

# Atlas zur Paläopathologie der Cephalopoden

Helmut Keupp



Berlin 2012

# **Atlas zur Paläopathologie der Cephalopoden**

Helmut Keupp

# berliner paläobiologische abhandlungen, Band 12 - Berlin 2012

Fachrichtung Paläontologie, Institut für Geologische Wissenschaften  
Freie Universität Berlin

Herausgeber / Editors-In-Chief:

Prof. Dr. Helmut Keupp, Prof. Dr. Frank Riedel  
& Prof. Dr. Reinhold Leinfelder

Titelbild:

*Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (legit G. Schrüfer, Forchheim), dessen ventraler Zopfkiel nach einer Flankenverletzung des jugendlichen Mündungsrandes (vorletzte Windung) infolge „skulptureller Kompensation“ beim posttraumatischen Gehäusebau auf die rechte Flanke verzerrt wird (= forma aegra *juxtacarinata* Hölder 1956). Durchmesser 4,3 cm. Foto: Walter Appel, Nürnberg.

**ISBN 978 - 3 - 939515 - 02 - 9**

Verkaufspreis/Selling price: 69,- €

Selbstverlag Fachrichtung Paläontologie, Institut für Geologische Wissenschaften  
Freie Universität Berlin  
Malteserstraße 74-100, Haus D, D-12249 Berlin

Alle Rechte liegen beim Autor  
All rights reserved by the author

Layout: J.O.Evers  
Druck: LASERLINE, Scheringstraße 1, 13355 Berlin

<b>Inhalt</b>	<b>Seite</b>
<b>Zusammenfassung</b>	5
<b>Abstract</b>	6
<b>Vorwort</b>	7
<b>I EINLEITUNG</b>	8
Vom Sinn paläopathologischer Forschung	8
Von der Kuriosität zum paläobiologischen Dokument	10
Nomenklatur pathologischer Phänomene	12
<b>II SYSTEM DER CEPHALOPODA</b>	20
Von der ekto- zur endocochliaten Organisation	
<b>III EKTOCOCHLIATE CEPHALOPODA</b>	26
Aufbau und Funktion des Gehäuses	27
Begrenzte Tiefenverbreitung im Meer	28
Struktur und Bildung der Schale	28
Nautiliden-Ammoniten-Relation	29
<b>III.1 PALÄOPATHOLOGIE EKTOCOCHLIATER CEPHALOPODEN</b>	32
<b>III.1.1 EXOGENE URSACHEN</b>	
<b>Durch traumatische Ursachen ausgelöste Anomalien</b>	32
Mögliche Prädatoren und deren charakteristische Verletzungen	37
A) Nautiliden	37
Verletzungsraten moderner Nautiliden	42
Verletzungen des Embryonalgehäuses	43
B) Ammonoideen	44
Bissmarken von Einzelzähnen	45
Typische Fischattacken (ohne spezifische Bissmarken)	54
Typische Cephalopoden-Attacken	62
Typische Arthropoden-Attacken	66
Quantitative Interpretationsmöglichkeiten von Gehäuseverletzungen	74
Verletzungsraten	74
Prädationsdruck	78
Gehäusemorphologische Parameter	81
Kielfortsatz	81
Dornen/Stacheln	81
Rippen	84
Einschnürungen	85
Ontogenie	89
Mehrfachverletzungen	92
Letale versus subletale Attacken	95
Gehäuse-Impllosion	96
Maximal tolerierte Schalenverluste: Nautilus versus Ammonoideen	98
<b>Regeneration von Verletzungen</b>	100
Regeneration von Verletzungen nur des Gehäuses	100
- an der Mündung	101
- in der Wohnkammer hinter der Mündung	110
- im Phragmokon	112
Strukturveränderungen von regenerierten Schalen	114
Regeneration von Verletzungen des Gehäuses und des Mantelepithels	116
In ihrer Position stationäre Regenerationsphänomene	119
Rippenscheitel	120
Dynamische Regenerationsphänomene	131
A) Statische Anomalien durch skulpturelle Kompensation	134
B) Chaotische + pendelnde Anomalien durch skulpturelle Kompensation	151
C) Parabel-Anomalien durch skulpturelle Kompensation	155
Kakoptychie	160
Wohnkammer-interne Sekundärsymptome von Verletzungen	161
1) forma aptycha Keupp 1977	161
2) forma intracarinata Keupp 2007	166

Medianer Fadenkiel	172
Traumatische Anomalien des Buccalapparates	173
<b>Durch Epökie ausgelöste Anomalien ektocochliater Cephalopoden</b>	<b>177</b>
Organismische Beziehungen zwischen Epöken und Wirt	183
Postmortale Epicolen-Besiedlung	187
Pathologische Phänomene des Epökie-Syndroms	195
Epöken – ein Schlüssel zur Paläobiologie der Cephalopoden	200
<b>III.1.2 ENDOGENE URSACHEN</b>	<b>203</b>
„Genetische Defekte“	203
Parasitosen	203
Volumenvergrößernde Anomalien	204
Polygonale Gehäuse	211
Symmetropathien der Conothek	212
Das „Morton-Syndrom“	219
Symmetropathien des Phragmokons	221
Störungen der Schalenbildung	222
Riesenwuchs	224
Perlenbildung	226
„Housean Pits“	227
<b>III.1.3 PHYSIOLOGISCHE FEHLFUNKTIONEN</b>	<b>230</b>
Stress-Schalen	230
„Stretch-Zonen“ (sensu Landman & Waage 1986)	230
„Senil“-Skulpturen	231
Faltenwurf der Schale	231
Kümmer- und Zwergerwuchs: Ökophänotypen versus Pathologie	234
<b>III.1.4 ANOMALIEN DES PHRAGMOKONS</b>	<b>239</b>
Septenabstand	240
Anomale Septenstellung	248
Störungen der Septenmorphologie	249
Symmetropathien des Septalapparates (inkl. Lobenlinie)	250
Inversion der Lobenlinie	254
Pneumoseptum	255
Suturvereinfachung	256
<b>III.1.5 PATHOLOGISCHE PHÄNOMENE HETEROMORPHER AMMONOIDEEN</b>	<b>259</b>
<b>III.1.6 ALPHABETISCHE ZUSAMMENSTELLUNG UND ATLAS DER ALS FORMAE AEGRAE BESCHRIEBENEN, GENORMTEN ANOMALIEN BEI EKTOCOCHLIATEN CEPHALOPODEN</b>	<b>263</b>
<b>III.2 PALÄOPATHOLOGIE DER ENDOCOCHLIA</b>	<b>299</b>
Anomalien bei Hematida	300
Anomalien bei Aulacoceratida	301
Anomalien bei Belemnitida	306
Belemniten als Beutetiere	308
Exogene Störungen	311
„Endogene“ Störungen	314
Genormte Anomalie-Phänomene	314
Anomale Onychiten	327
Pseudopathologien	329
Anomalien bei Sepiida	332
Wachstumsstörungen als Folge traumatischer Ereignisse	333
Umweltbedingte Wachstumsstörungen	338
Anomalien bei Spirulida	342
Anomalien bei Brutgehäusen von Argonauta	348
Anomale Statolithe	351
Anomale Vampyromorpha-Gladien	352
<b>Ausblick</b>	<b>355</b>
<b>LITERATUR</b>	<b>355</b>

## ZUSAMMENFASSUNG

Phänomene, die von der Norm des genetischen Bauplanes abweichen und auf Einzelindividuen einer Population beschränkt sind, werden als pathologisch zusammengefasst. Die Beschäftigung mit paläopathologischen Erscheinungen beschränkt das mögliche Spektrum auf Anomalien der fossil erhaltungsfähigen Hartteile. Der vorliegende Atlas erfasst daher hartteilbezogene Anomalien ekto- und endocochliater Cephalopoden, vornehmlich bei fossilen Vertretern, berücksichtigt aber auch rezente Taxa.

Für charakteristische, öfter wiederkehrende Symptome hat sich seit Hölder (1956) eingebürgert, sie als „genormte Anomalien“ in offener Nomenklatur zu kategorisieren. Über den deskriptiven Ansatz hinaus wird hier versucht, die Wachstumsstörungen aufgrund ihrer auslösenden Ursachen als endogen oder exogen zu erkennen. Da das Gros pathologischer Syndrome auf Wechselbeziehungen mit anderen Organismen (Räuber-Beute-Interaktionen, Epökien und Parasitosen) bzw. mit Umweltparametern zurückgeht, stellt ihre qualitative und quantitative Analyse eine Vielzahl aut- und synökologischer Informationen bereit.

Der Atlas versucht daher, die wichtigsten pathologischen Phänomene fossiler und rezenter Cephalopoden-Hartteile (aus Kalk: gekammerte Gehäuse, Rostren, Argonauta-Brutgehäuse, Kiefer (Aptychen), Statolithe; aus polymeren Eiweißen (Conchin): Kiefer, Gladien und Onychiten) zusammen zu stellen und die jeweiligen Möglichkeiten der paläobiologischen Interpretation auszuloten. Dabei stützt er sich zum einen auf eine Fülle von oft versteckt publizierten Einzelbeobachtungen und daraus abgeleiteten Hypothesen, zum anderen auf eine in mehr als 50 Jahren vom Autor zusammengetragene Spezialsammlung pathologischer Cephalopoden (= SHK), die derzeit mehr als 34 000 Individuen umfasst.

Getrennt nach Ekto- und Endocochlia werden komplexe pathologische Erscheinungen im Sinne eines medizinischen Syndroms aufgefasst und nach ihren möglichen Auslösern, der spezifischen Reaktion des Organismus auf die Störung und die daraus resultierende Phänomenologie aufgeschlüsselt. Zur Verifizierung anomaler Phänomene werden teilweise ähnliche Erscheinungen des „normalen“ morphologischen Spektrums bzw. den echten Pathologien ähnliche Erscheinungen, die im Zuge der taphonomischen Prozesskette entstehen können, gegenüber gestellt. Aus den Ätiologien der Anomalien erschließen sich dann über das Erkennen funktionaler Grenzen bei gestörten morphologischen Einheiten interessante autökologische Interpretationsmöglichkeiten, etwa zur funktionalen Bedeutung von Gehäuseskulpturen, zur Bildungsweise und Effizienz des Septalapparates oder auch zur spezifischen Lebensweise einzelner Taxa.

Es wird deutlich, dass die aus den paläopathologischen Betrachtungen gewonnenen Erkenntnisse zur Objektivierung der Taxonomie beitragen und das Verständnis phylogenetischer Entwicklungen fördern, insbesondere auch der spezifischen Einnischung einzelner Taxa. Traumatische Anomalien, die mehrheitlich auf Räuber-Beute-Interaktionen zurückgehen einerseits und gesicherte *syn-vivo*-Epökien andererseits sind, insbesondere für die ausgestorbenen Cephalopodengruppen (Ammoniten, Belemniten), eine wichtige Ressource zur synökologischen Interpretation. Sie geben Aufschluss über ihrer Stellung innerhalb der ozeanischen Nahrungsketten. Darüber hinaus sind sie geeignet, den favoritierten Lebensraum (z.B. das bevorzugte Stockwerk in der Wassersäule) einzugrenzen. So wird beispielsweise mit vergleichenden quantitativen Analysen gezeigt, dass viele stärker skulptierte Gehäuse bei Ammonoideen aufgrund der häufiger auftretenden Attacken durch benthonische Gegner (z.B. Krebse) deutlich bodennäher gelebt haben, als schwach skulptierte Formen, die überwiegend von nektonischen Räubern (z.B. durophagen Fischen) attackiert wurden.

In Analogie zu den deskriptiven *forma aegra*-Bezeichnungen, die seit Hölder (1956) zur Beschreibung normierter Pathologie-Phänomene bei ektocochliaten Cephalopoden benutzt werden, wird hier auch für charakteristische anomale Phänomene der Belemniten ein Set von *forma aegra*-Typen definiert.

## ABSTRACT

Pathological phenomena affect only single specimens of a population and represent morphological deviations from the normal genetic bauplan. **Palaeopathological** phenomena are restricted to fossilizable hard parts of cephalopods and are common features in all endo- and ectocochliate groups. The most important phenomena are described here. On the basis of their aetiology, it is possible to distinguish between endogenic and exogenic reasons for pathological growth disturbances. The *forma aegra* terms of open nomenclature, introduced by Hölder (1956), are used for characteristic and repeatedly found anomalous phenomena of ammonoids and nautiloids. In addition, some new *forma aegra* terms are introduced here for „standardized“ pathological phenomena of belemnoid rostra.

Because most pathological syndromes are caused by interactions with other animals (predator-prey relationships, epizoans and parasites) and with environmental factors, qualitative and quantitative analyses of palaeopathological phenomena can be used for many autecological and synecological interpretations. The "Atlas of Cephalopod Palaeopathology" aims to synopsise relevant pathological phenomena of fossil and recent cephalopod hard parts consisting of aragonite and calcite (chambered shells, rostra, argonauta egg cases, aptychi, statoliths) and horny conchine (beaks, gladii, onychites). Numerous descriptions and hypotheses postulated to explain such "curiosities" have been compiled here from sometimes hard-to-find literature. The atlas also draws on the author's own observations and interpretations based on his collection of mainly pathological cephalopods, now encompassing more than 34 000 specimens. The aetiology of the manifold (palaeo-) pathological syndromes and phenomena allows interesting palaeobiological interpretations that will be helpful for understanding the behaviour of extinct cephalopod groups in particular.

In order to describe and interpret more or less complex pathological phenomena in both ecto- and endocochliate cephalopods, the medical concept of syndromes is used. The phenomenology is derived from the interrelation of specific reasons and the individual reactions of the organism. True pathological phenomena have sometimes been compared with similar non-pathological phenomena of the "normal" bauplan and of taphonomic processes in order to define the differences between the two.

Different tolerance ranges of morphological disturbances show the specific varying functional limits of these characters and make an autecological interpretation possible. Thus, we gain, for example, information about the functionality of shell sculptures, the efficiency of the hydrostatic apparatus, and specific modes of life.

The identification of pathological characters contributes to a greater objectivity of taxonomy and phylogeny and promotes the understanding of specific ecological niches of the taxa.

Both *syn-vivo* epizoans and traumatic anomalies (= sublethal injuries) - most of which are due to predator-prey interactions - are an important tool for reconstructing synecological relationships, particularly of extinct cephalopod groups such as ammonoids and belemnoids. Thus, we gain information about their role within the former trophic chains of the oceans and their preferred living space within the water column. Comparative quantifying analyses indicate that ammonoids with strong sculptures, showing frequent attacks by benthonic crustaceans, lived nearer the bottom than ammonoids with smooth shells which had been previously attacked by nektonic predators (e.g. durophagous fishes).

## VORWORT

Die Cephalopoden gehören als höchst entwickelte Vertreter der Mollusken, deren Konzentration von Nervenzellen und Sinnesorganen im Kopf den Wirbeltieren vergleichbare Intelligenzleistungen ermöglichen, zu den faszinierendsten Bewohnern der Weltmeere seit etwa einer halben Milliarde Jahren. Ihre Adaptionsfähigkeit ermöglichte und ermöglicht ihnen die Nutzung aller marinen Lebensräume von den Polarregionen bis in die Tropen und von den Küsten bis in die Tiefsee. Entsprechend groß ist ihre Artenvielfalt, die den Paläontologen durch nahezu das gesamte Phanerozoikum hindurch begleitet und ihn begeistert.

Die zusammenfassende Monographie über hartteilbezogene Abnormitäten bei Cephalopoden entspringt einer aktiven Beschäftigung mit diesem Thema, die den Autor seit mehr als 50 Jahren fasziniert. Schon als Schüler legte er eine entsprechende Spezialsammlung an, die zwischenzeitlich einen beachtlichen Umfang von ca. 34.000 katalogisierten Fällen anomaler Individuen, insbesondere Ammonoiten, umfasst.



Sie repräsentiert eine nahezu unerschöpfliche Quelle für interessante Studien zu einem breiten Spektrum paläobiologischer Aspekte der Kopffüßer. Diese Kollektion, die von Freunden scherzhaft auch als „Krüppelgarde“ bezeichnet wird, hat die beigegefügte Skizze von Gabo Richter (1998) inspiriert.

Seit der ersten einschlägigen Publikation des Autors im Jahre 1973 hat er das Thema nie aus den Augen verloren, auch wenn andere Forschungsaktivitäten über Nanno- und Mikroplankton (Coccolithen, Kalk-Dinoflagellaten), über Schwämme und ihr riffbildendes Potential oder über taphonomische Aspekte lange Jahre dominierten.

Der vorgelegte Atlas verfolgt im Wesentlichen zwei Ziele. Zum Einen wird versucht, einen Einblick in die faszinierende Facette paläobiologischer und paläoökologischer Forschung zu vermitteln und deren Möglichkeiten und Grenzen bei der Rekonstruktion früheren Lebens aufzuzeigen. Von daher knüpft der Atlas an den grundlegenden Klassiker zur Paläopathologie von Tasnadi-Kubacska (1962) an, dessen Schwerpunkt jedoch auf der Paläopathologie der Wirbeltiere lag.

Zum Anderen will der Autor damit den zahlreichen privaten Sammlern, Fossilienhändlern und Kollegen, ohne deren nachhaltige Unterstützung die Anlage der zugrunde liegenden Sammlung gar nicht möglich gewesen wäre, Rechenschaft ablegen und danken. Aus der gemeinsamen Begeisterung für die Sache sind langjährige und intensive Freundschaften erwachsen. Eine Auflistung aller Mitstreiter, die zum Teil in selbstloser Großzügigkeit ihre Funde zur Verfügung gestellt haben, würde den Rahmen sprengen. Anstelle dessen gibt wenigstens bei den abgebildeten Exemplaren der jeweilige Vermerk über Finder (= „leg.“) bzw. Vorbesitzer (= „don.“) Auskunft über die Herkunft der Stücke.

Wesentliche Unterstützung und Antrieb verdankt der Autor auch seinen akademischen Mitarbeitern der Cephalopoden- Arbeitsgruppe, namentlich T. Engeser, B. Kröger, A. Sprey, K. Warnke, R. Hoffmann, D. Fuchs sowie zahlreichen Diplomanden, BSc- und MSc-Kandidaten der Geologie/Paläontologie und der Biologie an der Freien Universität Berlin. Dank gebührt auch meiner Familie, die viele Jahre geduldig und verständnisvoll die zunehmende Verknappung des Wohnraumes zu Gunsten der wachsenden Sammlung erduldet hat.

Unterstützung bei der Präparation vieler Raritäten erfuhr der Autor von M. Brinkmann, G. Schreiber, M. Glos und M. Barlage, bei der Herstellung der Abbildungen haben sich besonders verdient gemacht P. Groß, W. Müller, J. Evers und M. Bulang-Lörcher. Folgenden Kolleginnen und Kollegen danke ich für die Bereitstellung von Bildvorlagen: W. Appel, R. Hoffmann, B. Kröger, R. Maneja, S. Rein, M. Röper, G. Richter, Y. Shigeta, G. Schweigert, A. Sprey, K. Tanabe, H. Tischlinger, K. Warnke. Für die Druckvorbereitung des Atlases sei J. Evers besonders gedankt, für das Korrekturlesen des Manuskripts und wertvolle Hinweise Herrn R. Hoffmann, Bochum.

Helmut Keupp, Sommer 2012

## I EINLEITUNG



Abb. 1: Links: *Hibolithes hastatus* (Blainville) aus dem Unter-Kimmeridgium von Drügendorf/Oberfranken (leg. U. Kleeberger) mit regenerierter Fraktur des Rostrums, Länge 5,4 cm, SHK PB-30. Rechts: Ringrippiges *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (leg. H. Keupp) infolge einer ehemaligen Mundrandverletzung (forma aegra *verticata* Hölder 1956), Ø 5,2 cm, SHK PA-5226.

„Normalität ist Fiktion“ (Hölder 1956) und kann als Mittelwert des Abnormen definiert werden.

### Vom Sinn paläopathologischer Forschung

Abnormale Erscheinungsformen, die durch genetische Defekte, Krankheit, Parasitosen im weiteren Sinne, oder als Folge von Verletzungen hervorgerufen werden, setzen das betroffene Lebewesen morphologisch und/oder in seinen Verhaltensmustern von der als Norm definierten Durchschnittlichkeit seiner Population ab. Durch die Beschränkung solcher Phänomene auf einzelne Individuen haftet ihnen daher oft der Ruf von Kuriosität an. So wurden früher biologische Missbildungen, wie siamesische Zwillinge oder übermäßig behaarte „Wolfs-Menschen“ zu Lebzeiten auf Jahrmärkten beziehungsweise nach ihrem Ableben in entsprechenden Kuriositätenkabinetten voyeuristisch zur Schau gestellt, um der Volksbelustigung und Befriedigung einer Sensationslust zu dienen. In einer vergleichbaren, vorwissenschaftlichen Betrachtungsweise wurden auch Abnormitäten bei wirbellosen paläontologischen Objekten Mitte des 19. Jahrhunderts als monströse Kuriositäten der Fachöffentlichkeit vorgestellt (z.B.: d'Orbigny 1842-51, Fraas, 1863, Quenstedt 1885-1888). Erst seit dem Erscheinen der zusammenfassenden Werke über die Paläopathologie vorzeitlicher Tiere durch R.L. Moodie (1926) und A. Tasnadi-Kubacska (1962), hat sich eine eigenständige Arbeitsrichtung „Paläopathologie“ innerhalb der Paläobiologie etablieren können. Der bisherige Schwerpunkt paläopathologischer Forschung liegt klar auf der Darstellung und Interpretation krankhafter Veränderungen bei Wirbeltieren, insbesondere der jüngeren Erdgeschichte (Kerley & Bass 1967). Durch die unmittelbaren osteopathologischen Vergleiche mit Befunden an rezenten Wirbeltieren einschließlich des Menschen wurde hier das Engagement von Medizinern in dieser paläontologischen Thematik begünstigt (Hengsbach 1991). Trotz zahlreicher Einzelbeobachtungen zu anomalen Foraminiferen, Korallen, Arthropoden, Mollusken und Echinodermen bestehen bis heute deutliche Defizite in der Berücksichtigung und einer anwendungsorientierten paläobiologischen Interpretation pathologischer Invertebraten-Fossilien.

Die Erfahrungen, die der Autor bei seinen langjährigen Studien pathologischer Cephalopoden sammeln konnte, zeigen aber deutlich, dass Ergebnisse paläopathologischer Forschung grundsätzliche und wesentliche Beiträge zu paläoökologischen Rekonstruktionen beisteuern können und durch eine funktionale Merkmalsbewertung der Objektivierung systematischer und phylogenetischer Konzepte dienen. Die Paläopathologie tangiert daher nicht nur die Arbeitsfelder (Paläo-)Ökologie, Physiologie, Taxonomie und Evolutionsbiologie, sondern vermittelt durch übergreifende Fragestellungen zwischen den einzelnen Disziplinen. So stellt beispielsweise die durch selektive Auswahl bedingte phylogenetische Manifestation ursprünglich genetisch verursachter Pathologien (z.B. die Pachyostose bei den Seekühen) die Verbindung zu übergreifenden Fragestellungen der „Paläophysiologie“ (Nopcsa 1927) her (Tasnadi-Kubacska 1962). Hengsbach (1990) schlägt durch die Einführung einer „Paläoparasitologie“ eine begriffliche Unterteilung der Paläopathologie vor, die sich auf unterschiedliche Ursachen anomaler Veränderungen stützt. Aus pragmatischen Gründen erscheint eine solche thematische Aufsplitterung aber wenig sinnvoll, da einander sehr ähnliche Symptome zum Teil unterschiedliche Ursachen haben und aufgrund der Erscheinungsform allein oft nicht eindeutig interpretierbar sind.

Wir wollen unsere weiteren Betrachtungen auf die Pathologie fossiler Cephalopoden fokussieren und dabei -soweit dies möglich ist- entsprechende Vergleiche mit modernen Vertretern der Kopffüßer einbeziehen. Da aufgrund der bevorzugten Erhaltungsfähigkeit in der Regel nur mineralische Hartteile, gelegentlich auch polymere organische Reste der Cephalopoden überliefert sind, wird sich die Analyse paläopathologischer Phänomene naturgemäß nur auf solche richten, die Auswirkungen auf die Bildung der ekto- und endocochliaten Gehäuse sowie der resistenten Bestandteile des Buccalapparates bzw. des Gladius zur Folge hatten bzw. haben. Das auf die Hartteile reduzierte Merkmalsinventar paläopathologischer Phänomene setzt unsere Betrachtungen deutlich von der bevorzugt auf die Physiologie und Histologie ausgerichteten neontologischen Studien zur Invertebraten-Pathologie (z.B. Sparks 1972) ab.

Die in der Vergangenheit recht unterschiedliche Auffassung, was pathologische beziehungsweise anomale Cephalopoden seien, macht eine kurze Definition notwendig. In Anlehnung an Lehmann (1976) wollen wir unter **Anomalien solche Gehäusemodifikationen verstehen, die nur einzelne Individuen einer Art betreffen und auf Krankheit, Verletzung oder andere Formen organismischer Interaktivität (= Biosysteme, wie z.B. Parasitosen, Epökien) zurückführbar sind.**

Bei den Ammonoideen, die innerhalb der Cephalopoden bisher das umfangreichste pathologische Inventar geliefert haben, schließt diese Definition zum Beispiel die Heteromorpha, also artspezifisch von der geschlossenen Planspirale abweichende Gehäusegestalten ebenso aus, wie spezifische Mündungsmodifikationen mikroconcher Gehäuse. Bei älteren Autoren sind auch solche Formen als „krank“, „abnormal“ oder „degeneriert“ eingestuft worden (Quenstedt 1858, Engel 1894, Pompeckj 1894, Tornquist 1896, Schindewolf 1929). Schwegler (1939) spricht in derartigen Fällen von sogenannten „überindividuellen krankhaften Erscheinungen“, die ganze Gruppen von Lebewesen (Arten, Gattungen) befallen, und stellt sie den „individuellen Krankheitsformen“ gegenüber. Nach unserem heutigen Verständnis gehören nur letztere zu den wirklich pathologischen Formen.

Die kausale Analyse von pathologisch verursachten Wachstumsstörungen und Schalenabnormitäten (= Ätiologie) hat für die Rekonstruktion von aut- und synökologischen Aspekten fossiler Cephalopoden ein besonderes Gewicht:

Da durch Beschädigungen und andere biosystemare Ursachen ausgelöste Veränderungen des Gehäusebaues aus funktionalen Bedürfnissen heraus nur in einem für den Organismus vertretbaren Umfang toleriert werden konnten, können spezifische Reaktionen der betroffenen Individuen auf derartige Störungen zum Einen für die autökologische Interpretation eingesetzt werden. So lassen sich physiologische Toleranzgrenzen (z.B. Effizienz des hydrostatischen Apparates, Beweglichkeit und Rückzugsfähigkeit des Körpers im Gehäuse, Stellung der Gehäusmündung, Lebensalter-Abschätzungen) und Variabilitätsspielräume funktionaler Gehäusemerkmale (z.B. Gehäusegestalt, Skulptur, Kiefer, etc.) ausloten (Keupp 2000b).

Anomalien, die auf Verletzungen oder Parasitosen/Epökien zurückgehen, werden naturgemäß maßgeblich von den Wechselbeziehungen mit anderen Organismen, also der Synökologie gesteuert. Sie ermöglichen daher zum Anderen wesentliche Hinweise auf spezifische Lebensräume und

Lebensweisen, teils über die Analyse gruppenspezifischer Räuber-Beute-Beziehungen, teils über die charakteristischen Habitatansprüche von Kommensalen. Dies erscheint gerade für ausgestorbene Vertreter der Cephalopoden (Ammonoideen, Belemnoideen), deren aktualistischer Vergleich mit modernen Nachkommen nicht oder nur eingeschränkt möglich ist, von besonderer Relevanz.

Anliegen des vorliegenden Atlases ist, die Vielfältigkeit hartteilbezogener pathologischer Phänomene bei verschiedenen Cephalopoden-Gruppen darzustellen und über ihre Ätiologie jeweils deren interpretative Möglichkeiten und Grenzen auszuloten. Insbesondere am Beispiel der Ammonoideen sollen die aus den Einzelphänomenen gewonnenen Erkenntnisse schließlich mit Hilfe quantitativer Vergleiche von „Populationen“ Wege einer taxonomisch sowie räumlich differenzierten paläoökologischen Interpretation aufzeigen. Zugleich soll die paläontologische Taxonomie, deren traditionelle Verankerung in der typologischen Charakterisierung dazu neigt, einzelne morphologische Merkmale gerne überzubewerten, objektiviert werden.

### Von der Kuriosität zum paläobiologischen Dokument

Erste Text-Hinweise auf anomale Formen fossiler Cephalopoden, ohne deren pathologischen Charakter erkannt zu haben, finden sich bereits im späten 18. Jahrhundert. So berichtet zum Beispiel Schröter (1774, S.347) von einem Einzelfund eines fastigaten Muschelkalk-Ceratiten aus der Weimarer Region, dessen „Tubercula, Knoten und größere Rippen sich zugleich über den ganzen Rücken des ersten Gewindes ausbreiten“. Die Gattung *Ceratites* de Haan 1825 ist aber normalerweise durch eine glatte, skulpturfreie Ventralseite des Gehäuses gekennzeichnet und entsprechend definiert. Credner hat fast 100 Jahre später (1875) ein ähnliches Individuum als eigene Art *Ceratites fastigatus* beschrieben (Abb.2)

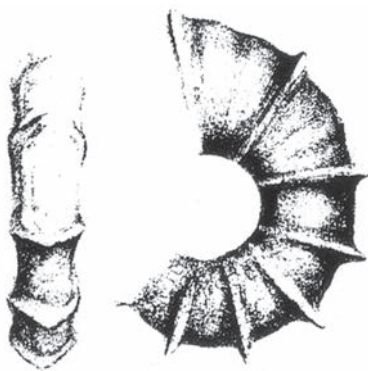


Abb. 2: Original-Abbildung von *Ceratites fastigatus* Credner 1875.

Die eigentliche Erforschungsgeschichte pathologischer Formen beginnt mit deren bewussten Erkennen als abnormale Formen. Aufgrund der Einbeziehung anomaler Individuen in zunehmend komplexere Fragestellungen können wir vier graduell und in ihrer zeitlichen Abfolge sich einander verzahnende und gegenseitig überlappende wissenschaftshistorische Phasen unterscheiden (Keupp 1984, Kröger 2000b):

Die erste Phase paläopathologischer Forschung, die etwa in der Mitte des 19. Jahrhunderts einsetzt, wird durch die zufällige Beobachtung und Beschreibung monströser Kuriositäten dominiert (z.B.: d'Orbigny 1847, Duval-Jouve 1841, Fraas 1863, Quenstedt 1885-1888).



Abb. 3: „Abnormitäten bei Ammoniten“ aus O. Fraas (1863): Links (a, b): „*Ammonites convolutus* Schlotheim“ aus dem Callovium von Lautlingen mit verletzungsbedingtem Mediankiel, rechts (a,c,b): Anomal trochspiral gewachsener „*Ammonites miserabilis* Quenstedt“ aus dem Sinemurium von Börtlingen.

Die zweite, diagnostische Phase wird von Engel (1894, 1909: Ammoniten) und O. Abel (1916: Belemniten) eingeleitet. Hier steht die Ursachenforschung (Ätiologie) einzelner Anomalien im Vordergrund. Ihre Beschreibung erfolgt jedoch unter dem zentralen Blickwinkel der damaligen Zeit, in dem die taxonomische Zuordnung der Formenvielfalt wissenschaftliches Ziel war, und alle Formen, die nicht in das damalige, sehr eng morphologisch geprägte Artkonzept passten, als krank oder abnormal ansahen (Kröger 2000). Engel (1894) ordnet beispielsweise die beobachteten Anomalien bei Jura-Ammoniten den vier, in dieser Form heute überholten Kategorien zu:

- **Krüppel ab ovo:** Die in dieser Gruppe subsummierten Fälle von Riesen- und Zwergenwuchs, exzentrischer Abweichungen der Spiralaufrollung der Gehäuse, individueller Abweichungen der Windungsexpansionsrate, Asymmetrien der Lobenlinie und anomaler Verlust spezifischer Skulpturmerkmale können nach heutigem Kenntnisstand teils als artspezifische Anlagen, teils als Ökophänotypen bzw. Extremwerte einer individuellen Merkmalsvariabilität, teils aber auch als Folgen von Parasitosen und Verletzungen in juvenilen Wachstumsphasen angesehen werden.



Abb. 4: Von der Norm abweichende artspezifische Gehäusegestalten wurden früher als genetisch „aberrante“ Formen im Zusammenhang mit Anomalien betrachtet. Sie repräsentieren jedoch phylogenetische Spezialisten, z.B.: Links: Der Heteromorphe *Cochloceras fischeri* Hauer aus der Ober-Trias (Rhätium) vom Sandling, Österreich (don. R. Veit), Länge 12,5 mm, SHK MAM-1131. Rechts: Das „Wellenhorn“ *Cymaceras guembeli* (Quenstedt) aus dem Unter-Kimmeridgium von Drügendorf/Oberfranken (leg. R. Walter), Ø 3,2 cm, SHK MAn-2003.

- **Bastarde bzw. senile Formen:** Sowohl die als senile Formen im Sinne einer genetisch bedingten Degeneration von Entwicklungslinien aufgefassten Arten, die in ihrer Gestalt ungewöhnlich erscheinen (z.B. Heteromorphe, *Cymaceras guembeli* (Quenstedt), Abb. 4), als auch die scheinbaren morphologischen „Übergangsformen“ zwischen einzelnen Arten, die als genetische Kreuzungsprodukte dieser Taxa interpretiert werden, gehören nach heutiger Auffassung in das „normale“ Formeninventar. Jedoch führt Engel in dieser Kategorie auch Individuen an, die im Zuge der Regeneration einer Verletzung streckenweise Skulpturmerkmale anderer „Arten“ ausbilden, also bestenfalls „morphologische Bastarde“ repräsentieren.
- **Kranke Formen:** Prinzipiell werden hier Wachstumsanomalien verstanden, die ohne vorausgehende Verletzung auftreten. Viele der beschriebenen kleineren Störungen in der Skulpturausbildung gehen jedoch eindeutig auf einfache Verletzungen der Schale am interimistischen Mündungsrand zurück.
- **Verletzte Formen:** Hier wird das Gros der traumatisch verursachten Wachstumsstörungen zusammengefasst, bei denen auch das Mundsaumepithel beschädigt wurde („Mantelzerreißung“).

Die **dritte Phase**, die bis heute interessante Ergebnisse bringt, versucht aus der Ätiologie einzelner pathologischer Phänomene weiterführende Interpretationen zu phylogenetischen Prozessen (z.B.: Vadasz 1908, 1909; Wenger 1956; Müller 1954, 1970a,b, 1976; Kolb 1955) und zu paläobiologischen und paläoökologischen Aspekten der betroffenen Organismen abzuleiten (z.B.: Lange 1932; Schindewolf 1934; Hölder 1956, 1970, 1973 a, b; Lehmann 1974, 1975; Keupp 1973, 1976, 1977, 1992 a, b, 2000a, b, 2006a, b; Keupp et al. 1999; Seilacher & Keupp 2000; Kröger 2000, 2002a,b,c; Checa et al. 2002; Klug 2007; Hauschke et al. 2011).

