätzlich eine Einteilung der untersuchten Gattungen der Tornoceratidae nach aktiv schwimmenden und passiv unbeweglich

lebenden Gruppen vornehmen. Die Ausbildung einer Trichter- und Kopfretraktormuskulatur, die jeweils deutlich getrennt voneinander entwickelt ist und Modifikationen in Form und Lage bzw. Reduktionen dieser Muskeln ist für die jeweilige Lebensweise entscheidend. Vor allem hing es von den lateralen Kopfretraktoren ab, ob überhaupt ein Rückstoß produziert werden konnte, der ein aktives Schwimmen und damit eine gute Beweglichkeit horizontal wie vertikal ermöglichte, vergleichbar der Situation bei *Nautilus* (Mutvei, 1964). Wie sich gezeigt hat, sind bei den Tornoceratidae alle Exemplare entweder mit schmalen oder breitangelegten Lateralmuskeln und kleineren Trichtermuskeln ausgestattet. Sie alle waren also in der Lage einen Rückstoß zu erzeugen. Ein entscheidender Faktor für die Zuordnung zu einer bestimmten Lebensweise stellte innerhalb dieser Familie deshalb die Gehäuseform dar, wie vorhergehend erläutert. Man könnte diese Familie demnach in eine Gruppe einordnen, die relativ beweglich und aktiv in ihrem Lebensraum war. Alle Gattungen der drei untersuchten Tribus sind mit einem Muskelapparat ausgestattet, der aktives Schwimmen horizontal wie vertikal über wechselnde Distanzen erlaubt haben müßte (siehe Tab. 4).

Für die Gattung *Cheiloceras* nimmt Becker (mündl. Mitteilung) eine eher bodenbezogene Lebensweise an, wobei eine planktobenthonische Lebensweise den kugeligen Formen zugerechnet wird. Sie schwebten vermutlich, aufgrund ihrer cadiconen und sphaeroconen Gehäuseform relativ unbeweglich direkt über dem Meeresboden. Die lange Wohnkammer ermöglichte lediglich ein Rotieren der Mündung nach oben und unten, je nach Einziehen und Ausstrecken des Weichkörpers in der Wohnkammer. Die flacheren, lenticularen und discoconen Formen lebten vermutlich auch in Bodennähe, waren aber horizontal durch die strömungsgünstigen, flachen Gehäuse und hochmündige Windungsquerschnitte wesentlich beweglicher. Die Wohnkammern entsprechen auch bei den flachen Formen eineinhalb Windungsumgängen (longidom). Große vertikale Distanzen wurden nicht zurückgelegt. Die Phragmokone der Cheiloceraten bestehen aus relativ schwach verfalteten Septen und deuten auf eine mäßige Effizienz des Schwebepapparates hin. Daraus läßt sich eine suprabenthonische (demersale) Lebensweise ableiten (vgl. Westermann, 1996). Die Zuordnung der Cheiloceraten zu einer hauptsächlich bodenbezogenen Lebensweise entspricht auch den Ergebnissen der Untersuchungen von Jux & Krath (1974) zu diesem Lebensraum. Allerdings werden die häufigen Gehäuseverletzungen der Cheiloceraten nach heutiger Auffassung häufig durch Attacken von Freißfeinden hervorgerufen (z. B. Krebse, Haie) und weniger durch Stoßkontakte am Meeresboden.

Innerhalb der Gattung *Cheiloceras* ist eine deutliche Morphovarianz der Gehäuse festzustellen. Damit geht auch eine Differenzierung in der Lage und Ausbildung der Muskelsysteme einher. Bei kugeligen, breitmündigen Morphotypen, wie zum Beispiel bei *Cheiloceras (Cheil.) subpartitum*, *Cheiloceras (Puncticeras) pompeckji* und *Paratorleyoceras globosum* ist ein Muskelpaar ausgebildet, das nach ventral verlagert ist und vermutlich als Trichterretaktor fungiert, um ein Manövrieren mit Hilfe des Trichters zu gewährleisten. Ein laterales Kopfretraktorpaar ist in diesen Fällen nicht ausgebildet und ein aktives, horizontales Schwimmen mit Hilfe des Rückstoßes wäre nicht mehr möglich. Da diese Formen, wie oben erläutert, aber vermutlich passiv knapp über dem Boden lebten und nur träge vertikale Bewegungen vornahmen, also auf ein demersales Leben spezialisiert waren, könnte man ein solches modifiziertes Muskelsystem als eine Anpassung an eine planktobenthonische Lebensweise interpretieren. Flachere, hochmündige Morphovarianten, die mit den Arten *Cheiloceras (Raymondiceras) verneuili* und *Cheiloceras (Cheil.) subpartitum* auftreten und die charakteristische Gehäuseform der Art *Cheiloceras (Raymondiceras) praelentiforme*, hatten dagegen eine deutlich getrennte Trichter- und Kopfretraktormuskulatur ausgebildet und waren damit wesentlich aktivere, horizontale Schwimmer. Aufgrund der Wohnkammerlänge (longidom) und vereinfachtem Septalapparat lebten auch diese Formen mehr in Bodennähe, doch war ihre horizontale Mobilität insgesamt wesentlich größer als die der kugeligen Formen mit breiten, strömungsgünstigen Gehäusen. Diese Gattungen waren mäßige Schwimmer, mit einer trägen vertikaler Mobilität und waren an ein suprabenthonisches, vermutlich räuberisches Leben angepaßt (siehe Tab. 4).

#### 4.2 Lebensweise und Habitat der Ceratiten

Bei den untersuchten Ammoniten der Trias handelt es sich ausschließlich um die Art *Stolleyites tenuis* aus der borealen Ober-Trias (Unteres Carnium) von Zentral-Spitzbergen. Weitschat & Dagys (1989) und Dagys et al. (1993) beschreiben den damaligen, vollmarinen Sedimentationsraum in einem neritischen Becken auf dem Schelf, in dem die dunklen, bituminösen Schiefer der Tschermakfjället Formation abgelagert wurden. Die Fauna dieser Schichten setzte sich aus nektonischen und benthonischen Elementen wie Ammonoideen, Nautiloideen, Muscheln, Schnecken und Brachiopoden (Spriferiden) zusammen, die hauptsächlich in kalkigen Konkretionslagen erhalten sind.

Die Ammonoideen gehören hauptsächlich zur endemischen Familie der Nathorstitidae. Diese zeichnet sich

durch eine große Variationsbreite von verschiedenen Morphotypen aus. Die untersuchten Exemplare mit erhaltenen Muskelansatz-Strukturen gehören zu den involuten hochmündigen, sphäroconen bis discoidalen Morphotypen mit longidomen Wohnkammern und nur schwach berippten Schalen. Wang & Westermann (1993) nehmen für die Nathorstitidae von China eine pelagische Lebensweise an, als relativ passive Drifter in Wassertiefen von 100 -500 m in tieferen Beckenbereichen und am Schelfrand. Eine nektobenthonische oder benthonische Lebensweise mit Kontakt zum Meeresboden wird ausgeschlossen. Die vertikale Beweglichkeit war wahrscheinlich bei *Stolleyites* relativ gut, aufgrund eines leistungsfähigen Schwebeapparates mit dichtstehenden, multilobaten Septen und vielen unterschiedlich orientierten Membranen in den einzelnen Kammern (vgl. Weitschat, 1986), einer flachen hochmündigen, strömungsgünstigen Gehäuseform und eines Paares kräftiger, lateraler Kopfretraktoren, die ein Schwimmen mit Hilfe des Rückstoßes möglich machten. Horizontales schnelles Schwimmen war aufgrund der langen Wohnkammern wahrscheinlich weniger effektiv, doch eine Lebensweise als vollkommen passive Drifter ist aufgrund der Gehäusmorphologie und des Muskelapparates ebenfalls auszuschließen. Auch Westermann (1996) nimmt aktive vertikale Migrationen für sphärocone, longidome Formen an, die vermutlich saisonal bedingt waren. Je nach Jahreszeit lebten sie entweder planktonisch in der Wassersäule oder nahe am Boden. Die vertikalen Bewegungen nach oben wurden mit Hilfe des Rückstoßschwimmens vollzogen, nach unten ließen sie sich passiv durch einen leicht negativen Auftrieb absinken. Aufgrund der hier gemachten Beobachtungen ist für *Stolleyites* eine migroplanktonische Lebensweise mit saisonal bedingten Bodenkontakten wahrscheinlich (siehe Tab. 4).

#### 4.3 Lebensweise und Habitat der Ammoniten

Einen weiteren Anteil der untersuchten Ammonoideen dieser Arbeit stellen die Ammoniten aus der Normandie dar. Es handelt sich hauptsächlich um die Gattungen *Quenstedtoceras*, *Hecticoceras* und *Choffatia*, die horizontalisiert aus Schichten der *lamberti*- und *henrici*-Subzone des oberen Calloviums entnommen wurden. Die Subzonen liegen im Bereich der sogenannten Marnes de Dives. Rioult (1978) beschreibt den Ablagerungsraum von Villers-Sur-Mer, der zum Westrand des Anglo-Pariser Beckens gehört. Die Schichten der Marnes de Dives wurden in einem relativ flachen Randmeer (max. 50-100 m tief) auf dem Schelf der Armorikanischen Plattform abgelagert (vgl. Rioult et al., 1991, Hudson & Martill 1991). Der Sedimentationsraum lag zwar in der Nähe des Festlandes, was das häufige Auftreten von Pollen, Sporen und Treib-

holz belegt, es bestand andererseits aber auch eine gute Verbindung zum offenen Meer. Massenhaftes Auftreten von Foraminiferen und Phytoplankton deutet auf gutdurchlichtetes, kühleres Wasser hin. Die Sedimentationsraten am Meeresboden waren niedrig und die hydrodynamische Energie war gering. Mit dem Zustrom von kühlen Meeresströmungen während dem Höhepunkt der Transgressionsphase im Oberen Callovium, der für eine gute Ventilation und Nährstoffzufuhr sorgte, gelangten auch Hochseeorganismen in die Bucht (subboreale Fauna). Die Organismen-Gemeinschaft bestand aus planktonischen, benthonischen und nektonischen Elementen. Im weichen, schlammigen Sediment des Meeresbodens dagegen, reich an organischer Substanz, herrschten zeitweilig dysoxische bis anoxische Bedingungen, die die Pyritbildung begünstigten, aber jegliches endobenthonisches Leben verhinderten. Nur selten sind größere Grabgänge und Bioturbation erhalten. Der Meeresboden bestand einerseits aus schlammigen (suppigen) Schlickflächen, andererseits aus Flächen mit Algenbewuchs, in dem sich Austern, Schnecken, verschiedene Brachiopoden (Rhynchonelliden und Terebratuliden), Pecten, Krebse, Echinodermaten (Seeigel, Seesterne), Bryozoen und Serpuliden festsetzen konnten. Das Nekton bestand hauptsächlich aus Ammoniten und untergeordnet aus Nautiliden und Belemniten. Die Ammoniten schwammen frei in der Wassersäule und hatten vermutlich auch häufig Kontakt zum Meeresboden, wo sie, teilweise aktiv jagend, Nahrung suchten. Die Vertebraten-Fauna bestand vor allem aus Plesiosauriern und Ichthyosauriern, die bevorzugt Cephalopoden jagten, sowie aus Knochen- und Knorpelfischen (Hudson & Martill, 1991).

Von den drei untersuchten Gattungen aus diesem Raum ist bei *Choffatia* eine Anpassung an ein bodenbezogenes Leben wahrscheinlich. Schnelle horizontale Bewegungen waren aufgrund der longidomen Wohnkammern und cadiconem bis rundem Windungsquerschnitt nicht möglich. Vertikale Bewegungen wurden dagegen regelmäßig ausgeführt, allerdings nicht über größere Distanzen. Westermann (1996) bezeichnet die Gattung als träges Nekton, das meist bodennah in Tiefen von 50-120 m lebte. Ventral angelegte paarige Trichtermuskeln, wie sie bei *Choffatia* beobachtet wurden, waren vielleicht für ein Manövrieren beim Schweben dicht über dem Meeresboden geeignet, aber nicht für die Erzeugung eines Rückstoßes für schnelle horizontale Schwimmbewegungen. Die dafür nötigen lateralen Kopfretraktoren konnten bei dieser Gattung nicht beobachtet werden. Die Abstände zwischen den Septen im Phragmokon sind bei *Choffatia* groß und die Septalränder sind nur mäßig verfalt. Ein derart gestalteter Schwebapparat ist für eine ausgeprägte vertikale Mobilität über größere Distanzen in der Was-

sersäule nur wenig geeignet. Kröger (2000) konnte für die Perisphinctiden anhand der verheilten Verletzungen der Schale eine gute Anpassung an ein Bodenleben nachweisen. Die deutlich berippten Gehäuse mit den langen Wohnkammern boten guten Schutz vor räuberischen Attacken, z.B. von Krebsen am Meeresboden. Die Gattung *Choffatia* gehörte demnach auch zu einer wenig beweglichen, an ein planktobenthonisches Leben angepaßten Gruppe (siehe Tab. 4).

*Hecticoceras* war mit einem sehr viel differenzierteren Muskelapparat ausgestattet und war aufgrund kräftig entwickelter, lateraler Kopfretraktoren zum Rückstoßschwimmen befähigt. Mit deutlich verstärkten dorsolateralen Muskeln (zusätzliche Kopfretraktoren) und ventralen Trichterretrektoren repräsentierte diese Gattung wahrscheinlich das aktive Nekton, das sich horizontal wie auch vertikal in größeren Wassertiefen bewegte, aber auch regelmäßig Bodenkontakt hatte, um Nahrung aufzuspüren und zu jagen. Kröger (2000) konnte dies durch die Untersuchung der Gehäuseverletzungsraten nachweisen. Auch Kröger stuft *Hecticoceras* mit hochmündigem Gehäusequerschnitt und schwacher Skulptur als guten, schnellen Schwimmer ein, der sich bei Attacken von Räubern durch eine schnelle Flucht in Sicherheit brachte. Eine eunektonische und nekto-benthonische Lebensweise ist für die Gattung *Hecticoceras* anzunehmen. Eine platycone Gehäuseform mit einer brevidomen Wohnkammer und einem hochovalen Windungsquerschnitt läßt ebenfalls eine aktive, horizontale Mobilität zu. Ein effizienter Schwebapparat mit Kammermembranen und dichtstehenden Septen deutet auf eine gute vertikale Mobilität hin. Man kann demnach diese Gattung zur Gruppe der beweglichen, guten Schwimmer, horizontal wie vertikal in der Wassersäule, sowie in Bodennähe stellen.

Für die Cardioceratidae nimmt Westermann (1996) eine planktonische sowie auch nektonische Lebensweise in geringeren Wassertiefen bis 45 m an. Bei *Quenstedtoceras* sind große laterale Ansätze von Kopfretraktoren zu beobachten, mit denen ein kräftiger Rückstoß erzeugt werden konnte, und kleinere Trichterretrektoren (bei subadulten Exemplaren). Die horizontale Mobilität in Bodennähe war wahrscheinlich relativ groß. Ein Jagen nach Beute aus dem Hinterhalt ist besonders für die oxyconen Formen mit brevidomer Wohnkammer anzunehmen, da dieser Gehäusetyp sehr günstig für kurze schnelle Beschleunigungen mit Hilfe des Rückstoßes ist (vgl. Jacobs & Chamberlain, 1996). Auch diese Gattung zeigt häufig verheilte Verletzungen der Gehäuse, die nur bei Kontakten mit Predatoren in Bodennähe (z. B. Krebse und Fische) entstanden sein können. Durch die kräftige Berippung der Schalen war jedoch ein ausreichender Schutz vor-

handen (vgl. Kröger, 2000). Für *Quenstedtoceras* kann eine heminektonische und suprabenthonische Lebensweise angenommen werden, mit mäßiger horizontaler Mobilität in Bodennähe, aber kaum vertikaler Mobilität. Bei den juvenilen Exemplaren dieser Gattung ist jedoch aufgrund ihrer Muskelmuster, auf eine andere Lebensweise zu schließen. Für Ammoniten wird im allgemeinen angenommen, daß die geschlüpften Jungtiere zwar noch sehr klein waren, aber schon vollständig entwickelt, vergleichbar der Entwicklung bei den rezenten Coleoideen. Ein Larvenstadium gab es nicht. Die Schlüpflinge, ihre Dichte entsprach ungefähr der von Meerwasser, hatten neutralen Auftrieb und lebten planktonisch in oberflächennahen Bereichen in der Wassersäule (vgl. Landman, 1988, Lehmann, 1990). Dieses Stadium dauerte unterschiedlich lange und war abhängig von der Dichtezunahme während des Wachstums. Exemplare mit 0,3 - 0,5 cm Durchmesser werden noch zum planktonischen Stadium gezählt (Landman et al., 1996). Die lateralen Kopfretraktoren werden bei Juvenilen von *Quenstedtoceras* erst ab einer Größe von ca. 0,45 cm angelegt, wobei die Einschaltung zwischen der Anlage des 32. und 52. Septum schwankt. Im Durchschnitt wird nach dem 45. Septum zusätzlich der Lateralmuskel angelegt und markiert damit den Wechsel des Lebensraums und der Lebensweise von passiv planktonisch in oberflächennahen Zonen der freien Wassersäule (küstenfern) zu heminektonisch bis nektobenthonisch in flacheren Bereichen des Meeres. Durch die großen lateralen Retraktoren konnte das Jungtier einen Rückstoß erzeugen und sich nun vor allem aktiv horizontal bewegen und so in flachere Bereiche wandern, um auch am Boden nach Nahrung zu suchen. Ab diesem Wachstumsstadium waren die Gehäuse vermutlich auch groß genug und genügend robust, um Angriffen von Fressfeinden (z. B. Fische oder große Cephalopoden) zu widerstehen.

*Hecticoceras* hielt sich wahrscheinlich häufiger in küstenferneren Bereichen auf, während sich *Quenstedtoceras* eher in flacheren Bereichen als mäßiger, aber aktiver Schwimmer in Bodennähe bewegte. Diese Annahmen werden von Vidier et al. (1993) und Neige et al. (1997) unterstützt. Die Autoren konnten belegen, daß die Hecticoceraten während Transgressionsphasen (hohem Meeresspiegel) sehr häufig auftreten. Die suboxyconen Formen von *Quenstedtoceras* sind im borealen Callovium in flacheren Habitaten häufig. Beide Gattungen, deren Phragmokone durch dichtstehende und deutlich verfaltete Septen gekennzeichnet sind, waren vermutlich auch in der Lage, sich ebenso häufig vertikal zu bewegen. Tägliche Migrationen in der freien Wassersäule mit Hilfe eines effizienten Schwebapparates und Ruhephasen am Boden sind ebenfalls wahrscheinlich (vgl. Kröger, 2000). *Choffatia* wird dagegen ausschließlich nahe am Bo-

den gelebt haben. Die ventral angelegten Muskelansatz-Strukturen dieser Gattung und das Fehlen von lateralen Kopfretraktoren, ist auch bei devonischen Cheiloceraten mit kugeligen, breitmündigen Gehäusen und longidomen Wohnkammern zu beobachten (Tab. 4).

Einen weiteren großen Anteil an untersuchten Ammonoideen stellen die Ammoniten des Lias aus Empelde bei Hannover. Es handelt sich um die Gattungen *Amaltheus* und *Fuciniceras*. Sie stammen aus den tonigmergeligen Schichten der *margaritatus*-Zone des Oberen Pliensbachium (Domerium). Fischer et al. (1986) beschreiben den Ablagerungsraum um Hannover, der während des Lias zum Südteil des niedersächsischen Beckens gehörte. Es wurden Sedimente eines relativ flachen, epikontinentalen Meeres abgelagert. Der Meeresboden war in tiefere Becken und Schwellen untergliedert. Nach Süden bestand wahrscheinlich zeitweilig eine Verbindung zum südwestdeutschen Jurameer. Diese war jedoch häufiger unterbrochen oder verhinderte vor allem für die Ammoniten einen uneingeschränkten Austausch mit der Tethys. Die Tiefe des Sedimentationsraumes schwankte zwischen 40-100 m. Bei tieferem Wasser herrschten ruhige Sedimentationsbedingungen vor, bei flacherem Wasser war die Schichtung ungleichmäßiger und durch das Auftreten von vagilem Epibenthos und hemisessilem schalentragenden Endobenthos gekennzeichnet. Im Domerium war das Meer eher flacher, aber die Tiefe wechselte gerade in diesem Zeitabschnitt häufiger. Die Salinität in diesem Raum war gleichbleibend normal. Die Wassertemperatur war mäßig warm. Der Bodenchemismus war gekennzeichnet durch Sauerstoff-Armut und einer Anreicherung von Schwefelwasserstoff, der das Endobenthos gering divers hielt. Der Kalkgehalt des Sediments war hoch, was häufig zur Geodenbildung führte. Bessere Belüftung, verursacht durch Wasserströmungen, betraf meist nur die obersten Bereiche des Substrats (bis max. 1 cm Tiefe), in dem sich nur eine kleinwüchsige schalentragende Fauna von Endobenthonten halten konnte. Durch die geringere Wassertiefe und die niedrigen Sedimentationsraten im Domerium wurde der Meeresboden gut mit Licht versorgt. Dies war wichtig für die Algen-abweidenden Gastropoden, die auf dem relativ weichen Substrat lebten. Dominiert wurde die Fauna im Domerium allerdings von Suspensionsfressern (Endobenthos) und Detritusfressern (Epibenthos). Die Faunengemeinschaft bestand neben den Ammoniten aus kalkschaligen Ostracoden, Foraminiferen und aus häufig vorkommenden Crinoiden, Ophiuren, Holothurien, Muscheln (Pinna, Nuculiden, Inoceramen, Pectiniden, Gryphaeen) und Schnecken. Auch Brachiopoden und Serpuliden, sowie einige Grabspuren (*Chondrites*-Typ) waren im Domerium zeitweise dominant. Die Fossilien sind häufig als Pyritsteinkerne erhalten.

In der *margaritatus*-Zone, dem unteren Abschnitt des Domeriums, treten mehrere Arten von *Fucinieras* (*brunsvicense* und *pseudocanavarii*) und von *Amaltheus* (*margaritatus*, *gibbosus*, *wertheri*) häufig auf. In dem relativ flachen Meeresbecken stellten vermutlich die Amaltheen das aktive Nekton dar, das sich hauptsächlich horizontal aktiv bewegte. Der Hauptanteil der untersuchten Exemplare von *Amaltheus* hat kräftige Lateralmuskeln und kleinere, getrennt entwickelte Trichterretraktoren ausgebildet. Die scheibenförmigen Gehäuse (*oxycone* Formen) mit brevidomen Wohnkammern sind für aktives, schnelles Schwimmen mit Rückstoß besonders günstig. Vertikale Bewegungen wurden wahrscheinlich nur wenig oder überhaupt nicht ausgeführt, da die Septen zwar dicht stehen, aber nur mäßig verfaltete Suturen aufweisen. Regelmäßige Bodenkontakte, vergleichbar mit *Quenstedtoceras*, sind anzunehmen. Man kann davon ausgehen, daß die Ammoniten am Grund nach Nahrung suchten und *Amaltheus* vielleicht sogar ein Jäger aus dem Hinterhalt war (vgl. Jacobs & Chamberlain, 1996). Eine heminektonische und suprabenthonische Lebensweise ist also ebenfalls anzunehmen. In den Schichten des Domerium treten immer dann Ammoniten gehäuft auf, wenn auch ein reiches epibenthonisches Leben vorhanden war (vgl. Fischer et al., 1986). Auch Westermann (1996) stuft die Amaltheidae als aktives Nekton in flacheren Meereszonen bis ca. 25 m Tiefe ein.

Innerhalb der Gattung *Amaltheus* treten auch weniger stromlinienförmige, etwas breitere Gehäuseformen mit eher runden Windungsquerschnitten auf. Bei diesen Formen kann man Muskelansatzflächen beobachten, die nach ventral verlagert sind. Ein zusätzliches Paar kleiner Trichterretraktoren ist nicht ausgebildet. Dies deutet darauf hin, daß diese Gruppe wahrscheinlich an ein mehr bodenbezogenes Leben angepaßt gewesen war und nicht zu den aktiven Schwimmern gehörte. Sie stellten vermutlich eine planktobenthonisch lebende Gruppe dar, die sich relativ unbeweglich immer in Bodennähe aufhielt (siehe Tab. 4).

Bei juvenilen Exemplaren von *Amaltheus* sind bei einem Durchmesser von 0,3 cm schon paarige Dorsolateralmuskeln und paarige Trichtermuskeln entwickelt. Ab einem Durchmesser von 0,45 cm sind zusätzlich laterale breite Kopfretraktoren erhalten, deren Existenz einen Wechsel von einer planktonischen zur nektonischen Lebensweise im Laufe des Wachstums andeutet, ähnlich der Entwicklung bei *Quenstedtoceras*. Durch die Ausbildung von großen lateralen Retraktoren des Kopfes wird ein aktives Schwimmen mit Hilfe des Rückstoßes möglich. Ab einer Größe von 0,9 cm scheint die Entwicklung des Weichkörpers abgeschlossen zu sein und es fehlen bei Exemplaren dieser Größe die typischen juvenilen Strukturen, wie z. B. den

Ansatz der Längsmuskeln des vorderen Mantelabschnitts (annulare Linie), einen breiten Ansatz der lateralen Kopfretraktoren und relativ große, paarige Trichtermuskeln (median eingebuchtete Präseptalfelder). Eine Ausnahme bilden die ausgewachsenen Mikroconche, deren Durchmesser unter 1 cm liegen. Sie zeigen noch die Weichkörper-Strukturen, die nur bei juvenilen Exemplaren ausgebildet sind. Das Wachstum war jedoch abgeschlossen, worauf die deutlich entwickelte Septendrängung hinweist. Die mikroconchen Amaltheen zeigen die Weichkörper-Organisation eines Jungtieres, das Gehäuse weist dagegen die Merkmale eines adulten Tieres auf. Möglicherweise waren diese Formen auch fortpflanzungsfähig. Solche Zwergformen könnten neotenisches durch die Endabkürzung der Ontogenie aus normalwüchsigen Amaltheen entstanden sein (vgl. Vogel, 1959). Für die Entstehung von Zwergformen werden hauptsächlich ungünstige Umwelteinflüsse verantwortlich gemacht (z. B. Salinitätsschwankungen, Sauerstoffmangel, Nahrungsknappheit). Die Lebensbedingungen waren auch im Domerium nicht optimal. Aufgrund der oft schlechten Durchmischung in den flachen Beckenbereichen sank der Sauerstoffgehalt in den Wasserschichten in Meeresbodennähe und in den oberen Bereichen des Sedimentes ab. Eine mehr oder weniger permanente Sauerstoffarmut in bodennahen Wasserschichten wird deshalb auch als Haupt-Ursache für die Verzweigung der Fauna angesehen. Die benthonische Begleitfauna der Amaltheen, die aus Muscheln, Schnecken und Brachiopoden bestand, ist ebenfalls kleinwüchsig ausgebildet (Fischer, mündl. Mitteilung). Da die Amaltheen, wie vorhergehend erläutert, hauptsächlich in flacheren Wasserzonen lebten, müßten sie ebenfalls häufig den sauerstoffreduzierten Bereichen nahe des Grundes ausgesetzt gewesen sein. Als eine weitere Ursache wird häufig auch eine Krankheit angenommen, die eine Funktionsstörung des Organismus hervorgerufen hat. Vielleicht hatte diese eine Verlangsamung der Wachstumsgeschwindigkeit zur Folge, durch die sogenannte mikrogerontische Formen entstehen können (vgl. Schmidt, 1926; Hölder, 1952). Die nachweislich ungünstigen Lebensbedingungen im Habitat sind für die Entstehung einer kleinwüchsigen Amaltheen-Population jedoch wahrscheinlicher.

Bei *Fucinieras* sind als markanteste Struktur in der Wohnkammer paarige Muskelfelder, die ventrolateral angelegt sind, zu beobachten. Westermann (1996) stuft die Hildoceratidae, zu denen *Fucinieras* gehört, als nektonisch ein und zwar in etwas größeren Wassertiefen bis 60 m. Mit platyconen Gehäusen und brevidomen Wohnkammern werden diese Formen von ihm als relativ gute Schwimmer bezeichnet. Der Muskelapparat von *Fucinieras* deutet allerdings darauf hin, daß er wahrscheinlich nicht zu den aktiven Schwim-

Systematische Einheit	Schalenmerkmale	Ansatzstrukturen	Lebensweise
<b>Tornoceratidae (Tornoceratini):</b> <i>Tornoceras, Linguatoceras,</i> <i>Oxytornoceras</i>	mesodome, discocone, oxycone und suboxycone Gehäuseformen; Gehäuse involut, hochmündig; komplexer Septalapparat mit Kammermembranen;	relativ große, breite laterale Kopfretraktoren; große ventrale paarige und unpaarige Trichtermuskeln;	pelagische Formen: migronektonisch (vertikal mobil mit Bodenkontakt)
<b>Aulatornoceratini:</b> <i>Aulatornoceras,</i> <i>Truyoloceras, Armatites,</i> <i>Polonoceras</i>	mesodome, oxycone und suboxycone Gehäuseformen mit tabulatem bis rundem Venter; Gehäuse involut bis convolut, glattschalig; Windungsquerschnitt hochmündig bis relativ niedrigmündig; relativ komplexer Septalapparat;	langgestreckte, relativ breite und schmale kurze, laterale Kopfretraktoren; paarige, relativ kleine ventrale Trichtermuskeln;	pelagische Formen: eunektonisch bis heminektonisch (gute bis mäßige Schwimmer, vertikal schnell beweglich)
<b>Falcitornoceratini:</b> <i>Falcitornoceras, Phoenixites</i>	mesodome, oxycone bis suboxycone, involute Gehäuse (hochmündig), mit rundem Venter; relativ komplexer Septalapparat;	relativ schmale, laterale Kopfretraktoren; paarige und unpaarige, relativ kleine ventrale Trichtermuskeln;	pelagische Formen: eunektonisch bis migronektonisch (gute Schwimmer, auch vertikal schnell beweglich)
<b>Cheiloceratidae: breitmündige</b> Morphovarianten von: <i>Cheiloceras</i> ( <i>Cheil.</i> ) <i>subpartitum</i> , <i>Cheiloceras</i> ( <i>Puncticeras</i> ) <i>pompeckji</i> , <i>Paratorleyoceras globosum</i>	longidome, subglobulare bis globulare, breitmündige Gehäuse; involut bis convolut; vereinfachter, reduzierter Septalapparat oder multilobat;	relativ breite ventrolaterale und ventrale Trichtermuskeln; Kopfretraktoren reduziert;	epibenthonische Formen: planktobenthonisch (schlechte Schwimmer, relativ unbeweglich über dem Meeresboden), vertikal träge oder vertikal schnell beweglich (multilobate Formen);
<b>Cheiloceratidae: hochmündige</b> Morphovarianten von: <i>Cheiloceras</i> ( <i>Raymondiceras</i> ) <i>verneuili</i> , <i>Cheiloceras</i> ( <i>Cheil.</i> ) <i>subpartitum</i> ; <i>Cheiloceras</i> ( <i>Raymondiceras</i> ) <i>praelentiforme</i>	longidome, oxycone bis suboxycone Gehäuse; involut, mit gerundetem Venter; vereinfachter, reduzierter Septalapparat;	laterale Kopfretraktoren und ventrale Trichtermuskeln;	epibenthonische Formen: suprabenthonisch (vagil über dem Meeresboden, als Räuber), vertikal träge;
<b>Nathorstidae: hochmündige</b> Morphovariante von: <i>Stolleyites</i> <i>temis</i>	longidomes, oxycones bis suboxycones Gehäuse; involut; multilobate Suturen und Kammermembranen;	schmale, laterale Kopfretraktoren;	pelagische Form: migroplanktonisch (vertikal mobil, mit saisonalen Bodenkontakten)
<b>Amaltheidae: hochmündige und</b> breitmündige Morphovarianten von: <i>Amaltheus</i> sp.	brevidome, oxycone bis suboxycone Gehäuse; relativ involut; hochmündige und breitmündige Morphotypen (mit runden Windungsquerschnitten); dichtstehende Septen, mäßig lobate Suturen;	breite, laterale Kopfretraktoren oder ventrolaterale Trichtermuskeln;	heminektonisch (mäßige Schwimmer) bis suprabenthonisch (vagil über dem Meeresboden, als Räuber), vertikal kaum mobil; breitmündige Morphotypen: planktobenthonisch (schlechte Schwimmer, relativ unbeweglich über dem Meeresboden)
<b>Hildoceratidae:</b> <i>Fuciniceras</i> (versch. Arten)	brevidome, platycone Gehäuse; mittelweit genabelt; Septenabstände groß, Suturen nur wenig verfalltet;	ventrolaterale Trichtermuskeln; Kopfretraktoren reduziert;	epibenthonische Form: planktobenthonisch (schlechte Schwimmer, relativ unbeweglich über dem Meeresboden); vertikal wenig Mobilität;
<b>Perisphinctidae:</b> <i>Choffatia sulcifera</i>	longidomes, cadicones Gehäuse; relativ evolut mit breitelliptischen bis gerundetem Windungsquerschnitt; Septenabstände relativ groß;	ventrale Trichtermuskeln, Kopfretraktoren reduziert;	epibenthonische Form: planktobenthonisch (schlechte Schwimmer, relativ unbeweglich über dem Meeresboden); vertikal wenig Mobilität;
<b>Oppeliidae:</b> <i>Hecticoceras</i> sp.	brevidomes, platycones Gehäuse; hochovaler Windungsquerschnitt; mittelweit genabelt; Septen dichtstehend, mäßig lobate Suturen, Kammermembranen;	breite, laterale Kopfretraktoren; langgestreckte Dorsolateral- und Ventralmuskeln;	eunektonisch (relativ schnelle Schwimmer) bis nektobenthonisch (intermediär; vertikal mobil häufig in Bodennähe sowie in der freien Wassersäule)
<b>Cardioceratidae:</b> <i>Quenstedtoceras</i> (versch. Arten)	brevidomes, oxycones bis cadicones Gehäuse; relativ involut oder mittelweit genabelt; dichtstehende Septen, mäßig lobate Suturen;	breite, laterale Kopfretraktoren; kleine ventrale Trichtermuskeln;	heminektonisch (mäßige Schwimmer) bis suprabenthonisch (vagil über dem Meeresboden, als Räuber); vertikal wenig mobil;

**Tab. 4** - Zusammenfassung der Ergebnisse zur Lebensweise der untersuchten Taxa des Devons und des Mesozoikums (Kap. 4).

**Tab. 4** - Summary of results with regard to the mode of life of the examined Devonian and Mesozoic taxa (Chap.4).

mern gehörte. Auch die vertikale Mobilität war vermutlich nicht sehr groß, da *Fuciniceras* einen relativ einfach gestalteten Septalapparat besitzt (große Septenabstände, schwache Verfaltung der Suturen). Ein kräftiger Rückstoß war wegen des Fehlens von großen Lateralmuskeln (Kopfretraktoren) nur schwer möglich. Die ventrolateralen Muskelfelder (Trichterretrektoren) weisen, wie oben für *Choffatia* und einige Arten von *Cheiloceras* erläutert, auf ein bodenbezogenes Leben und auf vertikale Migrationen in der Wassersäule, allerdings in tieferen, küstenferneren Bereichen. *Fuciniceras* gehörte wahrscheinlich zu den Formen mit einer planktobenthonischen Lebensweise. Diese waren horizontal und vertikal wenig mobil und lebten immer nahe dem Meeresboden. Diese Annahme wird noch durch die Verteilung der Muskelansatz-Muster, die bei juvenilen Exemplaren beobachtet werden kann, unterstützt. Der Muskelapparat war schon bei einem Durchmesser von 0,45 cm voll entwickelt und entsprach dem der größeren, älteren Exemplare. Die Jungtiere von *Fuciniceras* bewegten sich wahrscheinlich schon mehr oder weniger in dem Lebensraum, in dem auch die subadulten und adulten Exemplare lebten, jedoch in etwas höheren Wasserschichten. Die planktonische Lebensweise wurde einfach beibehalten. Nur ihr Bewegungsraum innerhalb der Wassersäule verlagerte sich vermutlich mehr in die Nähe des Meeresbodens (siehe Tab. 4).

## 5 LITERATUR

- Bandel, K. und Spaeth, C.** (1983) Beobachtungen am Rezenten *Nautilus*. *Mitt. geol.-paläont. Inst. Univ. Hamburg*, **53**, 9-26, Hamburg.
- Bayer, U.** (1979) Constructional morphology of ammonite septa. *N. Jb. Geol. Paläont., Abh.*, **157**, 150-157, Stuttgart.
- Becker, R.-T.** (1993) Stratigraphische Gliederung und Ammonoideen-Faunen im Nehdenium (Ober-Devon II) von Europa und Nord-Afrika. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **155**, 1-405, Frankfurt a. M.
- Becker, R.-T.** (1995) Taxonomy and evolution of Late Famennian Tornocerataceae (Ammonoidea). *Berliner geowiss. Abh., E* **16**, 607-634, Berlin.
- Becker, R.-T.** (1996) Zur Evolutionsökologie bei Ammonoideen des unteren und mittleren Famenniums. *Terra Nostra*, **96/6**, 19, Köln (66. Tagung der Paläontologischen Gesellschaft in Leipzig, Vortrags- und Posterkurzfassungen).
- Blind, W.** (1975) Über die Entstehung und Funktion der Lobenlinie bei Ammonoideen. *Paläont. Z.*, **49** (3), 254-267, Stuttgart.
- Chamberlain, J.A.** (1980) The role of body extension in cephalopod locomotion. *Palaeont.*, **23**, Part 2, 445-461, London.
- Chamberlain, J.A.** (1981) Hydromechanical design of fossil cephalopods. In: **House, M.R. and Senior, J.R.** (eds.), *The Ammonoidea. Syst. Ass. Spec.*, **18**, 289-336; London and New York, Academic Press.
- Checa, A.** (1996) Origin of intracameral sheets in ammonoids. *Lethaia*, **29**, 61-75, Oslo.
- Checa, A.G. und Garcia-Ruiz, J.M.** (1996) Morphogenesis of the septum in ammonoids. In: **Landman, N.H., Tanabe, K. and Davis, R.A.** (eds.), *Ammonoid Paleobiology, Topics in Geobiology*, **13**, 253-296, Plenum Press, New York.
- Crick, G.C.** (1898) On the muscular attachment of the animal to its shell in some fossil Cephalopoda (Ammonoidea). *Transact. Linn. Soc. London, Zoology, Ser. 2*, **7**, 71-113, London.
- Dagys, A. und Weitschat, W.** (1993) Correlation of the Boreal Triassic. *Mitt. geol.-paläont. Inst. Univ. Hamburg*, **75**, 249-256, Hamburg.
- Dagys, A., Weitschat, W., Konstantinov, A. und Sobolev, E.** (1993) Evolution of the boreal marine biota and biostratigraphy at the Middle/Upper Triassic boundary. *Mitt. geol.-paläont. Inst. Univ. Hamburg*, **75**, 193-209, Hamburg.
- Denton, E.J. und Gilpin-Brown, J.B.** (1966) On the buoyancy of the pearly *Nautilus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **46**, 723-759, Cambridge.
- Doguzhaeva, L.A. und Kabanov, G.K.** (1988) Muscle scars in ammonoids. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, **301**, 210-212, Moskau (in russisch).

- Doguzhaeva, L.A. und Mutvei, H.** (1991) Organization of the softbody in *Aconeceras* (Ammonitina), interpreted on the basis of shell morphology and muscle-scars. *Palaeontogr., Abt. A*, **218**, 17-33, Stuttgart.
- Doguzhaeva, L.A. und Mutvei, H.** (1996) Attachment of the body to the shell in Ammonoids. In: **Landman, N.H., Tanabe, K. und Davis, R.A.** (eds.), *Ammonoid Paleobiology, Topics in Geobiology*, **13**, 43-63, Plenum Press, New York.
- Donovan, D.T., Callomon, J.H. und Howarth, M.K.** (1981) Classification of the Jurassic Ammonitina. In: **House, M.R. und Senior, J.R.** (eds.), *The Ammonoidea. Syst. Ass. Spec.*, **18**, 101-155, Academic Press, London and New York.
- Fischer, R.** (1975) Die deutschen Mittellias-Falciferen (Ammonoidea; *Protogrammoceras*, *Fuciniceras*, *Arieticerias*). *Palaeontogr., Abt. A*, **151**, 74-101, Stuttgart.
- Fischer, R., Jäger, M., Konstantinopoulou, A., Kristan-Tollmann, E., Luppold, F. W. und Ohm, H.-H.** (1986) Paläontologie einer epikontinentalen Schichtfolge: Oberes Sinemurium bis Oberes Domerium von Empelde bei Hannover. *Facies*, **15**, 53-176, Erlangen.
- Fischer, R., Mutterlose, J. und Rittig, C.** (1986) Das Lias-Profil der Trogstrecke der B65 bei Empelde südwestlich von Hannover. *Akr. Paläont. Hannover*, **14**, 4, 59-82, Hannover.
- Garcia-Ruiz, J.M., Checa, A. und Rivas, P.** (1990) On the origin of ammonite sutures. *Paleobiol.*, **16**, 349-354, Davis, California.
- Henderson, R.A.** (1984) A muscle attachment proposal for septal function in mesozoic ammonites. *Palaeont.*, **27**, 461-486, London.
- Hewitt, R.A., Checa, A. und Westermann, G.E.G.** (1991) Chamber growth in ammonites inferred from colour markings and naturally etched surfaces of Cretaceous vasoceratids from Nigeria. *Lethaia*, **24**, 271-287, Oslo.
- Hoffmann, K.** (1982) Die Stratigraphie, Paläogeographie und Ammonitenführung des Unter-Pliensbachium (Carixium, Lias gamma) in Nordwest-Deutschland. *Geol. Jb., A*, **55**, 3-493, Hannover.
- Hölder, H.** (1952) Über Gehäusebau, insbesondere Hohlkiel jurassischer Ammoniten. *Palaeontogr., Abt. A*, **102**, 18-48, Stuttgart.
- Hölder, H.** (1954) Über die Siphonheftung bei Ammoniten. *N. Jb. Geol. Paläont., Mh.*, **8**, 372-379, Stuttgart.
- Hudson, J.D. und 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. und Pearson, T.H.** (eds.), *Modern and ancient continental shelf anoxia. Geol. Soc. Spec. Publ.*, **58**, 291-309, London.
- Huf, W.** (1968) Über Sonninien und Dorsetensien aus dem Bajocium von Nordwestdeutschland. *Beih. Geol. Jb.*, **64**, 1-126, Hannover.
- Jacobs, D.K. und Chamberlain, J.A.** (1996) Buoyancy and Hydrodynamics in Ammonoids. In: **Landman, N.H., Tanabe, K. und Davis, R.A.** (eds.), *Ammonoid Paleobiology, Topics in Geobiology*, **13**, 169-224, Plenum Press, New York.
- Jacobs, D.K. und Landman, N.H.** (1993) *Nautilus* - a poor model for the function and behavior of ammonoids? *Lethaia*, **26**, 101-111, Oslo.
- Jones, D.L.** (1961) Muscle attachment impressions in a Cretaceous ammonite. *J. Paleont.*, **35**, 502-504, Menasha/Wisconsin.
- Jordan, R.** (1968) Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach den Strukturelementen der Gehäuse-Innenwand. *Beih. Geol. Jb.*, **77**, 1-64, Hannover.
- Jux, U. und Krath, J.** (1974) Die Fauna aus dem Mittleren Oberdevon (Nehden-Stufe) des südwestlichen Bergischen Landes (Rheinisches Schiefergebirge). *Palaeontogr., Abt. A*, **147**, 115-168, Stuttgart.
- Keupp, H., Röper, M. und Seilacher, A.** (1999) Paläobiologische Aspekte von syn vivo-besiedelten Ammonoideen im Plattenkalk des Ober-Kimmeridgiums von Brunn in Ostbayern. *Berliner geowiss. Abh.*, E **30**, 121-145, Berlin.
- Kröger, B.** (2000) Schalenverletzungen an jurassischen Ammoniten - ihre paläobiologische und paläoökologische Aussagefähigkeit. *Berliner geowiss. Abh.*, E **33**, 1-97, Berlin.
- Landman, N.H.** (1988) Early Ontogeny of Mesozoic Ammonites and Nautilids. In: **Wiedmann, J. und Kullmann, J.** (eds.), *Cephalopods - present and past*, 215-228, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Landman, N.H., Tanabe, K. und Shigeta, Y.** (1996) Ammonoid Embryonic Development. In: **Landman, N.H., Tanabe, K. und Davis, R.A.** (eds.), *Ammonoid Paleobiology, Topics in Geobiology*, **13**, 343-405, Plenum Press, New York.
- Landman, N.H., Tanabe, K., Mapes, R.H., Klofak, S.M. und Whitehill, J.** (1993) Pseudosutures in Paleozoic ammonoids. *Lethaia*, **26**, 99-100, Oslo.
- Lehmann, U.** (1990) *Ammonoideen: Leben zwischen Skylla und Charybdis*. Haeckel-Bücherei Bd. 2, 1-257, Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.
- Lominadze, T., Sharikadze, M. und Kvantaliani, I.** (1993) On the mechanism of soft body movement within body chamber in ammonites. *Geobios, M.S.*, **15**, 267-273, Lyon.
- Mutvei, H.** (1957) On the relations of the principal muscles to the shell in *Nautilus* and some fossil nautiloids. *Ark. Min. Geol.*, **10**, 219-253, Stockholm.

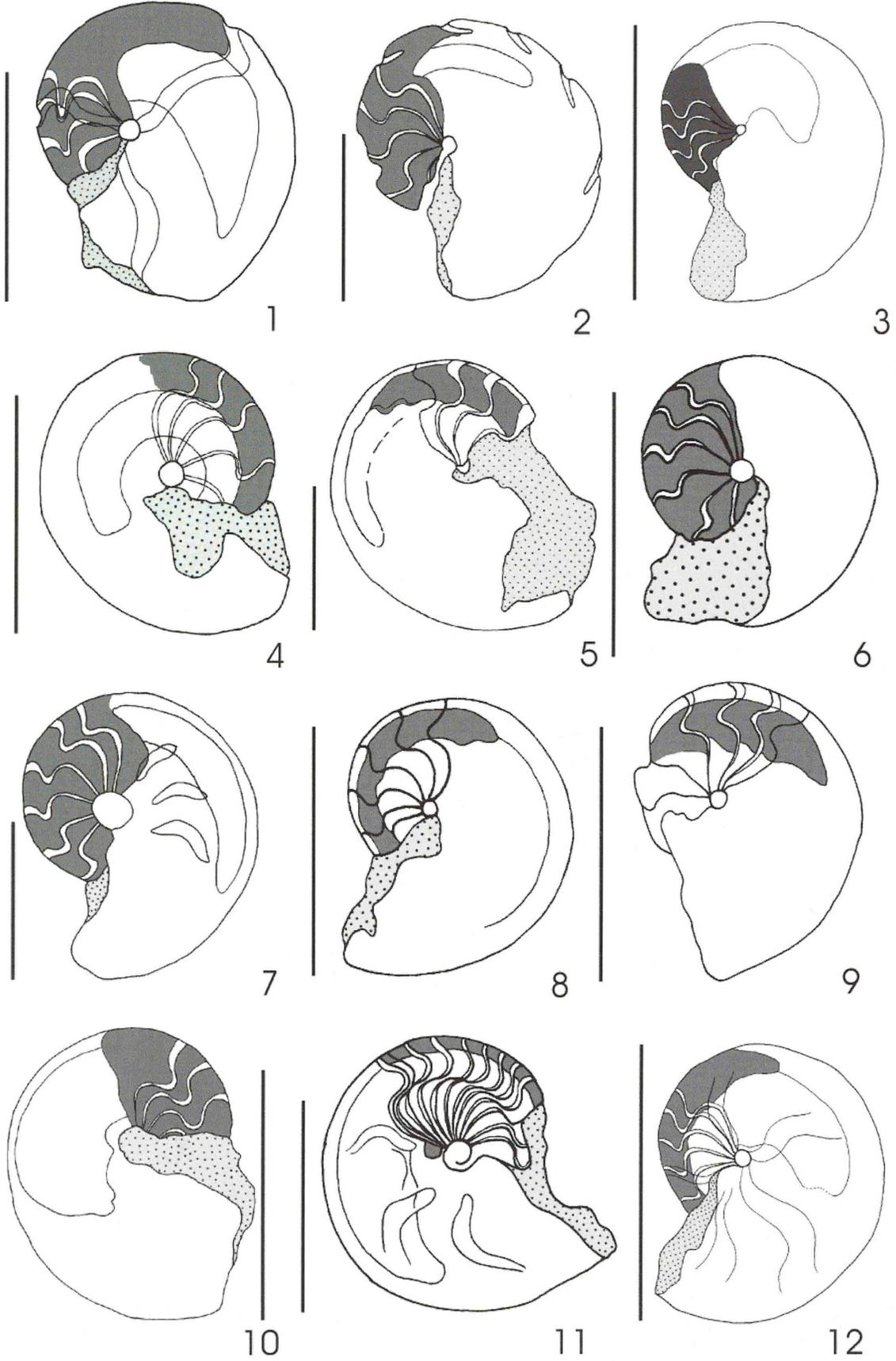
- Mutvei, H.** (1964) Remarks on the anatomy of recent and fossil Cephalopoda. *Stockholm Contrib. Geol.*, **11/ 4**, 79-112, Stockholm.
- Mutvei, H., Arnold, J.M. und Landman, N.H.** (1993) Muscles and attachment of the body to the shell in embryos and adults of *Nautilus belauensis* (Cephalopoda). *Amer. Mus. Novit.*, **3059**, 1-15, New York.
- Neige, P., Marchand, D. und Bonnot, A.** (1997) Ammonoid morphological signal versus sea-level changes. *Geol. Mag.*, **134**, 2, 261-264, Cambridge.
- Rakus, M.** (1978) Sur l'existence de deux types distincts d'empreintes de muscles retracteurs chez les ammonites. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, **354**, 74, 139-145, Lausanne.
- Rätsch, C.** (1997) *Die Steine der Schamanen: Kristalle, Fossilien und die Landschaften des Bewusstseins*. Eugen Diederichs Verlag, München.
- Richter, U. und Fischer, R.** (1992) Muskelansatzflecken auf pyritisierten Ammonitensteinkernen. *62. Jahrestag. Paläont. Ges., Kurzfassungen*, **58**, Berlin.
- Richter, U.** (1992) Untersuchungen an Muskelansatzflecken auf pyritisierten Steinkernen von Ammoniten. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Universität Hannover.
- Riout, M.** (1978) *Villers-Sur-Mer: son site, ses falaises, sa plage, son musée*. Syndicat d'initiative de Villers-Sur-Mer, 31 S.; Villers-Sur-Mer.
- Riout, M., Dugue, O., Jan Du Chene, R., Ponsot, C., Fily, G., Moron, J.-M. und Vail, P.R.** (1991) Outcrop sequence stratigraphy of the Anglo-Paris Basin, Middle to Upper Jurassic (Normandy, Maine, Dorset). *Bull. Centres Rech. Explor.- Prod. Elf Aquitaine*, **15** (1), 101-194, Boussens.
- Roemer, J.** (1911) *Die Fauna der Aspidoides-Schichten von Lechstedt bei Hildesheim*. Verlag Riemen-schneider, Hannover.
- Schmidt, H.** (1926) Neotenie und beschleunigte Entwicklung bei Ammonen. *Paläont. Z.*, **7**, 197-205, Stuttgart.
- Seilacher, A.** (1975) Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten-Septums. *Paläont. Z.*, **49**, 268-286, Stuttgart.
- Seilacher, A.** (1988) Why are Nautiloid and Ammonite sutures so different? *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **177/1**, 41-69; Stuttgart.
- Sharikadze, M.Z., Lominadze, M.A. und Kvantaliani, I.V.** (1990) Systematische Bedeutung von Muskelabdrücken spätjurassischer und frühkretazischer Ammonoidea. *Zentralbl. Geol. Wiss.*, **18**, 1031-1039, Berlin.
- Spiegler, W.** (1966) Graphoceratidae des Ober-Aale-nium (Jura, NW-Deutschland). *Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg*, **35**, 5-113, Hamburg.
- Spille, C.** (1998) Schwarze Fleckenmuster auf pyritisierten Ammonitensteinkernen. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Universität Hannover.
- Tanabe, K., Landman, N.H. und Mapes, R.H.** (1998) Muscle attachment scars in a Carboniferous goniatite. *Paleont. Res.*, **2/2**, 130-136, Tokyo.
- Trueman, A.E.** (1941) The ammonite body chamber with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonite. *Quart. J. Geol. Soc. London*, **96**, 339-383, London.
- Vidier, J.P., Marchand, D., Bonnot, A. und Fortwengler, D.** (1993) The Callovian and Oxfordian of the Boulonnais area in northern France: new biostratigraphic data. *Acta geol. Polonica*, **43** (3/4), 169-185, Warszawa.
- Vogel, K.P.** (1959) Zwergwuchs bei Polyptychiten (Ammonoidea). *Geol. Jb.*, **76**, 469-540, Hannover.
- Waagen, W.** (1870) Ueber die Ansatzstelle der Haftmuskeln beim *Nautilus* und den Ammoniten. *Palaeontogr.*, **17/5**, 185-210, Cassel.
- Wang, Y. und Westermann, G.E.G.** (1993) Paleocology of Triassic Ammonoids. *Geobios, M.S.*, **15**, 373-392, Lyon.
- Ward, P., Greenwald, L. und Magnier, Y.** (1981) The chamber formation cycle in *Nautilus macromphalus*. *Paleobiol.*, **7/4**, 481-493, Davis.
- Weitschat, W.** (1986) Phosphatisierte Ammonoideen aus der Mittleren Trias von Central-Spitzbergen. *Mitt. geol.-paläont. Inst. Univ. Hamburg*, **61**, 249-279, Hamburg.
- Weitschat, W. und 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. und Dagys, A.** (1989) Triassic biostratigraphy of Svalbard and a comparison with NE-Siberia. *Mitt. geol.-paläont. Inst. Univ. Hamburg*, **68**, 179-213, Hamburg.
- Westermann, G.E.G.** (1996) Ammonoid Life and Habitat. In: **Landman, N.H., Tanabe, K. und Davis, R.A.** (eds.), *Ammonoid Paleobiology, Topics in Geobiology*, **13**, 607-707, Plenum Press, New York.
- Westermann, G.E.G.** (1958) Ammoniten-Fauna und Stratigraphie des Bathonien NW-Deutschlands. *Beih. Geol. Jb.*, **32**, 1-103, Hannover.
- Wetzel, W.** (1950) Fauna und Stratigraphie der *wuerttembergica*-Schichten, insbesondere Norddeutschlands. *Palaeontogr., Abt. A*, **87**, 77-157, Stuttgart.
- Zaborski, P.M.P.** (1986) Internal mould markings in a cretaceous ammonite from Nigeria. *Palaeont.*, **29** (4), 725-738, London.