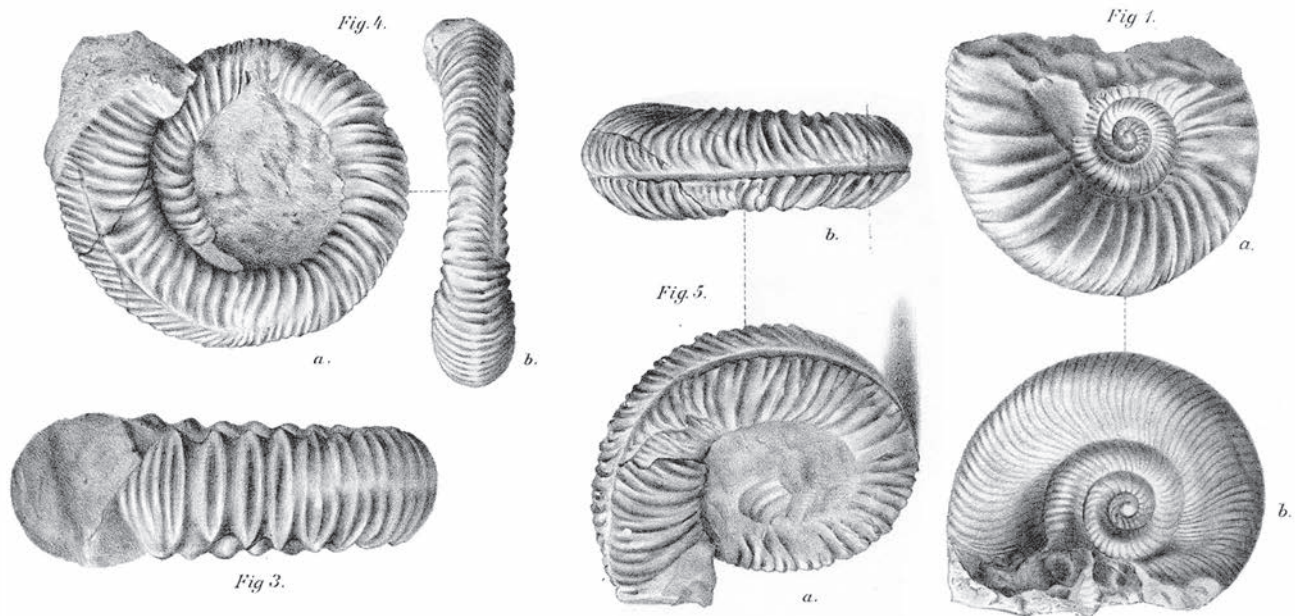


Abb. 5: Reproduktionen verletzter Ammonitenformen aus Engel (1894): Links: Taf. 1 Fig. 3-5: Rippenscheitel („kranke Furchen“) als Folge einer „Mantelzerreißung“ bei verschiedenen Perisphinctiden des Unter-Kimmeridgiums der Schwäbischen Alb. Rechts: Taf. 2: Fig. 1: „*Ammonites planulatus comprimatus* Quenstedt“ aus dem Unter-Kimmeridgium der Geislinger Alb mit normaler (a) und abweichender Seite („radians-artige“ Berippung (b) infolge einer „compensatio ornamentale“ Guex (1967).

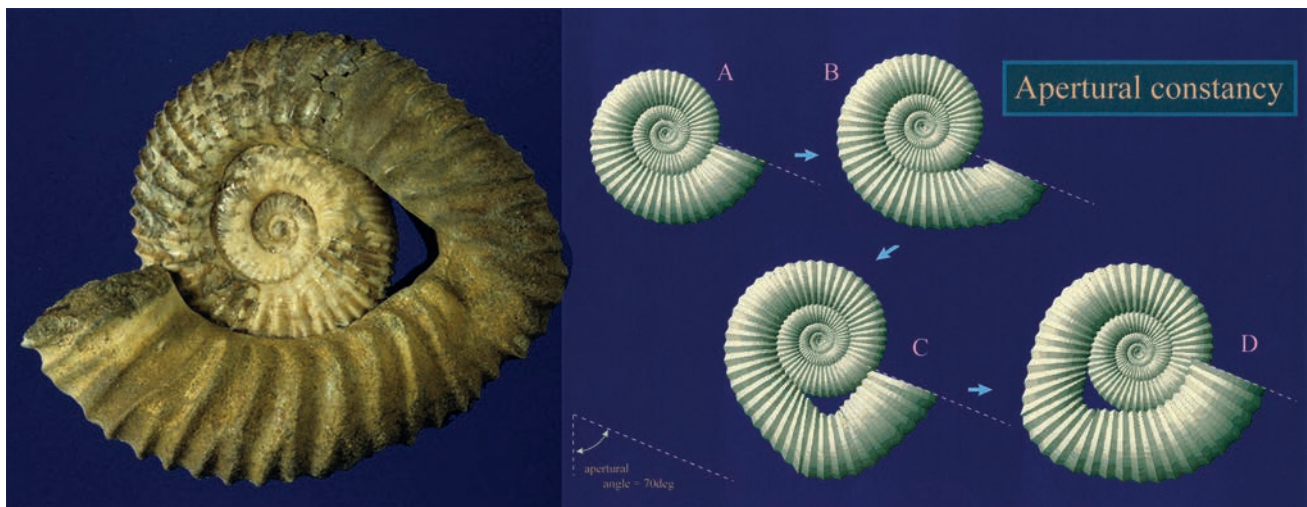


Abb. 6: Die Modellierung (T. Okamoto) einer infolge einer Serpula-Auster-Epökie anomal gewachsenen *Pavlovia* (Ø 5,3 cm, SHK PA-7929) aus dem Tithonium des Polarurals belegt, dass die abnorme Anlage der Gehäusewindung eine konstante Position der Gehäusemündung gewährleistet hat (nach Checa et al. 2002).

Schließlich führen vergleichende Analysen von „Populationen“ (Geczy 1965, Bayer 1970, Hengsbach 1979, Landman & Waage 1986; Bond & Saunders 1989; Keupp & Ilg 1992, Keupp 1996, 1997b, Keupp & Schobert 2011, Kröger 2000; Slotta et al. 2011) zur vierten Phase, bei der weniger das Einzelphänomen, sondern vielmehr quantitative Unterschiede in Anomalieraten sowie Typ und Position beobachteter Verletzungen für eine art- und gruppenspezifisch differenzierte ökologische Interpretation genutzt werden.

### Nomenklatur pathologischer Phänomene

Grundsätzlich unterliegt die wissenschaftliche Ansprache fossiler Arten der binomalen Nomenklatur aller Lebewesen, die seit Erscheinen der 10. Auflage von Linné's „Systema Naturae“ (1758) auch in der Zoologie und Botanik verbindlich ist. Die Verfahrensregeln dafür sind in den Internationalen Zoologischen bzw. Botanischen Nomenklaturregeln festgelegt. Die Grundlage zur Abgrenzung einzelner Arten, deren Ausdifferenzierung jeweils in einem räumlichen und zeitlichen Übergangsfeld erfolgt, ist bis heute umstritten. In der Neontologie eucaryotischer Organismen werden Arten überwiegend als Fortpflanzungsgemeinschaften aufgefasst, die von anderen durch natürliche Isolationsmechanismen getrennt sind (Biologisches Artkonzept: Mayr 1963). Das Spektrum möglicher Isolationsmechanismen

enthält dabei geographische und ökologische Barrieren sowie Verhaltensunterschiede und molekulare Differenzen. In den meisten Fällen geht eine wirksame Isolation einer Population auch mit morphologischen Veränderungen der Schwester-Populationen einher, so dass Arten auch zusätzlich durch morphologische Charaktere definiert werden können. In der Paläontologie dominiert zwangsläufig das morphologische Artkonzept, das in den meisten Fällen auf Hartteilmerkmale und ihre ontogenetische Ausdifferenzierung reduziert ist. Die Abgrenzung von Arten erfolgt daher heute mit Hilfe statistischer Methoden an möglichst umfangreichen Individuenzahlen. Dennoch unterliegt sie in Abhängigkeit von verfügbarer Materialmenge und -erhaltung sowie der Bewertungshierarchie von Merkmalen selbst einem deutlichen individuellen Interpretationsspielraum. Dieser wird noch dadurch erweitert, dass bei einer über längere Zeit andauernden lückenlosen Überlieferung in der Paläontologie häufig eine kontinuierliche Reihe zeitlich aufeinander folgender „Populationen“ vorliegt, deren morphologische Charaktere nach dem Darwin’schen Evolutionskonzept einem Wandel unterliegen.

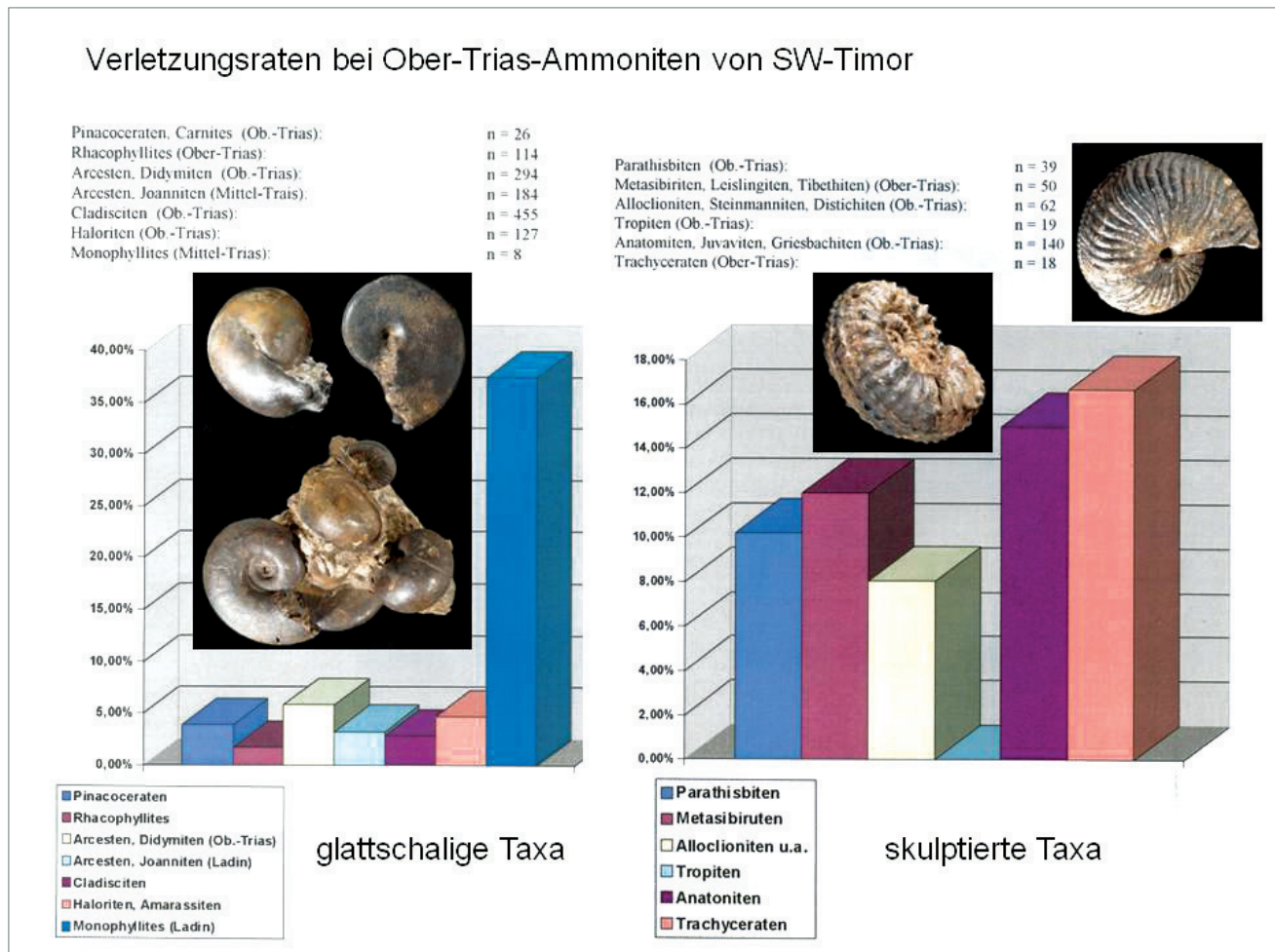


Abb. 7: Die quantitative Erfassung von Verletzungshäufigkeiten glattschaliger (= liostraker) und skulptierter (= trachyostraker) Ammonoideen-Taxa aus der Ober-Trias vom Bihati-Tal bei Baun, SW-Timor (erfasst im Sommer 2007), zeigt markante Unterschiede, die auf unterschiedliche Verletzungsanfälligkeiten bzw. unterschiedlichen Prädationsdruck hinweisen.

Bei der Betrachtung einer Art in der Zeit (Chronospezies-Konzept: Sylvester-Bradley 1951) wird somit die natürliche Variabilität der Arten, die zu einem Zeitschnitt auftritt (= laterale Variabilität) von den oft trendartigen Veränderungen in der Zeit (vertikale Variabilität) überlagert. Auf die daraus resultierende Problematik einer mehr oder weniger willkürlichen Abgrenzung von Arten in der Paläontologie sei hier nicht näher eingegangen (vergl. z.B.: Willmann 1985). Ein weiterer Faktor, welcher in der paläontologischen Taxonomie, insbesondere auch der Handhabung bei Cephalopoden, bis auf den heutigen Tag zu Verwirrungen führt, ist das mögliche Auftreten von morphologisch unterschiedlichen Sexualpartnern (Sexualdimorphismus). So verdichtet sich der Nachweis entsprechender Paare bei mesozoischen Ammonitengehäusen, die sich in Größe, Gehäusegestalt, Skulptur und Mündungsdifferenzierung unterscheiden können, in jüngerer Zeit zunehmend (z.B.: Makowski 1963, Callomon 1963, Cobban 1969, Brochwitz-Lewinski & Rozak 1976, Lehmann 1990, Schweigert & Dietze 1999). In dem traditionell streng

morphologischen Konzept der Ammonoideen-Taxonomie werden aber Gehäuse, die zwischenzeitlich als dimorphe Paare ein und derselben Art erkannt worden sind, als eigenständige Arten geführt, die teilweise unterschiedlichen Gattungen und Familien zugeordnet sind (Keupp 2000b). Bei einzelnen Gattungen beziehen sich ihre Definitionen zum Teil auf spezielle mikroconche bzw. makroconche Gehäusemerkmale, so dass es Gattungen gibt, in denen die männlichen (mikroconchen) und solche, in denen jeweils die weiblichen (makroconche) Pendanten zusammengefasst sind. Eine nomenklatorische Bereinigung dieser Diskrepanz aus biologischer Zusammengehörigkeit und morphologisch definierter Namensgebung lässt sich ohne ein völliges nomenklatorisches Chaos zu erzeugen, derzeit nur beschränkt durchführen (vgl. Hoffmann 2010: S. 25), da bei zu vielen Taxa die Zusammengehörigkeit von dimorphen Paaren nicht bzw. nicht hinreichend geklärt ist.



Abb. 8: Zwei Beispiele für taxonomische Fehleinschätzung pathologischer Einzelphänome bei Ammoniten: Links: Lateral- und Ventralansicht des 2,8 cm großen „*Ammonites goslariensis*“, den Schloenbach (1865) als neue Art aus dem Ober-Toarcium von Doernten beschrieben hat, der in Wirklichkeit ein pathologisch ringrippiges ? *Cleviceras* ist (Brauns 1871, Howarth 1992). Original, Smlg. Univ. Göttingen Nr. 458-3. Rechts: Der 4,1 cm große *Craspedites fulgens* (Trautschold) aus dem Ober-Tithon von Ivanovskoe am Cheremukha, dessen Wohnkammer infolge eines überwachsenen Epöken hakenförmig deformiert ist, wurde von Mitta et al. (1999) aufgrund dieses Merkmals als neue Art „*Craspedites ermilovi*“ beschrieben. Slg. PIN, Moskau, Nr. 3990/220.

Erst seit den 60er Jahren des 20. Jahrhunderts setzt sich zunehmend unter dem Einfluss der moderneren Artkonzepte der Wandel von der strengen statisch-morphologischen Handhabung fossiler Taxa, in der einzelne Merkmale ohne Hinterfragung ihrer funktionalen Bedeutung und Limitierung zur (willkürlichen) Abgrenzung von „Arten“ genutzt wurde, zu Gunsten einer mehr biologischen Bewertung durch. Bis zu dieser Zeit jedoch sind zahlreiche, heute als pathologisch erkannte Einzelfunde aufgrund ihrer von der „Norm“ der mit ihnen vergesellschafteten Individuen abweichenden Morphologie als eigenständige Arten (Abb. 8), gelegentlich auch als übergeordnete Taxa im hierarchischen System beschrieben worden. Das gilt im besonderen Maße für Ammonoideen. Die Tabelle 1 stellt beispielhaft einige solcher taxonomischen Fehleinschätzungen zusammen.

Da pathologische Veränderungen in den Bereich der innerartlichen Phänotypie gehören, ist eine taxonomische Handhabung nur unterhalb der Artebene in einer offenen Nomenklatur möglich. Hölder (1956) hat deshalb bei ektocochliaten Cephalopoden (Ammonoideen und Nautiloideen) die sogenannten „genormten Anomalien“, das heißt charakteristische pathologische Erscheinungsformen, die jeweils bei verschiedenen Taxa in ähnlicher Form auftreten, mit verschiedenen „forma aegra“-Bezeichnungen in die Literatur eingeführt (vergl. Abb. 9). In der Anwendung hat sich häufig auch die nicht kausal festgelegte Kurz-Bezeichnung „forma“ allein eingebürgert.

Die von ihm verwendeten forma aegra-Bezeichnungen lehnen sich teils an ältere Artnamen an, teils charakterisieren sie spezifische Phänomene. Die Tatsache, dass Benennungen unterhalb des Artniveaus nicht den internationalen Nomenklaturregeln unterliegen, es also weder eine verbindliche Vorschrift für die Einführung neuer Bezeichnungen gibt, noch durch die Anwendung des Prioritätsprinzips jüngere Synonyme ausgeschlossen werden können, hat im Laufe der Zeit zu Überlappungen der Begriffsinhalte und zu Doppelbezeichnungen geführt. Auch wenn Hölder (1956) klar betont, dass die Charakterisierung

I EINLEITUNG

Taxonomische Fehlbestimmung	Autor/Jahr	Wirkliche Zugehörigkeit	Weitere Referenzen
<b>Trias-Ammonoidea:</b>			
<i>Ammonites fastigatus</i>	Credner 1857	<i>Ceratites</i> sp.	
<i>Ammonites brunswicensis</i>	Blankenhorn 1887	<i>Ceratites muensteri</i>	Bülow 1917; Keupp 1993
<i>Ceratites fastigiospinosus</i>	Rothe 1949	<i>Ceratites spinosus</i>	
<i>Ceratites fastigiominor</i>	Rothe 1949	<i>Ceratites minor</i>	
<i>Ceratites fastigiolaevigatus</i>	Rothe 1949	<i>Ceratites laevigatus</i>	
<i>Ceratites fastigiopraespinosus</i>	Rothe 1949	<i>Ceratites praespinosus</i> f. <i>circumdata</i>	
<i>Ceratites fastigiorobustus</i>	Rothe 1949	<i>Ceratites robustus</i> f. <i>circumdata</i>	
<i>Ceratites fastigiocompressus</i>	Rothe 1949	<i>Ceratites compressus</i> f. <i>circumdata</i>	
<i>Ceratites fastigioflexuosus</i>	Rothe 1949	<i>Ceratites flexuosus</i> f. <i>circumdata</i>	
<i>Ceratites fastigiotenuis</i>	Rothe 1955	<i>Ceratites tenuis</i> f. <i>circumdata</i>	
<i>Ceratites fastigioraricostatus</i>	Mundlos 1963	<i>Ceratites raricostatus</i> f. <i>circumdata</i>	
<i>Allogevanites crenatus</i> n.g. n.sp.	Parnes 1986	<i>Gevanites</i> sp. f. <i>calcar</i>	
<b>Jura-Ammonoidea:</b>			
<i>Ammonites circumdatus</i>	Martin 1858	<i>Schlotheimia</i> sp. f. <i>circumdata</i>	Lange 1941; Hölder 1956
<i>Ammonites calcar</i>	v.Zieten 1830-1833	<i>Distichoceras bipartitum</i> f. <i>calcar</i>	Quenstedt 1887; Hölder 1956; Keupp 1993
<i>Androgynoceras kolbi</i>	Maubeuge 1957	<i>Pleuroceras spinatum</i> f. <i>circumdata</i>	Kolb 1955; Keupp & Freitag 1993
<i>Craspedites ermilovi</i>	Mitta et al. 1999	<i>Craspedites</i> sp. mit Epökie	vergl. Abb. 8, rechts
<i>Kachpurites sautenkovi</i>	Mitta et al. 1999	<i>Kachpurites fulgens</i> mit Epökie	
<i>Turrilites boblayei</i>	D'Orbigny 1843	<i>Plesechioceras viticola</i> f. <i>excentrica</i>	Fraas 1863, Fischer 1994
<i>Turrilites valdani</i>	D'Orbigny 1843	<i>Bifericeras bifer</i> f. <i>excentrica</i>	Hölder 1956, Fischer 1994
<i>Turrilites coynarti</i>	D'Orbigny 1843	<i>Gagaticeras ? coynarti</i>	Fischer 1994
<i>Oistoceras posterior</i>	Maubeuge 1957	<i>Pleuroceras spinatum</i> f. <i>circumdata</i>	Kolb 1955
<i>Lapparentia ressouchei</i>	Monestier 1921	<i>Phlyseogrammoceras</i> sp. f. <i>circumdata</i>	Arkell et al. 1957 Morard 2002
<i>Monestieria ressouchei</i> (Mon.) <i>Monestieria aveyronensis</i>	Cossmann 1922 Sapunov 1965	für „Lapparentia“ = <i>Phlyseogrammoceras</i> sp. f. <i>circumdata</i>	Schlegelmilch 1976; Howarth 1992; Keupp 1997b; Morard 2002
<i>Monestieria errata</i> (Simpson)	Buckman 1920	<i>Cleviceras exaratum</i> f. <i>circumdata</i>	Howarth 1992
<i>Ammonites goslariensis</i>	Schloenbach 1885	? <i>Cleviceras exaratum</i> f. <i>circumdata</i>	Brauns 1871; Howarth 1992 vergl. Abb. 8 links
<i>Ammonites (?Harpoceras) goslariensis</i> (Schloenbach)	Denckmann 1887	<i>Phymatoceras doern-tense</i> f. <i>circumdata</i>	Howarth 1992; Keupp 1997b
<i>Monestieria goslariensis</i> (Schloenbach)	Sapunov 1965	? <i>Harpoceras falciferum</i> f. <i>circumdata</i>	Howarth 1992
<i>Polymorphites senescens</i> <i>Polymorphites</i> cf. <i>senescens</i>	Buckman 1918 Krumbeck 1943	<i>Dumortieria</i> cf. <i>distans</i> f. <i>circumdata</i>	Keupp 1997a
<i>Polymorphites</i> aff. <i>goslariensis</i> (Schloenbach)	Krumbeck 1943	<i>Dumortieria</i> sp. f. <i>circumdata</i>	Keupp 1997a
<i>Phenacoceras phenax</i>	Maubeuge 1949	<i>Dumortieria</i> sp. f. <i>circumdata</i>	Howarth 1992
Subfamilie <i>Monestierinae</i>	Sapunov 1965	Hildoceratidae formae <i>circumdatae</i>	Keupp 1997
<i>Ammonites abruptus</i>	Stahl 1824	Perisphinctide indet. f. <i>verticata</i>	Hölder 1956
<i>Ammonites paradoxus</i>	Stahl 1824	<i>Amaltheus</i> sp. f. <i>juxtacarinata</i>	Fraas 1863, Hölder 1956
<i>Sturania</i> n.gen.	Parnes 1984	<i>Stephanoceras</i> div. sp. formae <i>substructae-undatispiratae</i>	Keupp & Freitag 1993
<b>Kreide-Ammonoidea:</b>			
<i>Anisoceras</i>	Pictet & Campiche 1858	f. <i>verticata</i>	Hölder 1956
<i>Ammonites cinctus</i>	Sharpe 1853-1857	<i>Schloenbachia</i> sp. f. <i>circumdata</i>	Keupp & Freitag 1993
<i>Ammonites ramsayanus</i>	Sharpe 1853-1857	<i>Schloenbachia</i> sp. f. <i>verticata-circumdata</i>	Keupp & Freitag 1993
<i>Ammonites vectensis</i>	Sharpe 1853-1857	<i>Schloenbachia</i> sp. f. <i>circumdata</i>	Keupp & Freitag 1993

Tabelle 1: Auswahl taxonomischer Fehlinterpretationen von pathologischen Phänomenen bei mesozoischen Ammonoiten.



Abb. 9: Drei klassische Beispiele genormter Anomalien im Sinne Hölders (1956): Oben Links: *Divisosphinctes* sp. mit Rippenscheitel (forma *verticata* Hölder 1956) aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (Ø 4,9 cm, SHK PA-12607). Oben rechts: *Harpoceras falcifer* (Sowerby) aus dem Unter-Toarcium von Altdorf bei Nürnberg (leg. G. Engelhardt) mit seitlich verlagertem Mediankiel (forma *juxtacarinata* Hölder 1956), Ø 4,5 cm, SHK PA-21262. Unten: Ventral- und Ventrolateralansicht von ringrippigen Individuen des *Pleuroceras spinatum* (Bruguiere) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken [forma *circumdata* (Martin 1858) Hölder 1956], Ø 4,7 bzw. 5,7 cm, SHK PA-4478 (don. A.E. Richter) und PA-3052 (don. W. Schrickel).

durch Formae ausschließlich deskriptiv-phenomenologisch ist und *per se* keine Rückschlüsse auf die jeweiligen Ursachen der Anomalien impliziert, hat die bisher weitgehend auf die deutschsprachige Literatur beschränkte Anwendung dieser Terminologie durch die häufige Verknüpfung von Ursache und Wirkung vielfach zu Missverständnissen und Verwirrungen geführt. Einige der möglichen Gründe dafür sind:

- Die terminologische Handhabung durch Hölder selbst und nachfolgende Autoren erfolgte zum Teil inkonsequent, in dem sie sich teilweise auf das auslösende Moment (z.B. forma *seccata* Hölder 1956; forma *mordata* Hengsbach 1996), überwiegend aber auf die regenerative Folgeerscheinung (=Symptom) einer vorausgegangenen Störung bezieht (z.B.: forma *verticata* Hölder 1956, forma *substructa* Hölder 1973a etc.).
- Einzelne charakteristische, also „genormte“, Anomalien haben trotz sehr ähnlicher Phänomenologie oft völlig unterschiedliche Ursachen. Das kann an zwei Beispielen demonstriert werden (Abb. 10, 11): Für „Halbscheitel“, bei denen die Lateralskulptur entlang der Nabelkante deutlich nach hinten abgelenkt ist, hat Hölder (1977) als Folge einer frühen Mundrandverletzung den Begriff forma *semiverticata* eingeführt. Ein ganz ähnliches Erscheinungsbild liefern die Dactylioceraten mit so genannter „Nabelkanten-Anomalie“, die Keupp (1976) aus dem Unter-Toarciem von Altdorf bei Nürnberg als Folge einer mutmaßlichen Parasitose beschreibt. Kröger (2000) hat für diese endogen verursachten Halbscheitel die forma *umbilicata* eingeführt. Ähnliche Parallelen zwischen traumatisch und endogen verursachten Phänomenen lassen sich bei pendelnden Anomalien gegenüberstellen. So beschreibt Heller (1958) die forma *undaticarinata* bei einem *Pleuroceras* als endogene Wachstumsstörung, während ganz ähnliche Erscheinungen auch die Folge einer Schalenverletzung sein können (Abb. 11; vergl. auch Keupp 1985: Abb.3).
- Andererseits können gleiche Ursachen (z.B. laterale Schalenverletzung durch eine Prädator-Attacke) in Abhängigkeit vom jeweiligen Skulpturplan des betroffenen Kopffüßers auch unterschiedliche Regenerationsphänomene auslösen. So wird z.B. die Verlagerung von ventralen Skulpturelementen bei gekielten Ammoniten als forma *juxtacarinata* Hölder 1956, bei Furchentragenden Arten als forma *jxtasulcata* Geczy 1965 bezeichnet. Es bedarf auch keiner weiteren Ausführung, dass Regenerationen von Mündungsverletzungen bei glattschaligen Gehäusen



Abb. 10: Gleich und doch verschieden - Beispielpaar 1: Die Abplattung der Nabelkante mit einseitigem Zurückziehen der Rippen ist bei dem Perisphinctiden (links, Ø 6,6 cm, don. L. Berwald, SHK PA-29274) aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha/SW-Madagaskar die Folge einer frühen Mundsaum-Verletzung (forma *semiverticata* Hölder 1977), bei dem *Dactylioceras* aus dem Unter-Toarciem von Altdorf bei Nürnberg (rechts, Ø 3,9 cm, leg. Scholz) SHK PA-1694) die Folge eines mutmaßlichen Parasiten-Befalls (forma *umbilicata* Kröger 2000).



Abb.11: Gleich und doch verschieden - Beispielpaar 2: Zwei *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken mit pendelndem Kiel (forma *undaticarinata* Heller 1958). Links endogen ausgelöst ohne erkennbare Schalenverletzung (Ø 4,6 cm, SHK PA-7643, don. M. Kaiser), rechts (Ø 3,9 cm, SHK PA-6716, don. R. Albersdörfer) nach einer Mundrandverletzung in äußeren Flankendrittel.

phänotypisch sich von denen bei Skulptur-tragenden unterscheiden (vergl. forma *substructa* Hölder 1973a versus „forma *syncosta* Hengsbach 1976“ in Kröger 2000: S.23).

- Reaktionen auf eine vorausgegangene Störung sind darüber hinaus in ihrer Erscheinung und Intensität von der artspezifisch unterschiedlichen funktionalen Sensibilität des gestörten Gehäuseabschnitts abhängig. Das heißt zum einen, dass beispielsweise die einseitige Gewichtsreduktion durch Verlust eines größeren Schalenstückes bzw. eine einseitige Gewichtserhöhung durch Epöken bei gleichgewichtssensiblen Arten zu einer gegensteuernden Ausgleichsbewegung beim weiteren Gehäusebau führen (forma *undatispirata* Keupp & Ilg 1992 bzw. forma *excentrica* Hölder 1956), während longidome, eher bodennah lebende Taxa leichter eine entsprechende Schiefelage des Gehäuses tolerieren können und deshalb anomale Gehäuseasymmetrien weniger deutlich ausgleichen (vergl. Keupp 1984, 1985, 2000c).
- Ein und dieselbe Störung kann oft im Zuge der sukzessiven Regeneration eine Abfolge unterschiedlicher Phänomene nach sich ziehen. Einzelne Symptome als Folge derselben Ursache können so im Sinne eines medizinischen Syndroms zusammengefasst werden (z.B. Landman & Waage 1986: „Morton`s syndrome“; Keupp & Mitta 2004: „Pneumosepten-Syndrom“). Eine kombinierte Anwendung verschiedener forma-Bezeichnungen (Keupp 1976, 1984) trägt in der typologischen Charakterisierung auch solchen Fällen nomenklatorisch Rechnung. So bildet beispielsweise das erstmals von Keupp (1976) vorgestellte *Pleuroceras* nach einer linksseitigen Verletzung von Gehäuse und Mundrandepithel zunächst einen seitlichen Rippenscheitel aus, der im Zuge des fortschreitenden Gehäusebaues ausklingt. Gleichsinnig mit der progressiven Epithel-Ausheilung wandert der durch Vorgänge der sogenannten „compensatio ornamentale“ (Guex 1967) zunächst neu angesetzte, seitlich verlagerte Kiel sukzessiv wieder in die mediane Normalposition zurück. Als Spätfolge des Traumas tritt eine deutliche Abschwächung der linksseitigen Rippensculptur auf (Abb. 12). Das Syndrom ließe sich nomenklatorisch so darstellen: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) forma *verticata* Hölder 1956 ➡ *duplicarinata* Keupp 1976 ➡ *cacoptycha* (Lange 1941). SHK PA-72, Ø 3,2 cm. Nach Keupp (1976).

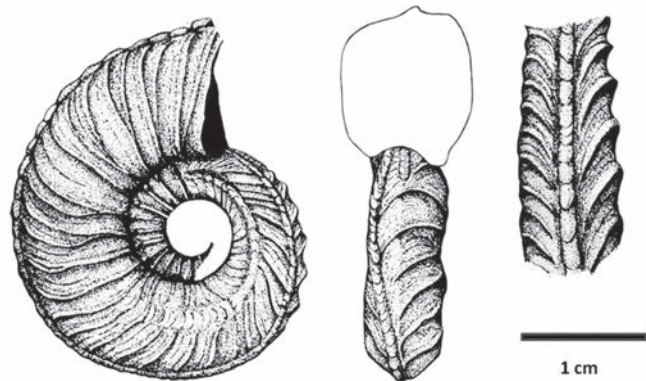


Abb. 12: Ein traumatischer Anlass (seitliche Verletzung des interimistischen Mundrandes) führte bei dem *Pleuroceras* aus dem Mittel-Lias von Schnaittach/Franken (leg. W. Appel) während des weiteren Gehäusebaues im Zuge der fortschreitenden Regeneration des Mundsaumepithels zu einem Syndrom, das als Abfolge verschiedener Einzelphänomene beschrieben werden kann: forma *verticata* Hölder 1956 ➡ *duplicarinata* Keupp 1976 ➡ *cacoptycha* (Lange 1941). SHK PA-72, Ø 3,2 cm. Nach Keupp (1976).

Die Anwendung der Hölder'schen forma-Nomenklatur kann als eine hilfreiche Typologie pathologischer Phänomene genutzt werden, wenn wir dem Vorschlag Krögers (2000: S. 22) folgend konsequent nur diagnostisch erfassbare und klar definierte Symptome zu Grunde legen. Die in Einzelfällen erkennbare Wechselwirkung zwischen spezifischer Ursache und dem resultierenden Regenerationsphänomen schränkt das Postulat keinesfalls ein, da auch in diesen Fällen das ausgelöste Symptom im Vordergrund der Betrachtung steht.

Jedoch sollten künftig solche forma-Bezeichnungen vermieden werden, die sich ausschließlich auf charakteristische Auslösemomente, nicht aber auf die reaktiven Symptome beziehen, wie Bissmarken von Wirbeltierzähnen („forma *mordata* Hengsbach 1996“) oder scherbenartige Fragmentierung von Gehäusen durch Krebscheren („forma *seccata* Hölder 1956“). Daraus folgt, dass grundsätzlich alle an den Gehäusen erkennbaren Phänomene, die auf erfolgreiche, für die Cephalopoden letale Prädationsattacken zurückgehen und deshalb keine regenerativen Reaktionen mehr auslösen konnten, nicht in die forma-Typologie eingehen können (vergl. z.B. Kauffman & Kesling 1960, Hollmann 1969, Roll 1935, Mehl 1978a, Radwanski 1996, Keupp 2008a). Da aber für paläoökologische Interpretationen gerade die Informationen über spezifische Räuber-Beute-Beziehungen von großem Interesse sind,

hat Kröger (2000) für charakteristische Schalenverletzungen des Mundrandes, deren Konfiguration durch die spezifischen Prädationswerkzeuge der Angreifer einerseits und die schalenmorphologischen Eigenschaften der Opfer andererseits kontrolliert wird, in Anlehnung an Ward (1987) eine eigenständige Klassifizierung vorgeschlagen. Sie sieht drei Grundmuster *typus parvus*, *typus stupidus* und *typus acutus* vor, die durch eine Buchstabenkennung nach Bedarf weiter unterteilt werden können (Abb.13).

Bei der getrennten Typisierung von charakteristischen Gehäuseverletzungen ist für die Erkennung von möglichen Prädatoren zunächst auch unerheblich, ob eine Regeneration stattgefunden hat oder nicht. Jedoch beweisen Regenerationsphänomene eindeutig, dass die Verletzungen zu Lebzeiten des Tieres und nicht durch taphonomische Vorgänge erfolgt sind. Ein völlig anderes Einteilungsprinzip für ausschließlich traumatisch ausgelöste Anomalien schlägt Guex (1967) vor. Danach werden die Symptome nach der Lokalisation am Gehäuse (im Verhältnis zur Mündung) und der Intensität der vorausgegangenen Verletzung (nur Gehäuse bzw. auch Mantelepithel) gruppiert und so die Reparationsmechanismen und die Funktionalität der betroffenen Körperabschnitte in den Vordergrund der Betrachtung gestellt. Eine Kombination aus der symptomatischen Typologie Hölders und der kausalen Interpretation von Guex soll im vorliegenden Buch die Grundlage unserer Beschreibung und Interpretation von Anomalien sein (vergl. Keupp 1977, 1984/85).

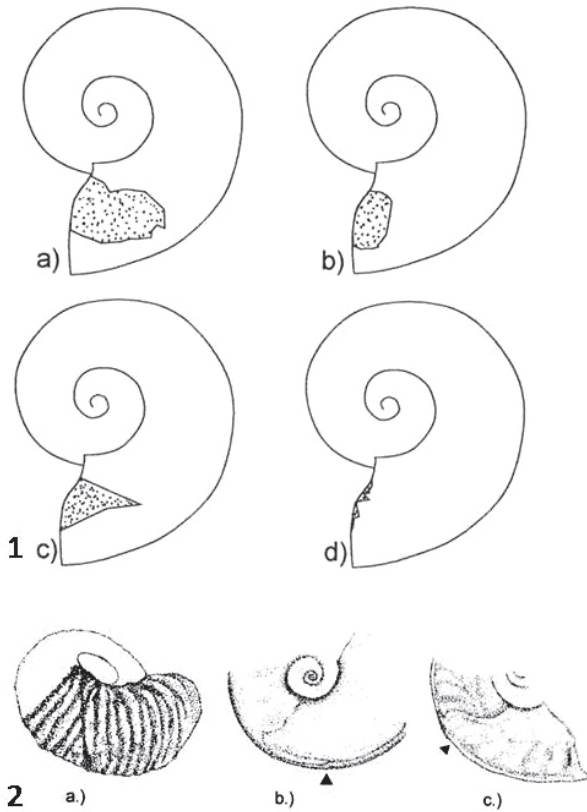


Abb. 13: Typisierung charakteristischer Formen von Mundsaum-Verletzungen (aus Kröger 2000): 1: a,b: *typus stupidus*, c: *typus acutus*, d: *typus parvus*. Die Bruchkanten des *typus stupidus* können nach „Mustern“ unterschieden werden: 2: a: Muster-c (= skulpturabhängige Bruch-Kante) bei einem *Catacoeloceras* (SHK PA-7063), b: Muster-f (= die gesamte Flanke betreffend) bei einem *Harpoceras* (SHK PA-10569), c: Muster-h (stumpfe V- bis U-förmige Verletzungen) bei einem *Hildoceras* (SHK PA-4942).

## II SYSTEM DER CEPHALOPODA: VON DER EKTO- ZUR ENDOCOCHLIATEN ORGANISATION

Cephalopoden treten in der Erdgeschichte erstmals an der Grenze vom Mittel- zum Ober-Kambrium mit *Plectronoceras*, dem mutmaßlich grundplannahen Vertreter der Ellesmocerida auf (Berthold & Engeser 1987). Die jüngst publizierte Interpretation des mittelmkambrischen *Nectocaris* als mutmaßlicher „soft-bodied cephalopod“ durch Smith & Caron (2010) entbehrt jeglicher Evidenz (vergl. Gegendarstellungen Mazurek & Z Walton 2011, Kröger et al. 2011). Abgesehen von einem auf den ersten Blick ähnlichen Körperumriss weist *Nectocaris* kein einziges echtes Cephalopodenmerkmal auf. Vielmehr widerspricht die Lage des als Trichter gedeuteten „Rüssels“ am Vorderende des Körpers der Cephalopoden-Natur. Der Trichter ist primär am Hinterende des Körpers aus zwei Ventrolateral-falten des Epipodiums hervorgegangen (Shigeno et al. 2008). Mantelhöhle und Trichter wurden erst durch die spätere Reorganisation des Weichkörpers durch Anlage eines U-förmigen Darmtrakts nach vorne orientiert (Yochelson et al. 1973). *Nectocaris* besitzt aber einen gestreckten Darmtrakt!

Vom Ordovizium bis zum Ende des Mesozoikums sind zunächst die Palcephalopoden weltweit mit anfangs überwiegend gestreckten Gehäusen (Endoceratoidea, Actinoceratoidea, Nautiloidea) artenreich und in einer großen Individuenzahl in marinen Sedimenten zu finden. Ab Ober-Silur bzw. Unter-Devon gesellen sich zunächst die ectocochliaten Neocephalopoda (Bactritoidea, Ammonoidea), seit dem Karbon die endocochliaten Neocephalopoden hinzu. Letztere entfalten anfangs mit den Hematita, Aulacoceratida und mit Beginn des Mesozoikums schließlich den Phragmoteuthida, Belemnioidea und Vampyromorpha wiederum eine große Artenfülle. Erst mit Beginn des Känozoikums wird durch das Aussterben von Ammonoideen und Belemnioideen und durch den deutlichen Diversitätsrückgang der Nautiloideen die Fossilüberlieferung von Cephalopoden spärlich.

Durch das häufige Auftreten von Cephalopoden-Gehäusen in unterschiedlichsten Sedimenten des Paläo- und Mesozoikums und ihre hohe phylogenetische Potenz, welche eine rasche Speziation in eine Vielzahl relativ kurzlebiger Arten ermöglichte, wurden sie seit Anbeginn erdgeschichtlicher Forschung sehr erfolgreich als stratigraphische und paläoökologische Leitfossilien herangezogen (W. Smith 1817, Schlotheim 1813, Reinecke 1818, Quenstedt 1885-1888) und als Modellgruppe für phylogenetische Prozesse (cf. Schindewolf 1950) genutzt. Vor allem der praktische Anwendungsaspekt für die Biostratigraphie, in welcher die Erfassung möglichst fein differenzierender, morphologisch begründeter Zeitreihen im Vordergrund des Interesses stehen, hat jedoch in vielen Fällen biologische Fragestellungen nach den Lebewesen selbst und ihren organismischen Interaktionen lange Zeit in den Hintergrund der Forschung treten lassen. Die herausragende Bedeutung der Cephalopoden als Markerfossilien für die geowissenschaftliche Interpretation geht für Sedimente des Känozoikums, das durch die zunehmende Dominanz gering verkalkter endocochliater Taxa gekennzeichnet ist, verloren.

Innerhalb der Mollusca, die mit mehr als 180 000 beschriebenen rezenten Arten nach den Arthropoden den erfolgreichsten Tierstamm repräsentieren, stellen die Conchifera, welche bereits im Ei eine primär einteilige Kalkschale anlegen, mit Monoplacophoren, Gastropoden, Bivalven, Rostroconchen/Scaphopoden und Cephalopoden den weitaus größten Anteil. Die Conchifera lassen sich durch folgende Merkmale charakterisieren:

- Der gestreckte, bilateral-symmetrische Körper ist in Kopf, Fuß und Eingeweidesack gegliedert. Am hinteren Körper-Ende befindet sich ein Kiemenpaar.
- Innere Stützorgane fehlen.
- Der Mantel, eine dorsal gebildete Hautfalte, umgibt Eingeweidesack und Kiemenhöhle. Er scheidet eine Kalkschale aus, die nach der frühontogenetischen Ablösung vom Körper als echtes Gehäuse dienen kann.
- Die primär einteilige (bei den Muscheln sekundär zweiteilige) Schale wird als Protoconch bereits im Ei angelegt.
- Im Schlundbereich existiert eine differenzierte Radula, die bei einzelnen Gruppen (z.B. Muscheln) reduziert werden kann.

Die frühe Differenzierung der Hauptlinien conchiferer Mollusken, die weitgehend im jüngeren Kambrium erfolgte, ist durch eine jeweils eigenständige Einnischung hinsichtlich des Nahrungserwerbs gekennzeichnet (Keupp 2000b). Sie steuert zunächst die wesentlichen Bauplanunterschiede zwischen



Abb. 14: Vertreter wichtiger Cochiferen im Fossilreport, von links nach rechts: Gastropoda: *Loxonema timorensis* Krumbeck, Ober-Trias, Bihti/Timor, 40 mm. Scaphopoda: *Dentalium alternans* Müller, Santonium von Moncech, Spanien, Länge 2,8 cm. Pelecypoda (=Bivalvia): *Trigonia navis*, Aalenium von Grünberg bei Aalen, Länge 7 cm. Cephalopoda: *Clydonautilus noricus*, Ober-Trias, Bihti/Timor, Ø 29 cm (alle SHK).

den Großgruppen. So perfektionieren die Gastropoda durch die Torsion des Weichkörpers, welche die Kiemenhöhle in eine vorteilhafte Überkopffosition bringt, zunächst noch die ursprünglich am Boden weidende Lebensweise, die Muscheln gehen durch Umgestaltung ihrer Kiemen und Reduktion der Radula zum strudelnd-filtrierenden Nahrungserwerb über. Die Rostroconchia/Scaphopoda nischen sich als Endobenthonten ein, während die Kopffüßer ausnahmslos die carnivore bis räuberische Ernährung favorisieren und sich vom Substrat weg in die Wassersäule begeben.

Entsprechend dieser anspruchsvollen Lebensstrategie sind die Cephalopoden gegenüber den übrigen Conchiferen in ihrer Entwicklung am fortschrittlichsten. Wesentliche Bauplaneigenschaften, welche die Cephalopoden charakterisieren, sind:

- Das Gehäuse übernimmt durch eine Kammerung im hinteren Abschnitt (= Phragmokon), deren einzelne Segmente durch einen Gefäßschlauch (= Siphon) miteinander verbunden sind, zusätzlich zur Schutz- und Außenskelettfunktion die Aufgabe eines hydrostatischen Auftriebsapparates.
- Zusätzlich zur Radula wird ein kräftiger zweiteiliger, horniger Kieferapparat entwickelt, dessen Gestalt an einen Papageischnabel erinnert.
- Durch eine Konzentration der Nervenzentren im Gehirn und ihrer hierarchischen Gliederung erfolgt eine Zerebralisierung.
- Die zusätzliche Verlagerung der Hauptsinnesorgane (Riechgruben, Augen, Gleichgewichtsorgan) in den Kopf und die Umschließung von Sinnesorganen und Nerven durch einen Kopfknapfel führt zu einer den Chordatieren vergleichbaren Kephalisierung.
- Der ursprüngliche Kriechfuß wird in das Cephalopodium, bestehend aus Tentakeln/Fangarmen und den Trichter (= Hyponom) differenziert. Der Trichter ist ein eingerollter Muskellappen bzw. eine verwachsene bewegliche muskulöse Röhre, die den Ausstoß des Atemwassers aus der Kiemenhöhle kanalisiert und eine Schwimmbewegung nach dem Rückstoßprinzip ermöglicht.
- Die Bereitstellung dotterreicher Eier ermöglicht die Aufgabe eines echten Larvenstadiums. Der Schlüpfling (= Paralarve) verlässt das Ei als fertiges Jungtier, da die Metamorphose während der Entwicklung im Ei erfolgt.
- Die frühe Ei-Entwicklung ist -wohl wegen des großen Dotters- durch eine Discoidalfurchung gekennzeichnet, die nur die dem Dottersack aufliegende Keimschicht erfasst, während bei den übrigen Mollusken der Dottersack in einer Spiralfurchung in die Teilungsvorgänge einbezogen wird.

Schnecken und Muscheln steigern im Verlauf ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung die Artenvielfalt zunehmend und entfalten heute ihre größte Bedeutung. Dagegen scheint der Fossilreport dafür zu sprechen, dass die Kopffüßer ihre große Blütezeit bereits im Paläo- und Mesozoikum hinter sich gebracht hätten. So stehen den weniger als 800 bekannten, heute lebenden Tintenfischen zigtausende Arten insbesondere von Nautiliden und Ammoniten gegenüber. Dieses

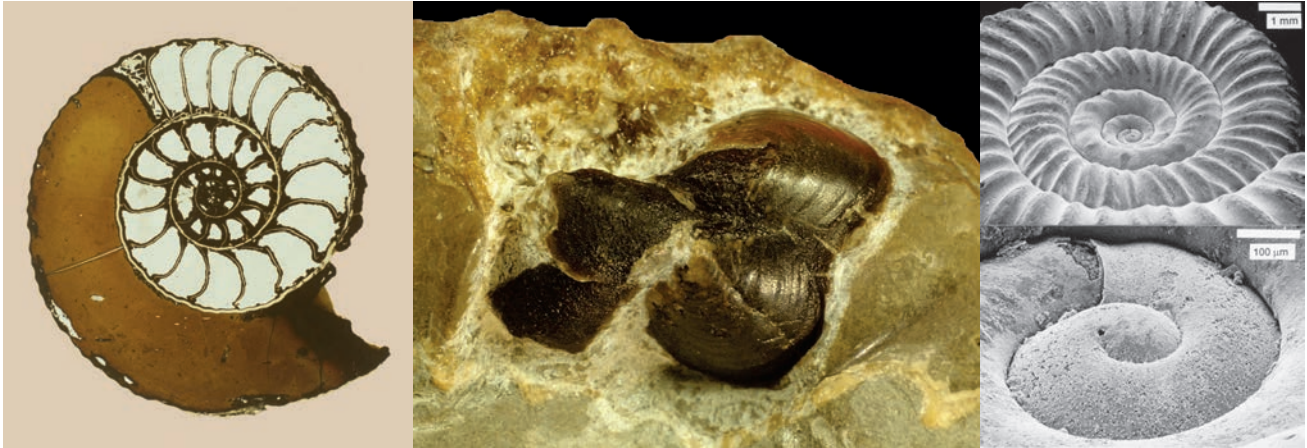


Abb. 15: Wichtige, fossil erhaltungsfähige Synapomorphien der Cephalopoden: Links: das gekammerte Gehäuse (Medianschnitt eines *Pleuroceras* aus dem Mittellias von Unterstürmig/Oberfranken, Ø 6,5 cm, SHK MAn-4159, aus Keupp 2000b), Mitte: Papageischnabelartiger Kieferapparat (Ober- und Unterkiefer in der Wohnkammer eines *Asteroceras* aus dem Sinemurium von Lyme Regis, England, Bildbreite: 4 cm, SHK MAa-69). Rechts: Die Ammonitella entspricht dem Schlüpfgehäuse der Paralarve (*Binatisphinctes* sp. aus dem Callovium von Rjasan, Russland, Foto A. Sprey).

oberflächliche Bild einer retrograden, auf dem absteigenden Ast befindlichen Entwicklung wird aber den Kopffüßern, deren Biomasse in den heutigen Ozeanen die gleiche Größenordnung wie die der Fische erreicht, und deren Adaptationsstrategien den kompletten Lebensraum Meer von der Küste bis in die Tiefsee nützen, keineswegs gerecht. Vielmehr wird die scheinbar rückläufige Entwicklung durch die spezifische Entwicklungsstrategie der Kopffüßer vorgetäuscht, die von den ursprünglich gehäusetragenden (= ectocochliaten) Ausgangsgruppen, deren Fossilisationspotential besonders hoch ist, zu den endocochliaten Coleoideen geht, deren Gehäuse in das Innere des Weichkörpers verlegt und zunehmend reduziert wurden. Das Gros der heute lebenden Tintenfische, die Kalmare und Kraken haben ihre mineralischen Innengehäuse schließlich vollständig abgebaut und damit die Möglichkeit ihrer Fossilisation auf die wenigen Fossilagerstätten mit potentieller Weichkörpererhaltung reduziert. Die drastische Abnahme von Kopffüßer-Arten wird durch die Verdrängung der antiquierteren, noch durch fossilisationsfähige Hartteile versehenen Vertreter, zu Gunsten der modernen Coleoideen bedingt. So geht der deutliche Rückgang der Cephalopoden-Biodiversität im Fossilreport zunächst auf die Reduktion der Nautiliden-Taxa am Ende des Paläozoikums, schließlich das Aussterben der Ammonoideen und Belemnoideen zu Beginn des Känozoikums zurück. Trotz der verhältnismäßig geringeren Artenzahl der Kopffüßer gegenüber anderen conchiferen Mollusken zählen sie zu den „Rennern der Evolution“ und entwickelten als die intelligentesten wirbellosen Tiere immer wieder überraschende und einzigartige Überlebensstrategien. Mit der Umstellung vom ecto- zum endocochliaten Bauplan und der dadurch erzielten Erhöhung der Beweglichkeit und Effizienz im Beutejagen kann die Herausbildung folgender Coleoideen-typischen Merkmale gesehen werden:

- Die Entwicklung eines akkomodationsfähigen Linsenauges, das in seiner Konstruktion verblüffende Analogien zum Auge der Wirbeltiere aufweist.
- Die Entwicklung eines Tintenbeutels, der weder bei Nautiloideen, noch bei Ammonoideen bekannt ist (Riegraf et al. 1984, Lehmann 1985). Angebliche Nachweise von Tintenbeuteln bei Ammonoideen (z.B.: Lehmann 1967, Mathur 1996) basieren auf Fehlinterpretationen von mutmaßlichen Magen-/Kropfinhalten bzw. von „black layers“ an der Gehäusemündung). Das Ausstoßen einer Tintenwolke als Schutz gegen einen potentiellen Angreifer ist über das Überraschungsmoment hinaus nur dann wirklich effektiv, wenn der bedrohte Tintenfisch sich durch rasche Richtungsänderung hinter der Wolke dem Zustoßen des Prädatoren entziehen kann.
- Die differenzierte Entwicklung von Halte- und Haftvorrichtungen an den Fangarmen [Hornhäkchen (= Onychiten der Belemnoidea), gestielte und sessile Saugnäpfe der Decabrachia bzw. Octobrachia]. Der jüngst veröffentlichte Nachweis von echten Saugnäpfen auch bei den Belemnoideen (Fuchs et al. 2010) macht deutlich, dass die Saugnäpf-Entstehung nicht nur ein Merkmal der sogenannten Neocoleoideen ist, sondern möglicherweise eine Synapomorphie aller Coleoideen darstellt.

Die systematische Unterteilung der Kopffüßer in die beiden Schwestergruppen **Palcephalopoda** (= Nautiloideen im weiteren Sinn) und **Neocephalopoda** (Lehmann 1967) erscheint aus der Sicht nur der heute lebenden Vertreter durch eine klare Merkmalstrennung zwischen den Nautiliden und den Coleoideen deutlich (Keupp 2000a):

- Ekto- versus endocochliat,
- 4- versus 2-Kiemigkeit
- > 90 glatte Tentakel versus 10 bis 8 Fangarme mit Saugnäpfen
- Lochkamera-Augen versus Linsenaugen
- Ohne versus mit Tintenbeutel

Die scheinbar einfache Trennung reduziert sich aber bei der Einbeziehung fossiler Gruppen, die zeigen, dass zum einen die innerhalb der Neocephalopoden erfolgte Umstellung vom Außen- zum Innengehäuse verschiedene Bauplanänderungen nach sich zog (s.o.), zum anderen auch die modernen Nautiloideen gegenüber den paläozoischen Vertretern eigenständige Apomorphien entwickelt haben (Vierkiemigkeit, Ausbildung des Tentakelapparates) im wesentlichen auf zwei Charaktere:

Merkmal	Palcephalopoda	Neocephalopoda
Radula	breit (13 Querelemente)	schmal (7-9 Elemente)
Fortpflanzungsstrategie	extrem dotterreiche Eier mit langer Inkubationszeit (K-Strategie). Das im Ei angelegte Embryonalgehäuse mineralisiert etappenweise.	primär relative r-Strategen mit vielen kleineren Eiern und rascher Inkubationszeit. Bei gehäusetragenden Formen mineralisiert das Embryonalgehäuse im Ei einphasig.

Die Paläopathologie der Cephalopoden, die sich primär auf fossil nachweisbare Anomalien beziehen muss, kann daher nur solche Gruppen berücksichtigen, deren Anomalien sich in den Hartteilen widerspiegeln. In der nachfolgenden Aufstellung relevanter Cephalopoden-Taxa, sind die harteiltragenden Gruppen, die hier entsprechend berücksichtigt werden, mit \* markiert:

Stamm MOLLUSCA  
Klasse CEPHALOPODA

----- „Ektocochliate Cephalopoda“

„**Ellesmocerida**“: mutmaßliche paraphyletische Stammgruppe aller Cephalopoda des basalen Ober-Kambriums (Teichert 1967, Bandel 1982, Berthold & Engeser 1987)

**PALCEPHALOPODA (LEHMANN 1967)**

\* **Endoceratoidea** †: Überwiegend orthocone Gehäuse mit breitem, randständigen Siphon und kegelförmig-plattigen Endosiphonaleinlagerungen (Ordovizium/Silur).

**NAUTILOMORPHA (ENGESER 1995)**

\* **Actinoceratoidea** †: Orthocone Gehäuse mit breitem Siphon und differenzierten Siphonal- und Endocameral-Einlagerungen (Ordovizium).

\* **Nautiloidea**: Recent nur noch 5 Arten in den zwei Gattungen (Saunders & Landman 1987): *Nautilus* und *Allonautilus*. Hauptverbreitung im Paläozoikum (seit Ober-Kambrium) mit orthoconen bis spiralig aufgerollten Gehäusen, einfach concaven Kammerscheidewänden und mäßig dickem Siphon unterschiedlicher Lage. Protoconch groß, mützenförmig.

**NEOCEPHALOPODA**

\* **Bactritoidea** †: Überwiegend kleine, orthocone Gehäuse mit schmalen, randständigen Siphon ohne mineralische Einlagerungen und kleinem, kugeligem bis eiförmigem Protoconch (Silur-Perm).

\* **Ammonoidea** †: Überwiegend exogastrisch aufgerollte Gehäuse mit differenziertem Septalapparat und randständigen, dünnen Siphon ohne mineralische Einlagerungen. Zunehmende

Anpassung an eine überwiegend mikrophage Ernährung (Differenzierung des Kieferapparates) (Devon-Kreide).

-----„**Endocochliate Cephalopoda**“ (= **Coleoidea**)

- \* **Belemnoidea** †: Orthocone Gehäuse mit schmalem, randständigem Siphon, der nicht den Protoconch erreicht (Closing Membran). Meist mit sekundären Kalkauflagerungen (Rostrum der Belemnitida: kalzitisch, Telum der Aulacocerida aragonitisch). Tentakel mit Onychiten und Saugnäpfen. Phragmoteuthida aufgrund gemeinsamer Gladius- bzw. Proostracum-Strukturen als Ausgangsgruppe der Belemnitida und der Octopodiformes aufgefasst (Fuchs 2006).

„**Decabrachia**“ mit gestielten Saugnäpfen an den Tentakeln:

- \* **Spirulida**: Kleine Tiefseeform (rezent monospezifisch) mit endogastrisch eingerolltem Innengehäuse, dessen Kammern durch einen randständigen Siphon verbunden sind.
- \* **Sepiida**: Bis 1 m große Tintenfische des flachen Wassers mit lateralem Flossensaum und 8 Armen + 2 rückziehbaren Fangtentakeln. Gekammertes kalkiges Innengehäuse (Schulp) mit lamellarem Aufbau.

**Sepiolida**: Kleine (< 10 cm), rundliche Tintenfische mit einem Paar seitlicher Rundflossen und 8 kurzen Fangarmen + einem Paar einziehbarer Fangtentakel. Schulp ganz oder weitgehend reduziert.

**Teuthida**: torpedoförmige pelagische Kalmare mit einem Paar runder bis dreieckiger Flossen und mit 8 Armen + 2 Fangtentakeln. Bis 18 m lang. Innenskelett: horniger Gladius oder vollständig reduziert.

**Octopodiformes**: 8 Tentakel mit sessilen Saugnäpfen

- \* **Vampyromorpha**: Heute monospezifische Ordnung der Tiefsee-Vampire mit nicht mineralisiertem Gladius. Arme mit breiten Häuten verbunden. 1 Paar langer Filamente. Im Juvenilstadium 4 Körperflossen. Tintenbeutel reduziert. Mesozoische Vertreter der Vampyroteuthiden generell mit Tintenbeutel (Bandel & Leich 1986).

**Octopoda**: Überwiegend benthonisch lebende Kraken mit und ohne Cirrhen (Cirrata bzw. Incirrata). Zwei kräftige Körperflossen. Gladius zweigeteilt, weitgehend reduziert. Die Weibchen der Familie

- \* **Argonautida** bauen dünnwandige, nicht gekammerte, kalkige Brutgehäuse (Apomorphie, nicht homolog mit dem gekammerten Cephalopodengehäuse des Grundmusters).

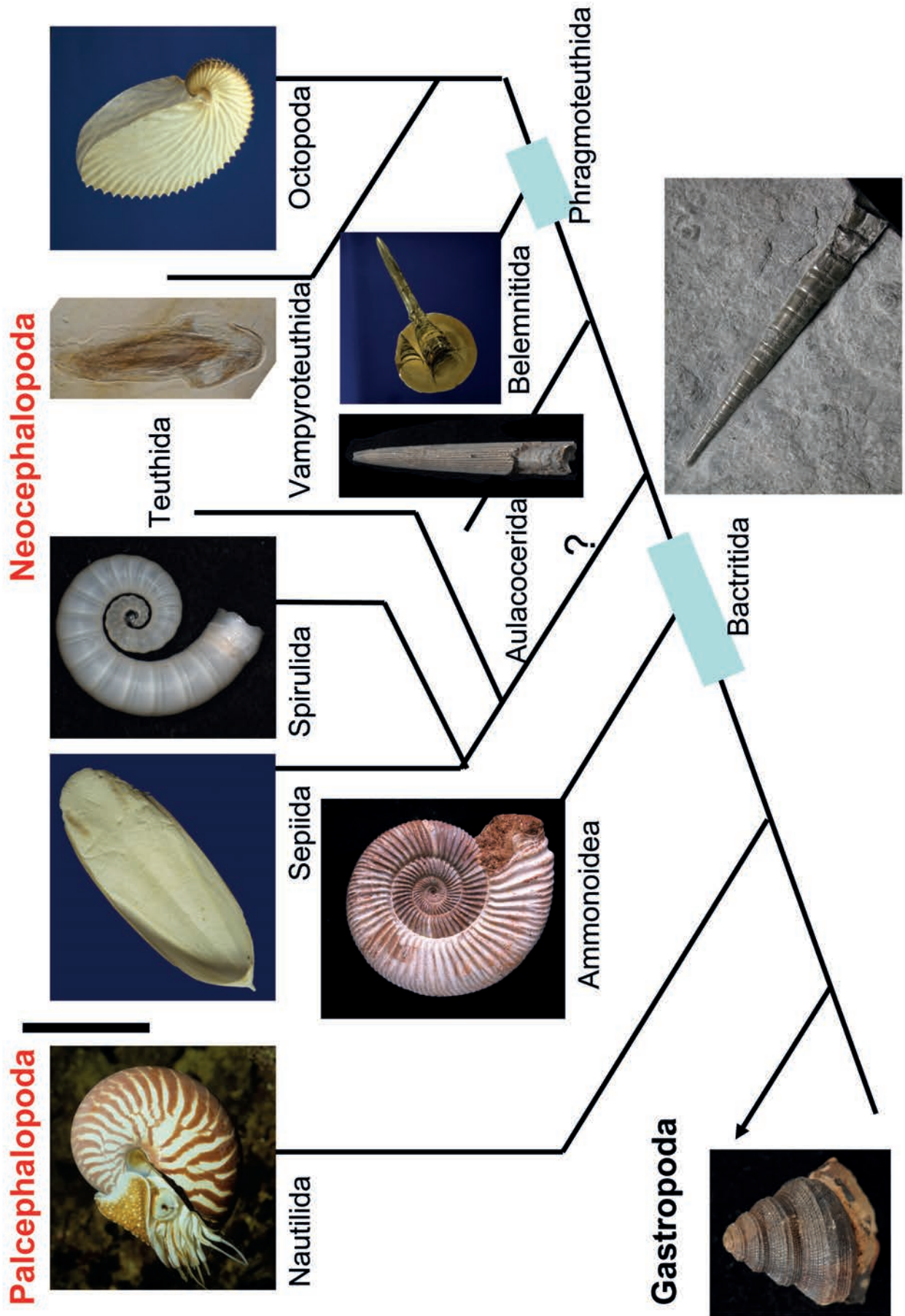


Abb. 16: Stammesgeschichtliche Beziehungen der Cephalopoden-Gruppen.

### III EKTOCOCHLIATE CEPHALOPODA

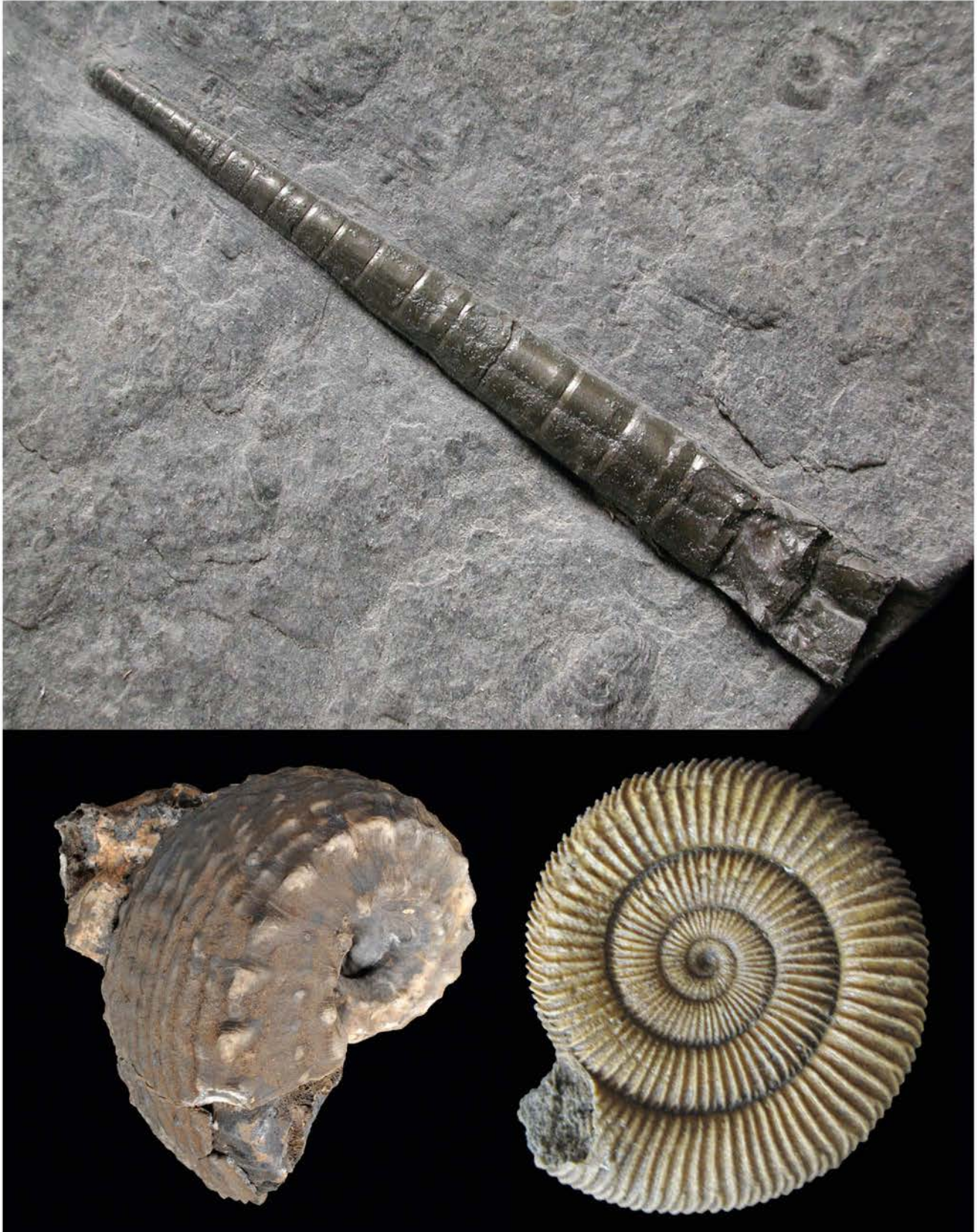


Abb. 17: Typische Vertreter ektocochliater Cephalopoden: Oben: Bactritoidea: *Bactrites* sp. aus dem Ober-Devon von Büdesheim/Eifel (Länge 3 cm, SHK MAP-495). Unten links: Nautiloidea; *Phloioceras* sp., Ober-Trias vom Bihati-Tal, SW-Timor ( $\varnothing$  9,8 cm, SHK MN-28). Unten rechts: Ammonoidea: *Dactylioceras athleticum* Simpson aus dem Unter-Toarciem von Schlaifhausen/Oberfranken ( $\varnothing$  4,5 cm, SHK MAn-1855).

### Aufbau und Funktion des Gehäuses

Grundmerkmal aller Kopffüßer ist das einteilige Gehäuse, dessen hinterer Abschnitt (=Phragmokon) gekammert ist. Der Pragmokon wird mit dem Protoconch bereits im Ei angelegt und während der Ontogenie durch sukzessiven Einbau von Septen im hinteren Wohnkammer-Abschnitt vergrößert. Die einzelnen Kammern, die mit einer saugfähigen organischen Schicht (= Pellicula) ausgekleidet sind, werden ausgehend vom Protoconch (Caecum) durch einen durchbluteten Gewebestrang (= Siphos) untereinander und mit dem Weichkörper verbunden. Größe und Position dieses Siphos ist innerhalb der verschiedenen Gruppen variabel. Die Kammern des Phragmokons enthalten ein stickstoffreiches Gasgemisch und eine variable Menge Körperflüssigkeit mit geringem Lösungsinhalt ( $\pm$  Süßwasser). Das Gehäuse funktioniert dadurch -ähnlich dem U-Bootprinzip- als hydrostatischer Auftriebsapparat, der so austariert ist, dass er im dynamischen Wachstumsprozess jeweils das gesamte Tier in ein annäherndes Gleichgewicht mit seiner Umgebung bringt. Mit Hilfe des osmotischen Druckes, der zwischen dem lösungsreichen Blut des Siphonalstranges und der Kammerflüssigkeit aufgebaut wird, kann in gruppenspezifisch variablen Grenzen zur Gewichtsreduktion Kammerflüssigkeit abgepumpt werden (Denton & Gilpin-Brown 1966, 1973; Jacobs & Chamberlain 1996) bzw. zur Gewichtserhöhung nach Abstellen der osmotischen Pumpe durch die Kapillarkraft der Pellicula wieder Wasser rückgeflutet werden (Ward & Greenwald 1982, Keupp 2000b).

Die Gestalt der Gehäuse ist ursprünglich konisch-gestreckt, so dass durch den Auftrieb des Phragmokons eine Orientierung des Weichkörpers vertikal nach unten resultierte und zunächst nur ein mehr oder weniger passives Beutegreifen zuließ. Zur Steigerung der Bewegungseffizienz sind mehrfach konvergent in den verschiedenen Entwicklungslinien Strategien entwickelt worden, die eine besser manövrierfähige, horizontale Stellung des Weichkörpers ermöglichten. Zum einen wurden bei Vertretern der Palcephalopoda mit kräftigen Siphonalröhren zur Gewichtskompensation des schweren vorderen Körperabschnitts besonders im hinteren Abschnitt des Phragmokons sekundäre Kalkablagerungen im Siphos bzw. den Kammern des hydrostatischen Apparates eingelagert und damit dessen Gewicht so erhöht, dass das Auftriebszentrum in die Mittelachse des Tieres verlagert wurde und ein horizontales Einkippen möglich wurde (Endoceratoidea, Actinoceratoidea). Eine alternative Strategie zur Erreichung der Horizontalstellung des Körpers verfolgten vor allem die Formen, deren schmaler Siphos keine Möglichkeit zur Einlagerung von Kalk zuließ. So haben unabhängig voneinander (= analog, konvergent) die modernen Nautilidea und die Bactritoidea/Ammonoidea denselben Effekt ohne sekundäre Kalkeinlagerungen durch die exogastrische Spiraleinrollung des Gehäuses erzielt.