## **Tafel 1-26**

## TAFEL 1

Laterale Strukturen in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon bei Tornoceratidae. (Maßstabsbalken entsprechen 1 cm, falls nicht anders angegeben)

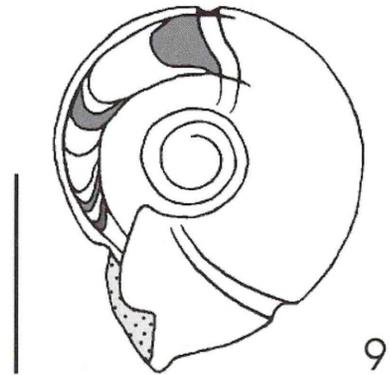
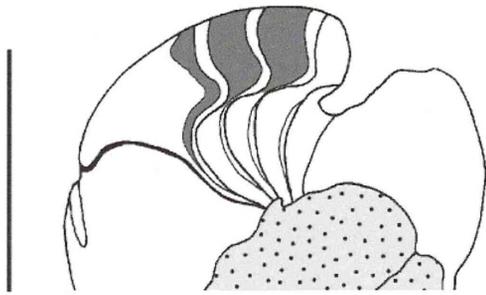
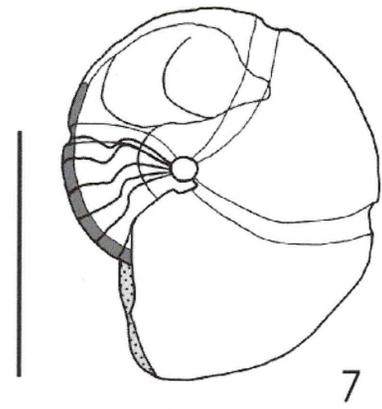
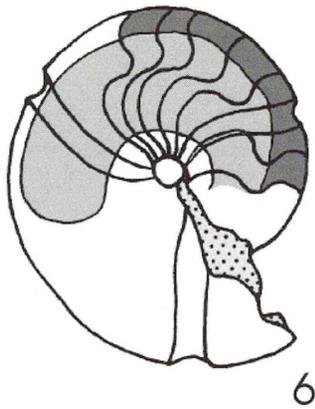
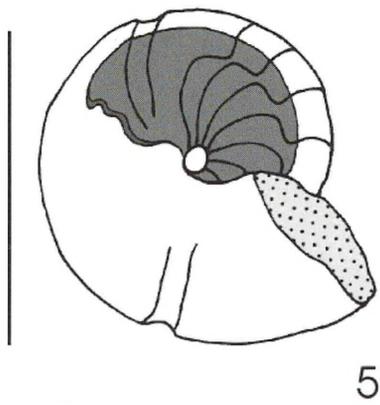
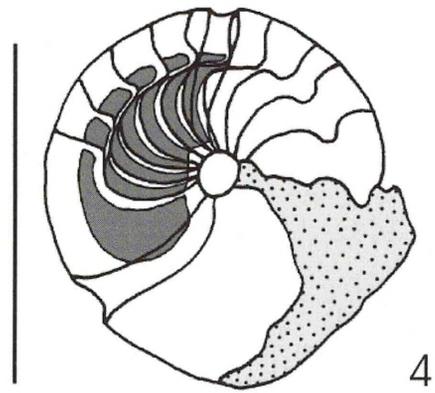
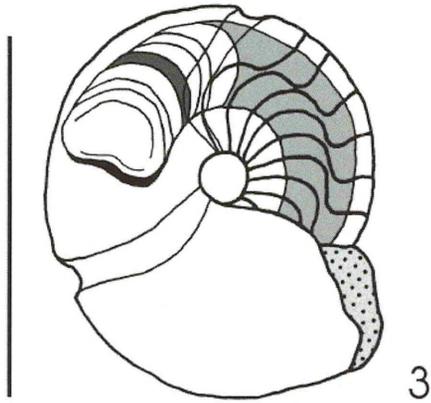
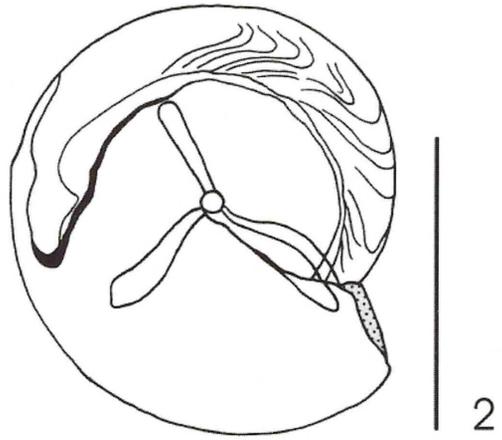
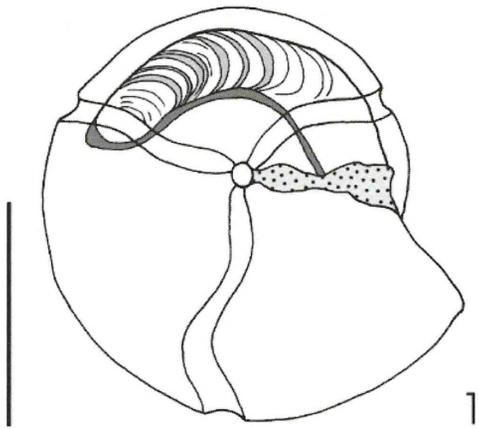
- Fig. 1** - *Linguatornoceras guestphalicum* (Frech) (MB.C.2906). Lateralansicht eines adulten Exemplars. In der Wohnkammer ist eine lange, schmal auslaufende Doppellinie durch ein dunkles Präseptalfeld nach hinten geschlossen. Das Präseptalfeld ist ventral stark verbreitert. (Foto siehe Taf. 17, Fig. 4)
- Fig. 2** - (?)*Truyolsoceras* sp. (MB.C.3071). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein dunkles Präseptalfeld ist in der Wohnkammer ventral verbreitert. In die dunkle Bucht im hinteren Wohnkammerabschnitt läuft eine schmale, kurze Spirallinie hinein.
- Fig. 3** - *Tornoceras typum* (Sandberger) (MB.C.2907). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Eine breite, relativ kurze Doppellinie ist im hinteren Teil der Wohnkammer durch ein dunkles Präseptalfeld geschlossen. Das Präseptalfeld ist ventrolateral leicht verbreitert. (Foto siehe Taf. 17, Fig. 3)
- Fig. 4** - *Aulatornoceras eifliense posterior* Becker (MB.C.3072). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Auf der Flankenmitte der Wohnkammer und dem Phragmokon ist eine feine Spirallinie erhalten. Auf der Ventralseite ist die Spirallinie von einem Externband begrenzt, das mit ungefähr einer Kammerbreite vor dem letzten Septum in der Wohnkammer endet.
- Fig. 5** - *Falcitornoceras korni* Becker (MB.C.3073). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Eine schmale Doppellinie ist mit einem ventrolateral angelegten, dunklen Band in der Wohnkammer verbunden. Das Band setzt sich auf dem Phragmokon fort und ist durch schmale, helle Säume vor jedem Septum durchbrochen. Es entspricht in seiner Lage und Breite der Fortsetzung der Doppellinie aus der Wohnkammer.
- Fig. 6** - *Crassotornoceras crassum* (Matern) (MB.C.3074). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Ein schmales, dunkles Präseptalfeld mit scharfer Begrenzung am Vorderrand ist in der Wohnkammer, dem letzten Septum direkt angelagert, erhalten. (Foto siehe Taf. 20, Fig. 8)
- Fig. 7** - *Armatites planidorsatus* (Münster) (MB.C.3075). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Eine schmale, langgestreckte Doppellinie ist einem schmalen dunklen Präseptalfeld vorgelagert. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 8** - *Falcitornoceras korni* Becker (MB.C.3076). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein schmales dunkles, ventrolateral angelegtes Band reicht vom Phragmokon ein kurzes Stück in die Wohnkammer hinein und endet dort kurz vor dem letzten Septum. Eine feine einzelne Linie ist dem Band vorgelagert. Die Linie entspricht dem ventralen Teil einer Doppellinie, die dorsolaterale Linie ist nicht überliefert. (Foto siehe Taf. 20, Fig. 2)
- Fig. 9** - *Phoenixites* cf. *varicatus* (Wedekind) (MB.C.3077). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Ein breites dunkles Band, lateral auf dem Phragmokon angelegt, reicht bis in die Wohnkammer und endet dort spitz auslaufend kurz vor dem letzten Septum. Das Band ist von hellen Säumen vor jedem Septum durchbrochen. Es entspricht einer schmalen Doppellinien-Struktur mit geschwärtztem Innenbereich. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 10** - *Linguatornoceras haugi* (Frech) (MB.C.3078). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Eine breite, relativ kurze Doppellinie, rundlich nach vorne geschlossen, ist im hinteren Bereich der Wohnkammer mit einem breiten, am Vorderrand gerade begrenzten Präseptalfeld verbunden.
- Fig. 11** - *Armatites planidorsatus* (Münster) (MB.C.3079). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Ein Spirallinienpaar, nach vorne geschlossen, ist auf der Wohnkammerflanke erhalten. Die ventralseitige Linie ist auf dem Phragmokon fortgesetzt und wird von einem schmalen dunklen Externband begrenzt. Vor dem letzten Septum in der Wohnkammer ist am Nabelrand ein kleiner geschwärtzter Einzelfleck erhalten.
- Fig. 12** - *Aulatornoceras auriforme* (Oppenheimer) (MB.C.2905). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Eine breit angelegtes Spirallinienpaar ist auf der Wohnkammerflanke in Form von feinen, eingekerbten Linien erhalten. Die ventrale Spirallinie wird von einem dunklen Externband begrenzt, das ein Stück weit in die Wohnkammer hineinreicht. (Foto siehe Taf. 17, Fig. 2)



## TAFEL 2

Laterale und ventrale Strukturen in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon bei Cheiloceratidae. (Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

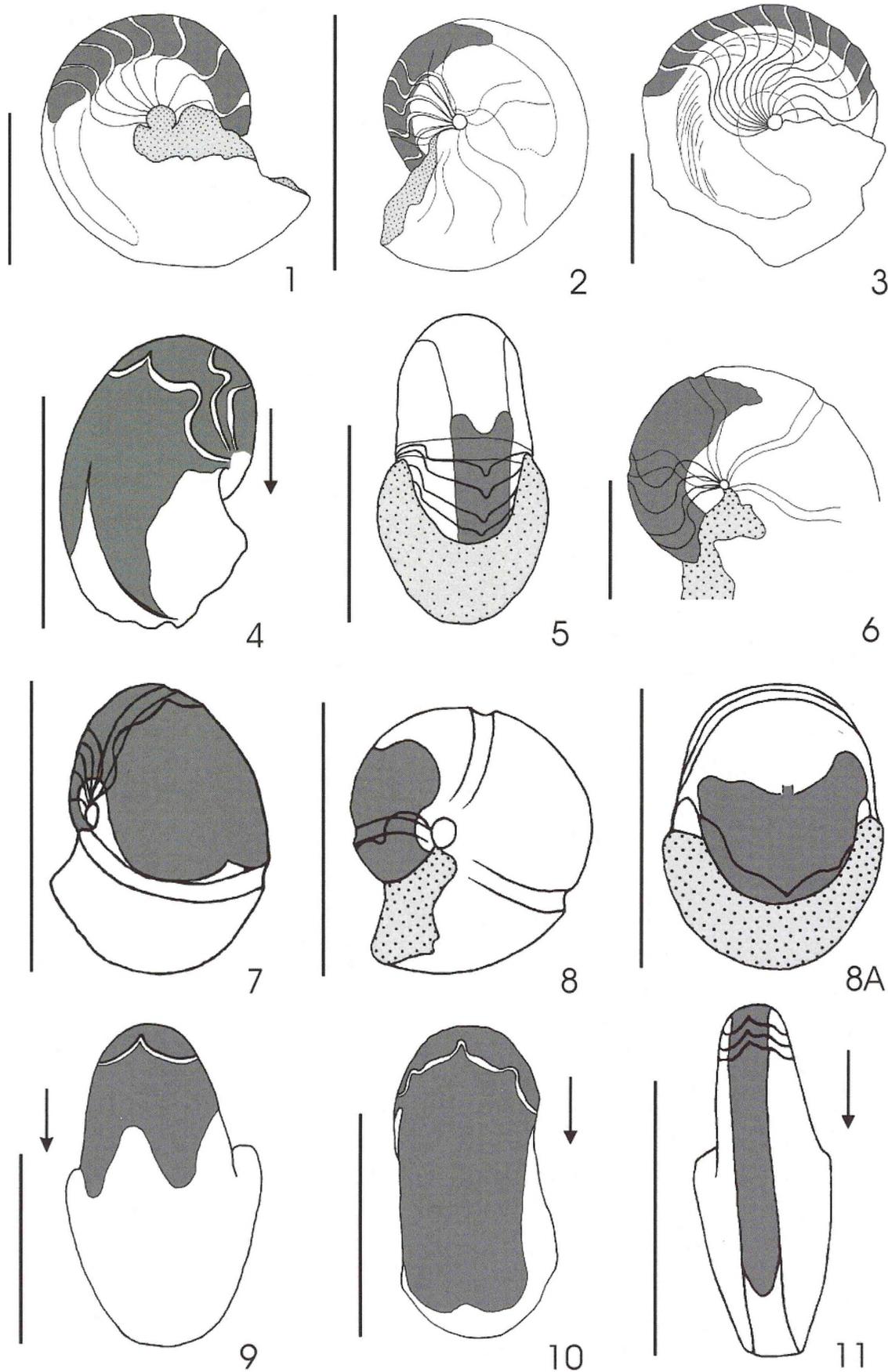
- Fig. 1** - *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum crassum* Wedekind (MB.C.3080). Lateralansicht der Wohnkammer. Ein laterales Spirallinienpaar ist in Form von deutlich geschwärtzten Linien erhalten. Markante Schleppestrukturen sind zwischen den Linien in Form von geschwärtzten, konkaven Bögen zu erkennen. (Foto siehe Taf. 18, Fig. 1)
- Fig. 2** - *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum subpartitum* (Münster) (MB.C.3081). Lateralansicht der Wohnkammer. Ein ventrolateral angelegtes Spirallinienpaar ist in der Wohnkammer erhalten und reicht weit nach vorne in sie hinein. Zwischen den Linien sind V-förmige, leicht dunkle Schleppestrukturen ausgebildet.
- Fig. 3** - *Cheiloceras (Cheiloceras) amblylobum* (Sandberger) (MB.C.2902). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein am Vorderende rundlich-eckig geschlossenes Spirallinienpaar ist auf der Flanke der Wohnkammer und des Phragmokon erhalten. Der Linienabschnitt in der Wohnkammer zeigt zwischen den Linien eine deutliche Schleppestuktur in Form von breiteren und dünneren geschwärtzten Bögen. Der Abschnitt auf dem Phragmokon ist zwischen den Linien komplett geschwärtzt. (Foto siehe Taf. 18, Fig. 2)
- Fig. 4** - *Cheiloceras (Cheiloceras) amblylobum* (Sandberger) (MB.C.3082). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein komplett zwischen den Linien geschwärtztes Spirallinienpaar ist auf dem Phragmokon und in der Wohnkammer erhalten. Die Spirallinien-Struktur ist von hellen Säumen vor jedem Septum durchbrochen und reicht nur ein kleines Stück in die Wohnkammer hinein.
- Fig. 5** - *Cheiloceras (Cheiloceras) sacculum* (Sandberger) (MB.C.3083). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Eine sehr breit angelegte Spirallinien-Struktur reicht bis zum Nabel herunter. Nach vorne ist die Struktur deutlich durch eine breitere, geschwärtzte Linie begrenzt. Der Bereich zwischen den Linien ist in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon komplett geschwärtzt. (Foto siehe Taf. 18, Fig. 4)
- Fig. 6** - *Cheiloceras (Cheiloceras) cf. sacculum* (Sandberger) (MB.C.3084). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Ein Spirallinienpaar ist zwischen den Linien in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon komplett gedunkelt. Die ventrale Linie wird auf dem Phragmokon von einem Externband begrenzt. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 7** - *Cheiloceras (Raymondiceras) cf. verneuli* (Münster) (MB.C.2904) Lateralansicht eines adulten Exemplars. Ein Spirallinienpaar ist in Form von feinen, eingekerbten Linien in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon erhalten. In der Wohnkammer sind zwischen den Linien einige Schleppestrukturen, ebenfalls in Form von feinen, eingekerbten konkaven Bögen, ausgebildet. Die ventrale Linie wird auf dem Phragmokon und ein Stück in der Wohnkammer von einem Externband begrenzt. (Foto siehe Taf. 18, Fig. 6)
- Fig. 8** - *Cheiloceras (Raymondiceras) tenue* Sobolev (MB.C.3085). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars (Ausschnitt). Ein unvollständig geschwärtztes Präseptalfeld, von einer dunklen Präseptallinie am Vorderrand begrenzt, ist in der Wohnkammer vor dem letzten Septum erhalten. Ventral ist das Feld deutlich verbreitert.
- Fig. 9** - *Paratorleyoceras globosum* (Münster) (MB.C.3086). Ein schmales, ventrolateral angelegtes Spirallinienpaar ist in der Wohnkammer erhalten. Das geschlossene Vorderende ist nicht überliefert. Zwischen den Linien sind Schleppestrukturen, in Form von schmalen und breiten, konkaven Bögen ausgebildet



## TAFEL 3

Ventrale Strukturen in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon bei Tornoceratidae und Cheiloceratidae. (Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

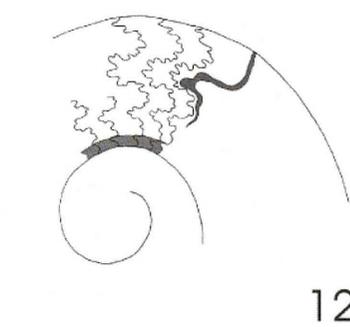
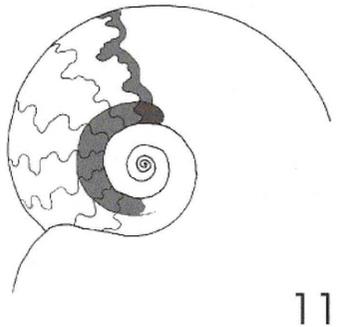
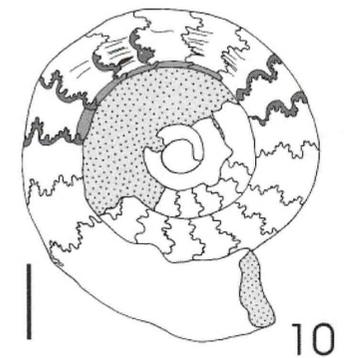
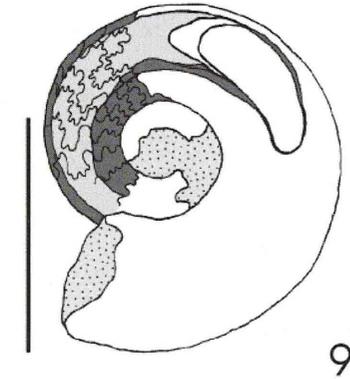
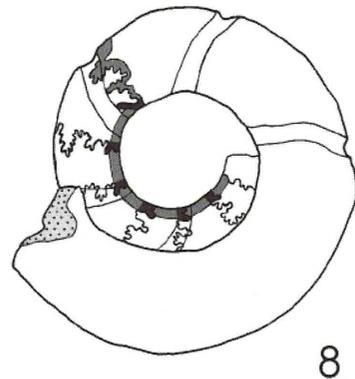
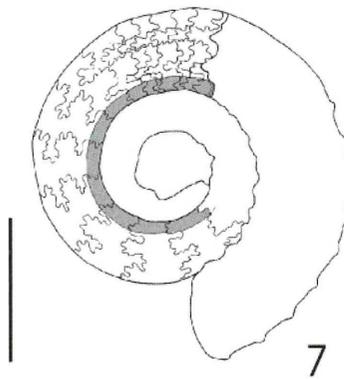
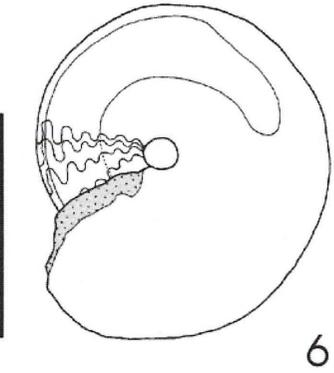
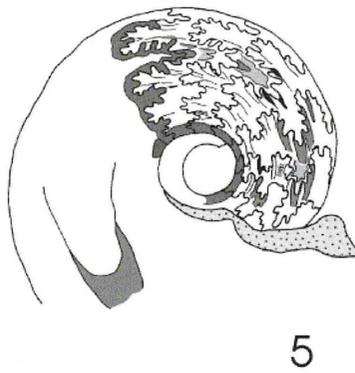
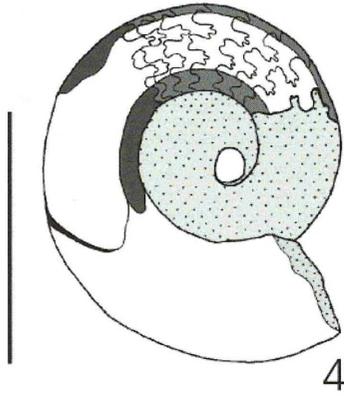
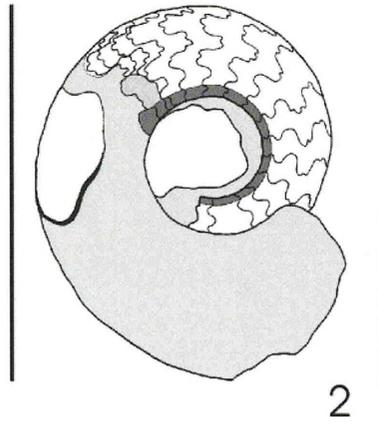
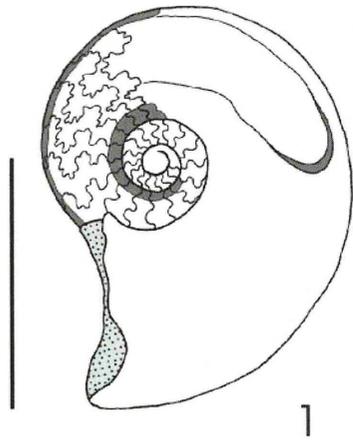
- Fig. 1** - *Armatites* aff. *planidorsatus* (Münster) (MB.C.2910). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Ein breites Externband reicht ein Stück in die Wohnkammer hinein und ist an seinem Vorderende, einem ventralen Präseptalfeld, median eingebuchtet. Das Band ist von hellen, schmalen Säumen vor jedem Septum durchbrochen. Das kleine ventrale Präseptalfeld in der Wohnkammer ist am Vorderende mit einer schmalen Doppellinie verbunden. (Foto siehe Taf. 17, Fig. 5)
- Fig. 2** - *Aulatornoceras auriforme* (Oppenheimer) (MB.C.2905). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Ein dunkles Externband reicht relativ weit in die Wohnkammer hinein und endet in einem langgestreckten ventralen Präseptalfeld. Das Präseptalfeld ist median stark eingebuchtet. Dadurch ist es in zwei, bilateral-symmetrische Verlängerungen aufgeteilt. (Foto siehe Taf. 17, Fig. 2)
- Fig. 3** - *Cheiloceras (Raymondiceras) praelentiforme* Sobolev (MB.C.2909). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein relativ schmales Externband auf dem Phragmokon endet in einem kleinen, rundlich begrenzten, ventralen Präseptalfeld in der Wohnkammer. (Fotos siehe Taf. 18, Fig. 8, 8A)
- Fig. 4** - *Linguatornoceras haugi* (Frech) (MB.C.3087). Ventralansicht des Phragmokon und der Wohnkammer. Ein ventral stark verbreitertes dunkles Präseptalfeld in der Wohnkammer ist median deutlich eingebuchtet.
- Fig. 5** - *Cheiloceras (Raymondiceras) cf. verneuili* (Münster) (MB.C.2904). Ventralansicht des Phragmokon und der Wohnkammer eines adulten Exemplars. Ein relativ schmales Externband endet in der Wohnkammer in einem kleinen, median eingebuchteten ventralen Präseptalfeld. Die Außenränder des Bandes bilden die Grenzen der Spirallinienpaare auf den Flanken. (Foto siehe Taf. 20, Fig. 6)
- Fig. 6** - *Oxytornoceras signatum* Becker (MB.C.3088). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein breites Externband, dessen Begrenzungen auf den Flanken noch über die breiten Lateralloben hinausreichen, endet in einem langgestreckten ventralen Präseptalfeld in der Wohnkammer. Das Feld ist median eingebuchtet und bildet damit zwei schmale symmetrische Verlängerungen aus.
- Fig. 7** - *Cheiloceras (Puncticeras) pompeckji gastriforme* (Becker) (MB.C.2912). Ventralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein fast bis zum Nabel hinunter geschwärztes breites Externband endet in einem breiten ventralen Präseptalfeld, dessen Vorderrand leicht eingebuchtet ist. (Fotos siehe Taf. 20, Fig. 4, 4A)
- Fig. 8** - *Cheiloceras (Cheiloceras) sacculum* (Sandberger) (MB.C.3089). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein breites, leicht dunkles Externband endet in einem breiten ventralen Präseptalfeld, dessen Vorderrand median deutlich eingebuchtet ist. A Ventralansicht der Wohnkammer des juvenilen Exemplars. (Fotos siehe Taf. 18, Fig. 10, 10A)
- Fig. 9** - *Linguatornoceras haugi* (Frech) (MB.C.2911). Ventralansicht der Wohnkammer. Ein laterales Präseptalfeld ist ventral verbreitert und median deutlich eingebuchtet, so daß zwei symmetrische dunkle Verlängerungen entstehen. (Foto siehe Taf. 17, Fig. 6)
- Fig. 10** - *Linguatornoceras cf. haugi* (Frech) (MB.C.3090). Ventralansicht der Wohnkammer. Ein laterales Präseptalfeld ist ventral stark verlängert ausgebildet. Sein Vorderrand ist leicht eingebuchtet. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 11** - *Armatites planidorsatus* (Münster) (MB.C.3079). Ventralansicht des Phragmokon und der Wohnkammer eines adulten Exemplars. Ein sehr schmales dunkles Externband, dessen Begrenzungen mit der Kante der abgeflachten Externseite zusammenfallen, reicht weit in die Wohnkammer hinein und läuft dort spitz aus.