Die in ihrer Länge bei den verschiedenen Vertretern variierende Wohnkammer, in welcher der Weichkörper verankert ist und vollständig zurückgezogen werden kann, erfüllt Außenskelett- und Defensivfunktion.



Abb. 18: Sekundäre Kalkeinlagerung im Siphos von *Actinoceras* (Anschliff aus einem Silur-Geschiebe von Gusow/E-Brandenburg, Bildbreite 1,5 cm, SHK MN-26) ermöglichen analog zur Spiraleinrollung von *Anetoceras hunsrueckianum* Erben eine manövrierfähige Horizontalposition des Weichkörpers der Ammonoidea. Ø 3,7 cm, Bundenbacher Schiefer aus der Grube Eschenbach im Hunsrück, don.R. Wald, SHK MAP-1.

### Begrenzte Tiefenverbreitung im Meer

Der Besitz eines gasgefüllten Gehäuses bringt für die Cephalopoden aber auch Nachteile mit sich, da mit zunehmender Wassertiefe der Druck auf das Gehäuse zunimmt (1 atm/10 m). Phragmokontragende Cephalopoden (Ektocochlia und Coleoidea) sind daher in ihrer Tiefenverbreitung limitiert. Überschreiten sie ihre maximal tolerierte Druckbelastung, kollabiert der Phragmokon. Bei Formen mit Außengehäuse führt die Gehäuseimplosion durch Flutung in der Regel unmittelbar zum Tod des Tieres, endocochliate Formen können Implosionen ihres Phragmokons nach experimentellen Beobachtungen (Ward & Boletzky 1984) vereinzelt mehr als zwei Wochen überleben.

Angaben zur Implosionstiefe beim modernen *Nautilus* variieren. Aufgrund von Experimenten geben Ward & Martin (1980) und Ward et al. (1980) von *Nautilus pompilius* Implosionstiefen von etwa 750 m, Kanie & Hattori (1983) zwischen 785 und 830 m an. Berechnungen zur Gehäusestabilität zeigen, dass die Gehäusegröße Einfluss auf die Stabilität hat und juvenile Nautiliden (Phragmokondurchmesser maximal 3 cm) sogar in der Lage wären, Wassertiefen bis 1360 m zu tolerieren, während Gehäuse ausgewachsener Exemplare (Phragmokondurchmesser 3-14,5 cm) danach zwischen 300 und 700 m implodieren (Saunders & Wehmann 1977). Die Implosionstiefe von Nautiliden wurde wiederholt eingesetzt, um über die Taphonomie Aussagen zur Bathymetrie der Ablagerungsräume in der geologischen Vergangenheit abzuleiten (z.B. Crick 1983, Westermann 1985, Hewitt 1988). Bei den endocochliaten Sepiiden variieren die Implosionswerte je nach Lebensalter und Taxon. So liegen die Grenzwerte für adulte Individuen von *Sepia officinalis* bei 150 bis 200 m, für frisch geschlüpfte zwischen 50 und 100 m (Ward & Boletzky 1984). Die einzige heute lebende Tiefseeform mit gekammertem Gehäuse ist *Spirula spirula*, die bis Wassertiefen von 1200 m beobachtet wurde. Ihr Phragmokon kollabiert bei ca. 1600 m Tiefe (Denton & Gilpin-Brown 1973). Eine Erhöhung der Druckstabilität des Gehäuses durch den Einbau ggf. zunehmend komplexerer Septen, wie das u.a. Westermann (1985) für Ammonoideen vermutet und wiederholt aus Stabilitätskalkulationen abgeleitet wird (z.B.: Blasio 2008), erscheint schon aus physikalischen Gründen problematisch, da das Ansetzen der Kammerscheidewände grundsätzlich in einem schrägen Winkel zur Conothekwand erfolgt, nicht aber senkrecht dazu. Selbst bei den modernen endocochliaten Spiruliden, die problemlos in Wassertiefen bis über 1000 m vordringen, erfolgt das Anpflanschen der Septen subparallel zur Gehäusewand und trägt somit nicht nennenswert zur Implosionsstabilität des Gehäuses bei. Die offensichtlich zunehmende Einnischung der Ammonoidea in die flacheren Schelfhabitats, welche sie gegenüber globalen Meeresspiegelabsenkungen besonders anfällig macht (House 1988), bei gleichzeitig zunehmender Komplexität der Lobenlinien (Keupp 2000b, Hassan et al. 2002) wäre unter der Annahme, die Septendifferenzierung diene als Implosionsschutz, zudem ein Widerspruch. Die grenzenlose Eroberung der Tiefsee wurde den modernen Coleoideen erst nach Aufgabe des Phragmokons möglich.

### Struktur und Bildung der Schale

Entsprechend dem plesiomorphen Charakter der Außengehäuse ist auch die grundsätzliche Struktur und Bildungsweise der Schale übereinstimmend konservativ. Die postembryonale Schale, die phasenhaft (= akkretionär: Anwachsstreifen!) in einer Mantelfalte entlang der Gehäusemündung angelegt wird, entspricht dem Grundmuster conchiferer Molluskenschalen und besteht aus vier zeitlich nacheinander gebildeten Lagen:

1. **Periostrakum:** Conchin-reiche, organische Schicht, welche die spätere Kalkschale in allen Details schablonenartig vorformiert (Checa 1994). Nur das Periostracum ist in der Lage, Skulpturelemente auszuformen. Es dient als Matrix für die äußere Prismenschicht.
2. **Äußere Prismenschicht:** Die erste Mineralisation erfolgt durch eine palisadenartige Lage prismatisch oder in Sphärolithsektoren angeordneter Aragonitkristalle, die aus einer extrapallialen Flüssigkeit (Bandel 1986) gemäß der Matrixvorgabe des Periostrakums auf dessen Innenseite aufwachsen. Eingelagerte Pigmentkörper (Melanine) können ein artspezifisches Farbmuster erzeugen.
3. **Perlmutter-Schichten:** Aus dicht übereinander angeordneten Lamellen organischer Gele, die von der Manteloberfläche ausgeschieden werden, wachsen dichte Stapel sechseckiger, Aragonitplättchen, die jeweils von organischen Schichten ummantelt werden. Die Struktur aus nur Bruchteile eines  $\mu\text{m}$  dicken Wechsellagerungen von Aragonitplättchen mit organischen Häutchen zerlegt das auffallende Licht in seine Spektralfarben und bedingt

das irisierende Farbspiel des Perlmutts. Die Perlmutter-schichten, die das Relief der äußeren Prismenschicht nachzeichnen und teilweise ausglätten können, sind zum Einen für das Dickenwachstum der Außenschale verantwortlich zum Anderen mineralisieren sie im aboralen Wohnkammerabschnitt die organisch vorgeformten Septen. Bei den Coleoideen unterliegt die Perlmutter-Schicht teilweise deutlichen strukturellen Modifikationen oder kann in der Conothek ganz reduziert werden.

4. **Innere Prismenschicht:** Ein- bis mehrschichtige, radial- prismatischer Aragonitkristalle werden bevorzugt im Bereich von Gewebeansatzstellen als innerste Schalenbildung angelegt (myoadhäsive Zonen). In Einzelfällen können sie auch zur internen Reliefausglättung herangezogen werden.

Da Struktur und Bildungsmechanismen der Schale zwischen ektocochliaten Pal- und Neocephalopoden grundsätzlich übereinstimmen, können (nur) in dieser Beziehung die modernen Nautiliden als gutes Paradigma für die Interpretation von Schalenbildung und -regeneration bei Ammonoideen herangezogen werden. Morphologische Differenzierungen der Ammoniten gegenüber den Nautiliden, insbesondere des Retraktormuskelsystems und des effizienteren hydrostatischen Apparates (s.u.), lassen aber in der Toleranz noch regenerationsfähiger Störungen und damit in den Erscheinungsformen anomaler Gehäuseveränderungen deutliche Unterschiede zwischen beiden Gruppen erkennen.

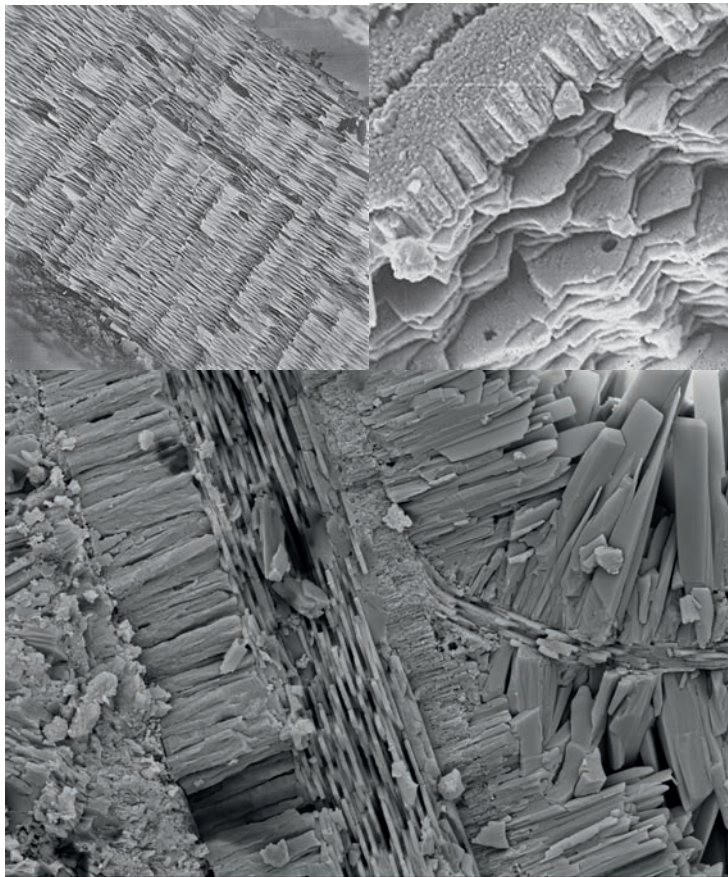


Abb. 19: Oben: Querbruch durch die Perlmutter-Schale eines *Quenstedtoceras* aus dem Ober-Callovium von Lukov/ Polen, links die Aragonitstapel des Ostrakums, rechts: Schrägansicht auf die äußere Prismenschicht und die oberen Perlmutter-Stapel. Unten: Juveniler *Cadoceras* aus dem Unter-Callovium von Makariev an der Unzha, Russland: Gehäusewand aus den drei Lagen: (von links nach rechts) Äußere Prismenschicht, Perlmutter-Lagen, Innere Prismenschicht (beide Prismenschichten sind diagenetisch durch Zemente verdickt, die im kristallographische Kontinuum weitergewachsen sind). Im Bild rechts die Anwachsstelle eines Septums (Perlmutter-Struktur).

### Nautiliden-Ammoniten-Relation

Trotz der äußeren Ähnlichkeit vieler Nautiloideen und Ammonoideen, die durch das plesiomorphe, konvergent planspiral eingerollte Außengehäuse vorgetäuscht wird, gibt es Argumente, die für eine nähere Verwandtschaft der Ammonoideen mit den modernen Coleoideen sprechen:

- **Reproduktionsstrategie:** Die modernen Nautiliden und -soweit bekannt- auch viele paläozoische Vertreter sind durch eine extreme K-Strategie (= konstante Reproduktionsrate) gekennzeichnet, bei der nur wenige, sehr dotterreiche und große Eier pro Jahr abgelegt werden, aus denen nach langer Inkubationszeit (beim heutigen *Nautilus* ca. 1 Jahr: Arnold et al. 1987) Jungtiere mit relativ großen Gehäusen schlüpfen (beim heutigen *Nautilus* ca. 25 mm Durchmesser, bereits mit 5-7 Kammern: Ward 1987). Die Ammonoideen hatten dagegen durchweg 1-2 mm kleine

Schlüpfgehäuse (= Ammonitella), die entsprechend den meisten heutigen Coleoideen eher auf eine auf Masse abzielende r-Strategie mit einer rapiden Reproduktionsrate und oft nur einmaliger Ablage eierreicher Gelege schließen lässt.

- **Bau der Radula:** Die aus Reihen kleiner Hornzähnen zusammengesetzte Radula ist ein Grundmerkmal aller Mollusken und dient mit Ausnahme der Muscheln, die im Zuge ihrer strudelnd-filtrierenden Lebensweise diese reduziert haben, als wichtiges taxonomisches Merkmal. *Nautilus* hat eine bereits aus dem Paläozoikum nachgewiesene, breite (= ursprüngliche) Radula, deren Zahnreihen aus jeweils 13 Elementen bestehen, während alle bekannten Neocéphalopoden, wie auch die Ammonoideen (Lehmann 1967, 1990), eine schmale Radula aus 7-9 Zähnen pro Querreihe besitzen.

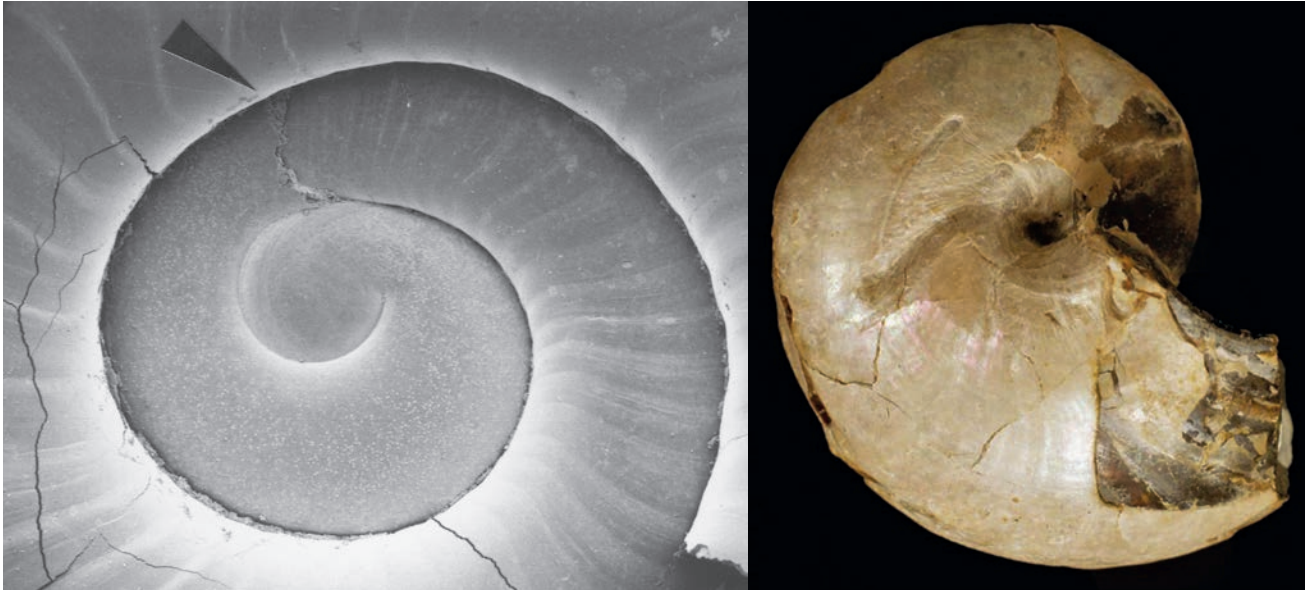


Abb. 20: Das vom Teleoconch umschlossene, glatte Schlüpfgehäuse (= Ammonitella) von *Amauroceras ferrugineum* (Simpson) aus der Ahrensburger Geschiebegruppe (Unter-Toarcium) misst einen knappen Millimeter (links, REM-Foto W. Weitschat, aus Keupp 2000b), während das durch die wulstartig ausgebildete nepionische Einschnürung begrenzte Schlüpfgehäuse des Nautiliden *Cymatoceras* sp. aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar -analog dem modernen *Nautilus pompilius* L.- einen Durchmesser von 2,8 cm aufweist (Gesamt-Ø 3,9 cm, SHK PN-41).

- **Komplexität des hydrostatischen Apparates:** Die Nautiliden zeigen hinsichtlich der Effizienz ihres hydrostatischen Apparates eine konservative Entwicklung, die bei einem einfachen Kammerapparat verharret, dessen innere Oberfläche durch uhrglasförmige bis leicht gewellte Kammerscheidewände gekennzeichnet ist. Dem stehen die Ammonoideen mit der successiven Vergrößerung der inneren Oberfläche ihres Kammerapparates gegenüber, die sich zum einen in der iterativen Entwicklung einer zunehmend komplexen Lobenlinie bei den Palaeo-, Meso- und Neoammonoidea zeigt, zum anderen durch den zusätzlichen Einbau von intracameraleen organischen Lamellen (Weitschat & Bandel 1991, Keupp 1992c). Eine analoge Effizienzsteigerung des hydrostatischen Apparates finden sich innerhalb der modernen Neocéphalopoden beim lamellaren Schulp von *Sepia* (Keupp 2000b).
- **Anzahl von Kiemen und Fangarmen:** Vierkiemigkeit und die hohe Anzahl von Tentakeln (> 90) des modernen *Nautilus* sind als jüngere Apomorphien anzusehen. So müssen wir schon aufgrund der phylogenetischen Schwester-Beziehung der Cephalopoden mit den Gastropoden davon ausgehen, dass die Zweikiemigkeit zum Grundmuster der Conchiferen Mollusken gehört und bei den modernen Coleoideen ein plesiomorphes Merkmal repräsentiert. Die Tatsache, dass auch ein Nautiliden-Embryo zunächst nur 9-10 Armansätze entwickelt (Shigeno et al. 2008, 2010), zeigt, dass der Urcephalopode wohl dekabrachiat war. Die Rekonstruktion der Ammonoideen, die -wie auch die Coleoideen- auf die gemeinsame Ausgangsgruppe der Bacitrida zurückgehen, als Vertreter der Dibranchiata mit maximal 10 Fangarmen ist somit eine logische Konsequenz.

Darüberhinaus zeichnen sich die Ammonoideen gegenüber allen übrigen Cephalopoden durch eine differenzierte Entwicklung des ursprünglich papageischnabel-ähnlichen Kieferapparates aus, welche für das Gros der Ammonitinen auf eine weitgehende Umstellung zu einer mikrophagen Ernährungsstrategie schließen lässt (Keupp 2000b). Diese graduell sich verändernde Synapomorphie wird in einer grundsätzlichen Vergrößerung des Unterkiefers erkennbar, welche spätestens ab dem Unter-Jura in der Gruppe der Aptychophora (Engeser & Keupp 2002) zu einem möglichen Funktionswechsel dieses Organs als Deckel (Schindewolf 1958, Seilacher 1993, Keupp et al. 1999) bzw. speziellem Strudelorgan (Kruta et al. 2011) führte.

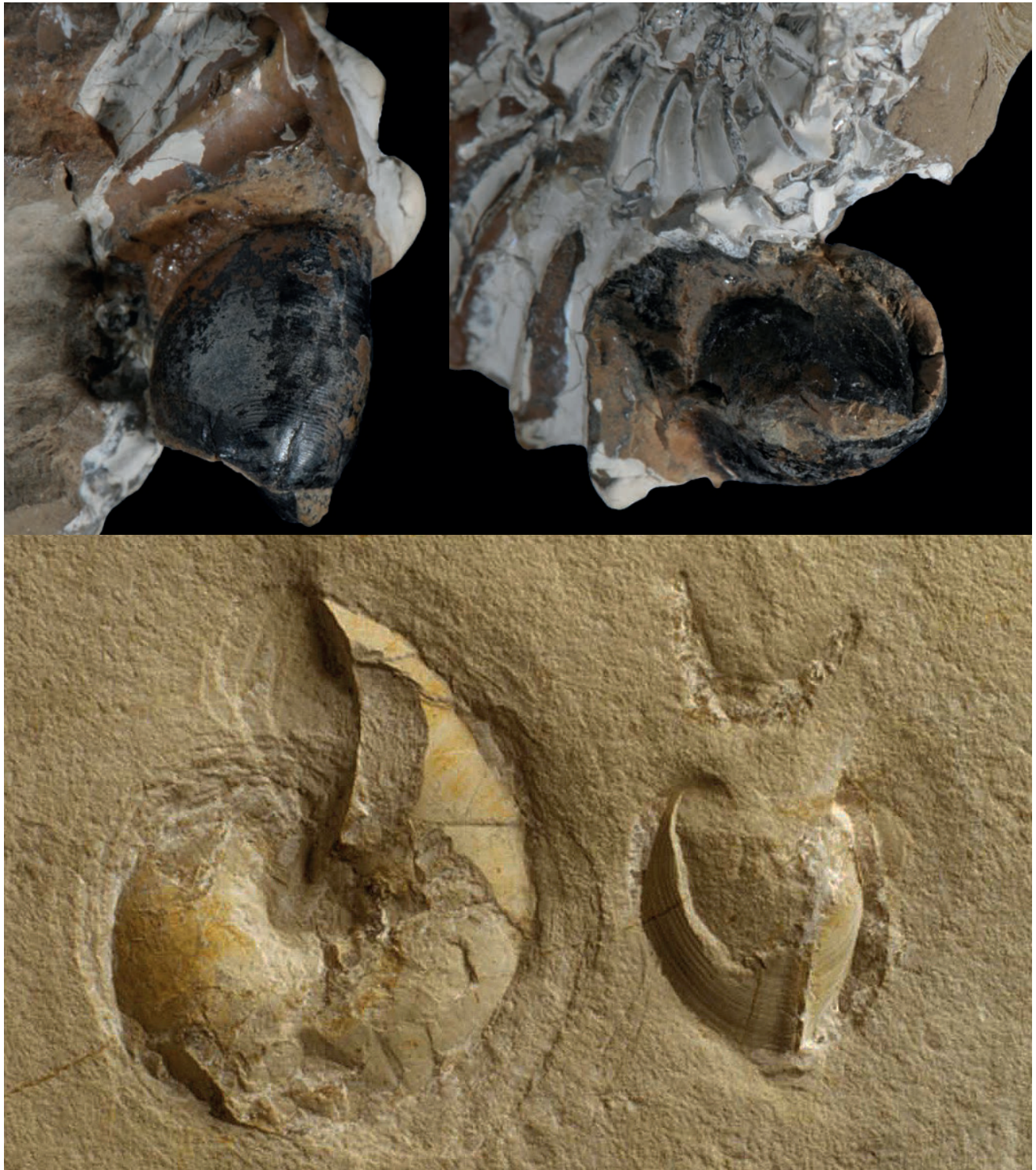


Abb. 21: Im Gegensatz zu den Kiefern moderner Cephalopoden, einschließlich des *Nautilus*, dominiert bei den Ammonoideen-Kiefern in der Größe stets der Unterkiefer. Oben: Kompletter Kieferapparat mit einteiligem Unterkiefer (Anaptychus) von *Pleuroceras spinatum* (Brug.) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (leg. J. Schüssel, Länge 1,1 cm, SHK MAa-11). Unten: *Physodoceras* mit aus der Wohnkammer herausgefallenem Kieferapparat, bestehend aus dem zweiteiligen, verkalkten Unterkiefer (*Laevaptychus*) und dem spangenförmigen Abdruck des unverkalkten Oberkiefers, Unter-Tithonium, Solnhofener Plattenkalk, Ø des Ammoniten: 5,2 cm, SHK MAa-397.

### III.1 PALÄOPATHOLOGIE EKTOCOCHLIATER CEPHALOPODA

Struktur und Funktion der Gehäuse von Palcephalopoden und den ektocochliaten Neocephalopoden (Bactritoidea, Ammonoidea) stimmen grundsätzlich überein und unterscheiden sich nur graduell. Entsprechend ähneln sich naturgemäß auch die am Gehäuse auftretenden pathologischen Phänomene (vergl. z.B.: Klug 2007). Ihre Ursachenforschung (= Ätiologie) unterliegt prinzipiell den gleichen Gesetzmäßigkeiten und lässt sich auf vergleichbare Auslösefaktoren zurückführen, so dass es zur Vermeidung unnötiger Wiederholungen sinnvoll erscheint, pathologische Phänomene beider Gruppen gemeinsam darzustellen und lediglich in der Interpretation und der mutmaßlichen Auswirkung einzelner Erscheinungen auf die Organismen selbst gruppenspezifisch zu differenzieren. Gemäß den Ausführungen zur Klassifikation und taxonomischen Handhabung anomaler Erscheinungen (s.o.) wollen wir in der Darstellung der möglichen Anomalien klar zwischen Ursache und Wirkung trennen und die einzelnen anomalen Symptome nach ihren auslösenden Ursachen hinterfragen. Da ähnliche Phänomene, die nach der symptomatischen Klassifikation Hölders (1956) mit derselben forma-Bezeichnung belegt werden, oft unterschiedliche Ursachen haben, sind bei diesem Vorgehen in der Darstellung einzelner Phänomene Wiederholungen nicht zu umgehen. Folgende Kategorien sollen dabei unterschieden werden:

#### **Exogene Ursachen**

Traumatische Phänomene des Gehäuses  
Traumatische Phänomene des Buccalapparates (Aptychen)  
durch Epökie ausgelöste Anomalien

#### **Endogene Ursachen**

Parasitosen inkl. Perlenbildung  
Zwergen- und Riesenwuchs  
Septen- und Suturenanomalien

#### III.1.1 Exogene Ursachen

##### **Durch traumatische Phänomene ausgelöste Anomalien des Gehäuses**

Bei modernen, conchiferen Mollusken sind Verletzungen des Gehäuses und ihres Schalen sekretierenden Mundsaumes mit Abstand die häufigsten Ursachen für Anomalien. Dabei spielen Attacken durch potentielle Prädatoren die dominierende Rolle (Preston et al. 1996, Kröger 2000). Bei adulten rezenten Nautiliden stellen Mundsaumverletzungen, die auf intraspezifische Rivalitätskämpfe und im Zusammenhang mit der Kopulation entstehen, eine zusätzliche Quelle dar (Willey 1902, Haven 1992, Ward 1987). Da zumindest bei den aptychophoren Ammonoideen der Kieferapparat seine mögliche Beißfunktion zunehmend einbüßt und somit für die Erzeugung von Verletzungen kaum mehr eine Rolle spielen dürfte, sind intraspezifische Attacken als Verletzungsursache bei den Ammonoideen wohl weitgehend auszuschließen (Lehmann 1990).

Ward (1987) vermutet für die grundsätzlich unbeholfen schwimmenden modernen Nautiliden, insbesondere für *Nautilus macromphalus*, der im Gegensatz zu den anderen Arten temporär in flache und hydrodynamisch aktive Flachwassergebiete aufsteigt, als untergeordnete Verletzungsquelle des ventralen bis ventrolateralen Gehäuseabschnitts auch Kollisionen mit dem harten Substrat (Riffe). Verschiedene Autoren (z.B. Checa & Westermann 1989, Bayer 1970) rücken als Ursache von Gehäuseverletzungen der Ammonoideen, deren Hauptverbreitung zumindest im Mesozoikum durch die Einnischung auf die flachen Schelfmeere gekennzeichnet ist (Keupp 2000b, Sprey 2002), durch ein vergleichbares Anecken an Hindernisse in den Vordergrund. Diese Vorstellung erscheint jedoch wenig plausibel. Viele Ammonoideen lebten zwar nahe dem Substrat, waren jedoch als meist mikrophage und planktotrophe Formen gegenüber den Nautiliden weniger abhängig vom Boden selbst. Die feinkörnige, geschichtete Natur der Sedimente, in denen die meisten Ammonoideen vorkommen, und deren weitgehendes Fehlen in typischen Massenkalken der Riff-Fazies weisen außerdem darauf hin, dass die Ammonoideen Weichböden bevorzugten und grundsätzlich die hochdynamischen Riff-Standorte mieden. Zudem lassen der komplexere hydrostatische Apparat und die häufig erkennbaren stromlinienförmigen Adaptationen der Gehäusegestalt und -skulptur von Flachwasser-Ammoniten auf ein geschickteres Manövrieren der Tiere im bewegteren Wasser rückschließen.

Wir können daher für ektocochliate Cephalopoden generalisiert davon ausgehen, dass Gehäuseverletzungen wohl nur in Einzelfällen auf hydrodynamisch initiierte Kollisionen mit dem Substrat oder anderen Hindernissen zurückgehen, sondern überwiegend Hinweise auf Interaktionen mit anderen Lebewesen sind. Dabei haben prädative Wechselbeziehungen die führende Rolle inne. Dieses Resumé ist eine wesentliche Rechtfertigung für die synökologische Interpretation von Gehäusverletzungen fossiler Populationen. Auch wenn die meisten Verletzungen, die wir an den Gehäusen erkennen können, unspezifisch sind und keine eindeutigen Rückschlüsse auf ihre Verursacher zulassen, gibt es doch eine Reihe von charakteristischen Verletzungen, die -je nach Typ- mit unterschiedlich hohen Wahrscheinlichkeitsgraden Hinweise auf spezifische Prädatoren geben. In diesen Fällen kann, wenn statistisch hinreichend abgesicherte Beobachtungsdaten vorliegen, über die Räuber-Beutebeziehungen hinaus auch auf gruppenspezifische Lebensweisen der attackierten Cephalopoden rückgeschlossen werden (vergl. Kapitel III.1.1 C: Quantitative Interpretation).

Für die Erschließung von Räuber-Beute-Beziehungen stehen uns grundsätzlich vier methodische Vorgehensweisen zur Verfügung:

- Die unmittelbare Beobachtung von Prädationsattacken ist naturgemäß nur bei modernen Vertretern (Nautiliden) möglich. Sie ist jedoch durch das überwiegende Verweilen der Nautiliden unterhalb der durch Taucher unmittelbar zugänglichen Meerestiefen erst in jüngerer Zeit durch Langzeitbeobachtungen mit Hilfe ausgefeilter Kamera-Systeme (z.B. Saunders 1984) möglich geworden.
- Die Untersuchung von Mageninhalten der Prädatoren ist nicht nur auf moderne Taxa beschränkt, sondern auch bei günstigen Erhaltungsbedingungen im fossilen Report möglich. Voraussetzungen dafür sind einerseits Fossilisationsbedingungen einer Konservat-Lagerstätte, welche die Prädatoren weitgehend im artikulierten Zusammenhang überliefern können. Andererseits muss der Prädatör möglichst rasch nach der Nahrungsaufnahme zu Tode gekommen und eingebettet worden sein, da nur so die Chance besteht, dass die säureunempfindlicheren Hartteile der Beutetiere (Kiefer, Schalen) noch nicht vollständig den Verdauungssekreten anheim gefallen sind (Abb. 22, 23).



Abb. 22: Kannibalistisches *Neochetoceras* sp. aus dem Solnhofener Plattenkalk (Unter-Tithonium) von Eichstätt mit *Lamellaptychus* *in situ* und Mageninhalt, dessen Detail-Vergrößerung (rechts) eine Ansammlung kleiner *Lamellaptychen* erkennen lässt (leg. P. Ernst), Ø 8 cm, SHK MAa-7.

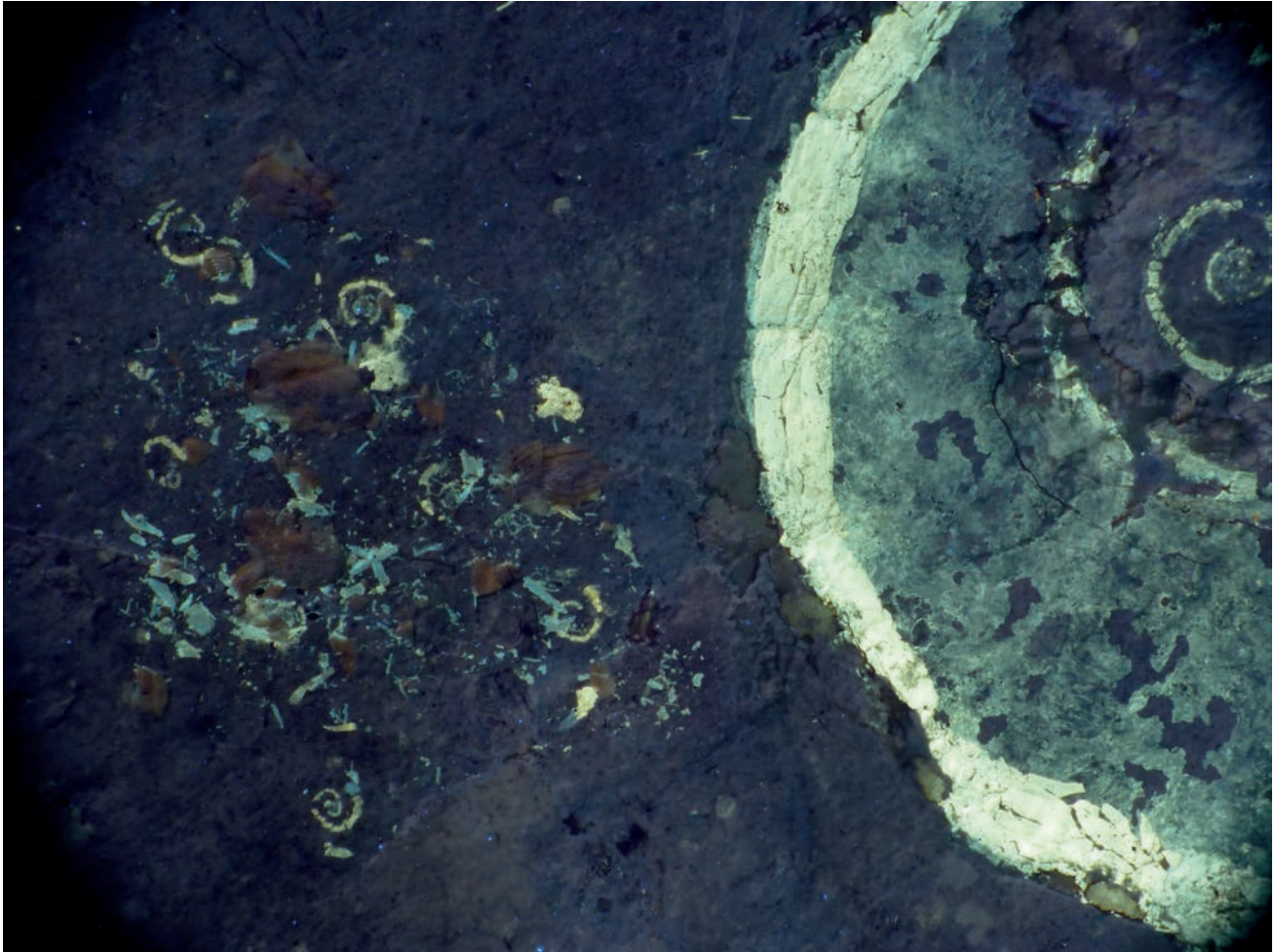


Abb. 23: Mageninhalt eines Oppeliden aus dem Solnhofener Plattenkalk (UV-Foto u. Smlg. H. Tischlinger).



Abb. 24: Drei Koprolithen bzw. Speiballen von Prädatoren, die vornehmlich Ammonoideen gefressen und deren Aptychen unverdaut ausgeschieden hatten. Links und Mitte aus dem Ober-Kimmeridgium von Painten/E-Bayern (don. R. Albersdörfer). Länge 32 bzw. 30 mm; SHK MAa-413, MAa-412. Rechts ein Sortiment von Lamellaptychen aus dem Plattenkalk von Eichstätt (Unter-Tithon), Höhe des Bildausschnitts 2 cm, SHK MAa-174.

- Die Untersuchung von Kot und Speiballen möglicher Prädatoren, die unverdauliche Reste ihrer Beute (Kiefer, Schalenfragmente) enthalten (vergl. Mehl 1978a,b; Kloc 1987; Mapes 1987; Boston & Mapes 1991) (Abb. 24). Eine Sondersituation von koprogener Aptychen-Überlieferung hat Keupp (2006b) aus der Schreibkreide von Lägerdorf vorgestellt, die jeweils paarweise, senkrecht übereinander eingebettet sind (Abb. 25). Ihre Position Hinterseite an Hinterseite schließt etwaige Spekulationen, es könne sich um die Reste kopulierender Scaphiten handeln, *a priori*

aus, da in diesem Falle die Frontseiten gegeneinander stehen müssten. Vielmehr bietet sich als Erklärungsmöglichkeit die Ausscheidung der unverdaulichen Aptychen durch einen Prädator an, dessen Kotballen in das weiche Substrat eingesunken waren und so die enthaltenen Aptychen in der Position konserviert werden konnten.



Abb. 25: Zwei in Gips umgebettete Funde von jeweils senkrecht übereinander, Rückseite an Rückseite eingebetteten Striptychenpaaren (Scaphitidae) aus der Schreibkreide-Fazies (Campanium/Maastrichtium) von Lägerdorf in Holstein (Grube Alsen, leg. G.Ernst). SHK MAa-491 (links, Gesamtlänge 13 mm) und MAa-492 (rechts, Gesamtlänge 16 mm).

- Die Analyse charakteristischer Bissmarken an den betroffenen Cephalopoden. So können Form und Position der Schalenverletzungen unter Berücksichtigung ihrer Beeinflussung durch etwaige schalen- und gehäusespezifische Eigenschaften (z.B. Anwachslinien, Dicke, Skulptur, Wölbung der Schale als Funktion des Windungsquerschnitts) oft auf typische Prädatoren zurückgeführt werden.



Abb. 26: Charakteristische Bissmarken regenerierter Gehäuse-Verletzungen verraten manchmal die spezifischen Prädatoren: Oben links: *Placenticeras* mit mutmaßlichen letalen *Mosasaurus*-Bissmarken aus der Ober-Kreide von South Dakota, bei denen die konische Schlepplung der Schalenfragmente um den eingedrungenen Zahn erkennbar ist (Windungshöhe des Phragmokonfragments 12,5 cm, Original Smlg. Univ. Hamburg, aus Keupp 2000b). Oben rechts: *Paracenoceras* sp., dessen girlandenförmiger Mundrandausbiss auf einen semionotiden Fisch mit pygnodontidem Gebiss schließen lässt, Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar, Ø 6,5 cm, SHK PN-80. Mitte links: Überlebte Attacke eines Stomatopoden (Heuschreckenkrebs) bei *Cleonioceras besairiei* Collignon aus dem Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar, Ø 7,7 cm SHK PA-19138 (aus Keupp 2006a). Mitte rechts: Tief in die Wohnkammer vordringende „Bandschlitz“ sind das Werk scherentragender, also benthonischer Krebse. *Kranaosphinctes* sp., Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar, Ø 3,2 cm, SHK PA-12911. Unten links: Als Urheber schlanker Mündungsausbrüche bei kleinwüchsigen Amaltheiden aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken diskutieren Keupp & Schobert (2011) eryonide oder palaeopaguride Krebse. Juveniler *Amaltheus gibbosus* (Schlotheim), Ø 13 mm, SHK PA-27102. Unten rechts: Typisch spitz-dreieckiger Ausbiss eines Coleoideen bei *Pelekodites* sp., Bajocium von Gerzen bei Alfeld, Ø 2,5 cm, SHK PA-11769 (aus Keupp 2000b).

## Mögliche Prädatoren und deren charakteristische Verletzungen

### Qualitative Interpretation von Verletzungen

#### A Nautiliden

Die modernen Nautiliden unternehmen zur optimalen Nutzung der Nahrungsreserven (vor allem Schrimps: Saunders 1984) und möglicherweise auch zur Minimierung von Attacken bevorzugt nachtaktiver Raubfische im tieferen Riff (vergl. Goldman & Talbot 1976) vertikale Wanderungen in der Wassersäule im Tag-Nacht-Rhythmus (Willey 1902, Ward 1987, Saunders & Ward 1987). So migriert z.B. *N. belauensis* vor Palau von seinem bevorzugten benthischen Lebensbereich am Tage bei 350-250 m Wassertiefe bis zu Tiefen um 150-100 m in der Nacht (Ward et al. 1984, Carlson et al. 1984, Saunders 1984). *N. macromphalus* steigt bei Neu-Kaledonien nachts sogar bis in die oberflächennahen Wasserschichten auf (Cousteau & Diolé 1973, Ward & Martin 1980). Die Nautiliden unterliegen damit einem täglichen Wechsel möglicher Feinde, denen sie nahezu wehrlos ausgeliefert sind und sich auch infolge ihrer trägen Fortbewegungsweise kaum durch Flucht entziehen können.

In den oberflächennahen Wässern werden die Nautiliden von verschiedenen rifflebenden Knochenfischen [Drückerfische (*Balistoides*), Sägebarsche (*Epinephelus*): Saunders et al. 1987], Schildkröten und gelegentlich Seevögeln attackiert, während in den tieferen Habitaten vor allem vier Gruppen interaktiver Organismen Verletzungen hervorrufen:

1. **Fische:** Saunders (1984) konnte in Tiefen zwischen 250 und 300 m zusammen mit Nautiliden verschiedene größere Raubfische fotografieren, die als mögliche Freßfeinde in Betracht kommen: Zum Beispiel *Etelis carbunculus*, ein circa 1 m langer bis zu Tiefen von 450m verbreiteter, mit kräftigen Zähnen versehener Schnapper (Knochenfisch) und verschiedene Haie (z.B. Nagelhai *Echinorhinus* und Grauhai *Hexanchus*). Die beobachteten subletalen, also erfolglosen Fischattacken, die von den Nautiliden regeneriert werden können, sind in der Regel durch eine morphologisch vielseitige Palette von Schalenausbrüchen mehr oder weniger parallel zu den Anwachslinien entlang der Gehäusemündung charakterisiert. Dabei entstehen teils einfach halbmondförmige glatte Ausbrüche (Typ 1 nach Ward 1987), überwiegend aber längere unregelmäßig konfigurierte Bruchkanten, die schräg zu den Anwachslinien verlaufen (Typ 3 nach Ward 1987). Nur in Ausnahmefällen werden solche Bruchkanten durch definierte Bissmarken, welche die Anordnung von Einzelzähnen erkennen lassen, begleitet (vergl. Saunders et al. 1987: S.207, Fig. 5).

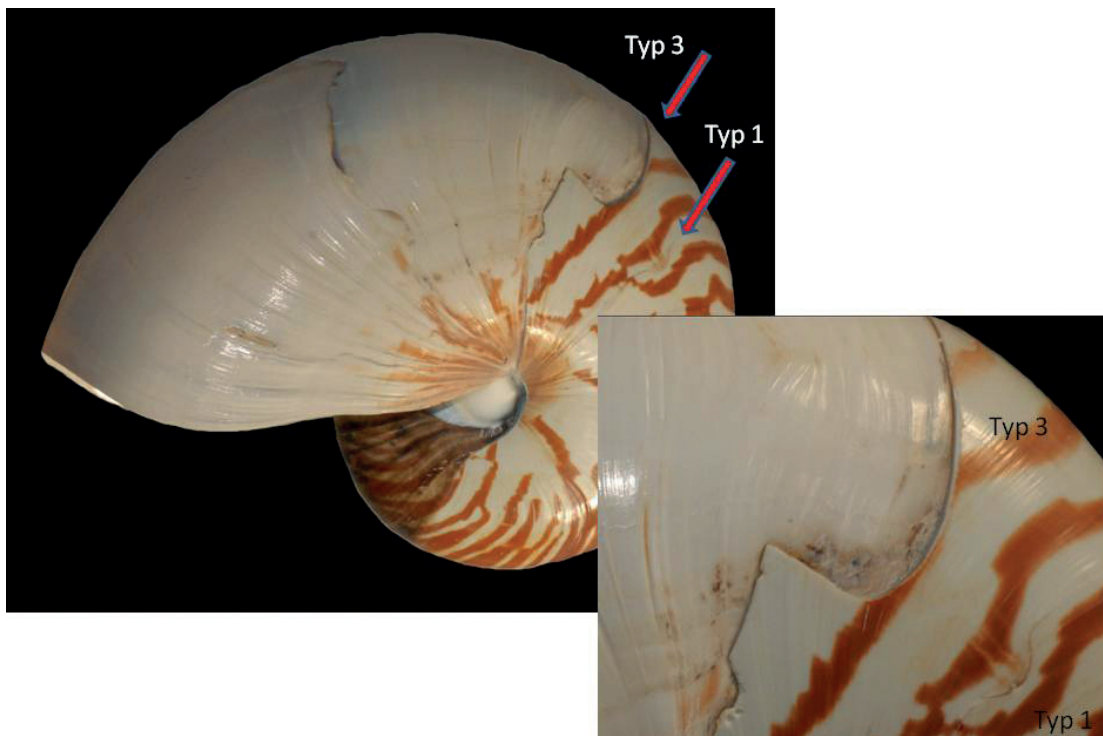


Abb. 27: Gehäuseverletzungen des Typus 1 und 3 nach Ward (1987) lassen sich bei modernen Nautiliden überwiegend auf Fischattacken zurückführen. *Nautilus pompilius* L. (Smlg. R. Hoffmann) von den Philippinen. Durchmesser: 17 cm.



Abb. 28: Auf Fisch-Attacken zurückgehende Mundsaumverletzungen bei fossilen Nautiliden. Links: *Nilssonicerias nilssoni* (Boll) aus dem ordovizischen Roten Orthocerenkalk von Skärlov, Öland, Schweden (leg. A. Schrammen), Bildhöhe 2,5 cm, SHK PN-88. Rechts: *Paracenoceras* sp. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 7,5 cm, SHK PN-58.

Bei einer vergleichenden Betrachtung von regional differenzierten *Nautilus*-Populationen wird deutlich, dass das Auftreten bestimmter Verletzungen signifikant standortabhängig variiert. So scheinen beispielsweise bei einer Population von *N. pompilius*, die im Einzugsbereich des Markham-Flussdeltas vor Papua Neuguinea lebt, größere Verletzungen des Typus 3 (nach Ward 1987) gänzlich zu fehlen, die bei benachbarten Populationen mit einer Häufigkeit von 6 bis 34 % auftreten. In Übereinstimmung mit diesem Befund steht, dass in diesem speziellen Biotop auch die größeren zum Schalenknacken befähigten Knochenfische weitgehend fehlen (Saunders et al. 1987).

2. **Attacken durch Artgenossen:** Insbesondere im Zusammenhang mit Konkurrenz- und Rivalitätskämpfen, unter künstlichen Hälterungsbedingungen in Aquarien gelegentlich auch gegenüber geschwächten und kranken Artgenossen mit prädativen Absichten, können sich die Nautiliden mit ihrem kräftigen papageischnabelartigen Kiefer, dessen Schneidekante durch Kalkauflagen zum Zerkleinern hartschaliger Nahrung befähigt ist, empfindliche Mundrandverletzungen beibringen. Die Konfiguration des erzeugten Schalenausbruches ist typisch V-förmig mit einer mehr oder weniger ausgezackten Abbisskante (Typ 2 nach Ward 1987: Fig.4.27a; vergl. Keupp 1998: Fig.1). Die meisten Nautilidengehäuse zeigen zahlreiche solcher kleineren und größeren regenerierten Scharten.
3. **Octopoden:** Erstmals beschrieben Tucker & Mapes (1978) 1-4 mm kleine, ovale Bohrlöcher in rezenten Nautiliden-Schalen, die in Anlehnung an Arnold & Okerlund-Arnold (1969) als Anbohrungen durch *Octopus* identifiziert werden können (Arnold 1985, Saunders et al. 1987). Bromley (1993) führte für die charakteristisch ovalen Bohrlöcher das eigene Ichnotaxon, *Oichnus ovalis*, ein (Abb. 31). Die direkte Beobachtung, dass *Octopus cyanea* einen *Nautilus pompilius* in einer Käfigfalle attackiert und teilweise gefressen hat, glückte Arnold (1985). Der Bohrvorgang, bei dem oft mehrere Bohrlöcher angelegt werden, erfolgt bei den Octopoden durch eine Kombination aus mechanischem Schaben, das nach anfänglichem Einsatz der Radula vor allem aber mit speziell dafür entwickelten Zähnen, die an der Speicheldrüse ansitzen (Nixon 1979, 1980), durchgeführt wird, und chemischem Ätzen mit Hilfe des Speichelsekretes (Nixon

et al. 1980). Gegenüber bohrenden Schnecken (z.B. *Natica*, *Conus*) kommen die Octopoden sehr viel schneller zum Ziel. So dauert beispielsweise das Anbohren und Verzehren einer großen Muschel durch einen *Octopus vulgaris* nur etwa 90 Minuten (Nixon & Maconnachie 1988). Durch die Kombination aus mechanischem und chemischem Bohren sind die nach innen sich konisch verjüngenden Bohrlöcher durch randliche Raspelmarken in Form von unregelmäßig orientierten Ausbuchtungen, und teilweise durch zusätzliche glatte Ätzkanten gekennzeichnet. Solche Bohrspuren finden sich bevorzugt bei *N. pompilius* und *N. belauensis*, nur vereinzelt bei *N. macromphalus* (Ward 1987). Die Häufigkeit des Auftretens innerhalb einzelner Populationen unterliegt deutlichen regionalen Schwankungen: 1-2 % bei *N. pompilius* von den Philippinen und von Palau (Saunders & Davies 1985, Saunders et al. 1987), 7,8 % bei *N. belauensis* von Palau (Saunders et al. 1987), und knapp 29 % in einer Verkaufskollektion von den Philippinen (Tucker & Mapes 1978). Bei angetrifierten Gehäusen der bei Papua Neuguinea sympatrisch lebenden Arten *N. pompilius* ( $n > 1300$ ) und *A. scrobiculatus* ( $n > 200$ ) konnten Saunders et al. (1991) bei 57 % bzw. 60 % *Octopus*-Bohrungen nachweisen, wobei ca. 30 % Mehrfach-Anbohrungen aufwiesen. Da etwa 20 % der beobachteten Bohrlöcher die Schale nicht vollständig durchteufen, wird

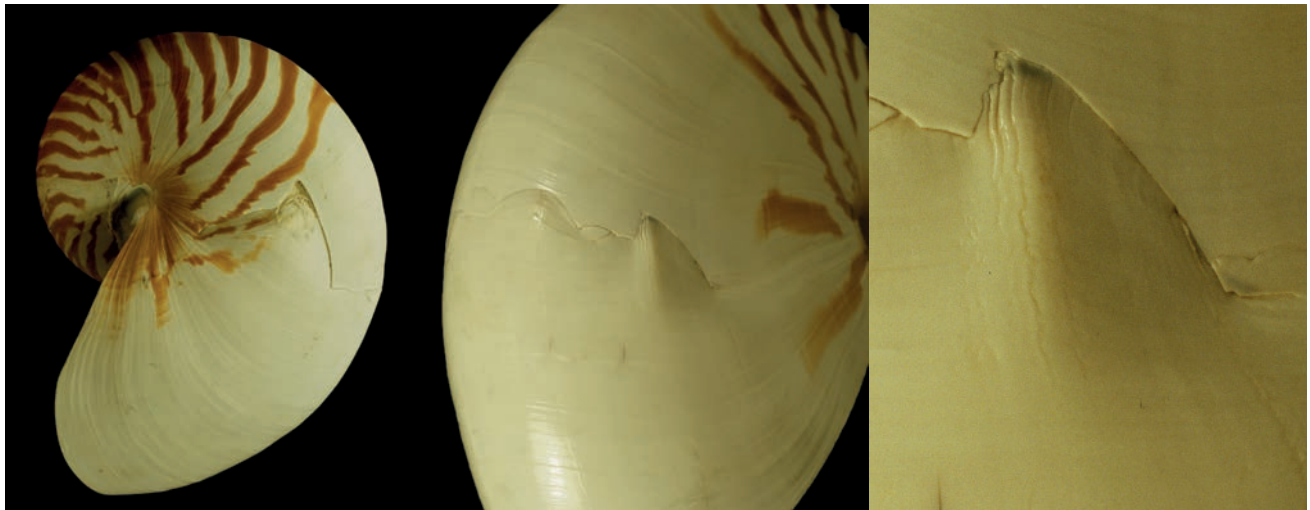


Abb. 29: Dreieckige Mundrand-Ausbisse bei *Nautilus pompilius* L. entstehen vielfach durch die kräftigen, mit Kalkauflagen verstärkten Papageischnabel-Kiefer von Artgenossen. Zwei Exemplare von den Philippinen (Ø 16,5 bzw. 15 cm, SHK PN-5 und PN-22).

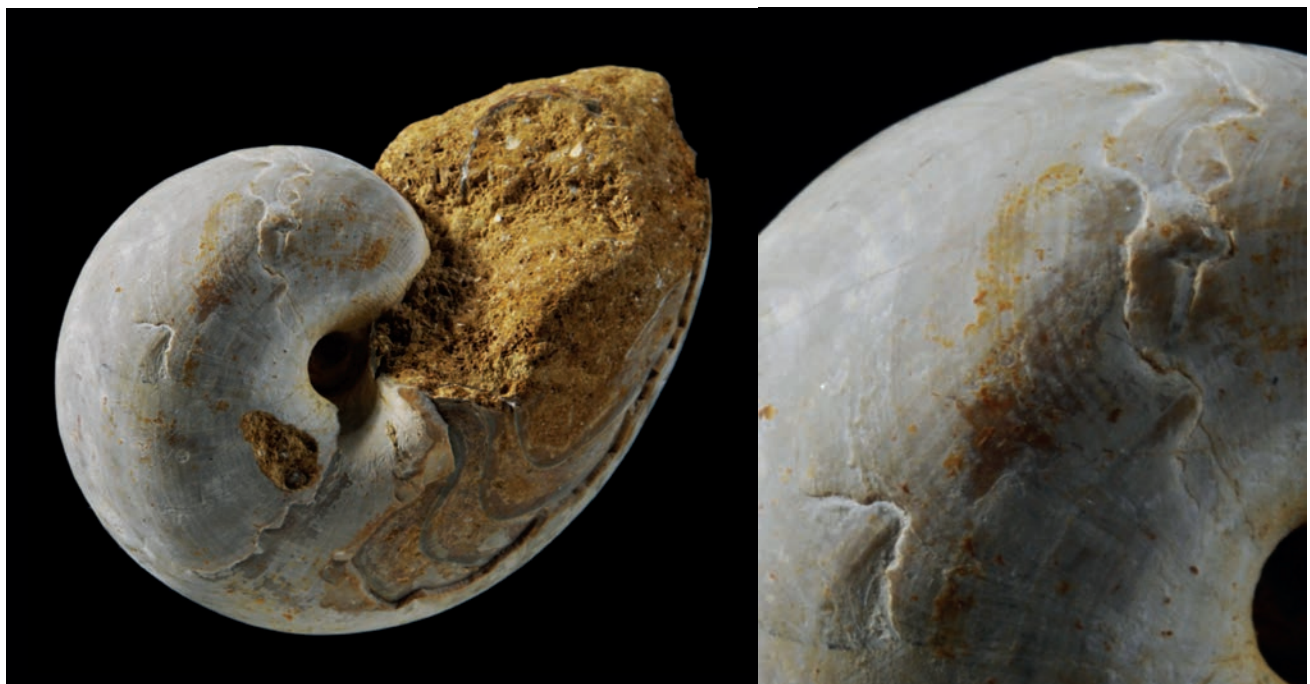


Abb. 30: Mehrfache, dreieckige Bissmarken bei *Paracenoceras* aus dem Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar, können möglicherweise in Analogie zu den modernen Nautiliden auf Attacken von Artgenossen zurückgeführt werden. Don.L. Berwald, Ø 6 cm, SHK PN-78.

erkennbar, dass die angegriffenen Nautiliden eine reelle Chance haben, sich dem Angriff rechtzeitig zu entziehen. Dagegen schwinden die Überlebenschancen für die Nautiliden, wenn die Bohrung die Schale erfolgreich durchdrungen hat. So konnte nur bei 2 % dieser Fälle eine Regeneration der Bohrlöcher durch schwarze Conchin- und Perlmutterlagen beobachtet werden (Saunders et al. 1991). Statistische Untersuchungen zur Lage der Bohrlöcher (Arnold 1985) zeigen, dass bevorzugt der hintere Wohnkammer-Bereich, wo der Retraktor-Muskel im Gehäuse ansitzt, attackiert wird (nach Saunders et al. 1991 bis zu 98 % aller Fälle!). Die wenigen subletalen, also wieder regenerierten Bohrlöcher, sind meist auf die Schalenpartien konzentriert, die außerhalb des Retraktormuskel-Ansatzes angelegt wurden. Die Strategie der Kraken, die auch in Bodennähe größerer Tiefen aktiv werden (Saunders et al. 1987, Fig.7 f. 325 m) ist, durch Injektion von Gift - das bei verschiedenen Arten selbst für den Menschen tödlich sein kann- die Nautiliden-Muskulatur zu lähmen bzw. das Tier zu töten. Saunders et al. (1991) schätzen, dass ca. 50 % der Nautiliden bei Papua Neuguinea Octopoden-Attacken zum Opfer

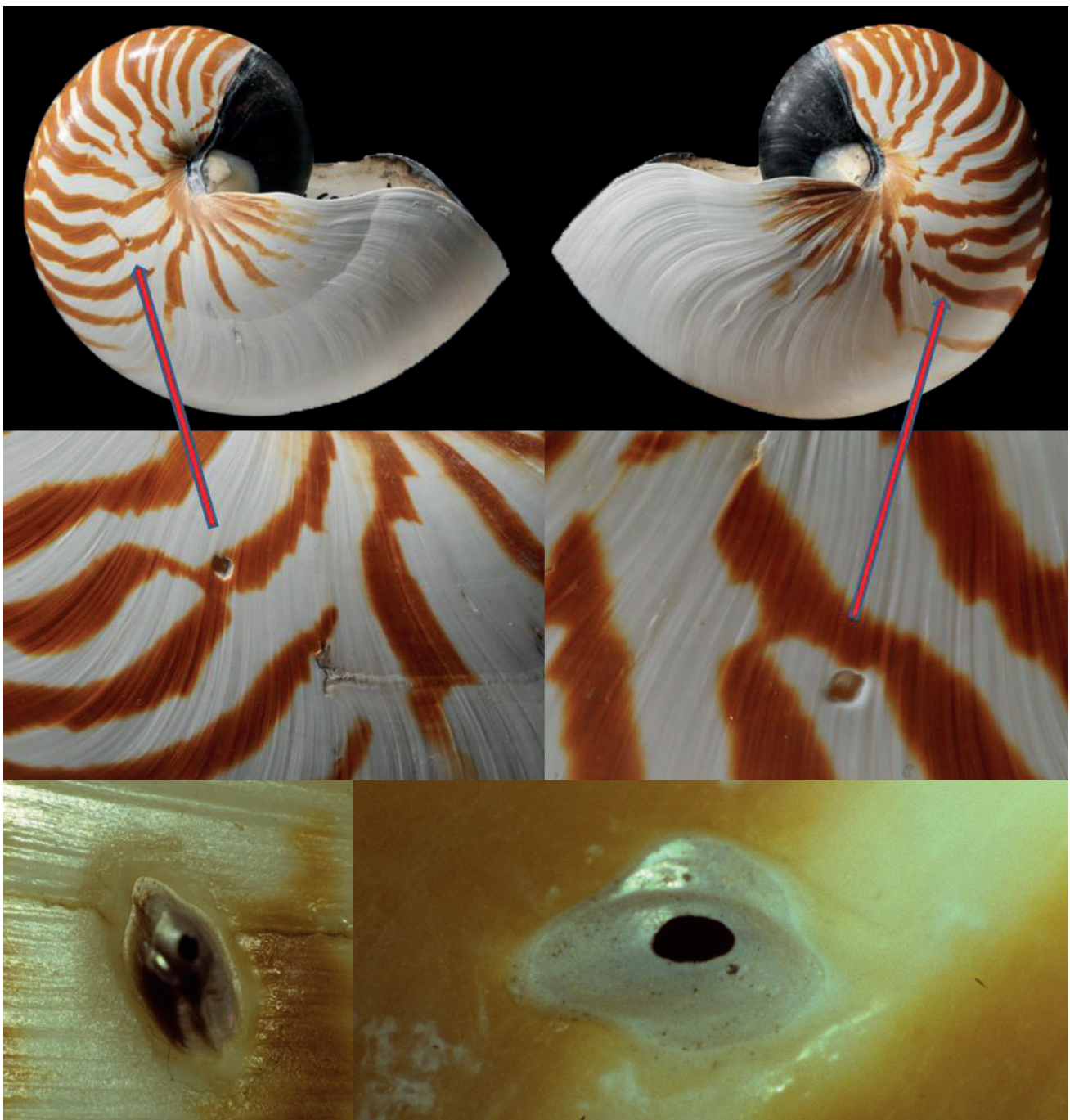


Abb. 31: Für die charakteristischen Anbohrungen von *Octopus* bei *Nautilus pompilius* L. hat Bromley (1993) das Ichnotaxon *Oichnus ovalis* eingeführt. Oben: Beidseitig attackiertes Gehäuse von den Philippinen (Smlg. R. Hoffmann), Ø 17 cm. Unten: Nahaufnahmen der ovalen, 1-2 mm kleinen konischen Bohrlöcher.

fallen. In Verbindung mit den häufig beobachtbaren Attacken von Fischen resultiert, dass wohl nur wenige Nautiliden das ihnen vorbestimmte Greisenalter von ca. 14 Jahren (ca. 10 Jahre bis zum Erreichen der Geschlechtsreife + ca. 4 Jahre als Erwachsene: Landman & Cochran 1987) bzw. mehr als 20 Jahren (Dunstan et al. 2011) erreichen. Unmittelbar vergleichbare Bohrlöcher sind bisher weder an fossilen Nautiliden, noch an Ammonoideen bekannt geworden. Auch wenn moderne Vertreter der Octopoden in Weichkörperüberlieferung gesichert bis ins Cenoman (Fuchs et al. 2009), von Vampyroteuthiden bis in das frühe Mesozoikum (Bandel & Leich 1986), möglicherweise sogar bis ins Karbon (Mazon Creek: Solem & Richardson 1975) zurückreichen, sind gesicherte Nachweise von *Octopus*-Bohrlöchern (an Muscheln) lediglich aus dem Pliozän (Robba & Ostinelli 1975, Bromley 1993), nach jüngsten Berichten dem frühen Eozän (Todd & Harper 2011) beschrieben. Auf den ersten Blick ähnliche Bohrlöcher, die auf die Kombination von mechanischer und ätzender Tätigkeit zurückgehen, jedoch bei rundem bis breit-ovalem Umriss konisch abgetreppt angelegt sind, können auch durch die Besiedlung von Napfschnecken (Patellomorpha) auf Nautiliden- und Ammonoideengehäusen hervorgerufen werden (Kase et al. 1994, 1998). Diese lassen sich fossil mindestens bis in den Jura zurückverfolgen (Abb. 32).



Abb 32: Das Set von konischen, 1,5 bis 3 mm großen Punkturen in einem *Paracenoceras* aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. W. Weitschat) kann in Anlehnung an Kase et al. (1994, 1998) möglicherweise auf Weidekuhlen von Napfschnecken, oder auf Anbohrungen von Naticaceen (Gastropoda) zurückgeführt. Ø 6 cm, SHK PN-77.

4. **Crustaceen:** Verletzungen durch Krebse entstehen bei den modernen Nautiliden meist durch versuchte Abwehrreaktionen der von den Nautiliden gelegentlich erbeuteten Garnelen, seltener durch aktive Angriffe größerer (scherentragender) Krebse. Neben unspezifischen kleineren Mundsaumverletzungen rufen sowohl die feingliedrigen Mundwerkzeuge der Krebse, als auch das eng begrenzte Ansetzen von Scheren häufig punktförmige Verletzungen des Mundrandes und des Mundsaumepithels hervor, die zu anhaltenden linearen Störungen (forma *verticata* Hölder 1956) im weiteren Gehäusebau führen können.

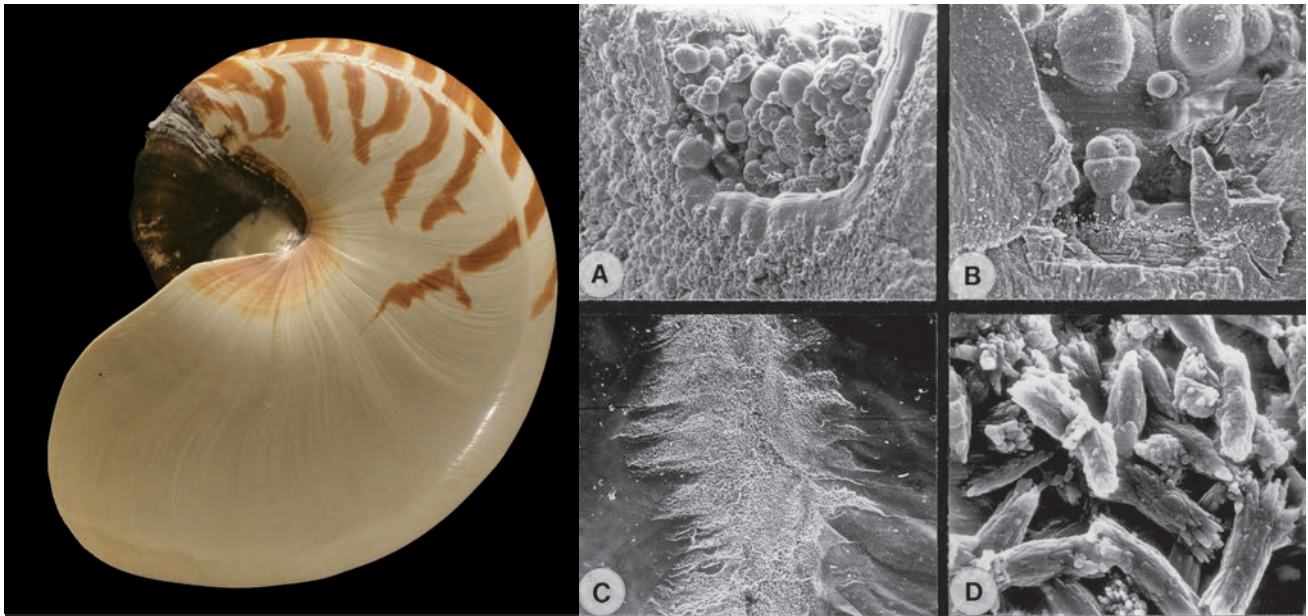


Abb. 33: Scheitelungen der Anwachsstreifen (forma *verticata* Hölder 1956) gehen auf punktförmige Verletzungen des Mundrandepithels zurück und werden oft von scheren tragenden Krebsen verursacht. Links: *Nautilus pompilius* L. von den Philippinen (Ø 15,5 cm, SHK PN-4). Rechts: REM-Fotos eines Anwachslinien-Scheitels beim modernen *Nautilus*. Infolge des lokalen Funktionsausfalls des Mantelepithels wird die Verletzungsstelle zunächst mit ungeordnet sphärolithischen Aragonit-Mineralisaten ausgeheilt, die aus Reparaturschleimen auskristallisieren (oben). Im späteren Verlauf belegen die ungeordneten, tangential orientierten Aragonit-Kristallite im Bereich der Scheitelfurche eine nachhaltig gestörte Funktion des vernarbten Epithel-Abschnitts (unten). Aus Keupp (2000b).



Abb. 34: Nautiliden mit Rippen- bzw. Anwachslinien-scheitelungen. Links: In Form einer breiten Narbenrinne bei einem rezenten Gehäuse von den Philippinen, Ø 18,5 cm, SHK PN-21. Mitte: *Orthoceras scabridum* Angelin aus dem Ordovizium (roter Orthocerenkalk), Glazialgeschiebe von Berlin-Spandau. Höhe des Bildausschnittes 2 cm, SHK, PN-86. Rechts: *Paracenoceras* sp. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 4,7 cm, SHK PN-84.

### Verletzungsraten moderner Nautiliden

Saunders et al. (1987) haben insgesamt 270 Gehäuse von Wildfängen des *Nautilus pompilius* und 30 Exemplare von *Allonautilus scrobiculatus*, die von unterschiedlichen Orten vor Papua Neuguinea stammen, auf ihre Verletzungsrate hin untersucht. Dabei hat sich eine durchschnittliche Rate regenerierter Verletzungen von circa 75 % für *N. pompilius* und 103 % (durch Mehrfachverletzungen > 100 %) für *A. scrobiculatus* ergeben. Nicht ausgewachsene Individuen sind infolge ihres dünnen Gehäuserandes grundsätzlich wesentlich anfälliger für Verletzungen als ausgewachsene Tiere, deren Peristom durch Schalenverdickung verstärkt ist. Bei Durchsicht von zahlreichen *Nautilus*-Gehäusen, die überwiegend von den Philippinen in den Conchilienhandel kommen, erscheinen die angegebenen Verletzungsraten eher zu gering, da es praktisch kein Gehäuse ohne irgendwelche kleineren Schalenverletzungen zu geben scheint. Vielmehr lassen sich auf der Außenwindung mehr oder weniger ausgewachsener Gehäuse von *N. pompilius* in der Regel mindestens 20 oft mehr als 30 unabhängig voneinander entstandene regenerierte Mundrandverletzungen erkennen.

Die Position der drei von Ward (1987) unterschiedenen Verletzungskategorien am Gehäuse zeigt unterschiedliche Präferenzen. Während die unspezifischen Mundsaumverletzungen des Typs 1 eine annähernd statistische Verteilung entlang des gesamten Mundsaumes erkennen lassen, konzentrieren sich die größeren irregulär begrenzten Schalenausbrüche, die überwiegend auf Attacken schalenknackender Fische zurückgehen, auf die ventralen und ventrolateralen Schalenabschnitte (Abb. 35). Bei fossilen Nautiliden finden sich im Gegensatz zu den fossil nicht bekannten *Octopus*-Bohrlöchern grundsätzlich sehr ähnliche Schalenverletzungen, die bis in das Paläozoikum zurückreichend verschiedene Fische, Cephalopoden und Arthropoden als potentielle Prädatoren wahrscheinlich machen.