## TAFEL 4

Laterale und dorsolaterale Strukturen bei mesozoischen Ammoniten. (Maßstabsbalken entsprechen 1cm)

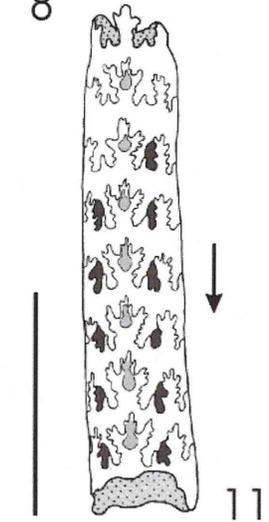
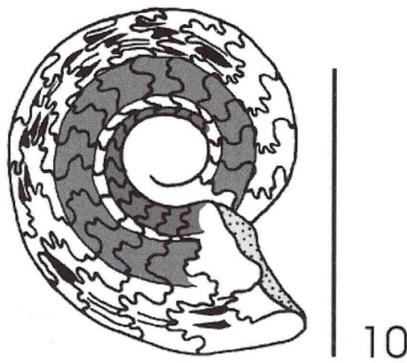
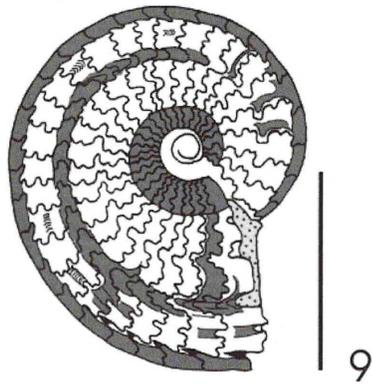
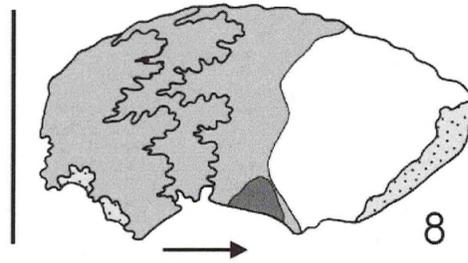
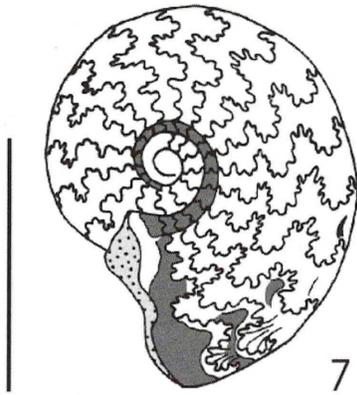
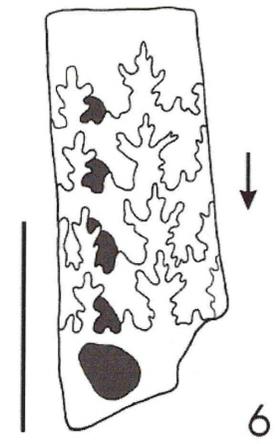
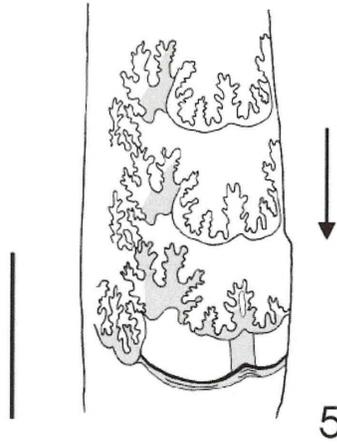
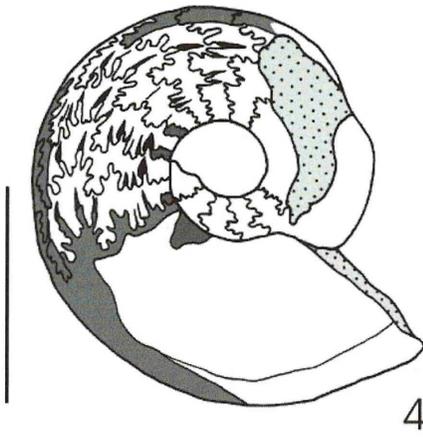
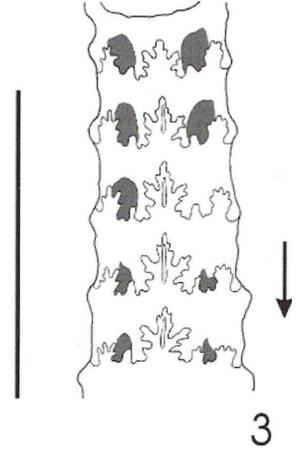
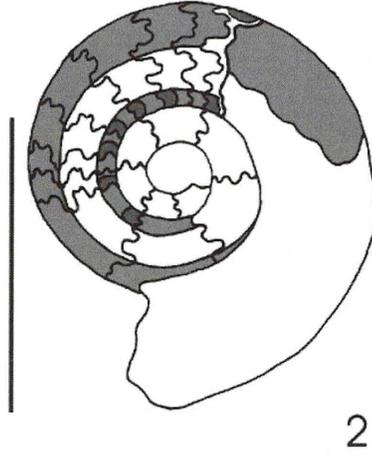
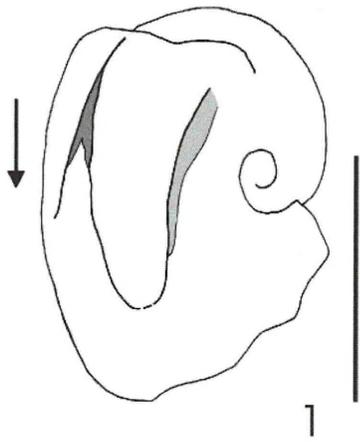
- Fig. 1** - *Amaltheus* sp. (GPH 1999 IV 1) Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Eine laterale, nach hinten offene Doppellinie ist auf der Wohnkammerflanke erhalten. Ein dunkler Nabelband auf dem Phragmokon verbindet paarige dorsolaterale Flecken in der Wohnkammer, die vor dem letzten Septum angelegt sind.
- Fig. 2** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 1) Adultes Exemplar mit kurzer, ventrolateral angelegter und nach hinten geschlossener Doppellinie, die helle und dunkle Pyritbereiche voneinander abtrennt. (Foto siehe Taf. 21, Fig. 11)
- Fig. 3** - *Arietoceras* aff. *falcplicatum* (Fucini) (L 249, Original zu JORDAN 1968, Taf. 5, Fig. 2, Abb. 10) Adultes Exemplar mit ventrolateral angelegter kurzer, nach hinten geschlossener Doppellinie, deren Innenraum dunkel erhalten ist. In dem leicht gedunkelten Nabelband auf dem Phragmokon sind tiefdunkle Einzelflecken direkt vor jedem Septum erhalten. Das Nabelband entspricht einem Schleppstreifen zwischen den paarigen Einzelflecken. Eine breitflächige Schleppstreifung ist an den Lateralloben auf dem Phragmokon erhalten. (Foto siehe Taf. 23, Fig. 7)
- Fig. 4** - *Hecticoceras* sp. (GPH 1999 IV 2) Adultes Exemplar mit breit angelegter Doppellinie, die im nabelseitigen Teil von einem langgestreckten Dorsolateralfleck begrenzt ist. Der Fleck ist mit einem Nabelband auf dem Phragmokon verbunden. (Foto siehe Taf. 26, Fig. 2)
- Fig. 5** - *Simbirskites* sp. (GPH 2000 I 33) Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein dunkles, schmales Präseptalfeld in der Wohnkammer, das direkt am letzten Septum angelegt ist, verbindet die Strukturen am Nabelrand auf beiden Seiten des Steinkerns miteinander. Auf der Wohnkammerflanke ist der vordere, geschlossene Teil einer lateralen Doppellinie erhalten. Breite, dunkle Schleppstreifen sind an den Lateral- und Umbilikalloben auf dem Phragmokon erhalten.
- Fig. 6** - *Stolleyites tenuis* (Stolley) (GPH 1999 IV 3) Lateralansicht eines adulten Exemplars. Eine feine dunkle Spirallinie ist in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon erhalten.
- Fig. 7** *Polymorphites (Uptonia) bronni* (Römer) (L 2552a) Ein adultes Exemplar zeigt eine dunkle Präseptallinie, die die paarigen dorsolateralen Flecken in der Wohnkammer verbindet.
- Fig. 8** - *Choffatia (Grossouvria) sulcifera* (Oppel) (GPH 2000 I 19) Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein schmales dunkles Präseptalfeld verbindet die paarigen dorsolateralen Flecken in der Wohnkammer miteinander. In dem leicht gedunkelten Nabelband sind tiefdunkle Einzelflecken vor jedem Septum deutlich erhalten.
- Fig. 9** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 55) Lateralansicht eines adulten Exemplars. Eine breite, leicht dunkle Doppellinie mit markanten Schleppstrukturen ist auf den Flanken der Wohnkammer und des Phragmokons deutlich erhalten. Ein dunkler Externband begrenzt die Doppellinie ventralseitig. Das Externband reicht bis in den hinteren Teil der Wohnkammer hinein und endet kurz vor dem letzten Septum. Ein dunkler, breiter Band begrenzt die Doppellinie dorsolateral. Es reicht ebenfalls bis in den hinteren Teil der Wohnkammer.
- Fig. 10** - *Echioceras raricostatum* (Zieten) (Ma 13455) Lateralansicht des Phragmokons. Schmale dunkle Präseptalfelder sind vor jedem Septum erhalten und sind mit dem Nabelband verbunden.
- Fig. 11** - *Oedania delicata* Buckman (Ma 13442) Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein schmales dunkles Präseptalfeld ist mit dem dorsolateralen paarigen Fleck in der Wohnkammer verbunden. Das Nabelband ist relativ breit angelegt. (Foto siehe Taf. 23, Fig. 5)
- Fig. 12** - *Amaltheus wertheri* (Lange) (GPH 2000 I 6) Adultes Exemplar mit einer relativ breiten, geschwärtzten Präseptallinie, die ungefähr den Verlauf des letzten Septums nachzeichnet. Der nabelseitige Teil der Linie ist nicht erhalten. (Foto siehe Taf. 21, Fig. 3)



## TAFEL 5

Laterale, dorsolaterale, dorsale und ventrale Strukturen bei planspiral aufgerollten und heteromorphen Ammoniten. (Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

- Fig. 1** - *Simbirskites* sp. (GPH 2000 I 35) Juveniles Exemplar mit ventrolateral angelegten Doppellinien in der Wohnkammer. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 2** - *Fuciniceras brunsvicense* (Fischer) (GPH 2000 I 7) Lateralansicht eines adulten Exemplars. Dunkle Einzelflecken vor jedem Septum werden durch ein Nabelband verbunden. Die ventrolateral angelegte, kurze Doppellinie mit dunklem Innenraum, ist nach hinten durch eine Präseptallinie geschlossen. Die Linie umschließt das Vorderende des Dorsolateralflecks vor dem letzten Septum und auch das Vorderende des geschwärtzten Ventralflecks vor dem letzten Septum. Das Externband zieht ungestört über die Septen hinweg. (Foto siehe Taf. 23, Fig. 1)
- Fig. 3** - (?) *Ancylloceras trispinosum* (Koenen) (Ma 13443) Dorsalansicht des Phragmokons. Paarige dorsolaterale und unpaarige dorsale schmale Flecken auf einem Phragmokon-Bruchstück. Die paarigen Flecken sind in diesem Fall nicht durch einen Schleppstreifen verbunden. Jeder Fleck läßt sich dem vorhergehenden Septum zuordnen, doch im Gegensatz zu den planspiral aufgerollten Ammoniten sind die Flecken nicht direkt vor dem Septum angelagert, sondern sie sind dem Folgenden von hinten angelagert.
- Fig. 4** - *Callizoniceras hoyeri* (Koenen) (Ma 13448) Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. In der Wohnkammer sind ein langgestrecktes ventrales Präseptalfeld, ein schmales laterales Präseptalfeld, ein fast dreieckiger Dorsolateralfleck und der externseitige Teil einer lateralen Doppellinie zusammen erhalten. Der Fleck am Nabelrand ist in diesem Fall nicht mit dem Präseptalfeld vor dem letzten Septum verbunden. An den Lobeninversionen auf der gesamten Flankenbreite des Phragmokons ist Schleppstreifung, ausgebildet. Im Ventralbereich ist ein dunkler Siphonalstreifen erhalten.
- Fig. 5** - *Baculites* sp. (SGPIH4268) Dorsalansicht des Phragmokons und der Wohnkammer eines juvenilen Exemplars. Die paarigen, dorsolateralen Flecken sind zu einem breiten Feld verschmolzen, das median leicht eingebuchtet ist und dessen Vorderrand durch eine deutliche Furche im Steinkern begrenzt wird. An dieses Feld schließt sich ein schmales Präseptalfeld an, das auch im Dorsalbereich direkt dem letzten Septum angelagert ist. Im Dorsallobus des letzten Septums ist ein kleiner, unpaariger Einzelfleck erhalten.
- Fig. 6** - (?) *Bochianites undulatus* (Koenen) (Ma 13447) Dorsalansicht des Phragmokons und der Wohnkammer. Eine dunkle Fleckenreihe auf dem Phragmokon und ein ovaler, dunkler Einzelfleck sind in der Wohnkammer als Reste eines dorsolateralen Fleckenpaares einseitig erhalten. Der Einzelfleck ist nicht dem letzten Septum direkt angelagert, sondern ist ein kleines Stück vom Septum entfernt angelegt. Die Reste der älteren Flecken sind jeweils hinter dem vorhergehendem Septum angelagert erhalten. (Foto siehe Taf. 25, Fig. 6)
- Fig. 7** - *Tragophylloceras numismale* (Pompeckji) (L 1340, Original zu Hoffmann 1982, S.268) Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein schmales dunkles Externband, das im Laufe des Wachstums leicht an Breite zunimmt, ist auf dem Phragmokon erhalten. Der dorsolaterale Fleck am Ende des Nabelbandes in der Wohnkammer ist mit einem relativ breiten dunklen Präseptalfeld verknüpft. Reste der vorhergehenden Präseptalfelder sind zwischen den letzten drei Septen im Externbereich und an den Lateralloben erhalten.
- Fig. 8** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 14) Das Windungsbruchstück eines adulten Exemplars zeigt einen dreieckigen dorsolateralen Einzelfleck, der mit etwas Abstand vor dem letzten Septum in der Wohnkammer angelegt ist. (Foto siehe Taf. 22, Fig. 10)
- Fig. 9** - *Ludwigia decipiens* Althoff (Ma 13452) Lateralansicht des Phragmokons. Das relativ breite dunkle Nabelband wird im Laufe des Wachstums verbreitert. Breite, dunkle Schleppstreifenverbände sind zwischen den Lateralloben erhalten und bilden ein durchziehendes dunkles Band. Schleppstrukturen in Form von kleinen dunklen Bögen liegen im Bereich der Externsättel. Dunkle Reste von schmalen Präseptalfeldern sind im Externbereich und Lateralbereich zwischen den letzten zwei Septen erhalten.
- Fig. 10** - *Simbirskites* sp. (GPH 2000 I 37) Lateralansicht des Phragmokons eines juvenilen Exemplars. Ein schmales Nabelband wird im Laufe des Wachstums verbreitert. Parallel zum Nabelband verläuft ein breites dunkles Lateralband (Fortsetzung einer lateralen Doppellinien-Struktur aus der Wohnkammer). Eine deutliche Schleppstreifung ist an den Inzisionen der Lateralloben entwickelt. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 11** - (?) *Bochianites undulatus* (Koenen) (Ma 13445) Die Dorsalansicht des Phragmokons zeigt dunkle Fleckenreste von paarigen Dorsolateralflecken, die hinter den Septen angelagert sind. Eine leicht dunkle unpaarige Fleckenreihe ist zwischen den Dorsalloben angelegt. Die relativ großen Flecken sind dem Internlobus der letzten vier Septen direkt angelagert. (Foto siehe Taf. 25, Fig. 5)



## TAFEL 6

Dorsale, unpaarige Strukturen bei Ammoniten und Ceratiten. (Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

**Fig. 1** - *Crioceratites* cf. *tuba* (Koenen) (Ma 13444) Dorsalansicht des Phragmokons. Schmale langgestreckte, unpaarige Dorsalflecken sind zwischen den Interloben erhalten. Hinter den Inzisionen der Loben im Dorsalbereich sind verschiedene Schlepstrukturen in Form von feinen Riefen, kleinen dunklen Bögen und schwarzen, breiteren Streifen erhalten. Die Schlepstrukturen verlaufen parallel zur Wachstumsrichtung.

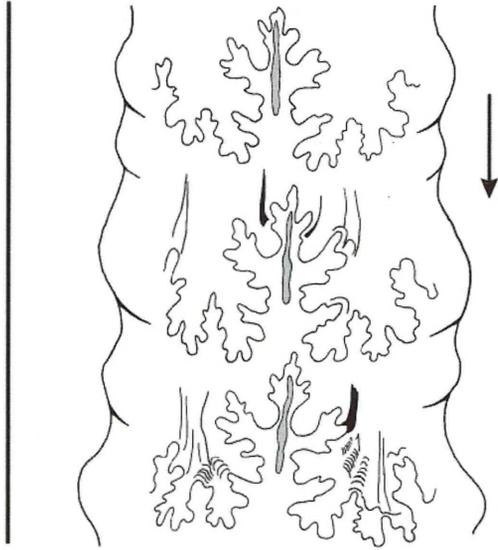
**Fig. 2** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 27) Die Dorsalansicht des Phragmokons zeigt eine leicht dunkle, unpaarige Fleckenreihe zwischen den Internloben. (Maßstabsbalken entspricht 5mm; Foto siehe Taf. 25, Fig. 3)

**Fig. 3** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 14) Bruchstück des Phragmokons mit sehr schmalen, langgestreckten Flecken zwischen den Dorsalloben.

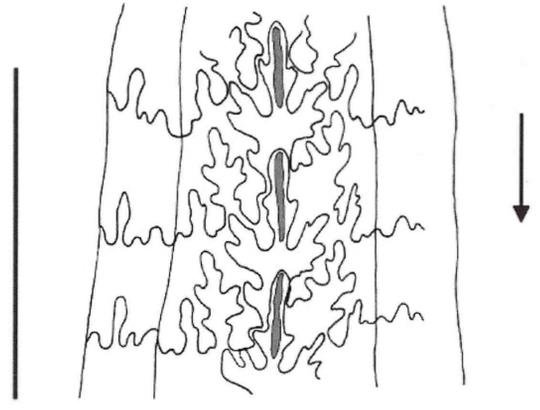
**Fig. 4** - *Simbirskites* sp. (GPH 2000 I 34) Dorsalansicht des Phragmokon mit dunklen breiteren Flecken zwischen den Internloben. Die Oberfläche der unpaarigen Flecken ist schwach gefurcht und erscheint angeraut. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 5** - *Stolleyites tenuis* (Stolley) (GPH 1999 IV 6) Dorsalansicht des Phragmokon mit einer Fleckenreihe aus leicht gedunkelten, unpaarigen Einzelflecken. Die Länge der Flecken entspricht der Ausdehnung des jeweiligen Internlobus. (Foto siehe Taf. 25, Fig. 2)

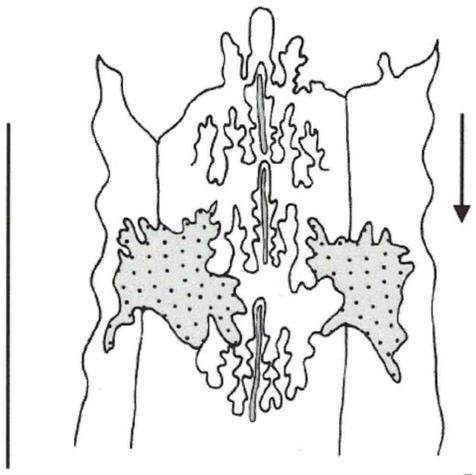
**Fig. 6** - *Amaltheus gibbosus* (Schlotheim) (GPH 1999 IV 5) Dorsalansicht des Phragmokon mit einer Reihe leicht gedunkelter, unpaariger Einzelflecken zwischen den Internloben. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)



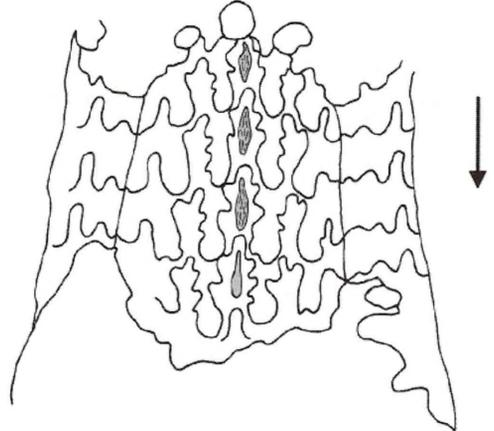
1



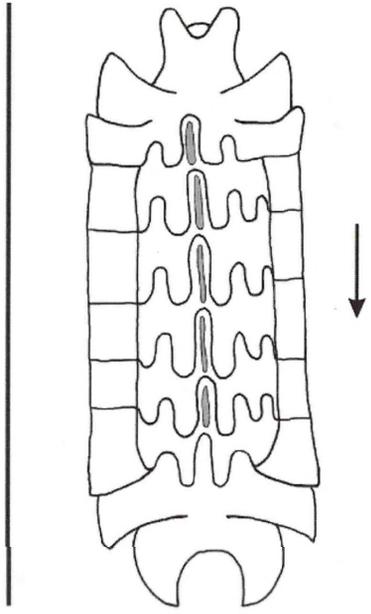
2



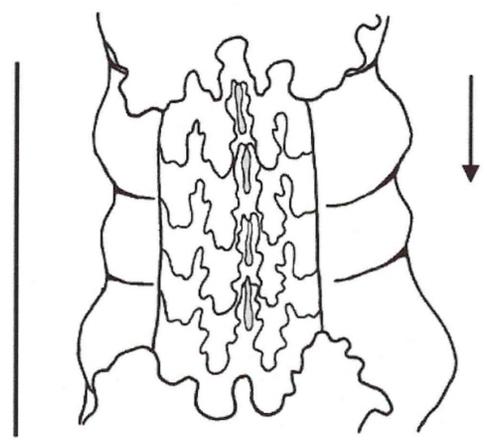
3



4



5

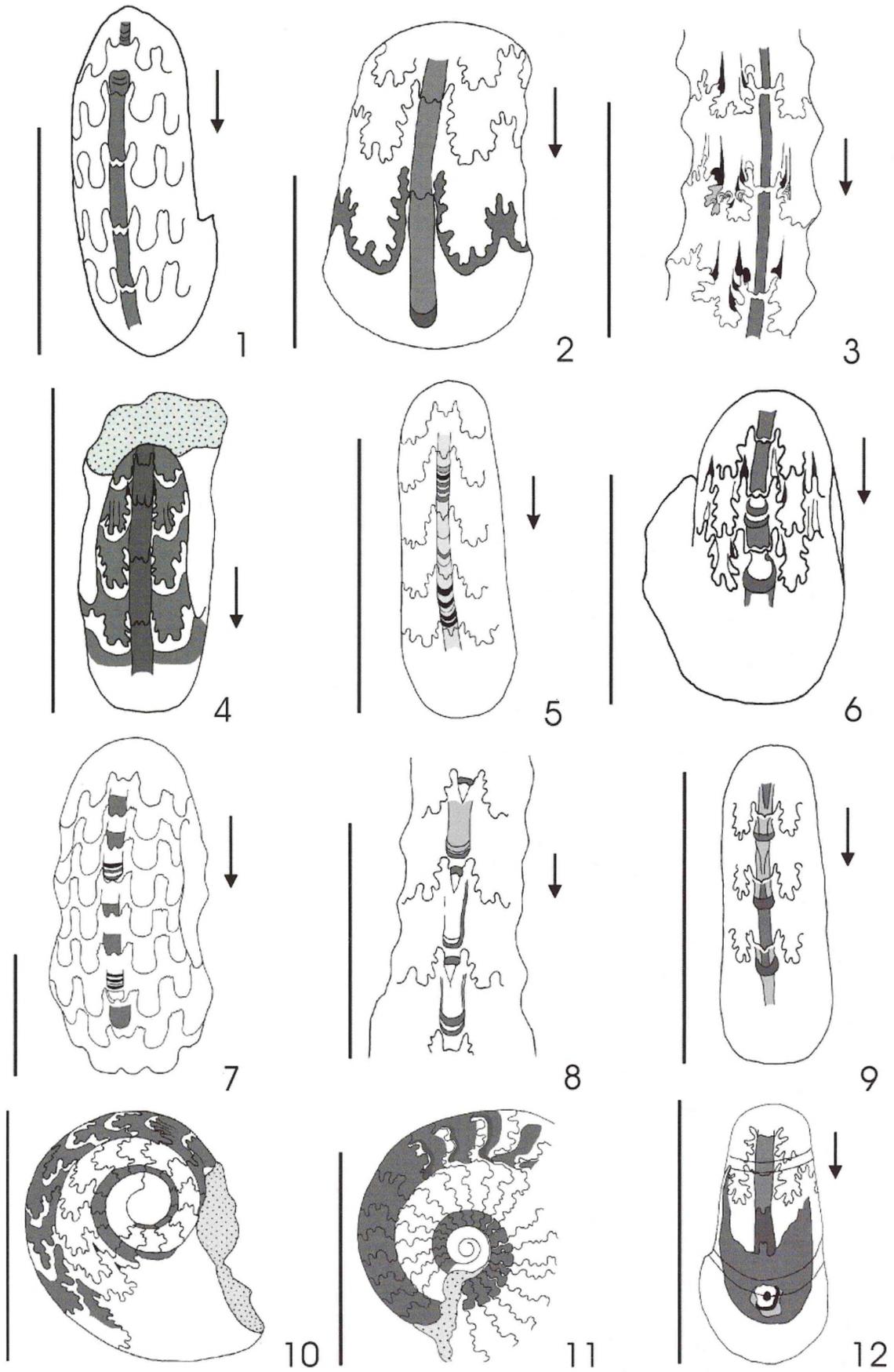


6

## TAFEL 7

Ventrale Strukturen bei Ammoniten und Ceratiten im Bereich des Phragmokons und der Wohnkammer. (Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

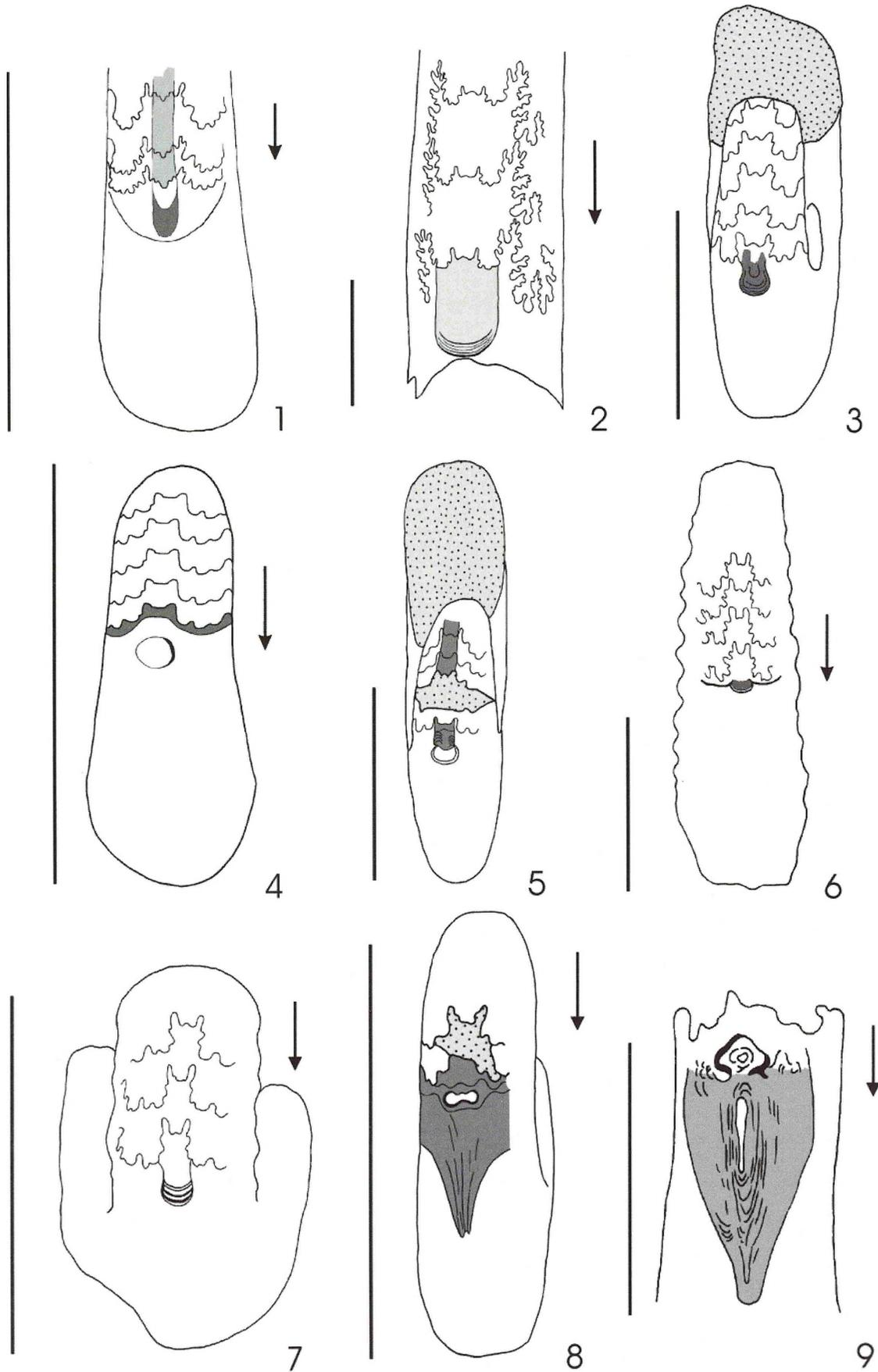
- Fig. 1** - *Stolleyites tenuis* (Stolley) (SGPIH4267). Ventralansicht des Phragmokons. Ein dunkler Siphonalstreifen wird durch einen schmalen hellen Saum vor jedem Septum unterbrochen.
- Fig. 2** - *Choffatia (Grossouvria) sulcifera* (Oppel) (GPH 2000 I 22). Ventralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer. Der dunkle Siphonalstreifen reicht mit ungefähr einer Kammerbreite in die Wohnkammer hinein und endet in einem schwarzen, halbmondförmigen Fleck. Die Siphonstruktur ist mit einem schmalen dunklen Präseptalfeld verknüpft. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 3** - (?) *Ancyloceras trispinosum* (Koenen) (Ma 13443). Ventralansicht des Phragmokons. Ein schmaler dunkler Siphonalstreifen ist im Bereich des Phragmokons durch schmale helle Säume vor jedem Septum unterbrochen. Hinter den Inzisionen der Loben der Externseite ist eine deutliche Schleppstreifung, in Form von schwarzen Streifen, feinen Riefen und kleinen dunklen Bögen erhalten. (Foto siehe Taf. 19, Fig. 2)
- Fig. 4** - *Endemoceras* sp. (GPH 2000 I 38). Ventralansicht des Phragmokons und einem kleinen Teil der Wohnkammer. Ein durch helle Säume vor jedem Septum durchbrochenes breites Externband und ein durchziehender Siphonalstreifen sind zusammen auf ein und demselben Exemplar erhalten.
- Fig. 5** - *Polymorphites interruptus* (Quenstedt) (GPH 1999 IV 8). Ventralansicht des Phragmokons. In einem leicht gedunkelten, durchziehenden Siphonalstreifen zeichnen sich dunklere halbmondförmige Einzelflecken ab. Der Siphonalstreifen stellt einen Schleppstreifen dar, der die unpaarigen Einzelflecken miteinander verbindet. Die vielen dunklen Einzelstrukturen zeigen ein Vorwachsen der Struktur an.
- Fig. 6** - *Simbirskites* sp. (GPH 2000 I 36). Ventralansicht von Phragmokon und Wohnkammer eines juvenilen Exemplars. Rundliche, hufeisenförmige Einzelflecken sind durch einen dunklen Siphonalstreifen verbunden. Dunkle Schleppstreifen und feine Riefen sind hinter den Inzisionen der Externloben erhalten. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 7** - *Stolleyites tenuis* (Stolley) (SGPIH4265). Ventralansicht des Phragmokons eines breitmündigen Morphotypen. Dunkle Siphonalstreifen-Reste wechseln mit schwarzgestreiften Einzelflecken hinter den nachfolgenden Septen ab. Die Streifung deutet auf ein Vorwachsen der Struktur hin.
- Fig. 8** - *Acanthopleuroceras cf. maugenesti* (D'Orbigny) (Ma 13456). Ausschnitt aus der Ventralseite des Phragmokons. Zwischen den Externloben sind dunkle, halbmondförmige Einzelflecken am Ende von kurzen dunklen Siphonalstreifen-Abschnitten erhalten. Der Siphonalstreifen stellt einen Schleppstreifen dar, der jedem Einzelfleck hinter jedem nachfolgenden Septum zuzuordnen ist. Teilweise sind vom Siphonalstreifen nur die Außenlinien erhalten.
- Fig. 9** - *Tragophylloceras robinsoni* (Simpson) (GPH 2000 I 39). Ventralansicht des Phragmokons. Dunkle sichelförmige Einzelflecken, die kurz vor jedem Externlobus angelegt sind, werden durch einen dunklen Siphonalstreifen (Schleppstreifen) verbunden. Der Streifen zeigt eine charakteristische Internstruktur aus Linien und unterschiedlich gedunkelten Abschnitten.
- Fig. 10** - *Endemoceras* sp. (GPH 2000 I 38). Lateralansicht des Phragmokons. Ein dunkles Externband ist von hellen Säumen vor den Septen durchbrochen erhalten. Die Begrenzung des Externbandes auf den Flanken verläuft ungefähr durch die Mitte der Lateralloben. (Foto siehe Taf. 23, Fig. 4)
- Fig. 11** - *Staufenia staufensis* (Oppel) (Ma 13450). Lateralansicht des Phragmokons. Ein dunkles Externband ist in früheren Stadien des Wachstums durchziehend ausgebildet, im weiteren Verlauf der Entwicklung wird das Band durch zunehmend breitere helle Säume vor den Septen durchbrochen. Das gilt in diesem Fall auch für das breite dunkle Nabelband. (Foto siehe Taf. 23, Fig. 6)
- Fig. 12** - *Callizoniceras hoyeri* (Koenen) (Ma 13449). Ventralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer. Ein schmaler Siphonalstreifen und ein breites ventrales Präseptalfeld sind zusammen auf ein und demselben Exemplar erhalten. Ein rundlicher ventraler Einzelfleck mit heller und dunkler Internstruktur ist im vorderen Bereich, innerhalb des Präseptalfeldes, erhalten. (Foto siehe Taf. 24, Fig. 3)



## TAFEL 8

Ventrale Strukturen der Wohnkammer und des Phragmokons bei planspiral aufgerollten und heteromorphen Ammoniten. (Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

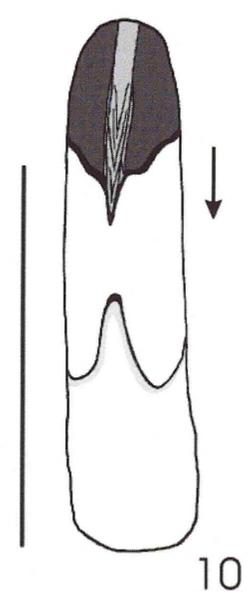
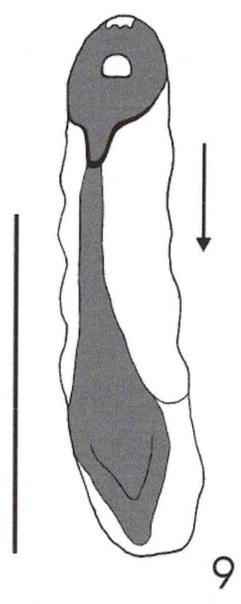
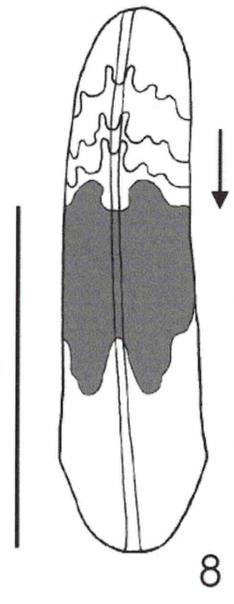
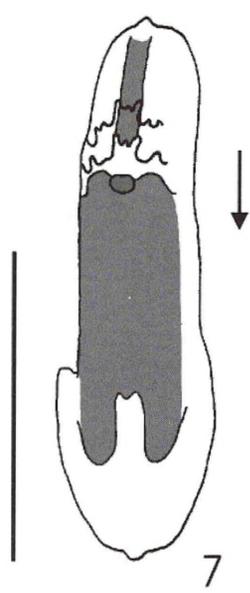
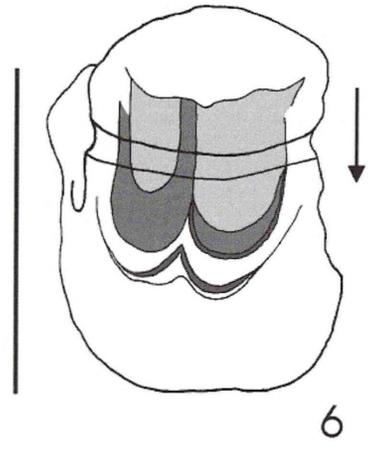
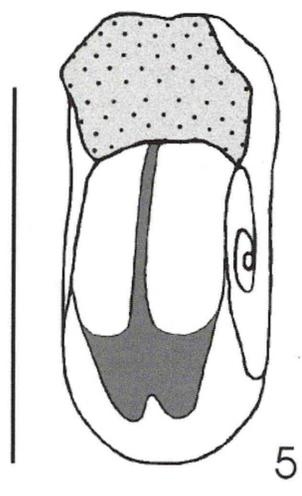
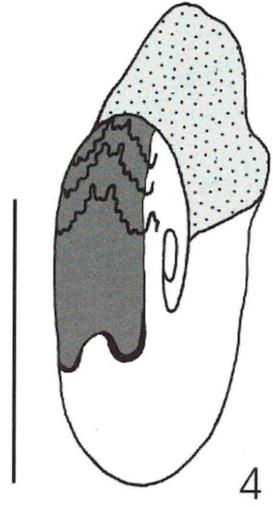
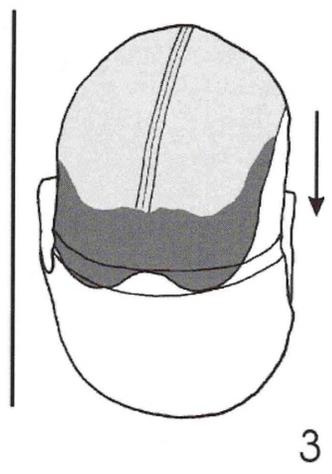
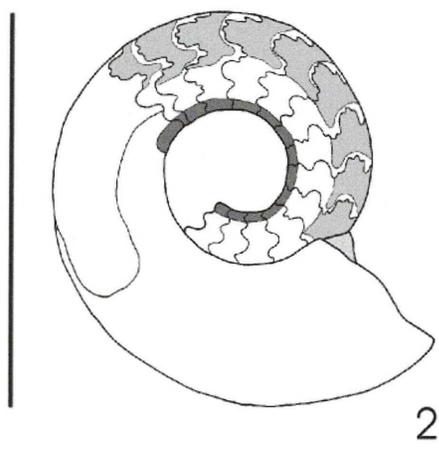
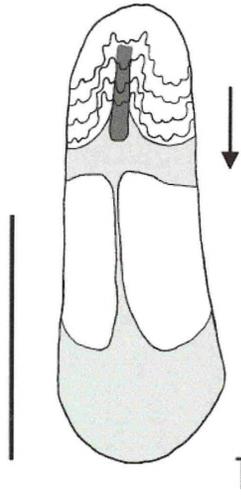
- Fig. 1** - *Amaltheus wertheri* (Lange) (GPH 1999 IV 9). Ventralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer eines adulten Exemplars. Ein Siphonalstreifen endet vor dem letzten Septum in einem halbmondförmigen dunklen Einzelfleck. Eine dünne dunkle Präseptallinie verläuft vor dem Fleck.
- Fig. 2** - *Baculites* sp. (SGPIH4268). Ventralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer. Ein großer Einzelfleck ist dem letzten Septum direkt angelagert. Am Vorderrand der Struktur sind zusätzlich deutliche Furchen erhalten.
- Fig. 3** - *Hyperlioceras desori* (Moesch) (Ma 13451). Ventralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer. Ein rundlicher, geschwärzter Einzelfleck ist dem letzten Septum direkt angelagert. Im Innern der Struktur sind feine Furchen erhalten, deren Verlauf die Umrisse des Flecks nachzeichnet.
- Fig. 4** - *Oedania delicata* Buckman (Ma 13442). Ventralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer. Anstelle eines geschwärzten Flecks ist eine rundliche Erhebung auf dem Steinkern erhalten. Ein schmales Präseptalfeld ist hinter der Erhebung angelegt. Das Feld und die Erhebung sind in diesem Fall nicht miteinander verbunden. (Foto siehe Taf. 24, Fig. 4)
- Fig. 5** - *Oedania delicata* Buckman (Ma 13454). Ventralansicht des Übergangs vom Phragmokon zur Wohnkammer. Eine rundliche Erhebung auf dem Steinkern ist in Verbindung mit einem Siphonalstreifen erhalten. (Foto: Taf. 19, Fig. 1)
- Fig. 6** - *Polymorphites (Uptonia) bronni* (Römer) (L 2552a). Ventralansicht des Übergangs vom Phragmokon zur Wohnkammer. Ein kleiner rundlicher Einzelfleck in Verbindung mit einer dunklen Präseptallinie.
- Fig. 7** - *Sonninia (Poecilomorphus)* sp. (Ma 13457). Ventralansicht von Phragmokon und Wohnkammer. Ein rundlicher einzelner Fleck, mit helldunkel gestreiftem Vorderrand ist dem letzten Septum direkt angelagert. (Foto siehe Taf. 24, Fig. 5)
- Fig. 8** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 31). Ventralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer. Eine schmale Erhebung vor dem letzten Septum auf dem Steinkern liegt zwischen zwei feinen dunklen Präseptallinien. Unterlegt ist die Erhebung von einem ventralen, nach vorn spitz zulaufenden Präseptalfeld. Innerhalb des Feldes sind zusätzlich feine Furchen erhalten, die in der Spitze zusammenlaufen. (Foto siehe Taf. 26, Fig. 4A)
- Fig. 9** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 27). Ventralansicht der Wohnkammer. Eine dreieckig-rundliche Erhebung vor dem letzten Septum ist zusammen mit einem ventralen Präseptalfeld erhalten. Das Feld läuft nach vorn schmal aus. In der Mitte des Feldes sind feine Furchen konzentrisch um einen hellen Bereich angeordnet. Einige der Furchen ziehen bis in die Spitze am Vorderende der Struktur. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)



## TAFEL 9

Ventrale Strukturen in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon bei Ammoniten. (Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

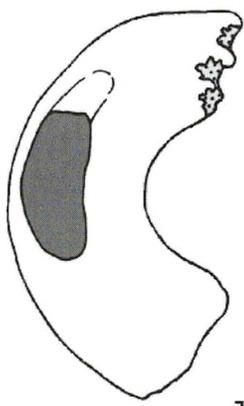
- Fig. 1** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 1). Ventralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer eines adulten Exemplars. Ein Siphonalstreifen endet in der Wohnkammer mit ungefähr einer Kammerbreite vor dem letzten Septum. Paarige Doppellinien liegen im Ventralbereich der Wohnkammer dicht zusammen. Der Innenraum ist hell, der umgebende Pyrit der restlichen Wohnkammer ist leicht gedunkelt erhalten. (Maßstabsbalken entspricht 5mm; Foto siehe Taf. 21, Fig. 11A)
- Fig. 2** - *Amauroceras ferrugineum* (Simpson) (GPH 1999 IV 7). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Ein breites Externband, von hellen Säumen vor jedem Septum durchbrochen, ist zusammen mit einer ventrolateral angelegten Doppellinie und einem schmalen Nabelband auf dem Phragmokon und in der Wohnkammer erhalten. (Foto siehe Taf. 23, Fig. 3)
- Fig. 3** - *Choffatia (Grossouvria) sulcifera* (Oppel) (GPH 2000 I 25). Ventralansicht der Wohnkammer eines juvenilen Exemplars. Ein breites dunkles Externband reicht weit in die Wohnkammer hinein und ist am Vorderende median leicht eingebuchtet erhalten. (Maßstabsbalken entspricht 5mm; Foto siehe Taf. 24, Fig. 9)
- Fig. 4** - *Oxynticeras* sp. (Ma 13453). Ventralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer eines juvenilen Exemplars. Ein dunkles Externband reicht ein Stück in die Wohnkammer hinein. Das Vorderende ist deutlich median eingebuchtet und wird am Vorderrand von einer schwarzen Linie scharf begrenzt. (Foto siehe Taf. 19, Fig. 5)
- Fig. 5** - *Choffatia (Grossouvria) sulcifera* (Oppel) (GPH 2000 I 20). Ventralansicht der Wohnkammer eines juvenilen Exemplars. Ein Externband reicht weit in die Wohnkammer hinein. Es ist nur am Vorderende und entlang eines schmalen Streifen in der Mitte der Struktur geschwärzt erhalten. Auf beiden Seiten des dunklen Streifens sind helle, rundlich begrenzte Felder ausgebildet. Das dunkle Vorderende ist deutlich median eingebuchtet.
- Fig. 6** - *Choffatia (Grossouvria) sulcifera* (Oppel) (GPH 2000 I 24). Ventralansicht der Wohnkammer eines juvenilen Exemplars. Das median eingebuchtete Vorderende des Externbandes zeigt auch entlang der Mittellinie des Feldes den paarigen Charakter der Struktur. Die unterschiedlich geschwärzten Streifen am Vorderrand deuten auf ein Vorwachsen der Struktur hin. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 7** - *Arietoceras* aff. *falciplicatum* (Fucini) (L 249, Original zu Jordan (1968): Taf. 5, Fig. 2, Abb. 10). Ventralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer eines adulten Exemplars. Ein Siphonalstreifen endet am letzten Septum. Anstelle eines Einzelflecks ist eine dunkle kleine ovale Erhebung ein kurzes Stück vor dem letzten Septum erhalten. Die Erhebung ist am Vorderrand durch ein breites dunkles Feld begrenzt, das von den dunklen, ventral liegenden Doppellinien gebildet wird. (Foto siehe Taf. 24, Fig. 2)
- Fig. 8** - *Arietoceras* aff. *falciplicatum* (Fucini) (L 4556, Original zu Fischer (1975): Abb. 30, S. 87). Ventralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer eines adulten Exemplars. Paarige, ventrolateral angelegte kurze Doppellinien sind zu einem breiten Feld verschmolzen, das am Vorder- und Hinterende deutlich median eingebuchtet ist.
- Fig. 9** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 26). Ventralansicht der Wohnkammer eines adulten Exemplars. Ein ventrales Präseptalfeld, dessen Vorderende spitz zuläuft, ist mit einem zweiten langgestreckten Feld verknüpft. Das längere Feld reicht weit nach vorne in die Wohnkammer hinein. Sein Vorderende ist leicht verbreitert. Entlang den beiden Seiten des Feldes sind paarige Doppellinien angelegt. In der Mitte des kleineren Präseptalfeldes ist eine rundliche helle Erhebung auf dem Steinkern erhalten.
- Fig. 10** - *Hecticoceras* sp. (GPH 1999 IV 2). Ventralansicht der Wohnkammer eines adulten Exemplars. Ein ventrales Präseptalfeld, das nach vorn spitz ausläuft umschließt einen leicht dunklen Siphonalstreifen. Dessen Vorderende ist deutlich V-förmig gefurcht. Vor den beiden Strukturen liegen deutlich umgrenzte paarige Doppellinien, deren ventrale Linien zu einem hellen Feld verschmolzen sind. (Foto siehe Taf. 26, Fig. 2A)



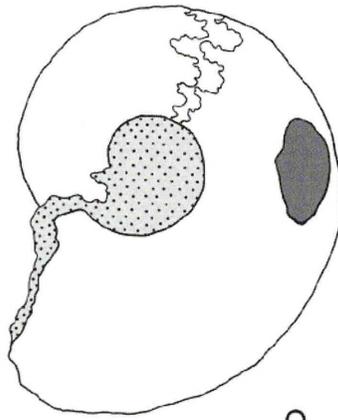
## TAFEL 10

Erhaltungsbedingte Modifikationen einiger Strukturen in der Wohnkammer bei Ammoniten. (Maßstabsbalken entsprechen 1cm)

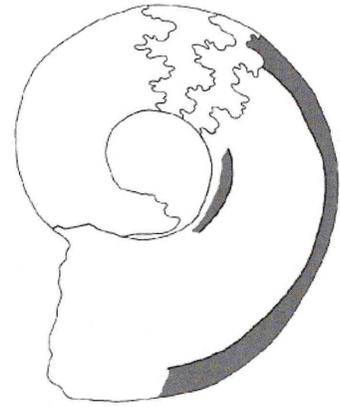
- Fig. 1** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 29). Lateralansicht eines Wohnkammer-Bruchstücks. Teilerhaltung des Vorderendes einer Doppellinie, in Form eines ovalen Flecks auf der Wohnkammer-Flanke.
- Fig. 2** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 2). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Teilerhaltung des vorderen geschlossenen Endes einer Doppellinie, in Form eines ovalen Flecks.
- Fig. 3** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 3). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Teilerhaltung einer Doppellinie, bei der das geschlossene vordere Ende nicht erhalten ist. Die beiden Linien grenzen unterschiedlich gedunkelte Pyrit-Bereiche voneinander ab.
- Fig. 4** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 28). Lateralansicht eines Wohnkammer-Bruchstücks. Eine breite geschwärzte ventrale und dorsolaterale Struktur ist zusammen mit einem dunklen Präseptalfeld erhalten. Der geschwärzte Bereich deutet in seinen Umrissen eine nach hinten geschlossene Bucht an. Eine nur schwach erhaltene, nach vorn geschlossene Doppellinie ist von der dunklen Bucht umgrenzt.
- Fig. 5** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 31). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Eine breit angelegte Doppellinie ist von einem dunklen Präseptalfeld und einer breiten Struktur am Nabelrand begrenzt. Die dunklen Flächen deuten eine nach hinten geschlossene Bucht an, die die laterale Doppellinie einfaßt. Kleine helle Erhebungen sind ventral und dorsolateral, kurz vor dem letzten Septum, auf dem Steinkern erhalten. (Foto siehe Taf. 26, Fig. 4)
- Fig. 6** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 4). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Dunkle Flächen bilden eine nach hinten geschlossene Bucht auf der Wohnkammer-Flanke. Eine nach vorn geschlossene Doppellinie fehlt in diesem Fall. Im Ventralbereich der dunklen Bucht ist eine feine Schleppstreifung erhalten. (Foto siehe Taf. 21, Fig. 2)
- Fig. 7** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 5). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Die letzte Lobenlinie ist in Form einer feinen dunklen Linie erhalten, die den Verlauf des vorhergehenden Septums exakt nachzeichnet. Da es sich um keine echte Suturlinie handelt, wird diese Struktur als Geisterlobenlinie bezeichnet. (Foto siehe Taf. 21, Fig. 6)



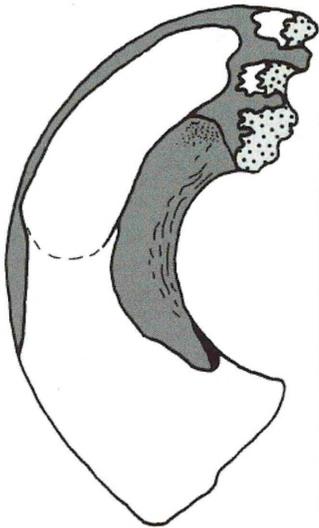
1



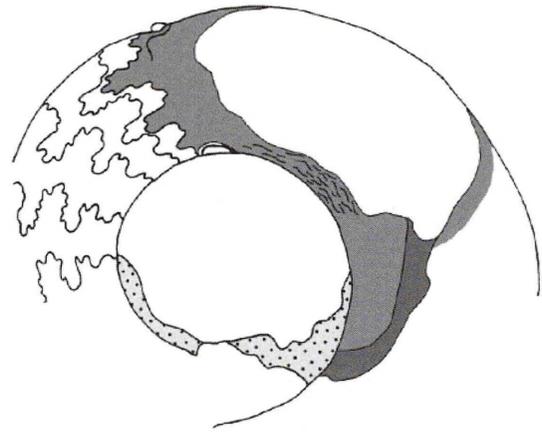
2



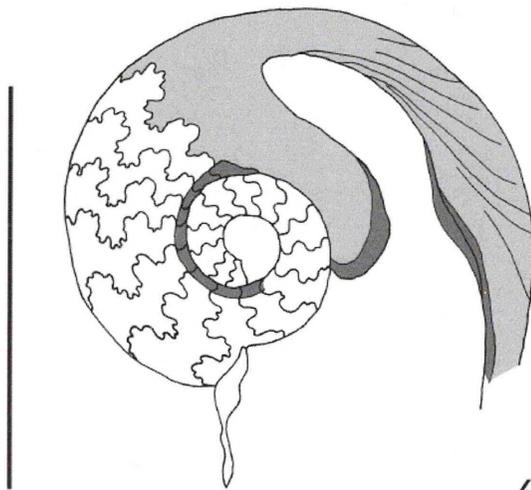
3



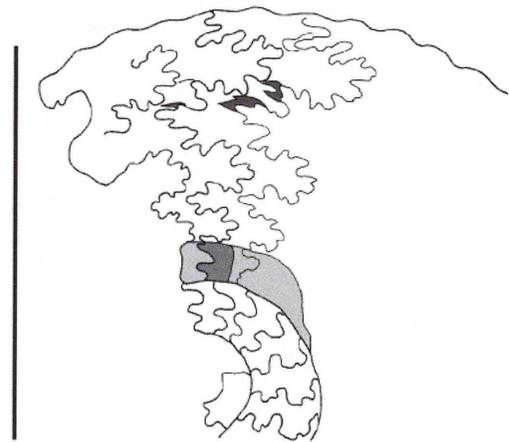
4



5



6

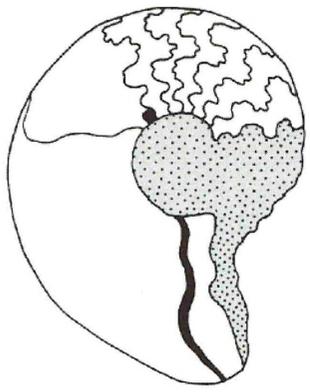


7

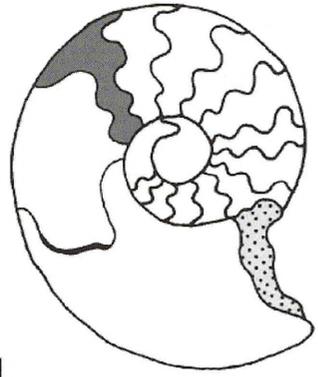
## TAFEL 11

Strukturen unterschiedlicher ontogenetischer Stadien bei *Amaltheus*, *Quenstedtoceras* und *Fuciniceras*. (Maßstabsbalken entsprechen 5mm, falls nicht anders angegeben)

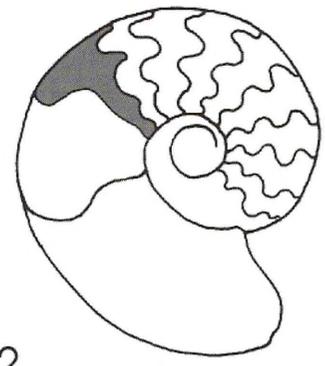
- Fig. 1** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 8). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Eine breite geschwärzte annulare Linie, nahe dem Mündungsrand in der Wohnkammer stellt eine Struktur dar, die nur bei Jugendformen von *Amaltheus* auftritt. Die Linie ist zusammen mit einer relativ kurzen, breit angelegten Doppellinie und mit einem Einzelfleck am Nabelrand vor dem letzten Septum erhalten. (Foto siehe Taf. 21, Fig. 4)
- Fig. 2** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 12). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein dunkles Präseptalfeld ist mit einer fast eckig geschlossenen Doppellinie zusammen in der Wohnkammer erhalten.
- Fig. 3** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 10). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein ventral verbreitertes Präseptalfeld ist mit einer Doppellinie, die sich über die ganze Flankenbreite erstreckt, zusammen erhalten.
- Fig. 4** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 9). Ventralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer eines adulten Mikroconchs. Ein schmaler Siphostreifen, der kurz vor dem letzten Septum in der Wohnkammer endet und paarige Doppellinien mit leicht gedunkelten Säumen entlang der Linien, sind zusammen erhalten. **A** Lateralansicht des adulten Mikroconchs. Eine ventral leicht verbreiterte Doppellinie ist nach hinten durch eine Präseptallinie geschlossen. Reste eines dunklen Externbandes sind auf dem Phragmokon erhalten. (Foto siehe Taf. 21, Fig. 5)
- Fig. 5** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 11). Lateralansicht eines adulten Mikroconchs. Ein dunkles Externband auf dem Phragmokon tritt zusammen mit einem Präseptalfeld und einer breit angelegten Doppellinie in der Wohnkammer auf. (Foto siehe Taf. 21, Fig. 9)
- Fig. 6** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 16). Lateralansicht eines subadulten Exemplars. Eine schmale, nur leicht dunkle Doppellinie mit markanten Schlepplstrukturen im vorderen Teil ist auf den Flanken der Wohnkammer und des Phragmokons deutlich erhalten. Ein dunkles Externband begrenzt die Doppellinie ventralseitig. Das Externband reicht bis in den hinteren Teil der Wohnkammer hinein und endet kurz vor dem letzten Septum. (Maßstabsbalken entspricht 1cm; Foto siehe Taf. 22, Fig. 1)
- Fig. 7** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 18). Lateralansicht des Phragmokons. Ein breites Externband und ein Nabelband sind die Strukturen, die schon früh im Laufe des Wachstums angelegt werden. Die laterale Doppellinie wird erst später ausgebildet. Anfangs ist sie noch schmal ausgebildet, verbreitert sich aber zunehmend auf den jüngeren Kammern. In dem Maße, in dem die Doppellinie sich verbreitert, wird das Externband schmaler. In dem leicht gedunkelten Bereich zwischen den Doppellinien sind zusätzlich noch geschwärzte Schlepplstreifen an den Inzisionen der Lateralloben erhalten. Unterschiedlich stark geschwärzte Strukturen können sich manchmal überlagern. (Foto siehe Taf. 22, Fig. 6)
- Fig. 8** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 17). Ventralansicht der Wohnkammer und des Phragmokons eines subadulten Exemplars. Paarige Doppellinien sind mit einem Externband verknüpft, das in diesem Fall auch paarig ausgebildet ist. In der Mitte ist das Band durch einen schmalen, hellen Streifen in ein bilateral-symmetrisches Bänderpaar unterteilt. (Foto siehe Taf. 22, Fig. 2A)
- Fig. 9** - *Fuciniceras* sp. (GPH 2000 I 43). Lateralansicht eines adulten Exemplars. Alle Strukturelemente wie ein Externband, ein Nabelband und eine ventrolateral angelegte, kurze Doppellinie, sind schon früh angelegt worden und werden bis zum Wachstumsende nicht mehr verändert. Lediglich die Breite des Externbandes und des Nabelbandes nimmt während der Entwicklung leicht zu. (Maßstabsbalken entspricht 1cm; Foto siehe Taf. 23, Fig. 2)
- Fig. 10** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 15). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Eine kleine Doppellinie entsteht aus einem dunklen, breiten Externband. **A** Ventralansicht der Wohnkammer. Eine paarige, kleine Doppellinie ist mit einem Externband verknüpft, das noch nicht in zwei paarige, parallel laufende Bänder aufgeteilt ist.