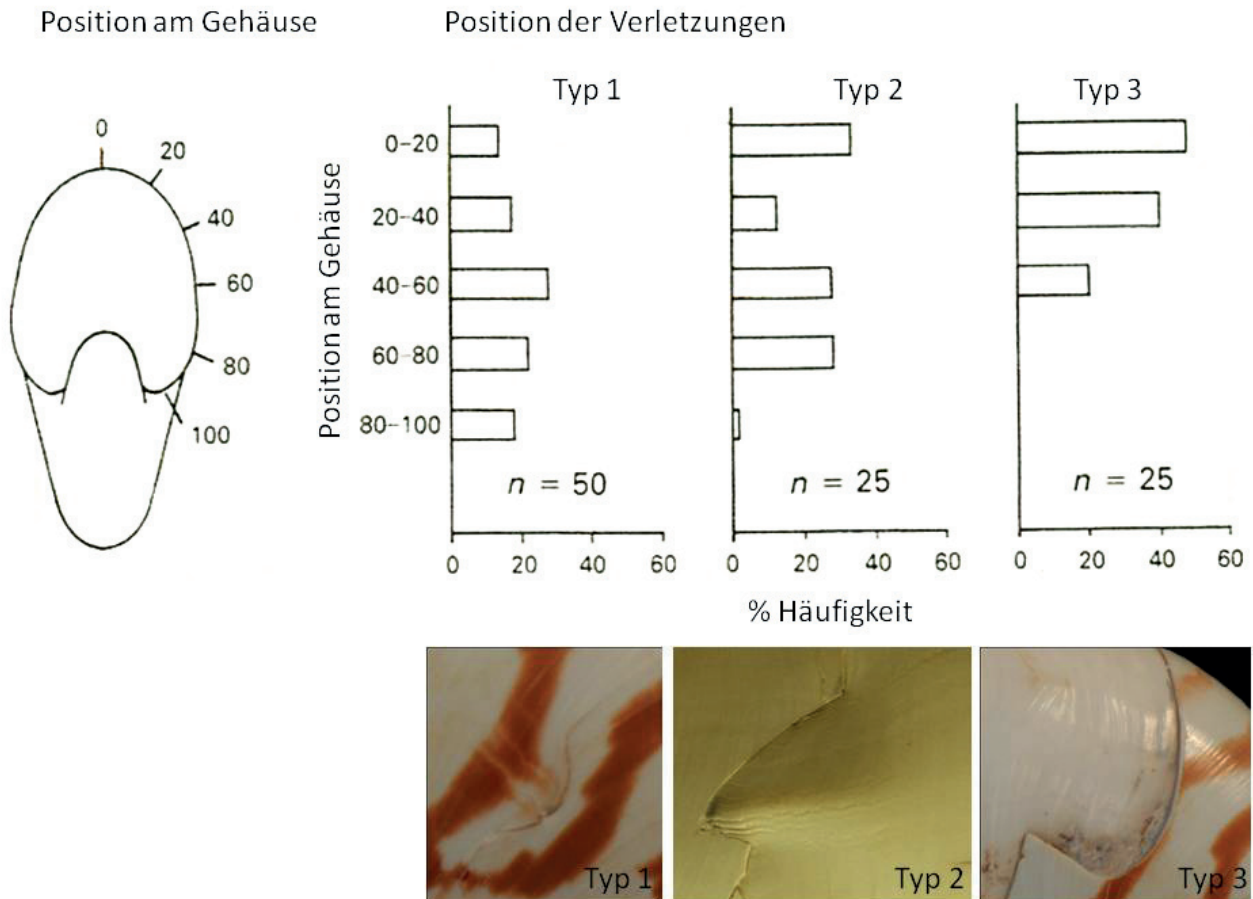


Abb. 35: Unterschiedliche Verletzungstypen zeigen beim rezenten *Nautilus macromphalus* Sowerby in ihrer Position am Gehäuse zum Teil charakteristische Vorzugsbereiche. (verändert nach Ward 1987).

### Verletzungen des Embryonalgehäuses

Die Jungtiere der modernen Nautiliden schlüpfen mit einem 2,5 cm großem Gehäuse aus dem Ei, das aus dem homogen mineralisierten Protoconch und einem durch Anwachslinien gekennzeichneten Larvalgehäuse besteht und in der Regel bereits 7 Septen aufweist. Der Beginn des postembryonalen Schalenwachstums nach dem Schlüpfen aus dem Ei wird am Gehäuse durch die nepionische Einschnürung (nepionic constriction) markiert (Wiley 1897, Naef 1923, Stenzel 1964, Stumbur 1975, Cochran et al. 1981, Ward 1983, 1987, Arnold et al. 1987, u.a.). Der deutliche Sprung im Gehalt der Sauerstoff-Isotope, der für das pränepionische Gehäuse eine Bildung unter Warmwasserbedingungen erkennen lässt (25-40°C), während die postnepionischen Schalenanteile bei deutlich kühleren Wassertemperaturen von 16-20° angelegt werden (Eichler & Ristedt 1966, Ward 1987), bestätigt den Zusammenhang der nepionischen Einschnürung mit dem Schlüpfvorgang. Entsprechend machen u.a. Stenzel (1964) und Ward (1987) darauf aufmerksam, dass sich die ungestört im Ei gebildete Schale durch ihre regelmäßige Struktur deutlich von den Gehäusepartien unterscheidet, die nach dem Schlüpfen angelegt wurden. Nach dem Wegfall des Schutzes der doppelwandigen Eihülle kommt es nämlich infolge von häufigen Beschädigungen der Gehäusemündung zu zahlreichen kleineren und größeren Störungen im Schalenbau. Ungeachtet des in den meisten Fällen zutreffenden Ebenmaßes embryonaler Gehäuse finden sich bei rezenten Vertretern der Nautiliden vereinzelt regenerierte Mundsaumverletzungen, die deutlich vor der nepionischen

Einschnürung angelegt wurden. Die meist kleinflächigen bis punktuellen Störungen, die im weiteren embryonalen Gehäusebau anhaltende Anomalien (Anwachslinien-Scheitel: s.u.) hervorrufen, lassen erkennen, dass sie nicht nur den Gehäuserand, sondern auch das schalenbildende Mundsaumepithel betroffen hatten (Erben 1964, Eichler & Ristedt 1966, Arnold et al. 1987). Analoge Fälle sind auch fossil nachweisbar, wie die hier abgebildeten Beispiele bei *Paracenoceras* aus dem Ober-Jura und *Cymatoceras* aus der Unterkreide Madagaskars belegen (Abb. 36). Wie kann der Mundsaum des *Nautilus* in seiner schützenden Eihülle beschädigt werden? Eichler & Ristedt (1966) schlussfolgerten aus der Verletzung, dass die betroffenen Gehäuse in diesem Entwicklungsstadium nicht mehr von der Eihülle geschützt waren und infolgedessen deutlich vor Anlage der nepionischen Einschnürung geschlüpft gewesen seien. Eine Folgerung die angesichts der erdrückenden Fülle übereinstimmender Beobachtungen zur Natur der nepionischen Einschnürung schwer vorstellbar ist. Auch der verletzende Einfluss potenzieller Prädatoren, wie etwa von Krebsen, die mit feingliedrigen Gliedmaßen in die Eihülle eingedrungen seien, erscheint äußerst unwahrscheinlich. Beobachtungen an jungen Embryonen zeigen, dass sich diese innerhalb der Eihülle heftig bewegen und binnen einer Stunde fast dreimal um ihre eigene Achse rotieren (Ward 1987). Da größere Embryonen innerhalb der Eihülle zunehmend eingeengt sind, wäre denkbar, dass sie sich im Zuge der eingeschränkten Beweglichkeit kleinere Scharten ihrer noch zarten Gehäusemündung selbst beibringen. Einzelne Mundrandstörungen, die keine klare Ausgangsverletzung erkennen lassen, könnten möglicherweise auch auf einen vorübergehenden Parasitenbefall des Mundsaumepithels zurückgehen. Das Eindringen kleiner Parasiten wäre im Zusammenhang mit der Atemwasserzufuhr, die über feine Öffnungen der apikalen Eihüllen erfolgt, durchaus denkbar (s.u.). Auffällig ist jedoch, dass die innerhalb der Eihülle erfolgten Wachstumsstörungen auf das Schlüpfgehäuse beschränkt bleiben und sich nicht über die nepionische Einschnürung hinaus fortsetzen. Eine nachhaltige Schädigung des Mundsaumepithels in der Eikapsel scheint daher nicht zu erfolgen.

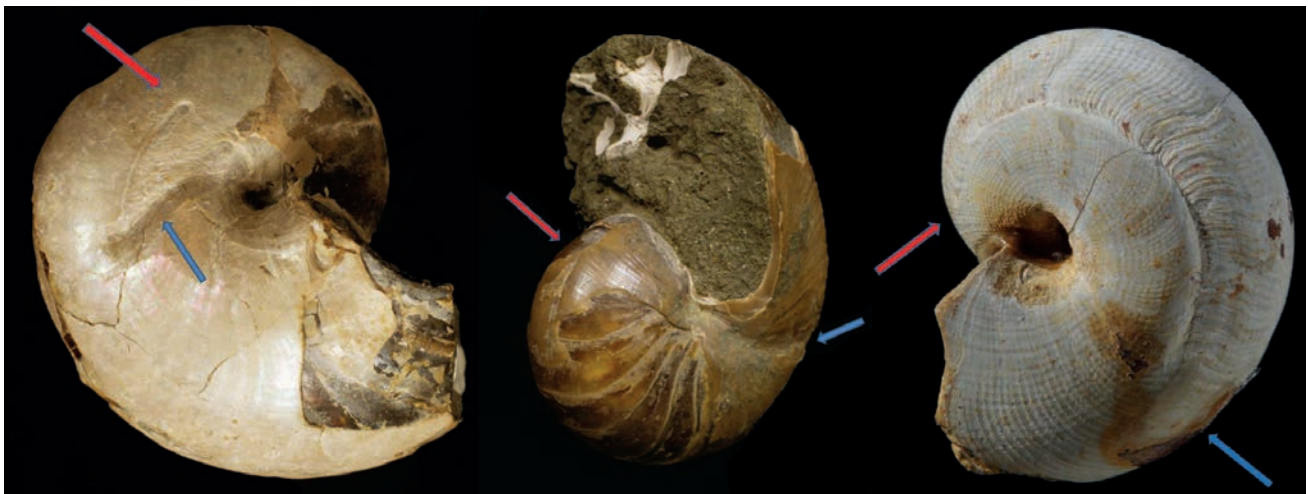


Abb. 36: Drei Beispiele mit pränepionisch, bereits im Ei-Stadium angelegten Störungen im Gehäusebau (Anwachslinien-Scheitelungen) mesozoischer Nautiliden, die durch mechanische Verletzungen des zarten Mundsaumes oder durch Parasiten ausgelöst wurden. In allen drei Fällen beginnt der Anwachslinien-Scheitel (rote Pfeile) deutlich vor der nepionischen Einschnürung (blaue Pfeile) und bleibt auf das Schlüpfgehäuse beschränkt. Links: *Cymatoceras* sp. aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar, Ø 3,7 cm, SHK PN-41. Mitte: Ø 3,5 cm, SHK PN-48. Rechts: *Paracenoceras* sp., Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar, 2,5 cm, SHK PN-72). Alle drei don. L. Berwald

## B Ammonoideen

Die Palette der potentiellen Prädatoren von Ammonoideen und fossilen Nautiloideen, die bevorzugt in den flacheren Epikontinentalmeeren lebten, ist sehr groß und reicht von großen Meeresreptilien, wie Ichthyosaurier, Plesiosaurier, möglicherweise auch Krokodilen, Mosasaurier und Schildkröten über verschiedene räuberische Fische (Palaeonisciden, Holocephalen, Semionotiden, Pycnodontide, Pachycormus, Hypsocormus u.a.), verschiedene Haie, Cephalopoden (Nautiliden und Ammonoideen selbst), bis hin zu einer Vielzahl unterschiedlicher Crustaceen und anderer Arthropoden (Kauffman & Kesling 1960, Kennedy & Cobban 1976, Zangerl & Richardson 1963, Bond & Bukowski 1960, Bond 1984, Mapes & Hansen 1984, Lehmann 1981, Boston et al. 1987, Massare 1987, Kloc 1987, Mapes et al. 1987, 1995, Sims et al. 1987, Bond & Saunders 1990, Hansen & Mapes 1990, Keupp 2000b Walker & Brett 2002). Entsprechend ergibt sich auch ein deutlich differenziertes Bild auftretender Verletzungstypen. Infolge der fehlenden Möglichkeit einer unmittelbaren Beobachtung von Feindinteraktionen muss

die Zuordnung charakteristischer Verletzungen zu bestimmten Verursachern jedoch meist spekulativ bleiben. Neben der Menge untypischer Schalenverletzungen wollen wir hier folgende charakteristische, bei verschiedenen Taxa wiederkehrende Verletzungstypen unterscheiden:

### I Bissmarken von Einzelzähnen

Hengsbach (1996) führt für Bissmarken, welche die Konfiguration einzelner Wirbeltierzähne erkennen lassen, die forma-Bezeichnung *mordata* ein. Diese Empfehlung wird hier nicht übernommen, da diese Phänomene kein Symptom, sondern nur eine Ursache für mögliche Symptome darstellen. Gesicherte Bissmarken, welche die spezifische Bezahnung eines bestimmten Prädators nachzeichnen und sich dadurch eindeutig zuordnen lassen, sind im Fossilreport der Ammonoideen und Nautiloideen erwartungsgemäß äußerst selten. Wesentliche Gründe dafür sind:

1. Der deutliche Größenunterschied zwischen durchschnittlichen Ammonoideen und der in Frage kommenden, gewandt schwimmenden Reptilien des Mesozoikums (besonders Ichthyosauriden) lässt vermuten, dass die meisten attackierten Ammoniten/Nautiliden kaum eine Chance hatten zu entkommen und zudem vollständig geschluckt wurden. Anders verhält es sich bei besonders großwüchsigen Ammoniten.
2. Räuber mit einer entsprechend spitz-konischen Bezahnung, die besonders prädestiniert ist, deutliche Bissmarken zu verursachen, bevorzugen eher schalenlose Beuteobjekte und haben sich wohl nur gelegentlich an den Schalentieren vergriffen (z.B. der cladodontide Hai *Symmorium* im Karbon (s.u.)). Wenn auch vereinzelt in Schwarzschiefern des Unter-Jura überlieferte Mageninhalte von Ichthyosauriden aus Württemberg und Plesiosauriden aus Japan (Sato & Tanabe 1998; Tanabe et al. 1988 Barthel-Ludwig et al. 1999) gelegentlich Ammonitenreste enthalten, sprechen doch häufig nachgewiesene große Mengen von Belemniten-Onychiten bzw. -Rostren im Verdauungstrakt der langschnäuzigen Fischechsen dafür, dass diese Hochseejäger, ähnlich wie auch die großen Haie der Posidonienschiefer-Zeit (*Hybodus*), eher in Schwärmen lebenden Tieren nachgestellt haben (Pollard 1968, 1990). Eindeutige Bissverletzungen an Gehäusen, die auf Saurier oder große Haie zurückgehen, sind in den Posidonienschiefern daher meines Wissens nicht bekannt. Auch die bis zu einem Meter lang werdenden, räuberischen Pachycormiden (Holostier), die im süddeutschen Posidonienschiefer gelegentlich Schalenreste von Harpoceraten und Hildoceraten in Perlmutter-Erhaltung in ihrem Mageninhalt erkennen lassen (Keupp 2000b), scheiden als Verursacher typischer Bissmarken aufgrund ihrer vielen, kleinen Zähnchen, welche eher für flächigere Mundrandausbrüche verantwortlich sind, aus. Als bevorzugte Prädatoren von Ammoniten und Nautiliden hatten wohl speziell zur durophagen Ernährung angepasste Fische eine sehr viel größere Bedeutung. Sie verfügten über spezielle Knackgebisse mit breiten kugelförmigen bis leistenförmigen Zähnen. Aber auch sie haben nur in Ausnahmefällen klare Bissmarken hervorgerufen (Martill 1990, Keupp 2000b).

Viele der ursprünglich für Bissmarken gehaltenen Phänomene lassen jedoch ihre Entstehung bei näherer Betrachtung auf taphonomische Prozesse zurückführen. So ist bis heute die Natur der „klassischen“ Bissmarken, die Kauffman & Kesling (1960) bei den großwüchsigen Placenticeraten aus der Oberkreide Nordamerikas beschrieben haben, umstritten. Die Autoren haben Perforationen, die in charakteristischen Reihen angeordnet sind, auf Attacken der bis ca. 12 m lang werdenden Meeresechsen (*Mosasaurus*) interpretiert. Die rundlichen Löcher entstanden danach durch die spitz-konische Bezahnung (vergl. auch Keupp 1985, 1991; Kauffman 1990; Hewitt & Westermann 1990, King 2009). Wesentliche Argumente für die Interpretation als *Mosasaurus*-Bissmarken waren:

- Die Löcher haben einen konisch von außen nach innen geschleppten Kranz aus Schalenfragmenten, wie sie durch das gewaltsame Eindringen eines spitzen, konischen Gegenstandes erzeugt werden können.
- Größe und Anordnung der Löcher in charakteristischen, z.T. leicht gebogenen Reihen entsprechen dem Zahnstand der *Mosasaurus*-Kiefer. Die teilweise Überlagerung mehrerer, im Einzelfall bis zu 16 Lochreihen an einem Gehäuse lässt möglicherweise auf ein mehrfaches Nachfassen beim Zubeißen schließen.

- Die Ammoniten mit Bissmarken sind ohne Wohnkammer überliefert. Sie wurde möglicherweise entlang unregelmäßiger Brüche abgebissen und zusammen mit dem Weichkörper vom Angreifer verzehrt.
- Zusammen mit den Ammoniten kommen in denselben Schichten (Pierre Shale) komplette *Mosasaurus*-Skelette vor. Sie belegen dadurch die tatsächliche Lebensgemeinschaft beider Organsimen.



Abb. 37: Vertebraten-Zähne von potentiellen Prädatoren mesozoischer Ammonoideen mit von links oben nach rechts unten abnehmendem Potential zur Bildung von Bissmarken: Oben links: isolierter *Mosasaurus*-Zahn aus dem Maastrichtium von Limburg (Länge 13 cm, Smlg. Paläontologie FU Berlin, RE.10). Oben Mitte: Pygnodontider Fisch *Gyrodus* aus dem Solnhofener Plattenkalk, Länge 17 cm, Smlg. Bürgermeister-Müller-Museum, Solnhofen (mit freundl. Genehmigung M. Röper). Oben rechts: Gaumenplatte des pygnodontiden Fisches *Microdon* aus dem Kimmeridgium von Holzheim am Ith, Länge 3 cm, SHK. Unten: dreidimensional erhaltener Schädel von *Pachycormus* aus einem „Laibstein“ (= Kalkkonkretion) des Unter-Toarciums von Altdorf bei Nürnberg (leg. J. Schüssel), Schädelänge 18,5 cm, SHK.

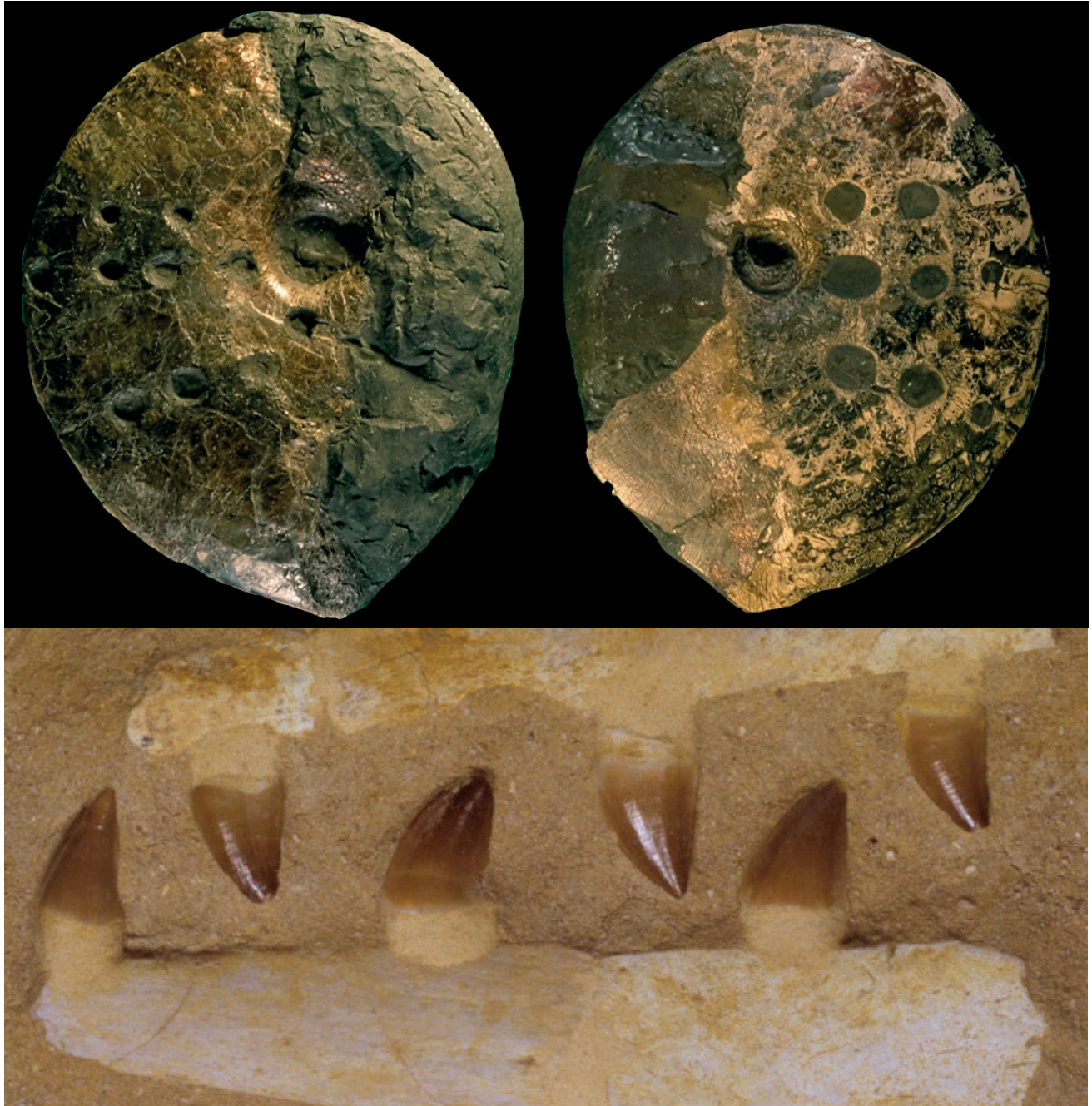


Abb. 38: Oben: Isolierter Phragmokon eines *Placenticeras* sp. aus der Ober-Kreide von South-Dakota mit beidseitig korrespondierenden Reihen von mutmaßlichen Mosasauriden-Bissmarken. Ø 33 cm, Smlg. Ruhrlandmuseum Essen, Nr. RE 551 763 333 A 3073 (aus Keupp 1991). Unten: Durch künstliche Montage kombinierte Kieferfragmente von *Mosasaurus* aus dem Maastrichtium von Qued Zem/Marokko; Bildbreite: 14 cm, SHK).

In jüngerer Zeit werden jedoch Zweifel an der bisherigen Interpretation der Bissmarken geltend gemacht (Kase et al. 1998, Seilacher 1998). Die Lochmuster werden von den genannten Autoren als frühdiagenetische Implosionsstrukturen ehemaliger Fraßmulden von Napfschnecken gedeutet, die pseudoplanktonisch auf den leeren, im Wasser treibenden Ammonitengehäusen siedelten. Durch das Abraspeln des mutmaßlich von Pilzen durchsetzten Schalenmaterials durch die Napfschnecken entstanden ovale Eintiefungen (home depressions) auf der Innenseite der Schale (= Ichnotaxon *Radulichnus*), die als vorprogrammierte Schwachstellen während der Kompaktion des Sediments eingebrochen sind. Experimente mit rezenten *Nautilus*-Schalen, auf die ein künstliches „*Mosasaurus*-Gebiss“ angesetzt wurde, haben nach diesen Autoren ein sprödes Bruchverhalten gezeigt, das nur teilweise klar umrissene Löcher aufweist, die aber stets ohne das Halo aus nach innen geschleppten Fragmenten waren. Geht man jedoch bei den insgesamt dünneren Ammoniten-Schalen von einer höheren Elastizität aus, sind -wie vergleichende Experimente an den dünnchaligen, jedoch in ihrer Struktur völlig verschiedenen *Argonauta*-Brutgehäusen belegen (Seilacher 1998)- möglicherweise

den Placenticeraten ähnliche Lochmuster zu erwarten. Jüngste Experimente durch King (2009), der ebenfalls Beißversuche an *Nautilus*-Gehäusen durchführte, erzielten jedoch wieder den Placenticeraten-Lochreihen verblüffend ähnliche Ergebnisse. Trotz der ambivalenten Experiment-Ergebnisse, die in beide Interpretationskonzepte eingebracht werden können, stützen folgende Argumente die Vorstellung der Napfschnecken-Entstehung:

- Umriss und Größe der Löcher entspricht dem im Inneren einer *Placenticeras*-Wohnkammer derselben Schichten (Pierre Shale) nachgewiesenen Napfschnecke (*Acmaea occidentalis*), die im Verband mit ihrer Liegemulde überliefert ist (Kase et al. 1998).
- Dieser Fund belegt zugleich die postmortale Besiedlung des leeren Ammonitengehäuses.
- Die mutmaßlichen Raspelspuren ähneln entsprechenden Nachweisen an Kreide-Ammoniten, die aus Japan beschrieben wurden (Kase et al. 1994).
- Einzelne Liegemulden sind auf der Placenticeraten-Schale als flache Depressionen erhalten geblieben ohne nachträglich einzubrechen (vergl. Seilacher 1998, S.98, Fig.5).
- Die Lochreihen auf beiden Seiten des von Kauffman & Kesling (1960) beschriebenen Gehäuses korrespondieren nicht exakt miteinander, sondern zeigen zwischen den beiden vermeintlichen Kiefern gegeneinander verdrehte Angriffssachsen.
- Teilweise treten nur einzelne Lochreihen auf, die mutmaßlich durch die relative Lage des driftenden Gehäuses bestimmt wird.
- Das Fehlen der Wohnkammern erklärt sich durch die Erhaltung der Ammoniten in Kalkkonkretionen, die häufig nur den Phragmokon umschließen, wodurch die überstehende Wohnkammer bei der Kompaktion der tonigen Sedimente abgequetscht wird.

Fossilnachweise von Liegemulden unterschiedliche Frästiefe durch mutmaßliche Napfschnecken, die nicht durch Kompaktionsvorgänge implodiert sind, haben Keupp & Richter (2010) bei Jura- und Kreideammoniten Madagaskars (*Kranaosphinctes*, *Eupachydiscus*) vorgestellt (Abb. 39, 40). Sie sind dort auf die Wohnkammer-Abschnitte konzentriert und werden durch ein positives Relief auf den Steinkernen als rundliche bis ovale Wülste, deren maximale Erhebung (bis 5 mm) von der Schalendicke des Ammoniten bestimmt wird. Je nach vorausgegangener Weidedauer erscheinen die ursprünglichen Schalenauskoklungen bei dem hier wiedergegebenen *Kranaosphinctes* als flache, etwas dunkler gefärbte Anliegefläche oder als mehr oder weniger warzenartige Erhebungen. Einzelne Liegemulden im gekammerten Gehäuseabschnitt scheinen -wie die Kammerfüllung mit Sediment belegt- an vorausgegangene, mechanische Beschädigungen des Gehäuses gebunden zu sein.

Das Auftreten der Placenticeraten-Lochreihen fast ausschließlich im gekammerten Gehäuseabschnitt, dessen Innenräume durch die Napfschnecken nur in Ausnahmefällen -nach äußerer Beschädigung der Kammern- besiedelbar sind, die reihenartige Anordnung der Punkturen sowie die neuerlichen Beißexperimente mit künstlichen *Mosasaurus*-Kiefern und Nautiliden-Schalen durch Mapes & Chaffin (2003) sowie King (2009) räumen jedoch der klassischen Deutung von Kauffmann & Kesling (1960) wieder eine größere Wahrscheinlichkeit gegenüber der „Limpet home depression“-Vorstellung von Kase et al. (1998) und Seilacher (1998) ein.

Von karbonischen Nautiliden (cf. *Domatoceras*) und Goniatiten (*Gonioloboceras*) aus Ohio werden mehrfach Reihen von bis zu drei regelmäßig angeordneten Perforationen von 2 bis 20 mm Durchmesser beschrieben (Mapes & Hansen 1984; Sims et al. 1987; Hansen & Mapes 1990; Mapes et al. 1995). Sie werden auf Attacken des einzigen in denselben Schichten nachgewiesenen *cladodontiden* Hais *Symmorium reniforme*, der Längen zwischen 2,5 und 3 m erreichte, zurückgeführt. Die mutmaßlichen Bissmarken zeigen teilweise konzentrische, nach innen geschleppte Schalenfragmente an ihren Rändern und von den Perforationen ausstrahlende Bruchstrukturen. Auch wenn in einzelnen Fällen, bei denen die unterlagernden Septen nicht zerstört wurden, eher an diagenetische Ursachen gedacht werden kann, erscheinen die meisten bei den Autoren vorgestellten Punkturen als Bissmarken doch überzeugend.



Abb. 39: Steinkern von *Eupachydiscus* cf. *launayi* (Grossouvre) aus dem Unter-Campanium von Berere, Betsiboka-Region, Madagaskar mit Clustern von mutmaßlichen Napfschnecken-Auskolkungen der Wohnkammer-Innenseite (don. A.E. Richter). Ø 14 cm, SHK PA-31718.

Aus dem Mesozoikum (Dogger) sei auf drei weitere Beispiele eindeutiger Bissmarken verwiesen:

- 1990 bildet Martill ein flachgedrücktes *Kosmoceras* aus dem englischen Oxford Clay ab, dessen Mündungsrand einseitig abgeissen wurde. Die zerlappte Abbisskante lässt die Anordnung von kugeligen Pflasterzähnen erkennen, deren Konfiguration auf einen mutmaßlichen semionotiden Ganoidfisch, möglicherweise der Gattung *Lepidotes*, hinweist. Nahezu identische Bissmarken finden sich auch bei zahlreichen anderen Ammoniten des Mesozoikums, wie etwa den hier abgebildeten Vertretern von *Desmoceras* und *Cleonicerias* aus der Unter-Kreide (Unter-Alb) von NW-Madagaskar (Abb. 41). Kauffman (1972) bildet ähnlich girlandenförmige Bissmarken auch bei inoceramiden Muscheln aus der Oberkreide ab und führt sei auf Attacken des pygnodontiiden Haies *Ptychodus* zurück.

Hätte der Biss des Pflasterzahn-Fisches nicht an der Gehäusemündung angesetzt, sondern den Venter des Gehäuses überspannt, wie dies vor allem die durophagen Holocephalen praktiziert hatten (Kröger 2000), wären wegen des Gewölbeeffectes des Gehäuses keine einzelnen Zahnabdrücke entstanden, sondern hätten -wie Experimente mit simulierten Pflasterzahngebissen an rezenten *Nautilus*-Schalen zeigen (Keller 1977)- zu einem großflächigen Ausbruch einzelner Scherben geführt, die Kontur der ausgebrochenen Schalenpartie wäre völlig irregulär (Abb. 54, 55 links).

- Keupp (2000b) stellt ein *Leioceras* von Salzgitter/Niedersachsen vor, das offensichtlich zur Beute eines größeren, bisher unbekanntes Wirbeltieres wurde (Abb. 42). Der obere Teil der äußeren Gehäusewindung ist weggebrochen, auf der rechten Flanke der Wohnkammer sind drei Paare jeweils etwas schräg zueinander stehender, ovaler Löcher, deren Randbegrenzung unregelmäßig ausgebrochen erscheint.

Möglicherweise deuten die erkennbaren Beschädigungen des Gehäuses auf das Einwirken eines Greifknackgebisses hin, wie es für verschiedene Semionotiformes und Pygnodontiformes charakteristisch ist, wobei das Lochmuster auf ein mehrmaliges Nachgreifen mit den konischen Vorderzähnen zurückgehen könnte (Fangbiss), während der Verlust der halben Außenwindung dem eigentlichen flächigen Aufknacken entspräche.



Abb. 40: Steinkern eines makroconchen *Kranaosphinctes mahabokensis* Collignon von Ampananira NW Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald) mit blasenartigen Ausfüllungen mutmaßlicher Napfschnecken-Liegemulden. Ø 33 cm, SHK PA-15161. Unten: Die Ausschnitt-Vergrößerungen zeigen deutlich die unterschiedliche Fraßtiefe der Marken.



Abb. 41: Die regenerierten Mundsäum-Verletzungen zeichnen die Anordnung von pygnodontiden Zähnen semionotider Fische nach. Oben: *Desmoceras latidorsatum* Michelin: PA-15197, Ø 4,7 cm (links), PA-24495 (Mitte), Ø 3,5 cm, mit mehrfachen, jeweils ausgeheilten Pygnodontiden-Attacken und PA-15355, Ø 5,2 cm (rechts). Unten: Der eindeutigen Semionotiden-Attacke bei dem *Cleoniceras besairiei* Collignon geht eine weitere Fischattacke, die jedoch ohne erkennbare Zahnkonfiguration einen flächigen, breit U-förmigen Ausbiss verursacht hatte, voraus. Ø. 14,5 cm cm, SHK 15546. Alle aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar (don. L. Berwald).

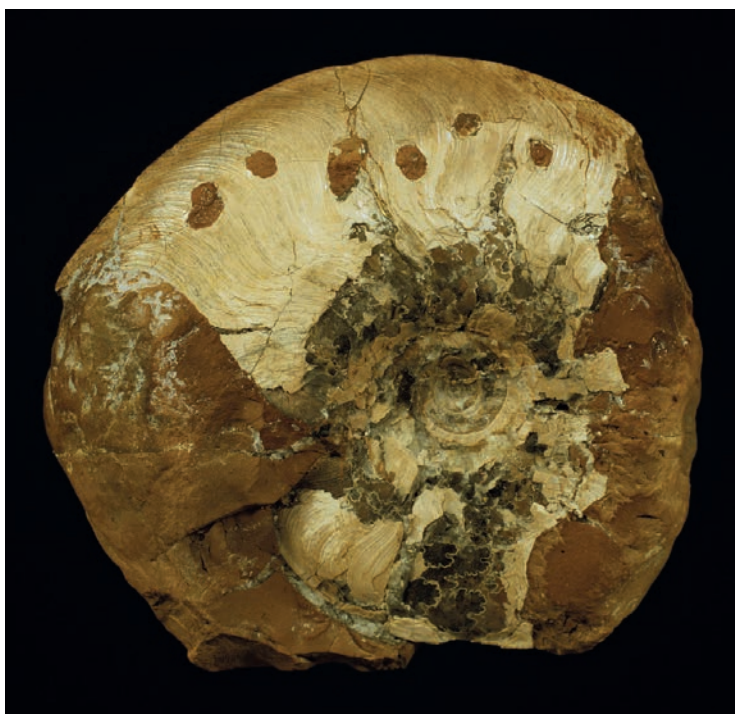


Abb. 42: *Leioceras opalinum* (Reinecke) aus dem Unter-Aalenium von Haverlahwiese bei Salzgitter, Niedersachsen (leg. H.-J. Lierl) mit mutmaßlich letalen Bissmarken eines semionotiden Fisches. Ø 6,7 cm, SHK PA-9640 (aus Keupp 2000b).

Der unmittelbare Nachweis von zwei vollständigen Laevaptychen-Paaren im Verdauungstrakt eines ca. 85 cm großen *Gyrodus* aus dem Solnhofener Plattenkalk (Keupp 2000b) macht ein solches Szenario ebenso vorstellbar, wie Funde von mehreren Zentimeter großen, auf größere Fische zurückführbare Koprolithen aus den Oberjura-Plattenkalken, die unverdaute Aptychen enthalten (Abb. 24).

- Aus dem Ober-Bajocium der Oberpfalz beschreibt Richter (2009a, b) *Oxycerites* mit charakteristischen hufeisenförmigen Bissmarken, die beidseitig erkennbar sind (Abb. 43). Das Fehlen von Regenerationsphänomenen weist die Attacken jeweils als tödlich aus. Die hufeisenförmige Konfiguration, bei der einzelne Zahnmarken unterscheidbar sind, führt Richter (2009a, b) unterstützt durch Experimente mit Gebissen der rezenten Goldbrasse (*Sparus auratus* L.) auf pygnodontide Fische zurück.