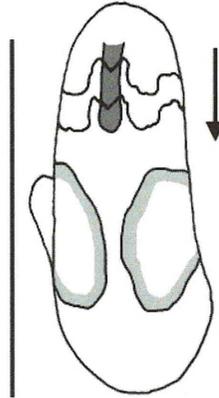
1



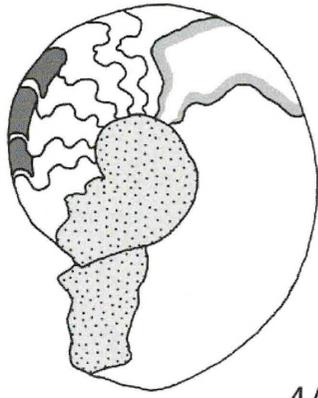
2



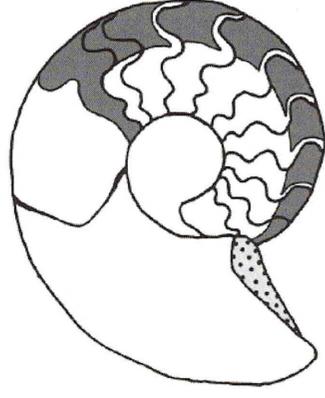
3



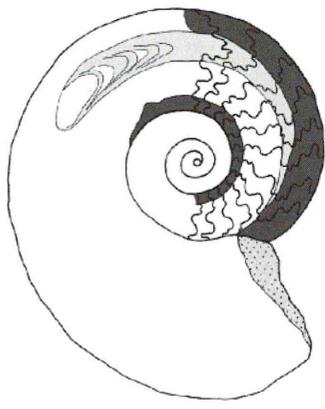
4



4A



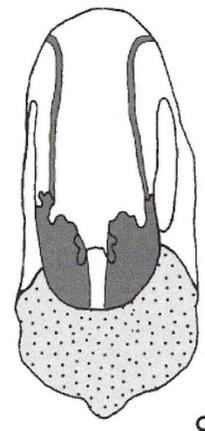
5



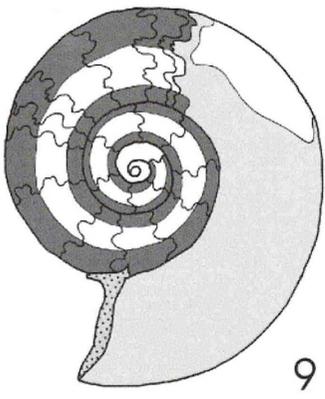
6



7



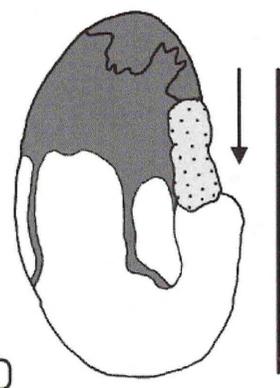
8



9



10

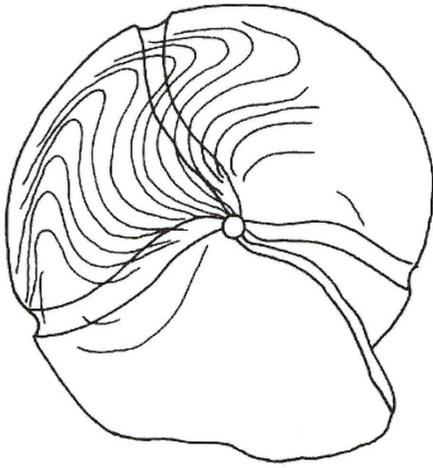


10A

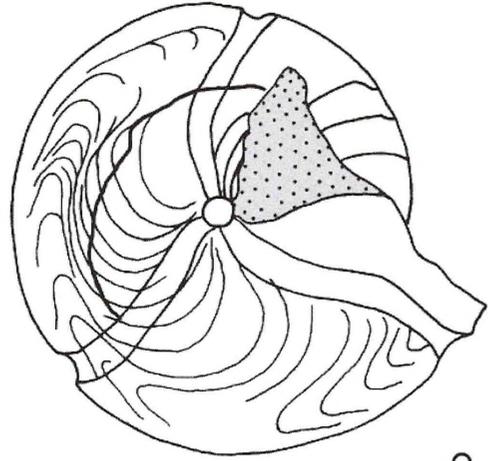
## TAFEL 12

Schleppstrukturen bei Goniatiten. (Maßstabsbalken entspricht 1cm)

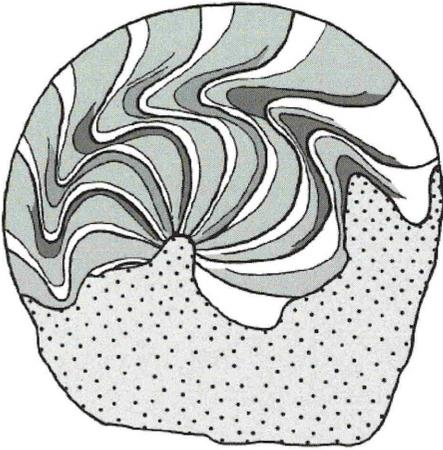
- Fig. 1** - *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum crassum* Wedekind (MB.C.3093). Lateralansicht der Wohnkammer. Eine Reihe von feinen, dunklen Linien (Geisterlobenlinien) ist auf der Wohnkammer-Flanke erhalten. Die Linien zeichnen den Verlauf der echten Suturen nach. Eine Spirallinien-Struktur ist in diesem Fall nicht überliefert worden. (Foto siehe Taf. 20, Fig. 9)
- Fig. 2** - *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum crassum* Wedekind (MB.C.3094). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Einige Geisterlobenlinien sind mit Teilen einer Spirallinien-Struktur zusammen auf der Wohnkammer-Flanke erhalten. Von den Spirallinien ist nur der nabelseitige Teil als geschwärzte, breitere Linie überliefert.
- Fig. 3** - *Cheiloceras (Puncticeras) longilobum* Sobolev (MB.C.2908). Lateralansicht des Phragmokons. Eine Schleppstreifung ist parallel dem Suturenverlauf zwischen den Septen erhalten. Feine Linien unterteilen die Flächen zwischen den Septen in unterschiedlich stark geschwärzte, schmale Zonen. Die dunkelste Zone liegt jeweils hinter dem vorhergehenden Septum und ist diesem direkt angelagert. Die markantesten Schleppstrukturen sind im Bereich der Lateralloben zu beobachten.
- Fig. 4** - *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum subpartitum* (Münster) (MB.C.2903). Lateralansicht der Wohnkammer. Eine schmale Spirallinien-Struktur ist zusammen mit einigen Geisterlobenlinien auf der Wohnkammer-Flanke erhalten. Der Teil der Geisterlobenlinien, der die Lateralloben nachzeichnet, ist gleichzeitig mit den Schleppstrukturen zwischen den Spirallinien verknüpft. (Foto siehe Taf. 20, Fig. 3)
- Fig. 5** - *Linguatornoceras haugi* (Frech) (MB.C.3091). Lateralansicht des Phragmokons. Eine Schleppstreifung ist parallel den Suturen erhalten. Feine Linien unterteilen die Flächen zwischen den Septen in zwei unterschiedlich geschwärzte Zonen. Die dunkelste Zone liegt jeweils direkt hinter dem vorhergehenden Septum. Am deutlichsten ist die Schleppstreifung zwischen den Lateralloben entwickelt. (Foto siehe Taf. 20, Fig. 10)
- Fig. 6** - *Linguatornoceras haugi* (Frech) (MB.C.3092) Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Im Bereich vor dem Präseptalfeld in der Wohnkammer ist eine Schleppstruktur erhalten. Der ventralseitige Teil einer Doppellinie im vorderen Bereich der Wohnkammer ist mit den feinen, dunklen Schleppstreifen weiter hinten in der Wohnkammer verbunden. Die Schleppstruktur deutet auf ein Vorwachsen der Doppellinien-Struktur hin.



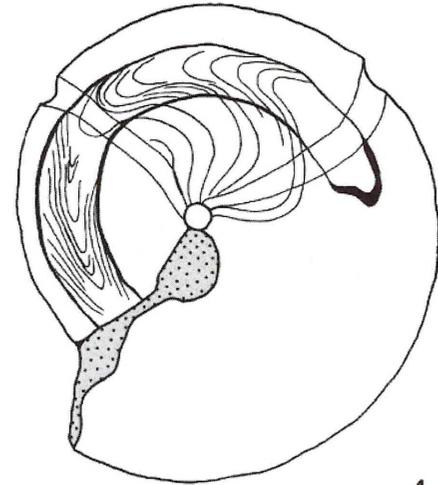
1



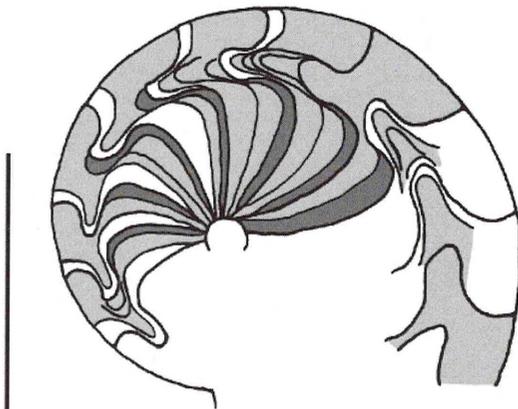
2



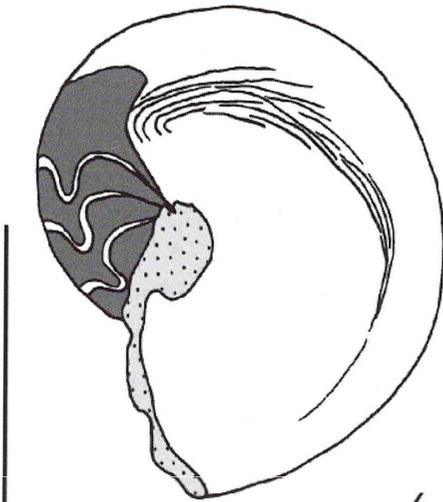
3



4



5

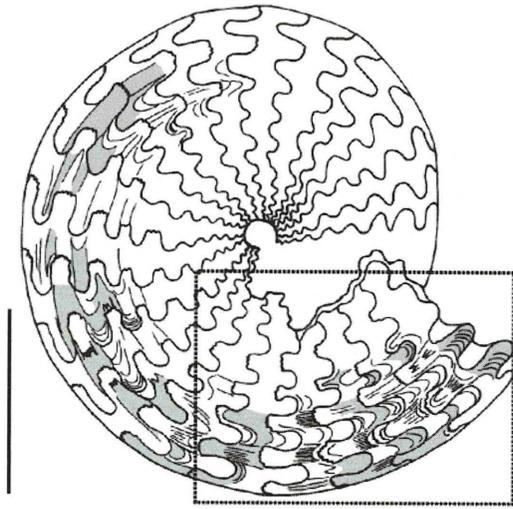


6

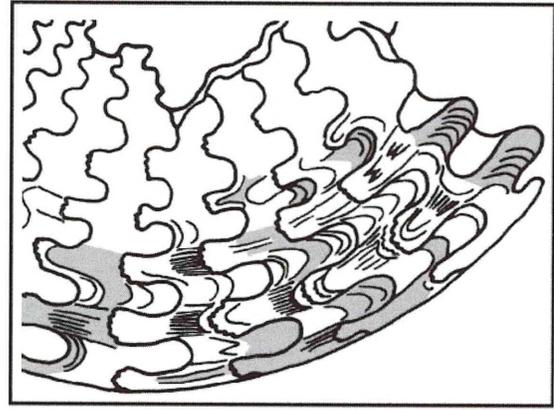
## TAFEL 13

Schleppstrukturen bei Ammoniten und Ceratiten. (Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

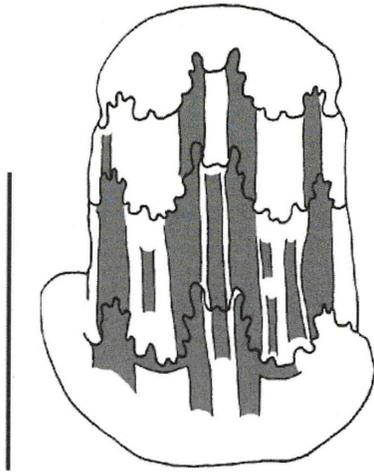
- Fig. 1** - *Stolleyites tenuis* (Stolley) (SGPIH4266). Lateralansicht des Phragmokons mit Schleppstrukturen hinter den Loben im Lateral- und Ventrolateralbereich. Die Strukturen sind teilweise mit dunklen Feldern unterlegt. **A** Ausschnitt aus der Flanke (gepunkteter Kasten). Die Schleppstrukturen sind einerseits parallel zu den Septen in Form von Bögen, hinter den Loben- und Sattелеlementen ausgebildet. Andererseits sind sie parallel zur Wachstumsrichtung, in Form von feinen dunklen Linien und Furchen, ausschließlich hinter den Lobenelementen angelegt. (Foto siehe Taf. 23, Fig. 8)
- Fig. 2** - *Choffatia (Grossouvria) sulcifera* (Oppel) (GPH 2000 I 23). Ventralansicht des Phragmokons und der Wohnkammer eines juvenilen Exemplars. Die Schleppstreifung an den Ventral- und Lateralloben ist in Form von breiten, durchziehenden Schleppstreifenverbänden erhalten. Sehr dicht stehende schmale Streifen werden dann zusammengefaßt als ein breiter Streifen überliefert. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 3** - *Choffatia (Grossouvria) sulcifera* (Oppel) (GPH 2000 I 21). Ventralansicht des Phragmokons. Schleppstrukturen in Form von kleinen schwarzen oder eingekerbten Bögen und unterschiedlich stark geschwärzten Streifen hinter den Loben- und Sattелеlementen sind häufig im Ventral- und Lateralbereich erhalten. Die Bögen sowie die Streifen vergrößern bzw. verbreitern sich zunehmend in Richtung der zugehörigen Lobenelemente. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 4** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 32). Ventralansicht des Phragmokons eines Exemplars mit Suturasymmetrie. Reihen von feinen Riefen und Kerben, vorallem im Bereich zwischen den Mediansättel, sind parallel zu den Suturen ausgebildet. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 5** - *Amaltheus* sp. (GPH 1999 IV 4). Lateralansicht des Phragmokons. Eine charakteristische Schleppstreifung in Form von geschwärzten Streifen hinter den Loben- und Sattелеlementen ist parallel zur Wachstumsrichtung angelegt. Hinter den Hauptelementen der Lateral- und Umbilikalloben sind die Streifen in Länge und Breite am deutlichsten ausgebildet.



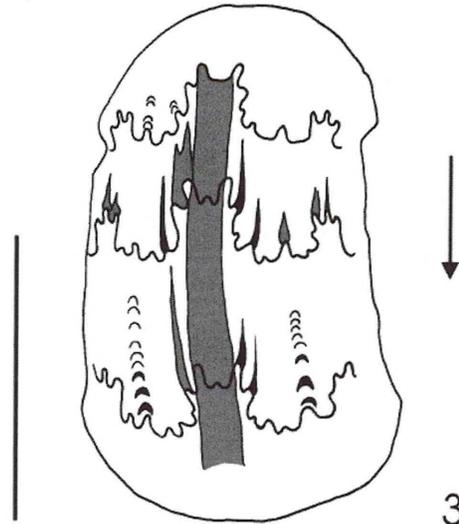
1



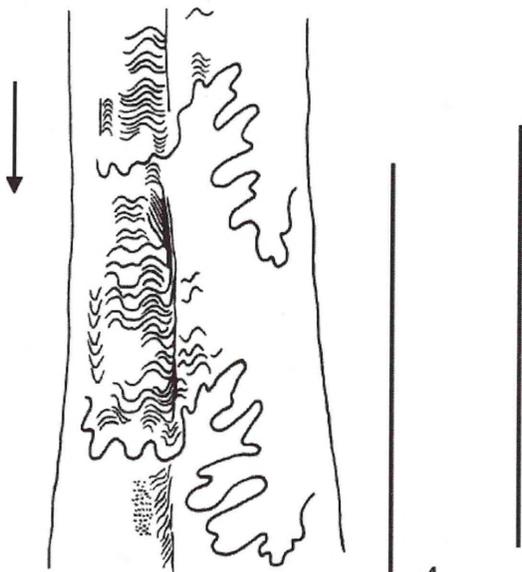
1A



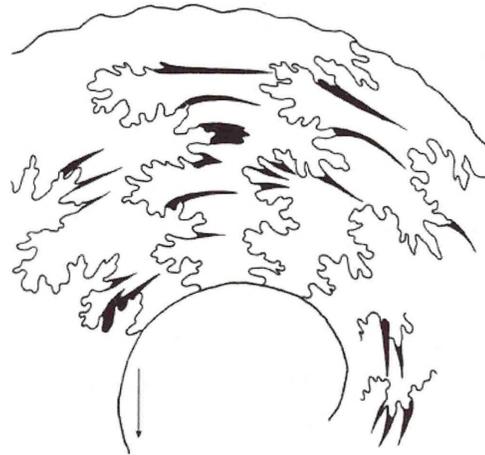
2



3



4



5

## TAFEL 14

Analyse von schwarzen Flecken und nichtfleckigen Pyritbereichen auf dem Steinkern eines devonischen Goniatischen (*Falcitornoceras korni*) mit dem Raster-Elektronen-Mikroskop (verändert aus: Spille 1998).

**Fig. 1** - Ebene plattige Pyritkristalle im nichtfleckigen Bereich auf dem Steinkern werden vom Pyrit eines dunklen Flecks mit rauher Oberfläche überlagert (rechts unten im Bildausschnitt sichtbar). Der weiße Kasten entspricht Fig. 2.

**Fig. 2** - Vergrößerter Ausschnitt des Übergangs vom nichtfleckigen Pyrit zum Pyrit eines schwarzen Flecks in hoher Vergrößerung. Der Pyrit des Flecks lagert deutlich dem nichtgefleckten Pyritbereich auf.

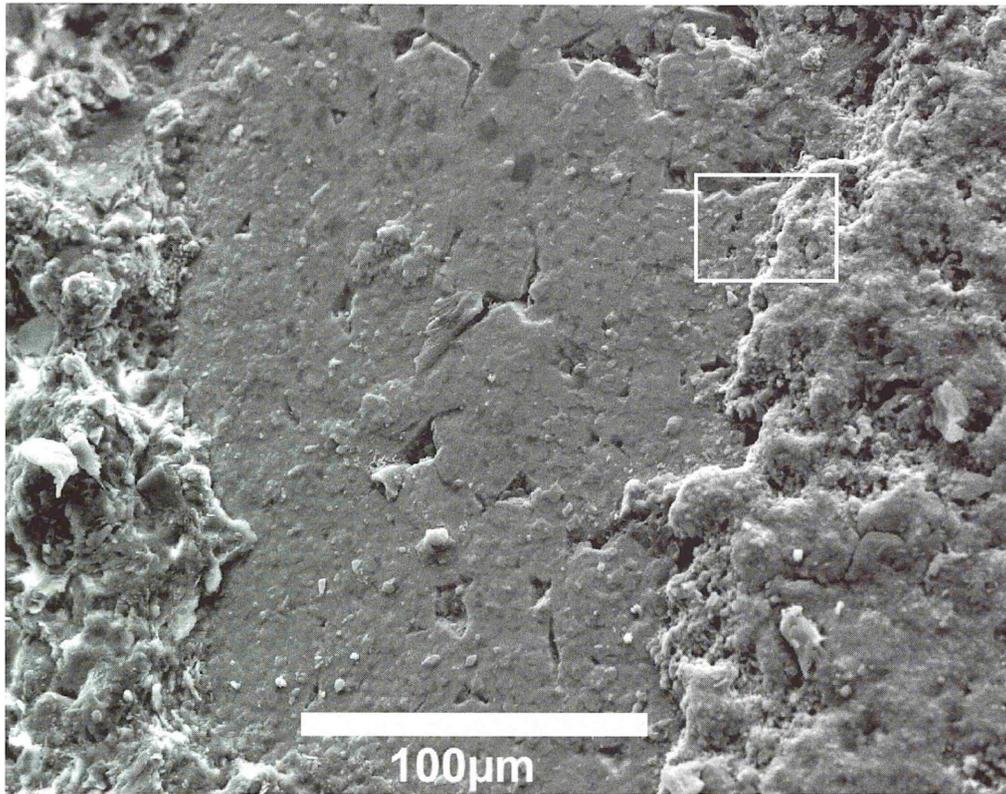


Fig.1

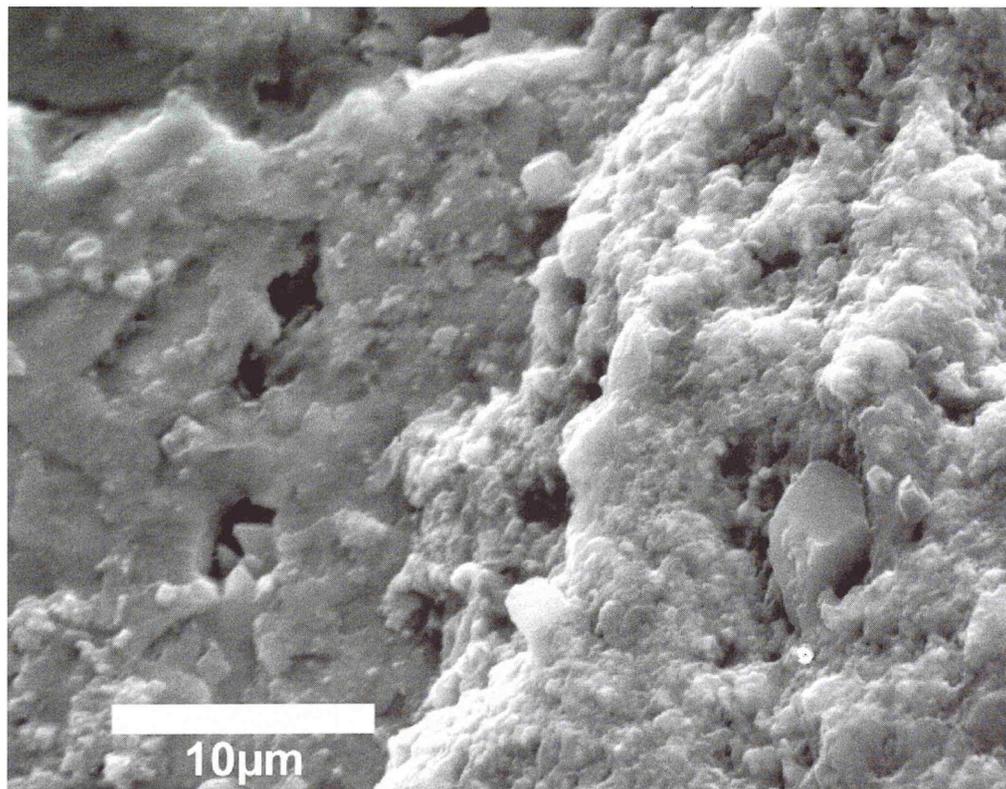


Fig.2

## TAFEL 15

Analyse der Oberflächen im Bereich eines dunklen Externbandes und im nichtgeschwärzten Bereich neben dem Band auf dem Steinkern eines Ammoniten (*Quenstedtoceras* sp.) mit dem Raster-Elektronen-Mikroskop. Die Aufnahmen zeigen technisch bedingt eine leichte Unschärfe (aus: Spille 1998).

**Fig. 1** - Oberfläche des nichtgeschwärzten Bereichs außerhalb des Externbandes in starker Vergrößerung. Es überwiegen ebene plattige Flächen.

**Fig. 2** - Oberfläche innerhalb des schwarzen Externbandes bei gleicher Vergrößerung wie in Fig. 1. Knollige, von eng-räumigen Vertiefungen durchzogene Formen herrschen vor, ebene Flächen sind nicht erkennbar.

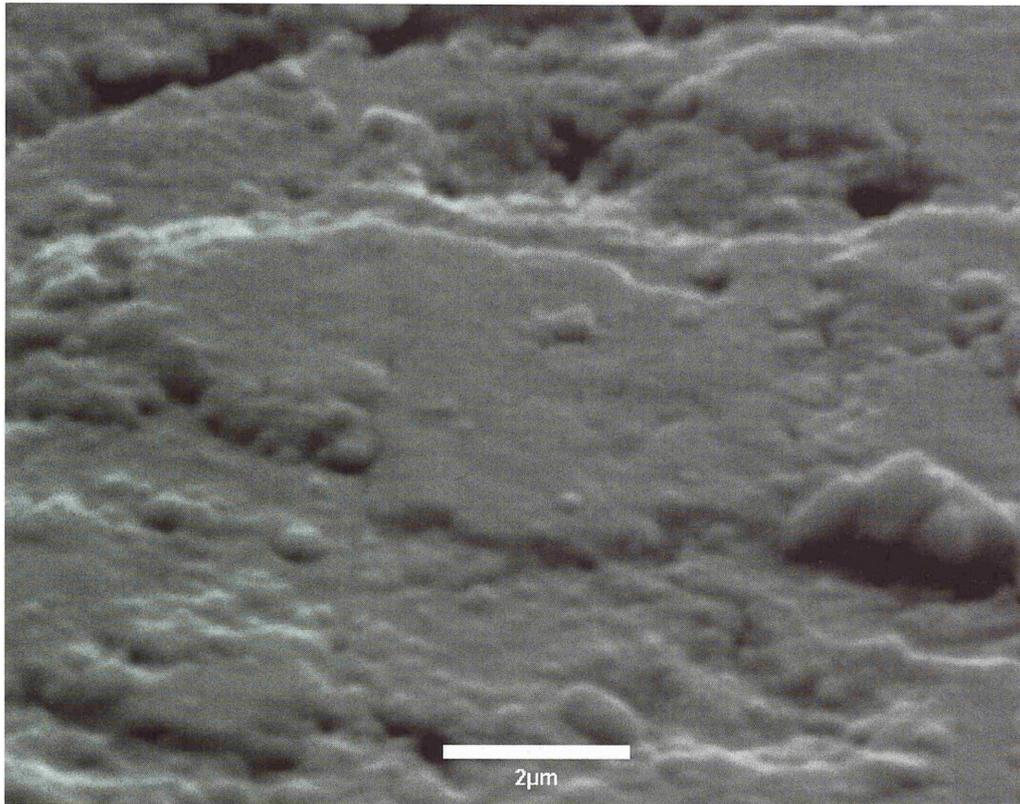


Fig.1

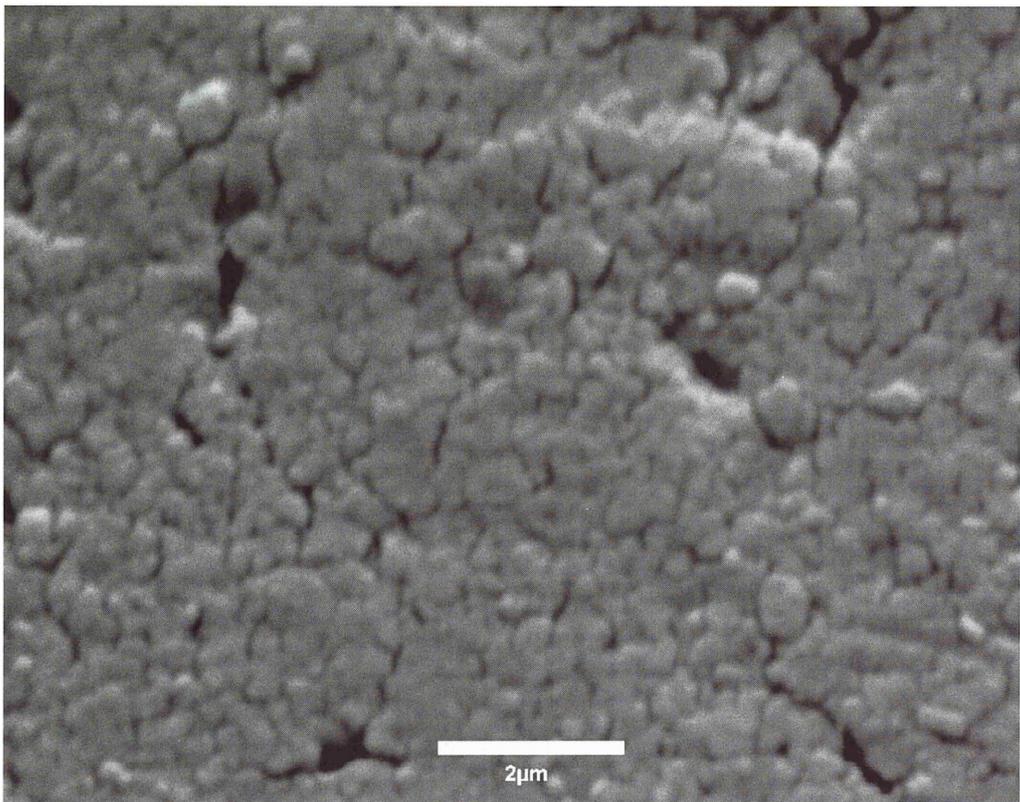


Fig.2

## Tafel 16

**Fig. 1** - REM-Aufnahme eines schwarzen Flecks in hoher Vergrößerung auf dem Steinkern eines devonischen Goniatischen (*Falcitornoceras korni* (Becker)). Rundliche Oberflächenformen in einem unruhigen hohen Relief sind erkennbar (aus: Spille 1998).

**Fig. 2** - Rückstreuelektronenbild eines schwarzen Flecks auf dem Steinkern eines devonischen Goniatischen (*Cheiloceras* (*Staffites*) *curvispina* (Sandberger)) im Querschnitt. Rechts oben ist der massive Pyritsteinkern zu erkennen, diagonal von links oben nach rechts unten verläuft der schwammig-porös erscheinende Bereich des schwarzen Flecks, der dem Normalpyrit (hellgrauer Bereich mit weißen Kristallgrenzflächen) aufgelagert ist. Links unten (schwarz) ist das Einbettungsmittel zu erkennen (verändert aus: Spille 1998).

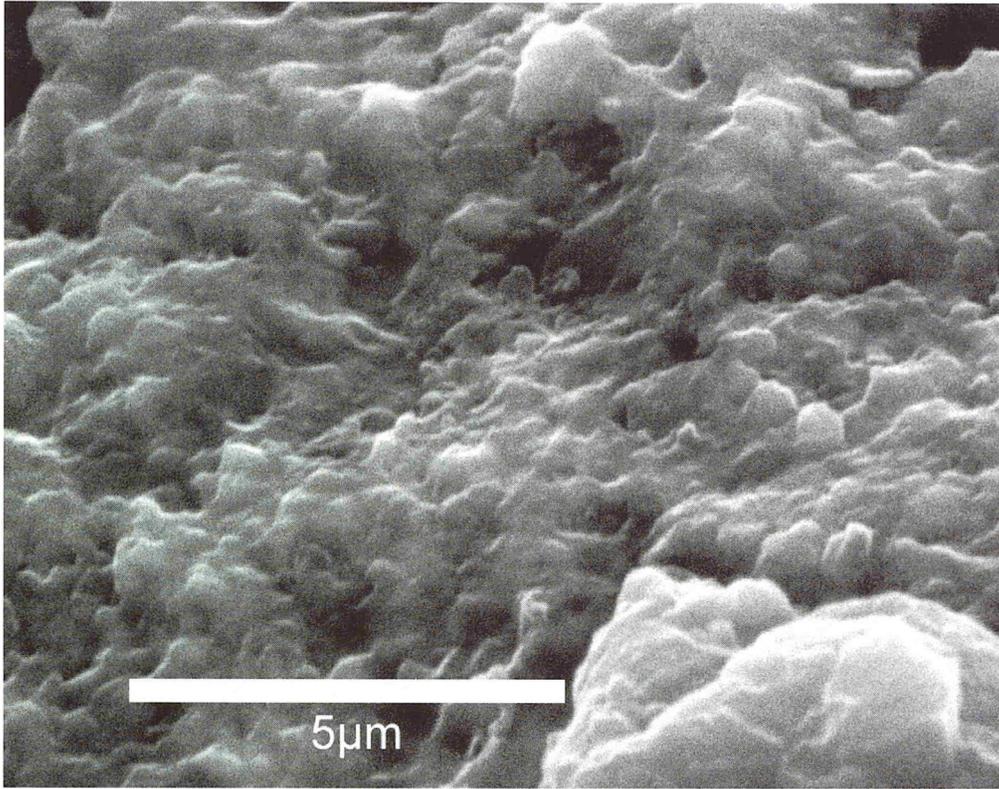


Fig.1

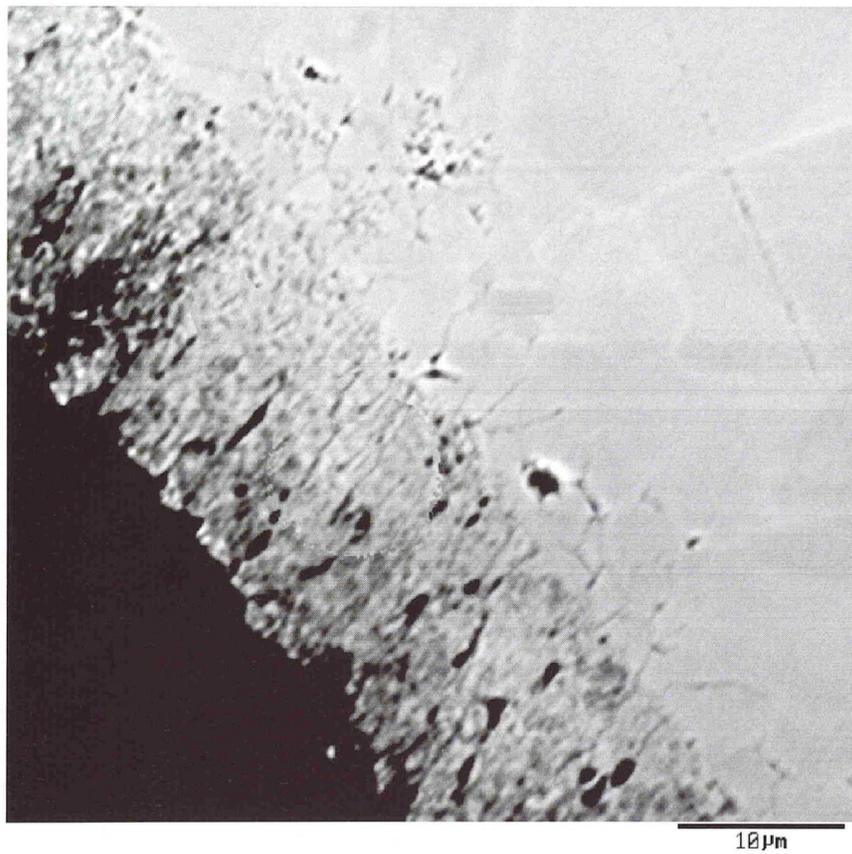


Fig.2

## TAFEL 17

(Maßstabsbalken entsprechen 1cm)

**Fig. 1** - *Loxopteria dispar* (Sandberger) (Samml. Amler, Marburg). Die Mantellinie mit Trichterbucht ist deutlich als breite geschwärzte Linie auf dem Pyritsteinkern erhalten.

**Fig. 2** - *Aulaternoceras auriforme* (Oppenheimer) (MB.C.2905).

**Fig. 3** - *Tornoceras typum* (Sandberger) (MB.C.2907).

**Fig. 4** - *Linguaternoceras guestphalicum* (Frech) (MB.C.2906).

**Fig. 5** - *Armatites* aff. *planidorsatus* (Frech) (MB.C.2910).

**Fig. 6** - *Linguaternoceras haugi* (Frech) (MB.C.2911). Ventralansicht der Wohnkammer. (Maßstabsbalken entspricht 1cm)



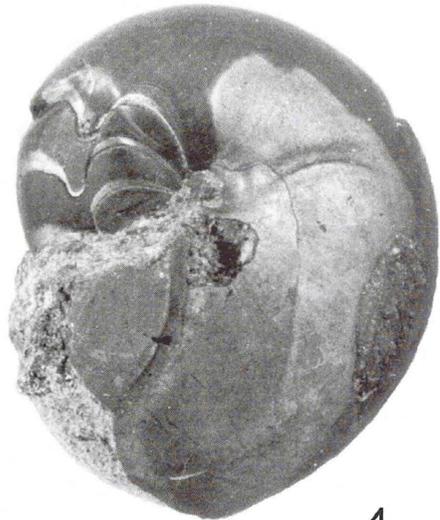
1



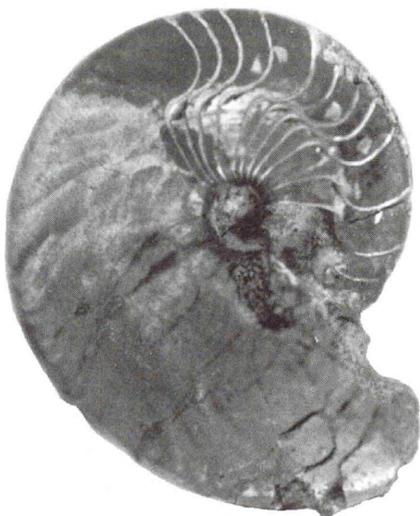
2



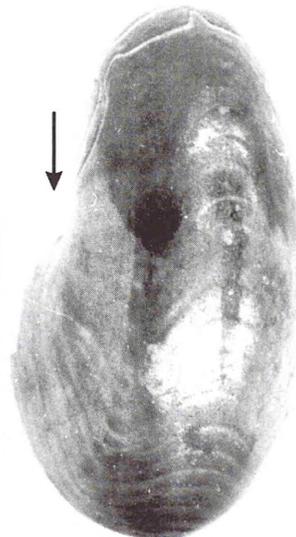
3



4



5



6

## TAFEL 18

(Maßstabsbalken entsprechen 1cm)

**Fig. 1** - *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum crassum* Wedekind (MB.C.3080).

**Fig. 2** - *Cheiloceras (Cheiloceras) amblylobum* (Sandberger) (MB.C.2902).

**Fig. 3** - *Cheiloceras (Raymondiceras) verneuili* (Münster) (MB.C.3101). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein dunkles, ventral verbreitertes Präseptalfeld begrenzt im hinteren Bereich der Wohnkammer eine feine dunkle, zur Mündung hin geschlossene Spirallinie auf der Flankenmitte.

**Fig. 4** - *Cheiloceras (Cheiloceras) sacculum* (Sandberger) (MB.C.3083).

**Fig. 5** - *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum subpartitum* (Münster) (MB.C.3102). Lateralansicht der Wohnkammer. Eine ventrolateral angelegte, feine dunkle Spirallinie reicht weit in die Wohnkammer hinein. Die Struktur zieht ungestört über die Einschnürung hinweg.

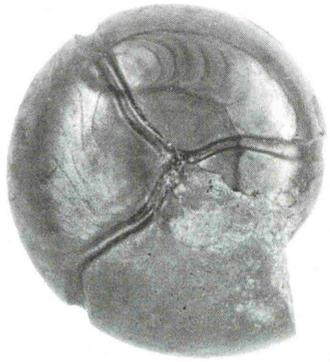
**Fig. 6** - *Cheiloceras (Raymondiceras) cf. verneuili* (Münster) (MB.C.2904).

**Fig. 7** *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum subpartitum* (Münster) (MB.C.3103). Lateralansicht der Wohnkammer. Ein schmales, ventrolateral angelegtes Spirallinienpaar zeigt konkave Schlepplstrukturen zwischen den Linien. Feine Geisterlobenlinien sind zwischen Nabel und Spirallinien auf der Wohnkammerflanke erhalten.

**Fig. 8** - *Cheiloceras (Raymondiceras) praelentiforme* Sobolev (MB.C.2909). A Vergrößerter Ausschnitt aus der Wohnkammer-Flanke.

**Fig. 9** - *Cheiloceras (Cheiloceras) subpartitum subpartitum* (Münster) (MB.C.2913).

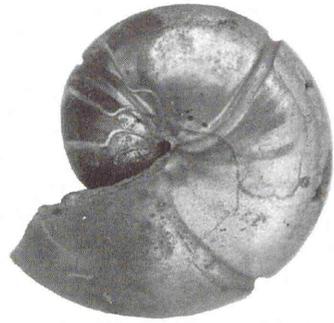
**Fig. 10** - *Cheiloceras (Cheiloceras) sacculum* (Sandberger) (MB.C.3089). A Ventralansicht.



1



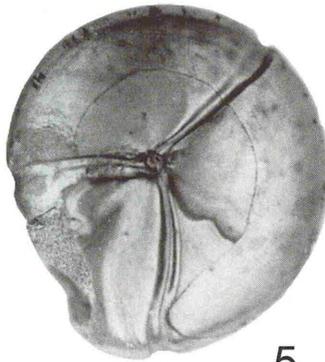
2



3



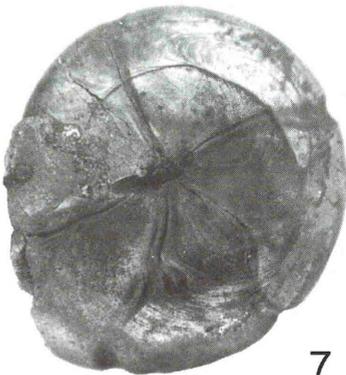
4



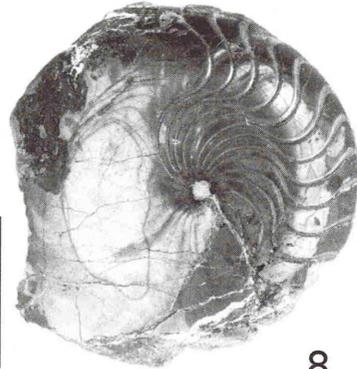
5



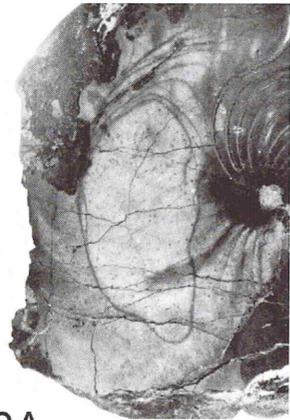
6



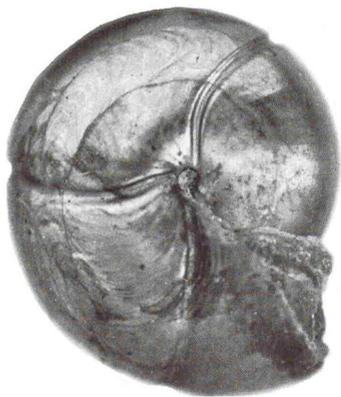
7



8



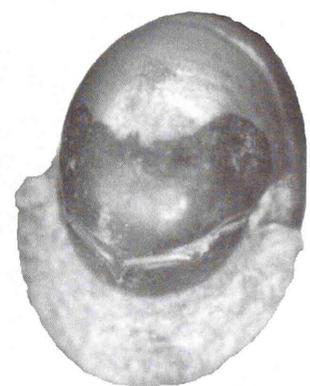
8A



9



10



10A

## TAFEL 19

(Maßstabsbalken entsprechen 1cm)

**Fig. 1** - *Oedania delicata* Buckman (Ma 13454).

**Fig. 2** - (?)*Ancyloceras trispinosum* (Koenen) (Ma 13443).

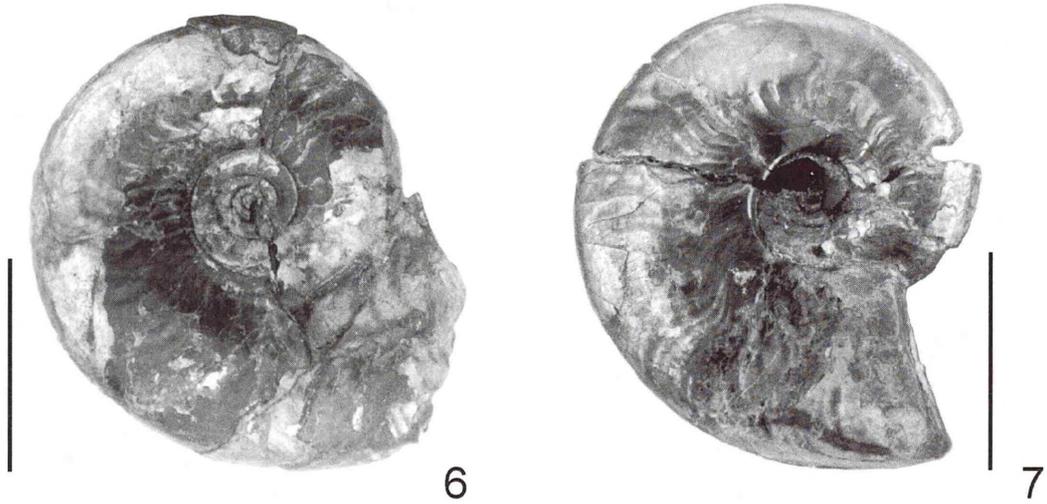
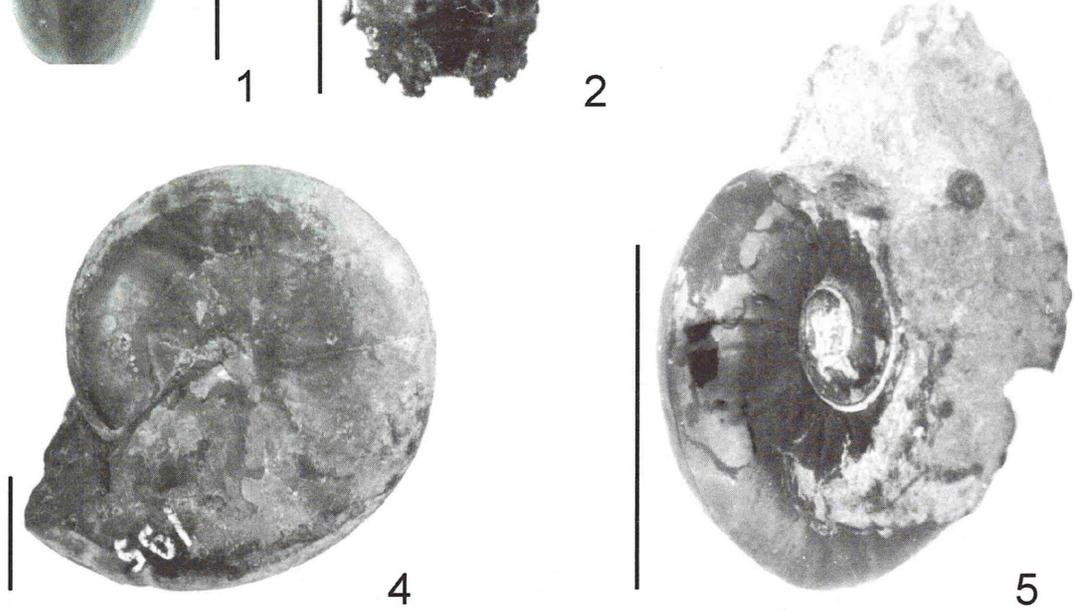
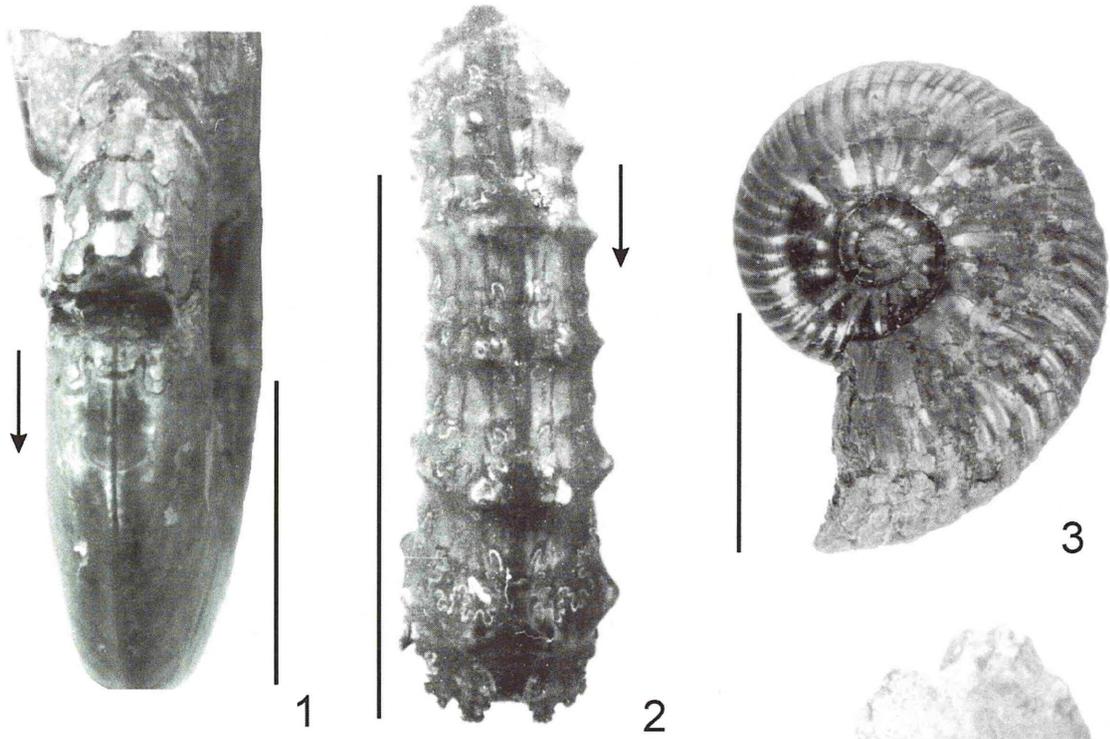
**Fig. 3** - *Quenstedtoceras* sp. (2000 I 56). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Eine schmale, leicht dunkle Doppellinie auf den Flanken der Wohnkammer und des Phragmokons erhalten. Ein dunkles, breites Band begrenzt die Doppellinie dorsolateral. Es reicht bis hinter das letzte Septum.

**Fig. 4** - *Stolleyites tenuis* (Stolley) (SGPIH 4269). Lateralansicht der Wohnkammer. Ein laterales Spirallinienpaar erscheint auf dem Tonsteinkern leicht eingetieft, da die zusätzliche Schalenschicht in diesem Bereich fehlt. Die Umgrenzung der Struktur hebt sich als feine Kante vom dunklen Bereich zwischen den Linien ab.

**Fig. 5** - *Oxynoticeras* sp. (Ma 13453).

**Fig. 6** - *Ludwigia decipiens hiltermanni* Althoff (b 523). Lateralansicht der Wohnkammer. Eine ventrolateral angelegte, feine dunkle Doppellinie ist in der Wohnkammer erhalten. Das zur Mündung hin geschlossene Ende der Struktur ist rundlich-eckig ausgebildet.

**Fig. 7** - *Oedania delicata* Buckman (Ma 13454). Lateralansicht von Fig. 1. Ein ovaler Fleck, der vordere Teil einer zur Mündung geschlossenen Doppellinie in der Wohnkammer, umgrenzt mit einer leicht dunklen Linie einen hellen Innenraum.



## TAFEL 20

(Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

**Fig. 1** - *Cheiloceras* (?*Raymondiceras*) *gyrospina* Becker (MB.C.3104). Eine breit angelegtes, relativ kurzes Spirallinienpaar ist in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon erhalten. Der Bereich zwischen den Linien ist komplett geschwärzt.

**Fig. 2** - *Falcitornoceras korni* (Becker) (MB.C.3076).

**Fig. 3** - *Cheiloceras* (*Cheiloceras*) *subpartitum subpartitum* (Münster) (MB.C.2903). Ausschnitt aus der Wohnkammer-Flanke, die eine schmale, leicht dunkle Spirallinienstruktur zeigt.

**Fig. 4** - *Cheiloceras* (*Puncticeras*) *pompeckji gastriforme* (Becker) (MB.C.2912). A Ventralansicht.

**Fig. 5** - *Cheiloceras* (*Cheiloceras*) aff. *subpartitum* (Münster) (MB.C.3105). Ventralansicht des Phragmokons und dem hinteren Teil der Wohnkammer. Ein laterales Präseptalfeld mit rauher Oberflächenstruktur ist mittig deutlich eingebuchtet. Die Umgrenzung des Feldes ist in den Steinkern leicht eingeritzt.

**Fig. 6** - *Cheiloceras* (*Raymondiceras*) cf. *verneuili* (Münster) (MB.C.2904). Ventralansicht der Wohnkammer.

**Fig. 7** - *Linguatornoceras guestphalicum* (Frech) (MB.C.3106). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein dunkles Präseptalfeld in der Wohnkammer ist ventrolateral deutlich verlängert. An der Spitze der dunklen Verlängerung ist ein Stück einer feinen, leicht eingeritzten Doppellinie erhalten. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 8** - *Crassotornoceras crassum* (Matern) (MB.C.3074). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Ein relativ schmales, laterales Präseptalfeld ist vor dem letzten Septum in der Wohnkammer erhalten. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 9** - *Cheiloceras* (*Cheiloceras*) *subpartitum crassum* Wedekind (MB.C.3093).

**Fig. 10** - *Linguatornoceras haugi* (Frech) (MB.C.3091).



1



2



3



4



4A



5



6



7



8



9



10

## TAFEL 21

(Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

**Fig. 1** - *Amaltheus* sp. (GPH 1999 IV 1).

**Fig. 2** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 4).

**Fig. 3** - *Amaltheus wertheri* (Lange) (GPH 2000 I 6).

**Fig. 4** - *Amaltheus* juv. sp. (GPH 2000 I 8). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Nahe der Mündung ist eine relativ breite, dunkle annulare Linie erhalten (Pfeil). (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 5** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 9). (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 6** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 5). (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

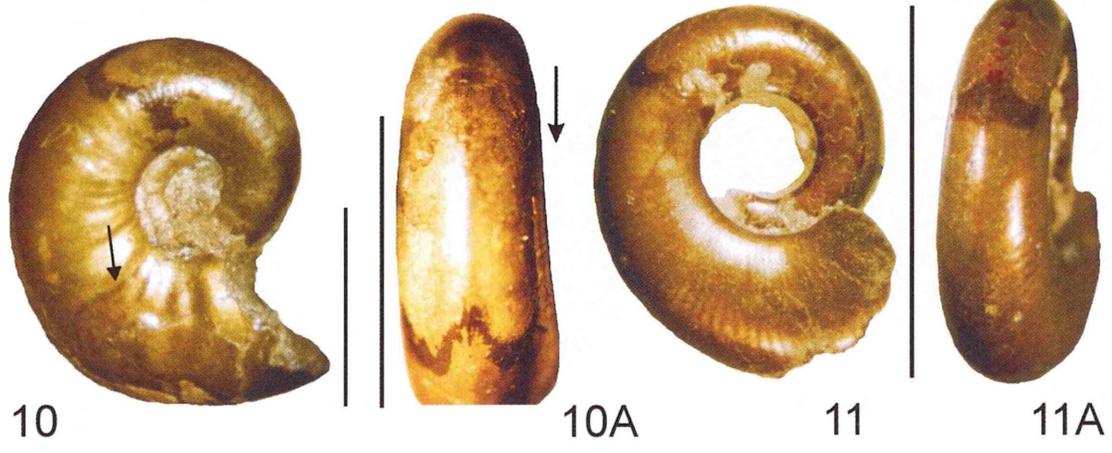
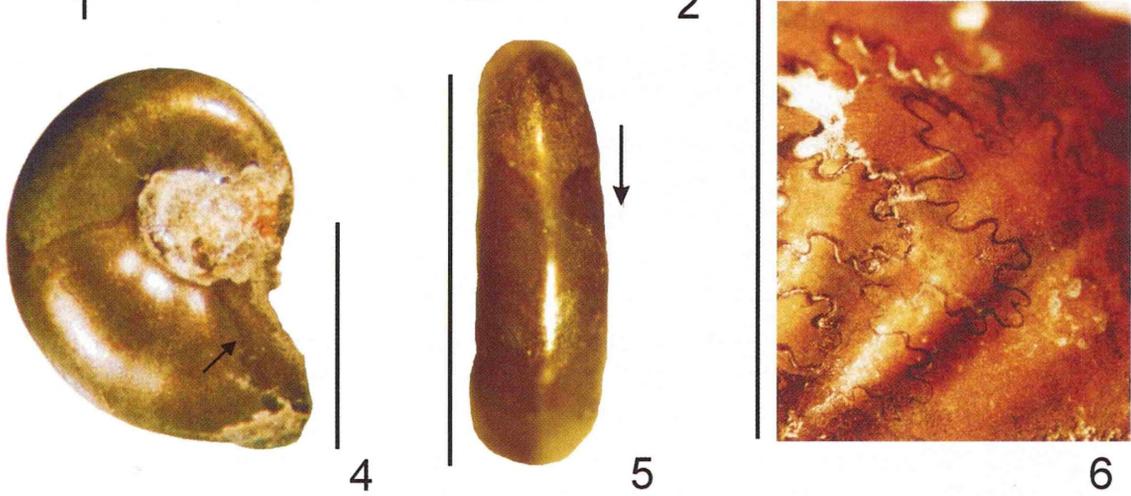
**Fig. 7** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 44). Adulter Mikroconch mit dunklem Präseptalfeld und einer paarigen dunklen, breit angelegten Doppellinie, die ventral dicht zusammenliegen. Der Bereich der Doppellinie erscheint heller gegenüber dem Rest des Pyritsteinkerns.