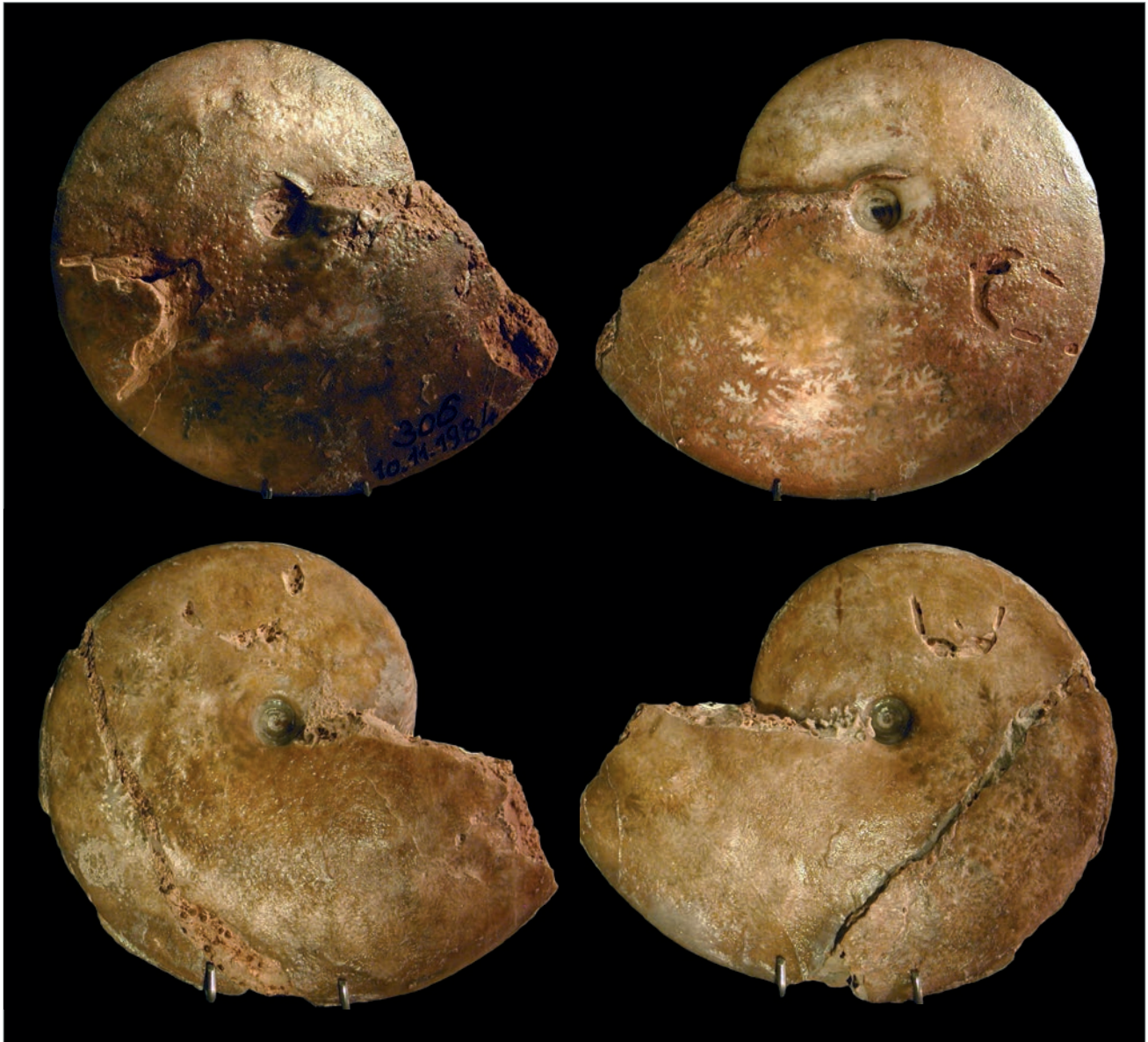


Abb. 43: Zwei *Oxycerites* sp. aus dem Ober-Bajocium von Sengenthal bzw. dem ICE-Tunnel bei Kinding in der Oberpfalz (Smlg. A. + C. Neumann, Nürnberg Nr. 306 und 627, Fotos R. Walter) mit letalen, beidseitig erkennbaren Bissverletzungen durch pygnodontide Fische (vergl. Richter 2009a, b).

Neben den Beispielen, deren Natur als Bissmarken einen mehr oder weniger hohen Wahrscheinlichkeitsgrad hat, gibt es auch ähnlich aussehende Strukturen, die auf postmortale Ursachen zurückgehen. Sie wurden zum Teil als „Pseudobissmarken“ beschrieben.

- So konnte z.B. Seilacher (1966) für regelmäßig angeordnete, dem Außenrand subparallel verlaufende Lochreihen auf Ceratiten-Steinkernen des Germanischen Muschelkalks die

taphonomische Ursache nachweisen. Sie brachen im Zuge der Sedimentkompaktion aufgrund einer unvollständigen Sedimentfüllung des Phragmokons zwischen den Septen, bevorzugt zwischen den Loben-Ausbuchtungen ein.

- In ähnlicher Weise interpretiert Keupp (1991) ovale Löcher bei einem Pyritsteinkern einer *Dorsetensia* aus dem Mittleren Dogger von Niedersachsen als Implosionsstrukturen im Zusammenhang mit der Sedimentation und Kompaktion (Abb. 44). Die Lochmarken verlaufen bei diesem Stück beidseitig parallel zum Außenrand des Gehäuses entlang der gesamten Phragmokon-Windung und sind jeweils zwischen den Septen positioniert, so dass ihre Abstände regelmäßig erscheinen.

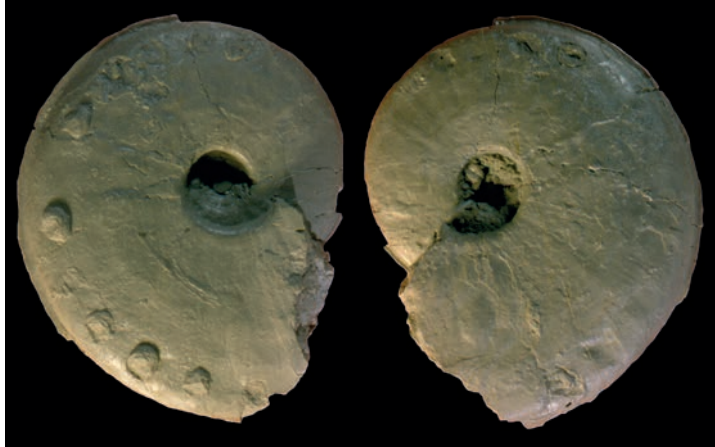
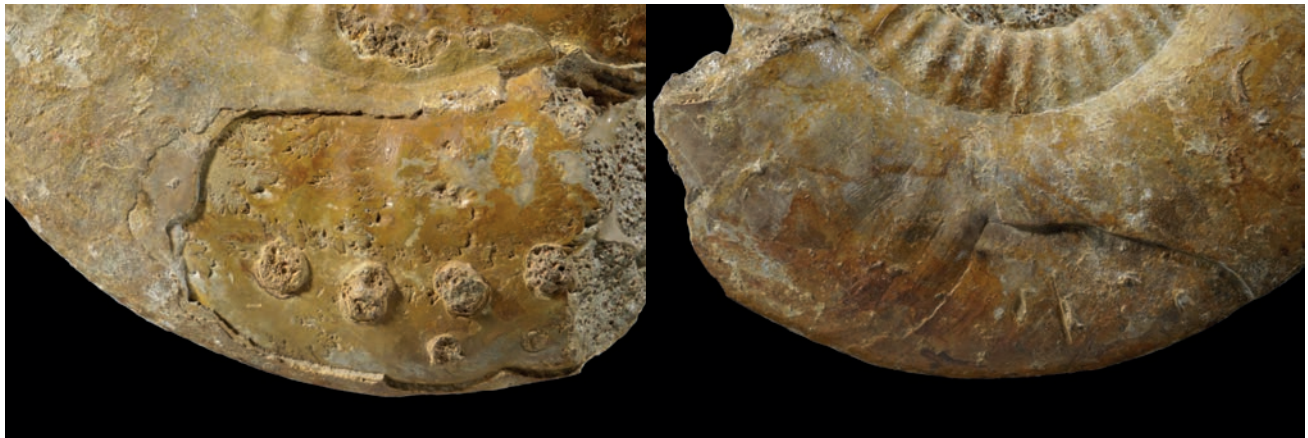


Abb. 44 (links): Abguss eines pyritisierten Phragmokons von *Dorsetensia liostraca* (Buckman) von Warzen an der Leine (Original: Geol.-Paläont. Inst. Universität Clausthal-Zellerfeld) mit einer Reihe von Implosionsstrukturen, die jeweils zwischen den Kammerscheidewänden eingebrochen sind. Ø 13,3 cm, Abguss SHK PA-6637 (aus Keupp 1991).

Abb. 45 (unten): *Parkinsonia neuffensis* (Opper) aus dem Ober-Bajocium von Bayeux, Frankreich (leg. E. Berndt) mit einer Doppelreihe mutmaßlich durch Kompaktion des Sediments ausgelöster -also post mortaler- Implosionsstrukturen (links). Rechts: Die auf der gegenüber liegenden Flanke auftretende Gehäusequetschung mit eingedrückter Schalenpartie, welche durch regenerativ unterfangendes Schalenmaterial in dieser Position stabilisiert wurde, ist eindeutig zu Lebzeiten erfolgt, jedoch völlig unabhängig von den „Pseudobissmarken“ (aus Keupp 1991). Ø 19,3 cm, SHK PA-1000.



Ein weiterer Fall bleibt in seiner kausalen Interpretation spekulativ (Abb. 45). Auf der rechten Flanke der makroconchen *Parkinsonia neuffensis* (Mittel-Jura von Bayeux/Frankreich), deren Wohnkammer nicht erhalten ist, treten zwei kurze, subparallel zum Außenrand angelegte Reihen aus vier bzw. zwei breitovalen, 8-10 mm großen Perforationen auf. Sie sind im regelmäßigen Abstand von 15 mm angeordnet. Auf den ersten Blick erinnern die Strukturen an eine Bissmarke. Jedoch existiert im Jura kein passender Prädator, der eine vergleichbare „Zahnanordnung“ aufweist. Der Eindruck einer Quetsch-Verletzung wird durch eine regenerierte Beschädigung der gegenüber liegenden, linken Gehäuseflanke verstärkt. Im Zuge dieser Verletzung wurde eine größere Schalenpartie eingedrückt und regenerativ durch unterfangendes Schalenmaterial wieder fixiert. Allein die Tatsache, dass die Perforationen auf der rechten Phragmokonflanke keinerlei Regenerationsphänomene zeigen, belegt die Unabhängigkeit der beiden Phänomene. Keupp (1991) hat daher auch für dieses Beispiel den Charakter als sekundäre Implosionsstruktur wahrscheinlich gemacht, die zwischen den Lateralloben -analog der eben geschilderten *Dorsetensia*- im druckanfälligesten Abschnitt eingebrochen sind. Interessanterweise zeigen die dort auftretenden Löcher ähnlich wie die Perforationen bei *Placenticeras* einen nach innen geschleppten Kranz von Schalenresten.

## II Typische Fischattacken (ohne spezifische Bissmarken)

Das erste Auftreten kiefertragender Fische fällt in das Silur. Von den marinen Vertretern der Panzerfische (Placodermi), die infolge ausgedehnter Hautverknöcherungen überwiegend plumpe, am Boden lebende Formen hervorbracht haben, sind lediglich innerhalb der fortschrittlicheren Arthrodiren, die durch eine verbesserte Gelenkung des Nackens ihren Kiefer weit nach vorne strecken konnten (Caroll 1993), einzelne räuberische Arten entwickelt worden. So könnten beispielsweise die auf das Devon beschränkten Vertreter *Coccosteus*, oder der über 2 m lange *Dunkleosteus* aufgrund ihrer kräftigen Kiefer durchaus in der Lage gewesen sein, hartschalige Beute zu machen.

Wesentlich größere Bedeutung als mögliche Prädatoren ektocochliater Cephalopoden erlangten jedoch die echten Fische, die in den verschiedenen Großgruppen der Knorpel- und Knochenfische (Chondrichthyes und Osteichthyes) seit dem Silur mehrfach konvergent Formen entwickelt haben, die sich mit Hilfe einer kräftigen, pflasterartigen Bezahnung an hartschalige Nahrung (durophag) angepasst haben. Dabei wird deutlich, dass in den verschiedenen Epochen der Erdgeschichte jeweils unterschiedliche Gruppen dominant waren. Im Paläozoikum stellten vor allem verschiedene Vertreter der Chondrichthyes typische Schalenknacker, im frühen Mesozoikum gesellen sich mit *Colobodus* ursprünglich organisierte Knochenfische aus der Gruppe der Chondrostei hinzu. Im späteren Mesozoikum (Jura/Kreide) beherrschen die Ganoidfische (Holostei) diese Nische, während im Känozoikum neben den Rochenartigen vor allem echte Knochenfische (Teleostei) in den Vordergrund rücken. Die nachfolgende Tabelle stellt einige wichtige durodonte Vertreter zusammen, die als potentielle Prädatoren ektocochliater Cephalopoden in Frage kommen können (Systematik in Anlehnung an Müller 1985 und Frickhinger 1991):

Klasse Chondrichthyes (seit Mittel-Devon):

Unter-Klasse Subterbranchialia, Überordnung Holocephali:

Ordnung Bradyodonti mit den Cochliodontidae (Ober-Devon-Perm)

Ordnung Chimaeriformes (seit Unter-Jura)

Unter-Klasse Elasmobranchii:

Ordnung Petalodontiformes (Karbon-Perm)

Überordnung Euselachii (seit Ober-Devon):

Ordnung Ctenacanthiformes mit den Hybodontoida (Ober-Devon-Alttertiär)

Überordnung Neoselachii (seit Unter-Jura)

Ordnung Galeiformes mit den Heterodontoidea (seit Ober-Jura)

Ordnung Rajiformes (seit Unter-Jura):

Rhinobatoidei (seit Unter-Jura)

Rajoidei (seit Ober-Kreide)

Myliobatoidei (seit Kreide)

Klasse Osteichthyes (seit Ober-Silur):

Unter-Klasse Actinopterygii (seit Devon)

Überordnung Chondrostei (seit Mittel-Devon):

Ordnung Perleidiformes (Trias)

Überordnung Neopterygii (=Holostei) (seit Ober-Perm):

Abteilung Halecostomi

Ordnung Semionotiformes (Ober-Perm-Ober-Kreide)

Ordnung Pygnodontiformes (Ober-Trias-Alttertiär)

Ordnung Macrosemiformes (Mittel-Trias-Ober-Kreide)

Überordnung Teleostei (seit Unter-Trias):

Ordnung Perciformes (seit Ober-Kreide):

Percioidei mit den Sparidae (Meerbrassen):

Labroidei (Lippfische und Papageifische: seit Alttertiär)

Ordnung Tetraodontiformes (seit Ober-Kreide)

Balistoidei (Drückerfische: seit Ober-Kreide)

Die jeweilige Körpergestalt der durophagen Fische steuert deren grundsätzliche Beweglichkeit und mit ihr das spezifische Angriffsverhalten gegenüber der Beute. Neben den Haien mit spitz-konischen Hauptzähnen, die wir exemplarisch als mutmaßliche Prädatoren jungpaläozoischer Nautiliden und Goniatiten kennen gelernt hatten (s.o.), treten im Mesozoikum zum einen die Holocephalen in den Vordergrund, die rochenartig ventro-dorsal abgeplattet sind (= depressiform) und analog den modernen Rochen eine benthische Lebensweise hatten. Ihre breiten, ventral gelegenen Mundöffnungen hatte ein Gebiss, das ausschließlich aus gerundeten bis leistenförmigen Zähnen bestand. Ein differenziertes Manövrieren, in dem etwa die attackierten Cephalopoden von der Mündung her angegriffen werden könnten, ist bei dieser Gruppe aus anatomischen Gründen kaum möglich.

Dagegen war Beweglichkeit und das Ergreifen der Beuteobjekte bei den im Mesozoikum dominierenden durophagen Holostiern (Knochenganoid-Fische: Semionotiformes und Pygnodontiformes), die mit ihren schmalen, lateral abgeflachten Körpern eine nektonische Lebensweise hatten, sehr viel gewandter. Spitze Fangzähne in der vorderen Maulregion ermöglichten ein differenziertes Zugreifen ihrer Beute. Sie pickten wohl bevorzugt Schalentiere vom Meeresboden (Thies 1984). Manche hatten in den Schelfgewässern wohl auch eine ähnliche Nische inne, wie sie die echten Knochenfische (Perciformes und Tetraodontiformes) seit der ausgehenden Kreidezeit mit den Lipp- und Drückerfischen realisieren, die häufig den modernen *Nautilus* attackieren (Saunders et al. 1987).

Bei mutmaßlichen Fischattacken können wir aufgrund der unterschiedlichen Beweglichkeit der Prädatoren - unabhängig davon, ob der Angriff erfolgreich war oder nicht- zwei Grundtypen unterscheiden:

#### A: Attacken entlang des Mundsaums

Bei fossilen Nautiliden finden sich seit dem Mesozoikum bevorzugt vom Venter auf die Flanken übergreifend große Schalenausbrüche, deren unregelmäßig gezackter Bruchrand schräg zu den Anwachslineien verläuft (Abb. 27). Verletzungen gleicher Gestalt und Position werden bei modernen Nautiliden überwiegend durch durophage Teleostier verursacht. Für die mesozoischen Pendanten, bei denen vor allem die Holostier diese Prädatationsnische innehatten, können wir daher auf eine analoge Ursache schließen.

Bei den Ammonoideen findet sich eine Vielzahl von einfachen, unspezifischen Mundrandverletzungen, deren Verursacher kaum mehr identifizierbar sind. Jedoch kommen bei verschiedenen Ammonoideen-Taxa teilweise in ihrer Gestalt und ihrer Position am Gehäuse immer wiederkehrende, charakteristische Verletzungstypen vor, deren Anlage und Bruchkanten-Konfiguration typischen Fisch-Bissen des heutigen *Nautilus* ähneln und deshalb in diese Kategorie gestellt werden. Es handelt sich meist um breit U-förmige bis stumpf V-förmige Schalenausbrüche, die bis zu 100° vom Mundrand aus in die Wohnkammer hinein vordringen können. Ihre Anlage ist diagonal bis senkrecht zu den Anwachslineien des Gehäuses. Kröger (2000) ordnete solche Verletzungen seinem „*typus stupidus*“ zu.

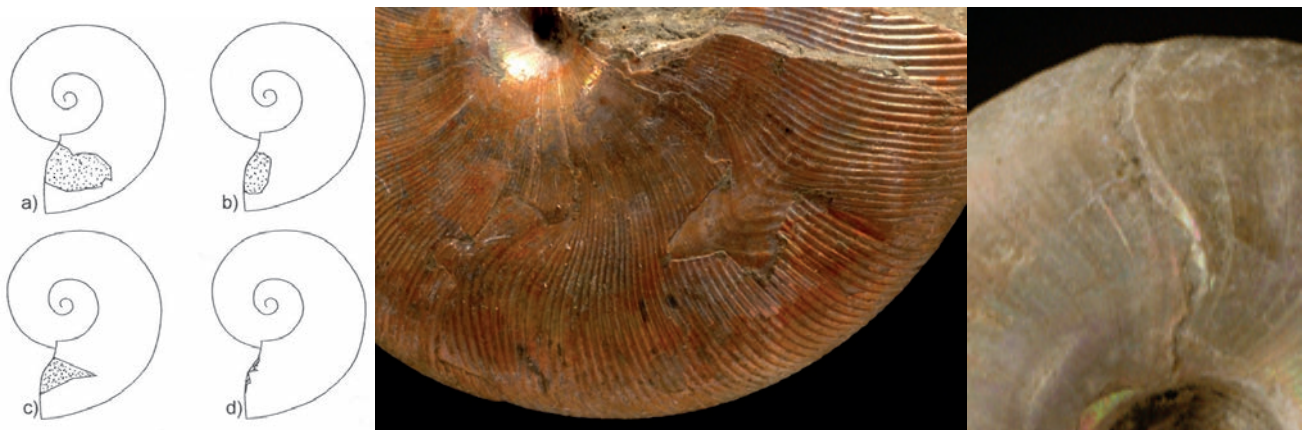


Abb. 46: Links: Skizze der Einteilung einfacher Mundsaum-Verletzungen bei Ammoniten nach ihrer Gestalt aus Kröger (2000: Abb.13): a+b: *typus stupidus*, c: *typus acutus*, d: *typus parvus*. Mitte: *Euphylloceras velledae* (Michelin) aus dem Unter-Albium von Ambatolafia/Madagaskar mit zwei regenerierten Verletzungen des *typus stupidus* bzw. *acutus* (Ø 8,7 cm cm, SHK PA-25751). Rechts: unspezifische, annähernd parallel zu den Anwachslineien verlaufende Verletzung des *typus parvus* bei *Desmoceras latidorsatum* Michelin desselben Fundortes (Ø 4,2 cm cm, SHK PA-15200).

Einige gruppenspezifische Varianten dieses Verletzungstyps, deren charakteristische Ausprägung teils durch spezielle Angriffsstrategien der Prädatoren, teils aber auch durch spezifische Gehäuseeigenschaften und Lebensweisen der attackierten Ammonoideen kontrolliert werden, seien hier vorgestellt:

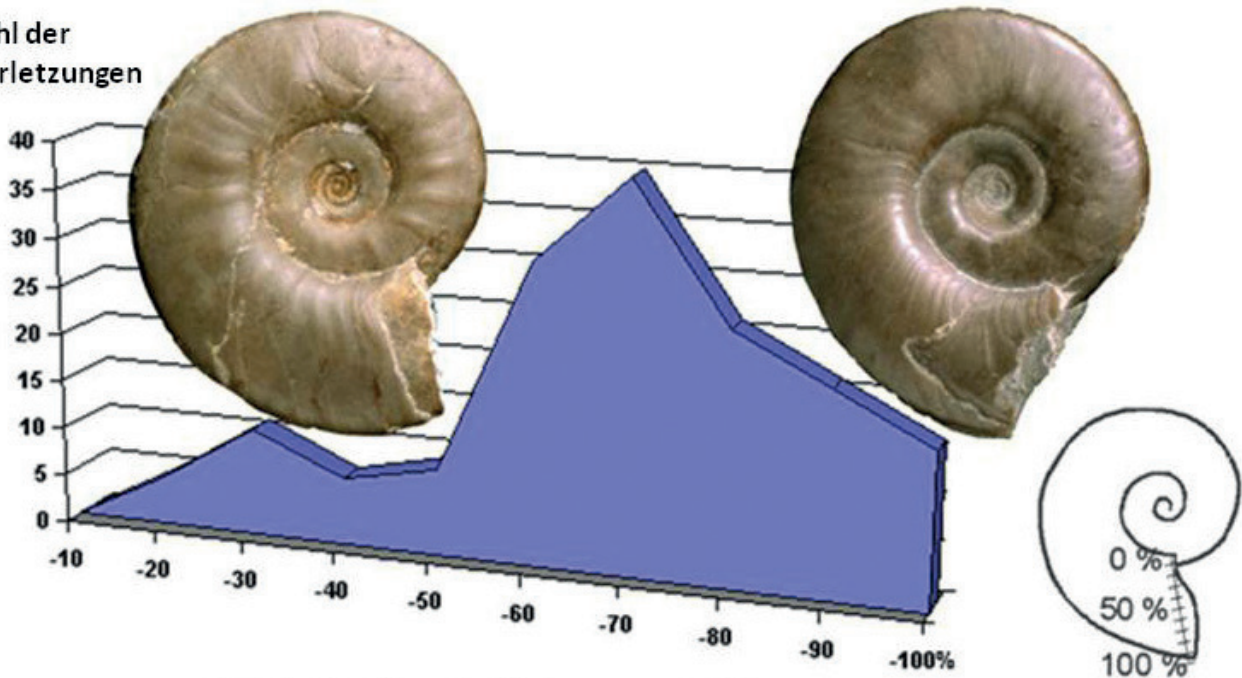
- Bei der dickschaligen, glatten und weitnabeligen Ceratitiden-Gattung *Dieneroceras* aus der Unter-Trias von Crittenden Springs, Nevada/USA, treten zwei in ihrer Konfiguration und Vorzugsposition am Gehäuse unterschiedliche Mundsaum-Verletzungen auf (Abb. 47, 48). Die dominierenden Schalenverletzungen sind unregelmäßige, subparallel bis schräg zu den Anwachslineien verlaufende Mundrandausbrüche, die den typischen Fischbissen bei rezenten Nautiliden sehr ähnlich sind. Sie betreffen meist die gesamte Flanke und greifen auf die Ventralseite über. Ihre maximale aborale Reichweite (vergl. auch Abb. 49), die meist nur 15-20° hinter die interimistische Mündung reicht, erreichen sie im äußeren Flankendrittel (bei 70% der Windungshöhe). Daneben finden sich untergeordnet schmalere Verletzungen, die bevorzugt im inneren Flankendrittel der Mündung ansetzen und bis zu 60° nach hinten reichen. Sie sind in der Graphik der Abb. 48 für den untergeordneten Peak bei 30-40 % der Windungshöhe verantwortlich. Die jeweils klare Vorzugskonfiguration und Vorzugsposition der beiden Verletzungstypen, sprechen für Attacken von zwei unterschiedlichen Prädatoren. Während der überwiegend auftretende Verletzungstyp aufgrund der Analogie zum modernen *Nautilus* auf eine bevorzugte Predationsaktivität durch eine durophage Fischart hinweist, bleibt die Urhebererschaft des charakteristischen, schmal V-förmigen Verletzungstyps, der keineswegs auf Ammoniten der Unter-Trias beschränkt ist, sondern auch bei Jura- und Kreide-Ammoniten vorkommt, spekulativ.



Abb. 47: Die unterschiedlichen Positionen regenerierter Mundsaum-Verletzungen lassen auf unterschiedliche Prädatoren schließen. So befinden sich die meisten Attacken in der frühen Trias im äußeren Flankendrittel (links, Mitte), ein untergeordnetes Maximum nahe der Nebelkante (rechts, vergl. auch Abb. 48,50). Links: *Dieneroceras spathi* Kummel & Steele aus dem Ober-Skythium von Crittenden Springs, Nevada (leg. R. Mapes), Ø 3,1 cm, SHK PA-10871. Mitte: *Gymnites* sp. aus dem Anisium von Epidauros, Griechenland (leg. R. Veit), Ø 6,6 cm, SHK PA-7720. Rechts: *Dieneroceras spathi* Kummel & Steele, aus dem Ober-Skythium von Crittenden Springs, Nevada (leg. R. Mapes), Ø 3,3 cm, SHK PA-10417.

Noch deutlicher wird die mögliche Heterogenität von Prädatoren in einem Flachwasser-Biotop, wenn wir das Verteilungsbild von Schalenverletzungen bei den Unter-Trias Gattungen *Xenoceltites* und *Svalbardiceras* von Spitzbergen betrachten (Abb. 50), deren glattschalige, weitnabelige Gehäuse einen ähnlichen Typ repräsentieren wie die *Dieneroceras*. Bei den dort auftretenden Mundrandverletzungen, resultiert eine annähernd gleichwertige dreigipfelige Verteilung der Vorzugsposition entlang des Mundrandes. Jedem der drei Vorzugspositionen lässt sich auch wieder ein jeweils eigenständiger Verletzungstyp zuordnen. Der Hauptpeak im äußeren Flankendrittel (60-70 % der Windungshöhe) entspricht unseren typischen Fischbissen, die in gleicher Konfiguration auch bei *Dieneroceras* auftreten. Auch der prominente zweite Peak im inneren Flankendrittel bei etwa 30 % der Windungshöhe wird wieder durch schmale, weit nach hinten reichende Verletzungen gestellt, deren Verursacher unbekannt ist. Der dritte Peak nahe dem Venter (bei 90 % der Windungshöhe wird durch kleine, zum Teil V-förmige Scharten hervorgerufen und könnte möglicherweise auf die Tätigkeit anderer Cephalopoden hindeuten. Die Spitzbergen-Fauna hatte offensichtlich mit einem breiteren Spektrum möglicher Feinde zu kämpfen.

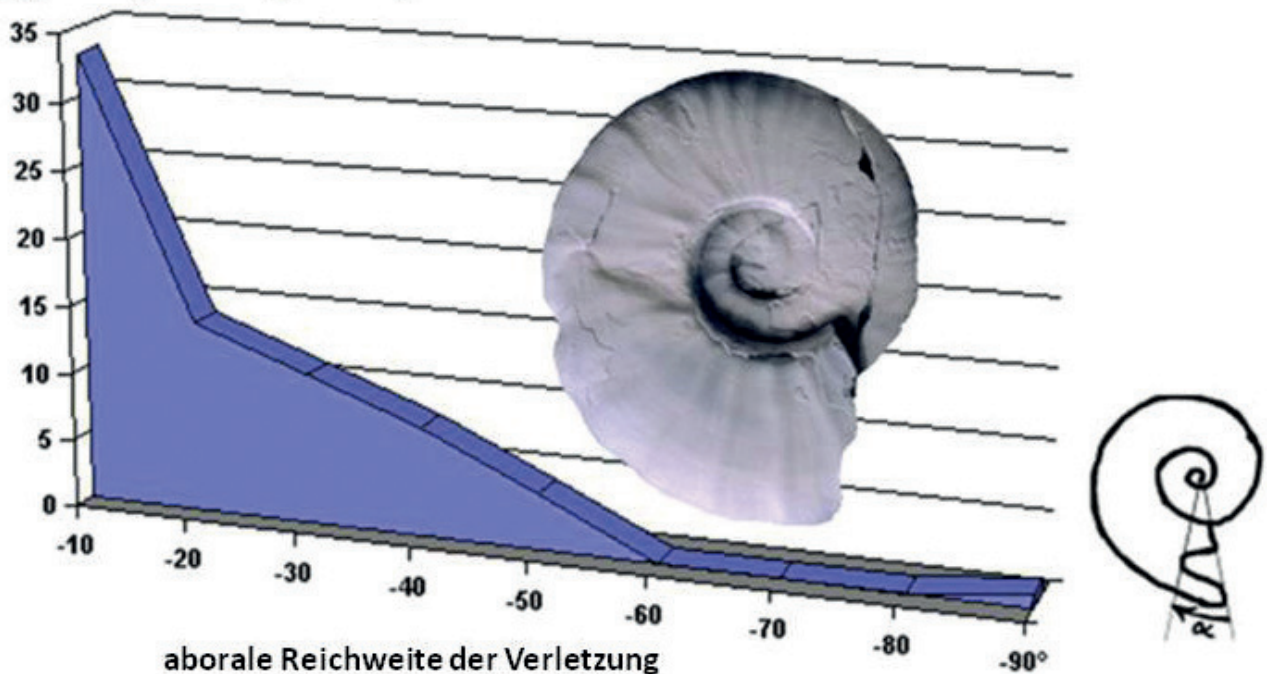
Zahl der Verletzungen



Relative Position der Verletzung am Gehäuse

Abb. 48: Die Position von 148 (regenerierten) Mundsaumverletzungen bei *Dieneroceras spathi* Kummel & Steele und *D. knechti* (Hyatt & Smith) aus der Unter-Trias von Crittenden Springs, Nevada/USA, zeigt ein klares Maximum bei 70°, das den typischen, breit U-förmigen Fischbissen im äußeren Flankendrittel zugeordnet ist, während die bei 30° positionierten Ausbrüche den Attacken des untergeordneten Maximums V-förmiger Bissverletzungen angehören.

Zahl der Mundrandverletzungen  
(typus stupidus Kröger 2000)



aborale Reichweite der Verletzung

Abb. 49: Aborale Reichweite von 60 (als forma *substructa* regenerierten) Mundsaumverletzungen des „typus stupidus“ (Kröger 2000) bei *Svalbardiceras* sp. und *Xenoceltites* sp. aus der Unter-Trias von Spitzbergen (coll. W. Weitschat). Das Maximum (bis 20°) korreliert mit den charakteristischen Verletzungskonfigurationen des mittleren und rechten Maximums in dem Graph der Abb. 50, während die bis 50° (in einem Ausnahmefall bis 85°) zurückreichenden Verletzungen dem V-förmigen Typus im inneren Flankendrittel (linkes Maximum) entsprechen.

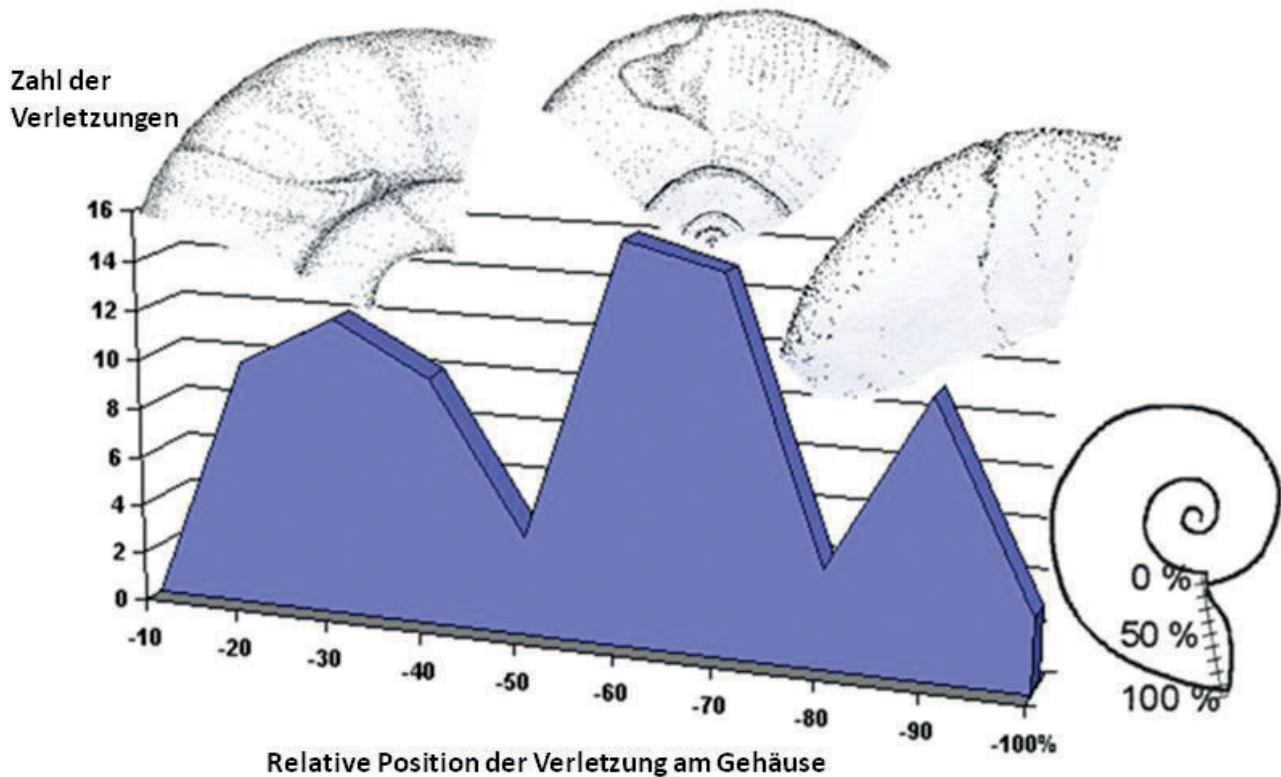


Abb. 50: Position von 22+70 (als forma *substructa* regenerierten) Mundsaumverletzungen bei *Svalbardiceras* sp. und *Xenoceltites* sp. aus der Unter-Trias von Spitzbergen (leg. W.Weitschat) in Relation zur Windungshöhe. Die dreigipfelige Verteilung korreliert mit jeweils charakteristischen Verletzungskonfigurationen, die auch durch unterschiedliche aborale Reichweiten gekennzeichnet sind (Abb. 49), und lässt auf drei unterschiedliche Typen von Prädatoren schließen.