**Fig. 8** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 45). Adulter Mikroconch mit dunkelbrauner Doppellinienstruktur und hell erscheinendem Präseptalfeld. Die Doppellinie und ihr Innenraum erscheinen dunkelbraun gegenüber dem restlichen Pyritsteinkern. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 9** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 11). (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 10** - *Amaltheus* juv. sp. (GPH 2000 I 46). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Die Umgrenzung eines lateralen, mittig eingebuchteten Präseptalfeldes ist in Form von breiten geschwärzten Linien in der Wohnkammer erhalten. Im vorderen Bereich der Wohnkammer ist eine leicht dunkle annulare Linie, die den Mündungsrand nachzeichnet, erhalten (Pfeil). **A** Ventralansicht. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 11** - *Amaltheus* sp. (GPH 2000 I 1). **A** Ventralansicht.



## TAFEL 22

(Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

**Fig. 1** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 16).

**Fig. 2** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 17). Lateralansicht der Wohnkammer und des Phragmokons. Eine laterale Doppellinie ist mit einem dunklen Externband verknüpft. **A** Ventralansicht. (Maßstabsbalken entspricht 5mm).

**Fig. 3** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 13). Ventrolateralansicht der Wohnkammer und des Phragmokons eines juvenilen Exemplars. Eine kleine, geschwärzte Doppellinienstruktur ist mit einem dunklen Externband verknüpft. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 4** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 47). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Eine langgestreckte Doppellinie ist in der Wohnkammer und auf dem Phragmokon fortgesetzt erhalten. Ventral wird die Doppellinie von einem schmalen, dunklen Externband begrenzt. **A** Ventralansicht. Das dunkle Externband ist paarig angelegt. An die Verlängerung des Externbandes in der Wohnkammer, schließt sich die paarige Doppellinienstruktur an. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 5** - *Cadoceras* sp. (GPH 2000 I 48). Lateralansicht des Phragmokons. Eine Doppellinie ist als feine dunkle Linie auf der Flanke zu erkennen. Der Bereich zwischen den Linien ist leicht bräunlich erhalten. Das Exemplar zeigt das Stadium, in dem die Doppellinie neu angelegt wurde. In älteren Kammern ist sie erst schmal ausgebildet und verbreitert sich dann zunehmend.

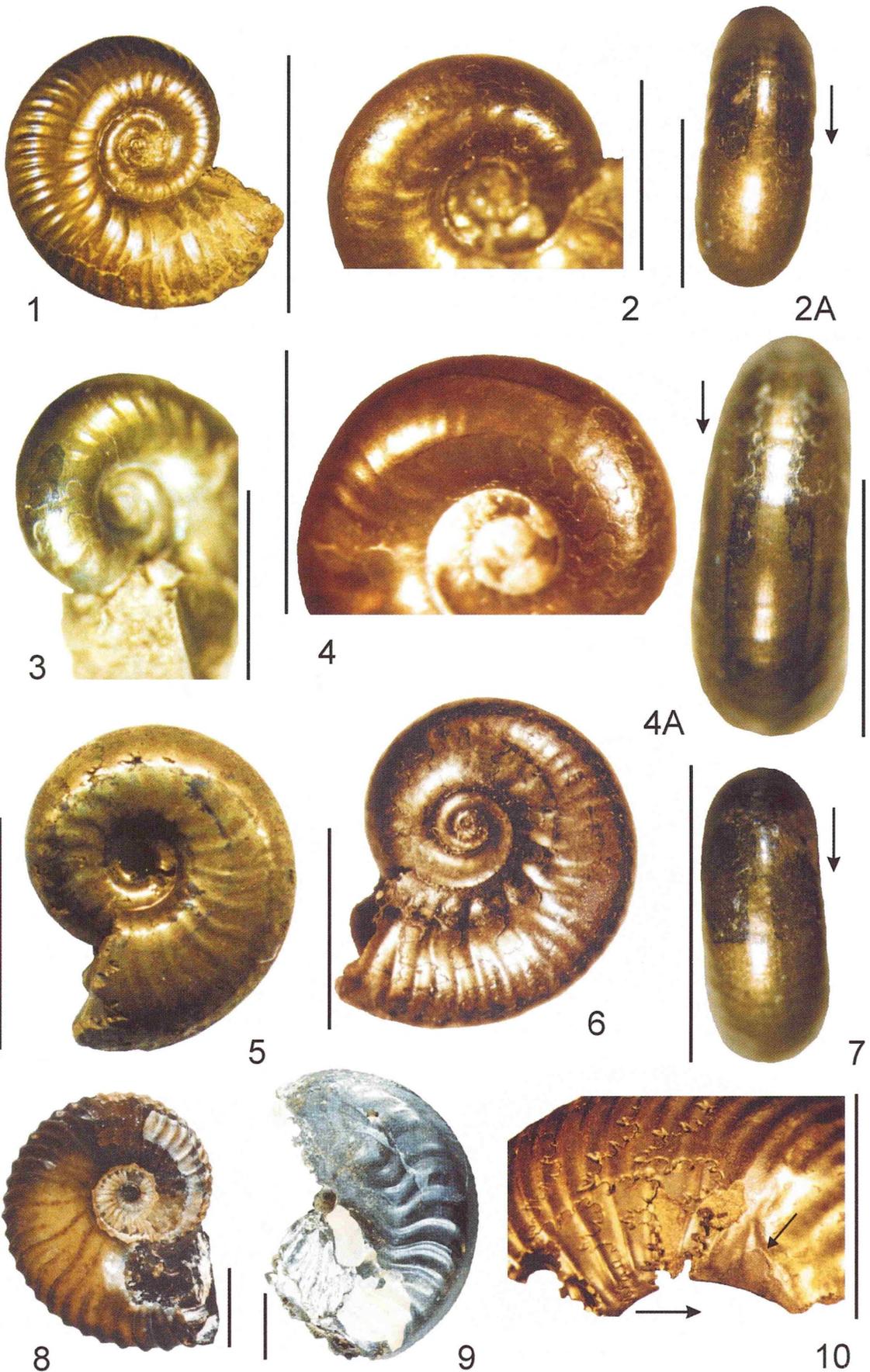
**Fig. 6** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 18). (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 7** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 49). Ventralansicht eines juvenilen Exemplars. Das dunkle Externband ist auf dem Phragmokon noch unpaarig ausgebildet. In der Wohnkammer ist es tief eingebuchtet und wird dadurch in zwei paarige Abschnitte unterteilt. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 8** - *Quenstedtoceras* sp. (SGPIH4270). Lateralansicht eines Kalzit-Tonsteinkerns. Eine helle zusätzliche Schalenschicht ist im Bereich der Doppellinienstruktur auf der Flanke des Phragmokons erhalten.

**Fig. 9** - *Quenstedtoceras* sp. (SGPIH4271). Lateralansicht der Wohnkammer eines Tonsteinkerns. An den Rändern der zur Mündung geschlossenen Doppellinie sind noch einige helle Schalenreste erhalten. Die gesamte Struktur war mit einer dünnen, zusätzlichen Schalenschicht bedeckt.

**Fig. 10** - *Quenstedtoceras* sp. (GPH 2000 I 14). Lateralansicht des Windungsbruchstücks eines adulten Exemplars. Ein leicht dunkler, dorsolateraler Einzelfleck mit nahezu dreieckigem Umriß ist mit etwas Abstand vor dem letzten Septum erhalten (kleiner Pfeil).



## TAFEL 23

(Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

**Fig. 1** - *Fuciniceras brunsvicense* (Fischer) (GPH 2000 I 7).

**Fig. 2** - *Fuciniceras* sp. (GPH 2000 I 43).

**Fig. 3** - *Amauroceras ferrugineum* (Simpson) (GPH 1999 IV 7).

**Fig. 4** - *Endemoceras* sp. (GPH 2000 I 38).

**Fig. 5** - *Oedania delicata* (Oppel) (Ma 13442). Vergrößerter Ausschnitt des hinteren Wohnkammerabschnittes, in dem ein dunkles Präseptalfeld erhalten ist. (Maßstabsbalken entspricht 3mm)

**Fig. 6** - *Staufenia staufensis* (Oppel) (Ma 13450).

**Fig. 7** - *Arietoceras* aff. *falciplicatum* (Fucini) (L 249, Original zu Jordan (1968): Taf. 5, Fig. 2, Abb. 10).

**Fig. 8** - *Stolleyites tenuis* (Stolley) (SGPIH4266).



1

2



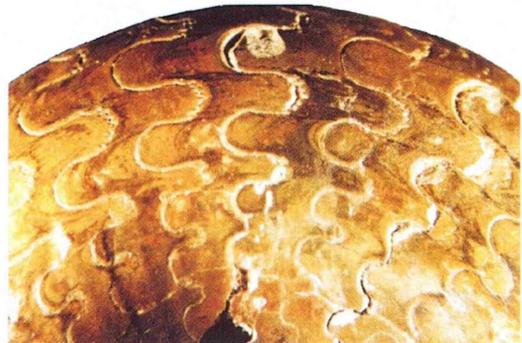
3

4



5

6



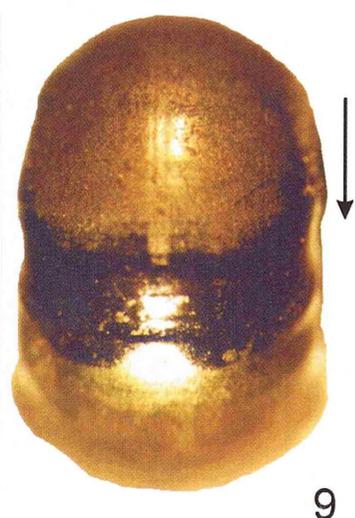
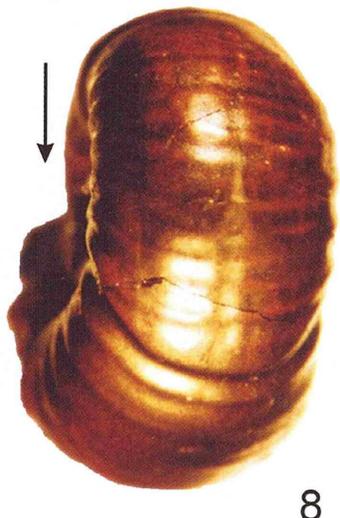
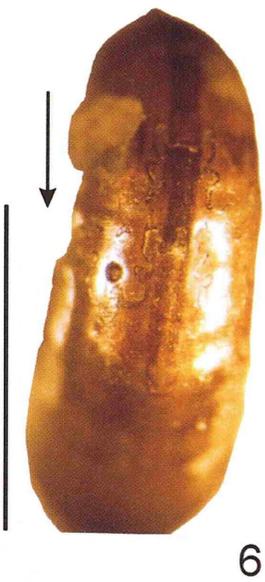
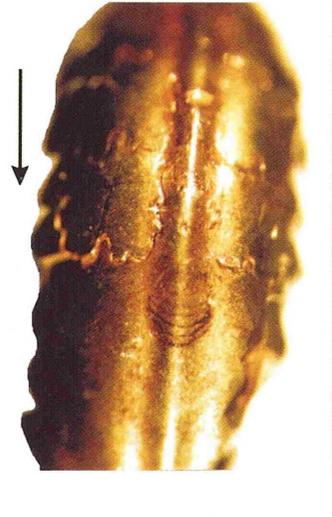
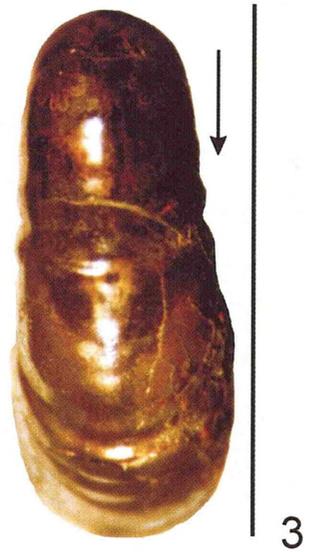
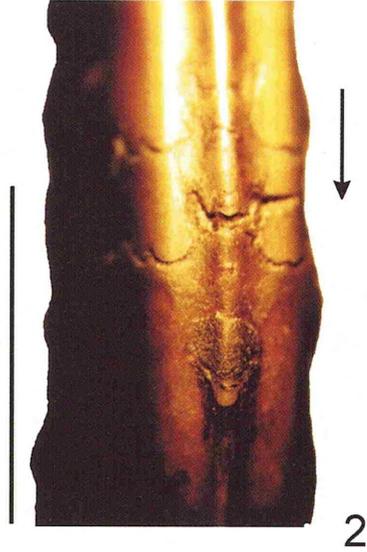
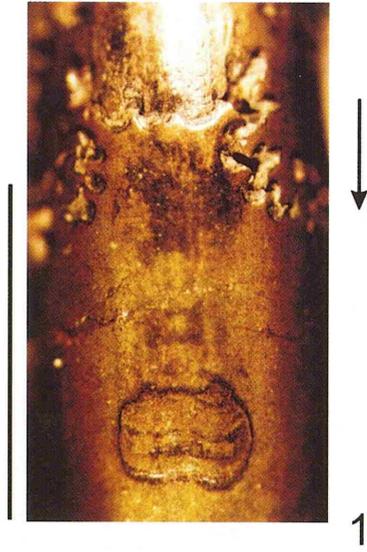
7

8

## TAFEL 24

(Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

- Fig. 1** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 50). Ventralansicht des hinteren Wohnkammerabschnitts. Ein dunkel umgrenzter Ventralfleck ist mit ungefähr einer Kammerbreite vor dem letzten Septum in der Wohnkammer erhalten. Im Fleck ist eine feine dunkle Schleppestreifung zu erkennen. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 2** - *Arietoceras* aff. *falciplacatum* (Fucini) (L 249, Original zu Jordan (1968): Taf. 5, Fig. 2, Abb. 10). Ventralansicht des hinteren Wohnkammerabschnitts und des Phragmokons. Ein rauh erscheinender Ventralfleck ist leicht erhoben ausgebildet. Er ist mit ungefähr einer Kammerbreite vor dem letzten Septum in der Wohnkammer zwischen den ventral liegenden Doppellinien angelegt. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 3** - *Callizoniceras hoyeri* Koenen (Ma 13449).
- Fig. 4** - *Oedania delicata* Buckman (Ma 13442). Ventralansicht zu Fig. 5 auf Taf. 23.
- Fig. 5** - *Sonninia (Poecilomorphus)* sp. (Ma 13457).
- Fig. 6** - *Endemoceras* sp. (GPH 2000 I 51). Ventralansicht der Wohnkammer und des Phragmokons. Ein schmaler Siphonalstreifen reicht weit in die Wohnkammer hinein und ist auch an seinem Ende schmal und rundlich begrenzt. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)
- Fig. 7** - *Choffatia (Grossouvria) sulcifera* (Oppel) (GPH 2000 I 19). Ventralansicht des Phragmokons und dem hinteren Abschnitt der Wohnkammer. Ein schmales dunkles Präseptalfeld vor dem letzten Septum ist mit einem Siphonalstreifen verknüpft. Der Streifen ist durch feine schwarze Linien begrenzt und reicht mit ungefähr einer Kammerbreite in die Wohnkammer hinein.
- Fig. 8** - *Choffatia (Grossouvria) sulcifera* (Oppel) (GPH 2000 I 52). Ventralansicht der Wohnkammer eines juvenilen Exemplars. Ein dunkles ventrales Präseptalfeld ist mittig deutlich eingebuchtet.
- Fig. 9** - *Choffatia (Grossouvria) sulcifera* (Oppel) (GPH 2000 I 25). (Maßstabsbalken entspricht 5mm)



## TAFEL 25

(Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

**Fig. 1** - *Crioceratites* juv. cf. *tuba* (Koenen) (Ma 13458). Dorsalansicht des Phragmokons. Zwischen den Internloben sind kleine, leicht dunkle, ovale Einzelflecken erhalten.

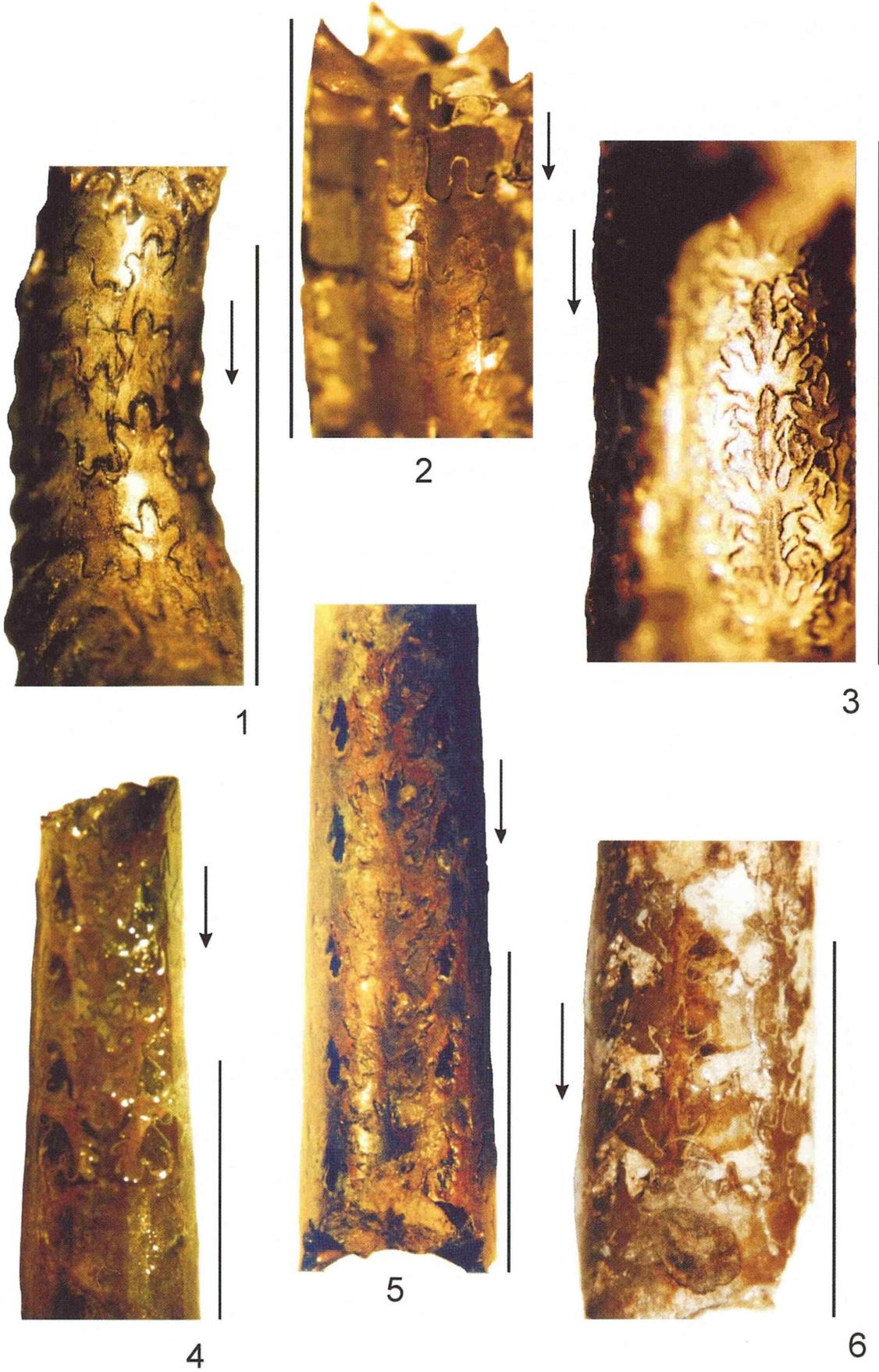
**Fig. 2** - *Stolleyites tenuis* (Stolley) (GPH 1999 IV 6). (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 3** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 27). (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 4** - (?)*Bochianites undulatus* (Koenen) (Ma 13446). Dorsalansicht des Phragmokons und des hinteren Wohnkammerabschnittes. Dorsolaterale, paarige Einzelflecken sind direkt hinter jedem Septum angelegt. Die linke Fleckenreihe ist deutlich schwarz erhalten. (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 5** - (?)*Bochianites undulatus* (Koenen) (Ma 13445). (Maßstabsbalken entspricht 5mm)

**Fig. 6** - (?)*Bochianites undulatus* (Koenen) (Ma 13447).



## TAFEL 26

(Maßstabsbalken entsprechen 1cm, falls nicht anders angegeben)

**Fig. 1** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 53). Lateralansicht eines juvenilen Exemplars. Eine leicht dunkle, breite Doppellinie ist auf der Wohnkammerflanke angelegt und reicht weit in die Wohnkammer hinein. Eine geschwärzte Furche ist am Nabelrand erhalten und zeigt eine raue Oberflächenstruktur. Zur Mündung hin ist die dunkle Furche verbreitert.

**Fig. 2** - *Hecticoceras* sp. (GPH 1999 IV 2). A Ventralansicht.

**Fig. 3** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 54). Vergrößerter Ausschnitt aus der Wohnkammerflanke. Eine Doppellinien-Struktur hebt sich hell vom umgebenden Pyrit ab und erscheint leicht in den Steinkern eingetieft. Die Ränder der Struktur sind als feine Kanten ausgebildet.

**Fig. 4** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 31). Der kleine paarige Dorsolateralfleck (Pfeil) ist als Erhebung ausgebildet und ist nicht geschwärzt (Maßstabsbalken entspricht 1cm). A Vergrößerter Ausschnitt aus der Ventralseite im Bereich der Wohnkammer und des Phragmokons. (Maßstabsbalken entspricht 5mm).

**Fig. 5A,B** - *Hecticoceras* sp. (GPH 2000 I 26). Lateralansicht der beiden Flanken eines Exemplars. Die Ansatzstrukturen im Dorsolateralbereich sind deutlich verlängert und geschwärzt. Der ganze Bereich ist in den Steinkern eingetieft und zeigt eine raue Oberflächenstruktur. Auf der Ventralseite vor dem letzten Septum ist ein großer schwarzer Fleck ausgebildet, der breit angelegt ist und nach vorne schmal ausläuft (vgl. Fig.4A). Die kleinen dorsolateralen Einzelflecken (Pfeil), die direkt vor dem letzten Septum liegen, sind als leichte Erhebungen auf dem Steinkern ausgebildet (vgl. Fig.4). Sie sind nicht geschwärzt, sondern sind hell erhalten und heben sich deutlich von der geschwärzten Furche, in der sie liegen, ab.



1



2



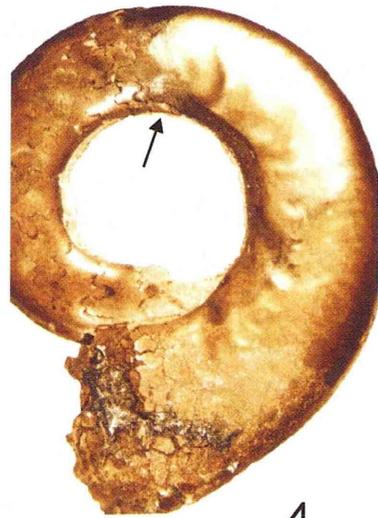
3



2A



4A



4



5A



5B

# Geologische Beiträge Hannover

## Bereits erschienen:

- Band 1** .....**EUR 25,00**  
**Wrobel, F.** 2000. Das Lorca-Becken (Obermiozän, SE-Spanien) - Faziesinterpretation, Sequenzstratigraphie, Beckenanalyse. 141 S., 103 Abb., 4 Anl., Hannover.
- Band 2** .....**EUR 30,00**  
**Schülke, I., Fischer, R. und Wrobel, F.** 2001. Henningsen - Festschrift. 174 S., 111 Abb., 11 Tab., Hannover.
- Band 3** .....**EUR 15,00**  
**Rogge, A.** 2001. Geologie und Hydrogeologie im Raum Bad Pyrmont unter besonderer Berücksichtigung des Quellensystems. 73 S., 39 Abb., 10 Tab., Hannover.
- Band 4** .....**EUR 22,50**  
**Richter, U.** 2002. Gewebeansatz-Strukturen auf pyritisierten Steinkernen von Ammonoideen. 113 S., 25 Abb., 4 Tab., 26 Taf., Hannover.

## Instructions for Authors

Geologische Beiträge Hannover publishes monographs, such as PhD theses, collections of shorter manuscripts, and field guides. English and German manuscripts are accepted. The focus of the journal is research conducted in the Geological Department of Hannover University, but external manuscripts are also welcome. Prior to submission, please contact the editors. Three copies should be submitted to:

Immo Schülke  
Geologische Beiträge Hannover  
Institut für Geologie und Paläontologie  
Callinstraße 30  
30167 Hannover  
schuelke@geowi.uni-hannover.de

Papers submitted to Geologische Beiträge Hannover are accepted on the basis that they have not been, and will not be, published elsewhere. If accepted, papers become copyright of the journal. Submitted manuscripts will be reviewed by internal referees, no full peer review procedure is followed. For manuscripts that are not theses of the Department of Geology and Paleontology of the Hannover University, please submit a first version with double spaced lines and figures not included in the text but on separate sheets. For theses from the department, submission of the finalized thesis is possible.

For German manuscripts, please provide additionally to the German title, abstract, and figure captions also English translations. Please ask a native speaker to prove read the English translations.

For details on the format, please check out our internet site:  
[http://www.unics.uni-hannover.de/igp/instructions\\_GBH.html](http://www.unics.uni-hannover.de/igp/instructions_GBH.html)

### Electronic format

Manuscripts are submitted fully layouted and are reproduced „as is“. Therefore please prepare the manuscript carefully. Preferred format is PageMaker (Mac or PC), but .pdf files are also accepted. Import all fonts you use. Figures should be saved as tiff files. Use cmyk colors for color figures. To keep costs low, please organize halftones and photographs as plates in the end of the manuscript.

### Format

Page size of the journal is A4. The format of Geologische Beiträge Hannover broadly follows that of Sedimentology with some modifications.

Font: Times New Roman

Size: 11 pt

Lines: spacing 13 pt

Columns: 2

Margins at all sides: 2 cm

Final editing is done by the publisher.

Indents for each paragraph, but not if new chapter.

## References

Authors should use the system illustrated below. Only full articles that have been published or are 'in press' may be included in the reference list. In the text, references should be cited by giving the author's name with the year of publication in parentheses, and should be given in date order (e.g. Jones, 1982; Adams, 1985). When reference is made to a work by three or more authors, the first name followed by et al. should be used in the text on all occasions. If several papers by the same author and from the same year are cited, a, b, c, etc. should be put after the year of publication. If you cite books, the page or figure or plate you specifically refer to should be given (e.g. Leinfelder, 1993: 85; Schülke, 1999: Fig. 7, Plate 3).

References should be listed in alphabetical order at the end of the paper in the following standard form. Please note that authors names should be shown in bold.

In the references, papers with two authors should follow those of the first named author, arranged in alphabetical order according to the name of the second author. Papers with three or more authors should be ordered following the name of the first author in chronological order. If you cite several papers of the same author, do not replace the name by hyphen but always write authors names in full.

The reference list (heading: Literature) has to be prepared in the following way:

**Potter, I.C. and Hilliard, R.W.** (1987) A proposal for the functional and phylogenetic significance of differences in the dentition of lampreys (Agnatha: Petromyzontiformes). *Zool. J. London*, **212**, 713-737, London.

**Young, J.Z.** (1950) *The life of vertebrates*. Clarendon press, Oxford.

**Dreesen, R.J.M.** (1987) Event-stratigraphy of the Belgian Famennian (Uppermost Devonian, Ardennes Shelf). In: **Vogel, A., Miller, H., and Greiling, R.** (eds.), *The Rhenish Massif, structure, evolution, mineral deposits and present geodynamics*, 22-36, Vieweg & Sohn, Braunschweig.

### Charges and Reprints

For theses, the department bears part of the print charges. The author receives reprints in exchange for covering the rest of the charges. Colour figures can be published but will incur an additional page charge. Please contact the editor for details.