- Im Gegensatz zu den relativ kleinflächigen Schalenausbrüchen der dickschaligen, epikontinental lebenden Vertreter der Unter-Trias (durchschnittliche Dicke der Schale im Verhältnis zum Gehäusedurchmesser bei *Dinerocheras spathi*: 1,5 %, bei *Svalbardiceras spitzbergense*: 1,2 %) wirken sich Fischattacken bei dünnchaligen Arten, die den pelagischen Lebensraum bevorzugen, durch das Ausbrechen relativ großer Schalenfragmente oft sehr viel dramatischer aus. Die hier abgebildeten Vertreter von *Lytoceras* (Unter-Kreide) und *Phylloceras plicatum* (Ober-Jura: Dicke der Schale im Verhältnis zum Gehäusedurchmesser 0,31 %), die in Analogie zu den heutigen Nautiliden bevorzugt ventral bis ventrolateral attackiert wurden, veranschaulichen dieses Phänomen (Abb. 51).



Abb. 51: Dünnchalige Taxa neigen eher zu großflächigen Schalenausbrüchen bei Fischattacken als dickschalige. Links: *Lytoceras subsequens* Karakasch aus dem Hauterivium von Tamri, Marokko (leg. K. Wiedenroth), Ø 12,3 cm, SHK PA-30837. Rechts: *Phylloceras plicatum* Neumayr aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald), Breite 4,5 cm, PA-12510.

- Die eher nektonisch lebenden sichelrippigen Harpoceraten und Hildoceraten des Ober-Lias von Altdorf bei Nürnberg zeigen eine klare Dominanz von großflächigen, U-förmigen Mundrandverletzungen im äußeren Flankendrittel (70 % der Windungshöhe), die -ähnlich dem beschriebenen Hauptprädatoren der Dieneroceraten- auf jeweils vergleichbare Einwirkung eines Fischtaxons zurückgeführt werden kann. Das wiederholte Auftreten und Regenerieren nahezu identischer Verletzungen an ein und demselben Ammonitengehäuse hat Keupp (1997b) dazu veranlasst, über die mögliche Ortstreue sowohl des Ammoniten, als auch seines potentiellen Prädatoren zu spekulieren. Die mit den Sichelrippern in derselben Thanatozönose vergesellschafteten spaltrippigen Dactylioceraten, für die eine eher bodennahe Lebensweise angenommen werden kann, zeigen grundsätzlich eine wesentlich vielfältigere Palette von Schalenverletzungen. Die bei ihnen auftretenden Mundsaum-Verletzungen in vergleichbarer Position im äußeren Flankendrittel sind in der Regel viel kleinflächiger und eher breit V-förmig. Sie lassen entweder auf die Einwirkung anderer Prädatoren und/oder den stabilisierenden Einfluss der Rippenskulptur auf das Bruchverhalten der Schale (s. u.) schließen (Keupp 1997b).



Abb. 52: Die Dominanz U- bis breit V-förmiger Mundrandverletzungen im äußeren Flankendrittel bei sichelrippigen Vertretern der Hildocerataceae [*Hildoceras* (*Hildaites*) sp.] aus dem Unter-Toarcium von Altdorf bei Nürnberg belegt für sie einen bevorzugten Prädatoren durch Fische. Links:  $\varnothing$  3,1 cm (don. R. Schmode), SHK PA-10208, Rechts:  $\varnothing$  5,1 cm, leg. S. Gräbenstein, SHK PA-7698.

- Der Einfluss der Rippen-Skulptur auf die Konfiguration mutmaßlicher Fischbisse wird beispielsweise bei Perisphinctiden des Ober-Jura von Sakaraha/SW-Madagaskar und des orthoconen Endoceratem *Anthoceras* deutlich (Abb. 53). Häufig gehen die Mundrandverletzungen vom gerundeten bis abgeplatteten Ventralbereich aus und setzen sich mehr oder weniger auffallend auf die Gehäuseflanken fort. Ihre aborale Begrenzung auf der Ventralseite verläuft dabei bevorzugt parallel zu den Spaltrippeln, die leicht gebogen über die Ventralseite hinwegsetzen (vergl. Kröger 2000: S. 31, Fig. 18). Die Berippung stabilisiert das Gehäuse und verhindert ein zu weites Ausbrechen der Schalen, in dem es die mechanisch wirkenden Kräfte ringförmig und parallel zur Gehäusemündung ablenkt. Dass die Berippung tatsächlich eine hemmende Auswirkung auf die Größe des Schalenausbruches vom „*Typus stupidus*“ (Kröger 2000) ausübt, wird durch Vergleiche der durchschnittlichen Verletzungstiefe, das heißt des von der Mündung nach hinten reichenden Schalenverlustes, bei unterschiedlich skulptierten Ammoniten-Taxa jeweils derselben Lokalitäten (Toarcium von Franken/Süddeutschland beziehungsweise

Callovium der Normandie: Kröger 2000) deutlich (Tabelle 2). Das Maß der aboralen Reichweite einer Mundrandverletzung kann in Winkelgraden angegeben werden (z.B.:  $90^\circ = \frac{1}{4}$  Windung):

Ammoniten-Gattung	Stratigraphie	Zahl der Verletzungen des „ <i>typus stupidus</i> “	Mittlere aborale Reichweite
Schwache Skulptur			
<i>Pseudolioceras</i>	Toarcium	36	25,6 °
<i>Harpoceras</i>	Toarcium	80	28,6 °
<i>Hildoceras</i>	Toarcium	65	29,1 °
Spaltrippen			
<i>Dactylioceras</i>	Toarcium	400	18,7 °

Ammoniten-Gattung	Stratigraphie	n = „ <i>typus stupidus</i> “	Mittlere aborale Reichweite
Schwache Skulptur			
<i>Hectioceras</i>	Callovium	48	15,8 °
Mittlere Skulptur			
<i>Quenstedtoceras</i>	Callovium	205	11,6°
<i>Kosmoceras</i>	Callovium	53	11 °
Spaltrippen:			
<i>Grossouvria</i>	Callovium	41	7,9 °

Tabelle 2: Unabhängig von der Wohnkammerlänge reichen regenerierte Mundrandverletzungen des *typus stupidus* sensu Kröger 2000 bei stärker skulptierten Ammonoideen-Taxa statistisch weniger weit nach hinten als bei Formen mit geringer Skulptur. Zwei Beispiele aus dem Unter-Toarcium von Franken und dem Ober-Callovium der Normandie (nach Kröger 2000).



Abb. 53: Drei Beispiele für die begrenzende Wirkung der Berippung bei Schalenausbrüchen: Links + Mitte: *Kranaosphinctes rabei* Collignon aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar (don. L. Berwald). Ø 3,8 bzw. 3 cm, SHK PA-13869 und PA-14088). Rechts: Analoge Begrenzung des Schalenausbruchs bei einem endoceratiden *Anthoceras buchi* (Lesnikova) von Dalarna, Schweden (Maßstab 10 mm). Aus Kröger 2011.

### B: Attacken, die den Venter des Gehäuses umfassen

War der angreifende Fisch deutlich größer als der Ammonit, konnte er dessen Gehäuse von oben her mit dem Gebiss umfassen und hinter der Mündung ein großflächiges Schalenstück aus dem Gehäuse ausbrechen. Roll (1935) führte ähnliche Verletzungen bei Taramelliceraten aus dem Oberjura auch auf die Tätigkeit scherentragender Krebse zurück, verkennt aber, dass mit Ausnahme von fortschrittlicheren Krabben ab der höheren Oberkreide (vergl. Radwanski 1996), im gesamten Mesozoikum keine dem heutigen Hummer vergleichbaren, hinreichend großen Krebse zur Verfügung standen, die in der Lage gewesen wären, erfolgreich das gesamte Ammonitengehäuse zu umfassen und aufzubrechen. Ammoniten mit brevidomen Gehäusen, deren Wohnkammerlänge etwa eine halbe Windung beträgt, hatten bei solchen Fisch-Angriffen deutlich geringere Überlebenschancen, da der Phragmokon leicht in Mitleidenschaft geriet, während bei longidomen Gehäusen derartige Attacken grundsätzlich die Wohnkammer betrafen. Longidome Ammoniten konnten dadurch öfter überleben

und die Verletzung regenerieren (Kröger 2000). Bei flach-scheibenförmigen Gehäusen konnten zudem die Fische leichter erfolgreich zupacken, als bei Gehäusen mit breiten, im Querschnitt runden bis breitovalen Windungen. Sphärocone Gehäuse sind zum einen stabiler gegen Kompression, da durch den Gewölbeeffect die einwirkende Kraft des Angreifers gleichmäßig abgelenkt wird. Zum anderen glitten insbesondere bei glattschaligen Gehäusen die Zähne der Angreifer leichter ab. Erwartungsgemäß finden sich deshalb im Jura letale Attacken dieser Art besonders häufig bei den flach-scheibenförmigen mesodomen Harpoceraten, Leioceraten und „Opelliden“ (z.B. *Neochetoceras*, *Taramelliceras* und *Glochiceras* in den Solnhofener Plattenkalken), während die gleichen Verletzungen bei den longidomen Perisphinctiden des Oberjura und der Unterkreide (vergl. z.B. Schweigert & Dietl 1999: Taf.12/1, Keupp 2008a, Frerichs 2008, Klompmaker et al. 2009) regeneriert werden konnten (Roll 1935, Keupp 1973, 2006, Schweigert 1997). Klompmaker et al. (2009) beschreiben ventrale Ausbrüche in der hinteren Wohnkammer-Region, die sie nur selten bei paläozoischen Ammonoideen (weniger als 1 Promill), häufiger bei mesozoischen Ammonoideen beobachtet haben. Sie interpretieren neben Fischen als mögliche Verursacher vor allem auch Coleoideen. Für das typische Regenerationsmuster flächiger Schalausbrüche hinter der Gehäusemündung hat Keupp (2006a) die forma aegra *fenestra* eingeführt.



Abb.54: Beispiele letaler Aufbrüche der Wohnkammer hinter der Gehäusemündung, deren Verursacher umstritten sind, möglicherweise zu mindest zum Teil auf pygnodontide Fische zurückgehen können. Oben links: *Pleuroceras solare* (Phillips), Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken (leg. J. Schobert), Ø 3,2 cm, SHK. MAn-2898 (aus Keupp 2008a). Oben Mitte: *Eleganticeras elegantulum* (Young & Bird) aus dem Unter-Toarcium von Grimmen/Mecklenburg-Vorpommern (leg. J. Ansorge), Ø 3,8 cm, Smlg. H.K. MAn-959. Oben rechts: *Oecotraustes* sp. aus dem Ober-Bajocium von Sengenthal, Oberpfalz (leg. W. Esberger), Ø 3 cm, SHK MAn-2962. Unten links: *Lingulaticeras solenoides* (Quenstedt) aus dem Unter-Tithon von Eichstätt-Blumberg (leg. P. Ernst), Ø 3,2 cm, Smlg. H.K. MAn-967 (aus Keupp 2008a). Unten rechts: Mehrfach zerschnittenes Gehäuse eines Perisphinctiden indet. aus dem Solnhofener Plattenkalk (Unter-Tithonium) von Eichstätt-Wintershof (leg. J. Schöpfel), Ø 6,3 cm, SHK MAn-4161.



Abb. 55: Insbesondere longidome Taxa konnten großflächigere Verletzungen im Ventralbereich hinter der Gehäusemündung regenerieren (→ forma *fenestra* Keupp 2006a). Links: *Ataxioceras hypselocyclum* (Fontannes) aus dem Unter-Kimmeridgium von Aulfingen/Württemberg (leg. V. Schlampp, Ø 6,8 cm, SHK PA-7296. Rechts: *Parkinsonia parkinsoni* (Sowerby) aus dem Ober-Bajocium von Sengenthal/Oberpfalz (leg. R. Mücke), Ø 2,7 cm, SHK PA-4202.

In Einzelfällen, kann auch die Bildung von mehr oder weniger verstreuten, scharfkantigen Schalenfragmenten im Solnhofener Plattenkalk, deren einzelnen Scherben in Form und Größensortierung keine Spezifika erkennen lassen, auf die Aktivität pygnodontider Fische zurückgeführt werden. Die überwiegende Einbettung dieser Fragmente in der instabilen „Gewölbt-Unten-Lage“ weist auf ihr Absinken aus der Wassersäule hin (Janicke 1967, Mehl 1978a).

### III Typische Cephalopoden-Attacken

Alle heutigen Cephalopoden leben carnivor als Jäger, Beutelauerer oder Aasfresser (Nixon 1987). Mit Hilfe ihres papageischnabelartigen Conchin-Kiefers, der durch ein komplexes System aus drei Mandibularmuskeln bewegt wird (Kear 1994, Tanabe & Fukuda 1999, Keupp et al. 1999), sind sie dabei vor allem zum Zerschneiden ihrer weichen Fleischnahrung befähigt. Bei den modernen Nautiliden weist eine Kalkauflage am Rostrum des Oberkiefers und entlang der Schneidekanten des Unterkiefers (Abb. 56) auf eine teilweise durophage Ernährung hin (besonders Krebse: Saunders & Ward 1987, Saunders et al. 1987, Ward 1987). Die Nautiliden sind durch ihre kalkige Verstärkung des Kiefers auch im Stande, ihren Artgenossen bei Auseinandersetzungen bzw. während des Kopulationsvorganges (Arnold 1985, Arnold et al. 1987) kräftige Mundrandverletzungen beizubringen (Haven 1972), die der Konfiguration der Kiefer entsprechend einen typisch triangularen Umriss zeigen (s. o.). Im Mesozoikum finden sich sogar stark verkalkte Nautiliden-Kiefer (Rhyncholithen = Oberkiefer, Conchorhynchen = Unterkiefer), die für einzelne Arten (z.B. *Germanonautilus* in der Trias) eine überwiegend hartschalige Ernährungsweise belegen (Klug 2001). Wir können daher davon ausgehen, dass in der erdgeschichtlichen Vergangenheit Nautiliden durchaus ernst zu nehmende Prädatoren anderer schalentragender Kopffüßer waren. Dies gilt insbesondere auch für das ältere Paläozoikum, wo trianguläre Mundrandverletzungen ein häufiges Phänomen bei orthoconen Nautiloideen-Gehäusen (Ansorge & Kopka 1994, Klug 2007, Kröger 2011) und bei devonischen Ammonoideen (Slotta et al. 2011) sind. So stellen beispielsweise bei einer Population (n= 8554) kleinwüchsiger Cheiloceraten (Ø 0,5 bis 1,5 cm) aus dem Ober-Devon Marokkos Mundsaumverletzungen des „*typus acutus*“ sensu Kröger (2000) etwa 1/3 aller (regenerierten) Verletzungen.

Die Ammonoideen sind dagegen durch ihre synapomorphe Umgestaltung ihres Kieferapparates gekennzeichnet, bei welcher sukzessive der Unterkiefer vergrößert und der Oberkiefer oft in der Größe reduziert wird. Dieser Trend führt schließlich bei den Aptychophora des Jura und der Kreide zum mutmaßlichen Funktionswechsel des Unterkiefers zum Deckel. Die meisten Ammonoideen tendierten somit zu einer zunehmend mikrophagen Ernährung. Ihre Kieferelemente waren mit Sicherheit nicht in der Lage, weder intra- noch interspezifisch größere Schalenverletzungen hervorzurufen. Eine

Ausnahme davon könnten die wenigen anptychophoren Taxa sein, die ihre einteiligen Unterkiefer analog den erwähnten Nautiliden durch Kalkeinlagerungen verstärkt hatten, wie etwa die mutmaßlich zu spezialisierten Lytoceraten der Oberkreide Japans gehörenden Rhynchptychen (Lehmann 1990, Tanabe & Landman 2002) und isolierte Ceratitiden-Kiefer aus der Mittel-Trias Sibiriens und Spitzbergens (Keupp 2000b). Typische spitz-dreieckige Mundrandverletzungen des „*typus acutus*“ (Kröger 2000) sind bei den mesozoischen Ammonoideen und fossilen Nautiloideen deshalb eher selten. Wir können wohl grundsätzlich davon ausgehen, dass Ammonoideen als Verursacher von Mundrandverletzungen keine größere Rolle gespielt haben.



Abb. 56: Die papageischnabelförmigen Kiefer der Cephalopoden können typisch dreieckige Bissmarken verursachen, insbesondere wenn sie durch Kalkeinlagerungen verstärkt sind. Beim modernen *Nautilus pompilius* L. werden die Beißkanten von Ober- und Unterkiefer mit Kalkauflagen verstärkt, so dass er in der Lage ist, hartschalige Beute (i.w. Krebse) zu machen, aber auch im Zuge von Rivalitätskämpfen und während der Kopulation den Artgenossen Mundrandverletzungen beizubringen. Länge der Kieferelemente 2 cm.



Abb. 57: Insbesondere im Mesozoikum hatten einige durophage Nautiliden kräftig verkalkte Kieferelemente, deren spitz-dreieckige Konfiguration markante Bissmarken hinterlassen konnten. Links und Mitte: Verkalkter Oberkiefer (Rhyncholith) eines Nautiliden, Ober-Trias von Bihati/SW-Timor, Länge 23 mm, SHK MN-27. Rechts: Rhyncholith aus dem Ober-Jura von Villerville, Normandie, Länge 40 mm, SHK MN-32.



Abb. 58: Die Oberkieferelemente der modernen Coleoideen sind durch ihr sehr prominentes Rostrum charakterisiert (vergl. z.B. Xavier & Chérel 2009). Links: Rezipienter Oberkiefer eines noch nicht ausgewachsenen *Architeuthis* aus dem Mageninhalt eines Pottwals, der vor Madeira gefangen wurde (leg. F. Helmdach, 1974), Länge 6,5 cm. Rechts: Oberkiefer eines Coleoideen ähnlicher Größenordnung aus der Ober-Kreide (Campanium) von Nakawaga, Japan: Holotyp zu *Yezoteuthis giganteus* Tanabe et al. 2006, Länge 9,7 cm. (Foto mit freundlicher Genehmigung K. Tanabe).



Abb. 59: Die papageischnabelförmigen Kiefer von Cephalopoden verursachen typisch trigonale Ausbisse des Mundsaumes. Links: Limonitisierter Pyritsteinkern eines *Cheiloceras* aus dem Ober-Devon von Nehden/Sauerland, Ø 1,9 cm, SHK PA-13012. Mitte: *Kranaosphinctes rabei* Collignon aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 1,8 cm, SHK PA 13533. Rechts: *Cleoniceras besairiei* Collignon aus dem Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 8,1 cm, SHK PA-15550.

Endocochliate Cephalopoden sind und waren aufgrund der meistens fehlenden Verkalkung ihrer Kiefer sicher nur eingeschränkt in der Lage, hartschalige Beute zu nutzen. Dies schließt jedoch nicht aus, dass gerade größere Vertreter auch gelegentlich sehr widerstandsfähige Gegenstände, wie zum Beispiel stählerne Angelleinen (Lehmann 1976: S.86), zerbeißen können. Mit ihren kräftigen und spitzen Rostren der Oberkiefer, über die auch die Belemniten als prominente Gruppe nektonischer Räuber im Mesozoikum verfügten (Klug et al. 2009), waren die Coleoideen sicher in der Lage, insbesondere dünnchaligere Ammonoideen zu erbeuten. So führt Mehl (1978a) die Zerlegung von Harpoceratengehäusen im süddeutschen Posidonienschiefer in scharfkantige Scherben nach dem Ausschlussverfahren anderer möglicher Prädatoren in diesem Lebensraum auf die Tätigkeit coleoider Tintenfische zurück. Die dort wiedergegebenen Skizzen von Scherbenhaufen erinnern jedoch an Implosionsscherben des modernen *Nautilus* (vergl. Saunders & Wehman 1977: Fig. 2; Ward & Martin 1980: Fig. 7) und könnten möglicherweise auch entsprechend entstanden sein.



Abb. 60: Möglicherweise können „Scherbenhaufen“ von Ammoniten (hier *Lytoceras* aus dem Posidonienschiefer (Unter-Toarcium) von Bad Boll/Württemberg) auch auf die Aktivitäten coleoider Cephalopoden zurückgeführt werden. Bildbreite: 12 cm, SHK MAn-4160.

Andererseits belegen Neufunde von vampyromorphen Coleoiden aus den bituminösen Oberjura-Plattenkalken von Painten/Bayern eindeutig, dass unter anderem auch Ammoniten auf deren Speiseplan standen (Abb. 61). So weisen Ansammlungen von Fragmenten und kompletten, nur 2 bis 3,5 Millimeter großen Lamellaptychen im prall gefüllten Verdauungstrakt des hier abgebildeten, 23 cm langen *Plesioteuthis prisca* darauf hin, dass mehr als 20 juvenile „Oppeliden“ Bestandteil ihrer letzten Mahlzeit waren. Der Speiseplan wurde bei diesem Individuum durch weitere Cephalopoden, nämlich aus der Gruppe der Belemnnoidea ergänzt, wie einzelne Onychiten, die im vorderen Abschnitt des Verdauungstraktes deutlich erkennbar sind, bezeugen. Ein 42,5 cm langer Vertreter von *Trachyteuthis hastiformis* aus denselben Schichten beherbergt in seinem Verdauungstrakt Reste von Crustaceen sowie eine größere Anzahl von Aptychen-Resten. Neben Lamellaptychus-Fragmenten ist eine intakte, 12 mm große Laevaptychus-Hälfte eines juvenilen Aspidoceraten erkennbar. In beiden Fällen wurden, ähnlich wie bei den Nachweisen von Kannibalismus durch oppelide Ammoniten selbst (s.o.), nur juvenile Ammonoideen verspeist, die teilweise offensichtlich mehr oder weniger komplett geschluckt wurden. Möglicherweise können isolierte Speiballen in denselben Plattenkalken, die zum Teil ausschließlich aus Resten kleinerer Aptychen zusammengesetzt sind (Abb. 24 Mitte), coleoiden Tintenfischen zugeschrieben werden.

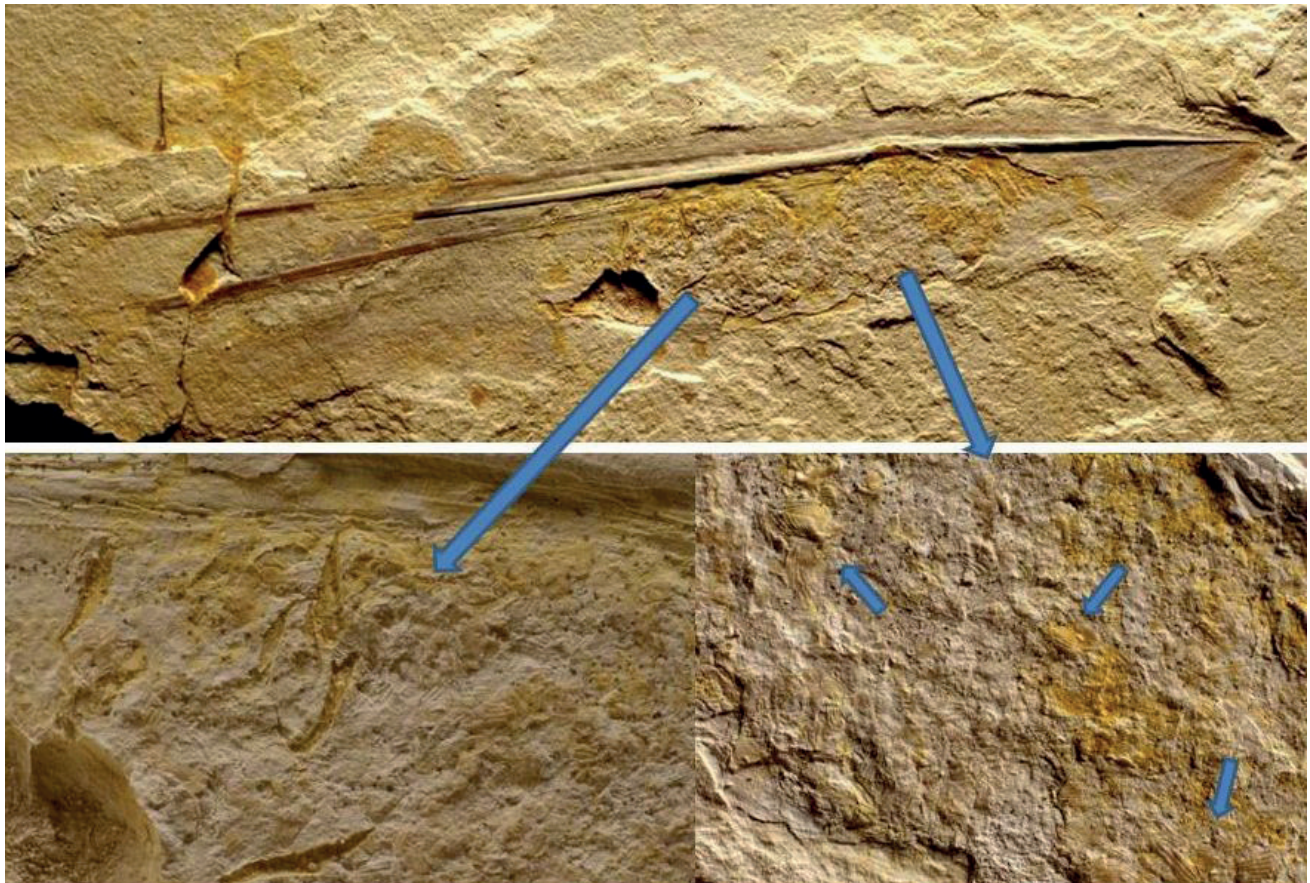


Abb. 61: Der vampyromorphe Tintenfisch *Plesioteuthis prisca* Rueppell aus dem Ober-Kimmeridgium von Painten/E-Bayern (don. R.Albersdörfer) belegt aufgrund der erhaltenen Reste des Mageninhaltes, bestehend aus Onychiten (unten links) und Lamellaptychen kleinerer Ammoniten (unten rechts), dass er auch andere Cephalopoden erbeutet hat. Bildbreite (oben) 22 cm, SHK MC-76. (aus Keupp et al. 2011).

Auch wenn aus den hier vorgestellten Funden nicht abgeleitet werden kann, dass Coleoideen auch größere Ammoniten attackiert haben und ohne kalkige Verstärkung ihrer „Papageischnäbel“ tatsächlich als Verursacher von Gehäuseverletzungen in Frage kommen, ist nicht auszuschließen, dass scharf begrenzte, triangulare Mundrandverletzungen, wie sie bei Ammonoideen aller Epochen auftreten, zumindest bei dünnchaligen Taxa nicht doch auf Coleoiden zurückgehen können.

## IV Typische Arthropoden-Attacken

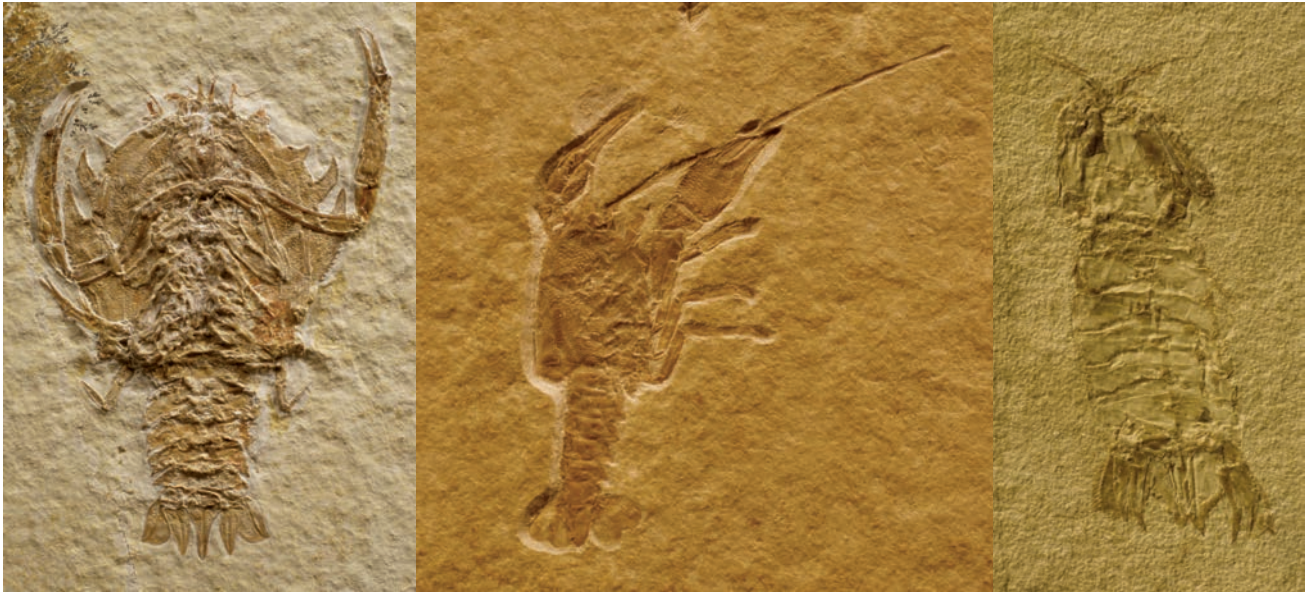


Abb. 62: Malacostraken spielten im Mesozoikum als Prädatoren von bodennah lebenden Ammoniten eine große Rolle. Links: Ein Vertreter der Astaciformes mit kräftigen Scheren: *Eryma leptodactylina* Oppel, aus dem Solnhofener Plattenkalk (Unter-Tithonium) von Eichstätt, Länge: 4,1 cm. Mitte: Ein Vertreter der Depressiformes: *Eryon arctiformis* Schlotheim, aus dem Unter-Tithon von Langenaltheim, Länge 9,3 cm. Rechts: Ein Stomatopode: *Sculda* sp. aus dem Cenoman von Hâkel, Libanon, Länge 3,8 cm. Alle SHK.

Aus der seit dem Kambrium bekannten Klasse der **Malacostraca**, welche heute mit Abstand die formenreichste und bedeutendste Gruppe der Krebse repräsentiert, sind aufgrund ihrer Gliedmaßenausstattung neben den seit dem Perm bekannten Scherenasseln (Peracarida: Tanaidacea) vor allem zwei Gruppen als potentielle Prädatoren ektocochliater Cephalopoden hervorzuheben:

1. Innerhalb der Eucarida die Dekapoda (möglicherweise seit Perm, gesichert seit Unter-Trias)
2. Innerhalb der Hoplocarida die Stomatopoda (seit Jura)

Dekapode Krebse spielen beim rezenten *Nautilus* eine große Rolle als Verursacher von Verletzungen (Saunders & Ward 1987, Saunders et al. 1987, Ward 1987, Kruta & Landman 2007). Entsprechend haben schon Roll (1935) und Hölder (1956) auch für Schalenverletzungen bei Ammonoideen Krebse verantwortlich gemacht. Der Nachweis von mutmaßlichen Verdauungsresten in Harpoceraten-Wohnkammern des Posidonienschiefers, die Teile von Krebsen enthalten, belegt anschaulich eine interaktive Wechselbeziehung zwischen Ammonoideen und Krebsen (Jäger & Fraaye 1997). Nach ihrer Morphologie und Ökologie können die zahlreichen Malacostracen-Taxa des Mesozoikums in drei Typen unterteilt werden (Glaessner 1965):

- Astaciforme sind scherentragende Krebse, deren erstes Pereiopodenpaar mit kräftigen, verkalkten Scheren ausgestattet ist, das zum Ergreifen und Zerlegen auch hartschaliger Beute befähigt ist. Diese ausschließlich benthonisch lebenden Vertreter umfassen vor allem die im Mesozoikum mit zahlreichen Gattungen vertretenen Astacidea [z.B. *Clytiopsis*: Unter-Trias, *Eryma* (Lias-Unterkreide) sowie die endobenthonischen thalassinoiden Formen *Magila* (Jura) und *Protocallianassa* (Kreide-Tertiär)]. Daneben müssen wohl auch die auf den Lias beschränkten Uncinidea mit der einzigen Gattung *Uncina* hier aufgeführt werden, die an ihrem kräftigen und stark verlängerten ersten Pereiopodenpaar Scheren tragen. Hollmann (1969) hat am Beispiel des rezenten Hummers (*Hommarus*) die Vorgehensweise des Schalenknackens anschaulich beschrieben: Das erfasste Opfer (Schnecke oder Muschel) wird zunächst mit den hinteren Schreitbeinen und den Maxillen festgehalten und in Position gebracht, um sie dann mit einer der kräftigen Scheren aufzuknacken. Bei kleineren Objekten wird die gesamte Schale zerquetscht und in einen Scherbenhaufen zerlegt. Größere Schnecken und Muscheln werden vom Klappenrand beziehungsweise von der Mündung her sukzessive aufgeschnitten. Dieses Aufschälen kann bei Gastropoden zu weit hinter die Mündung reichenden „Bandschnitten“ (Papp et al. 1947) führen, deren Ränder durch die wiederholt ansetzenden Scheren girlandenartig begrenzt sind. In Analogie zu den Beobachtungen über Crustaceen-Prädation an Schnecken und Muscheln können

insbesondere bei Ammonoideen des Mesozoikums einige charakteristische Schalenverletzungen auf scherentragende Krebse zurückgeführt werden (vergl. Hollmann 1969; Ekdale et al. 1984). Hölder (1956) hat für Phänomene bei Ammonoideengehäusen, die auf die schneidende Wirkung von Krebsscheren hinweisen, die forma-Bezeichnung „*seccata*“ eingeführt. In diesem Fall folgen wir jedoch nicht dieser Terminologie, da sie -analog zur „forma *mordata* Hengsbach 1996“ - lediglich eine Ursache für ein mögliches Symptom, nicht aber ein pathologisches Symptom selbst bezeichnet. Insgesamt finden wir drei Varianten von Mundsaumverletzungen, die mit großer Wahrscheinlichkeit von scherentragenden Arthropoden verursacht wurden:

- Dem großflächigen Aufschneiden der Wohnkammer, dem oft eine gesamte Gehäuse-Flanke zum Opfer fiel, konnten sich viele Ammoniten nicht mehr entziehen. Da von dem offensichtlich nicht regenerierten Aufschälen der Gehäuse häufig auch solche Ammoniten-Taxa betroffen wurden, für die eine bevorzugt nektonische Lebensweise angenommen wird und die aufgrund ihres Verletzungsinventars nur selten mit bodenständigen Crustaceen in Kontakt gekommen sind (z.B. Harpoceraten des Ober-Lias) besteht der Verdacht, dass vielfach auch aassfressende Krebse aktiv waren, welche die tot auf dem Meeresboden liegenden Ammoniten fraßen (vergl. Lehmann 1990). Die ältesten Nachweise prädativer „Peeling“-Fälle beschreiben Wani et al. (2012) aus dem Karbon.



Abb. 63: Letale Prädation bei Ammoniten, deren Gehäuse mutmaßlich von der Mündung aus durch Krebse aufgeschnitten wurden. Links: *Brayardites compressus* Brühwiler et al. 2010 aus der Unter-Trias (Smithium) von SW-Timor, ca. 12 km östlich Baun (don. R. Veit), Ø 5,7 cm, SHK MAM-1431a. Mitte: *Amaltheus margaritatus* Montfort aus dem Ober-Pliensbachium von der ICE-Streckenbaustelle bei Lichtenfels (leg. R. Lösch), Ø 5 cm, SHK MAN-4020, Rechts: *Eleganticeras elegantulum* (Young & Bird) aus dem Unter-Toarcium der Ahrensburger Geschiebegruppe von Otjendorf in Holstein (don. W. Weitschat), Ø 6,2 cm, SHK MAN-1115.

Dennoch belegen zahlreiche Nachweise von regenerierten „Bandschnitten“, die teilweise mehr als eine halbe Wohnkammerlänge zurückreichen, dass verschiedene offensichtlich in Bodennähe lebende Ammonoideen-Formen, bereits zu Lebzeiten von den Krebsen angegriffen wurden. Besonders auffällig finden sich solche misslungenen Aufschäl-Attacken bei meso- bis longidomen Taxa (z.B.: *Aristoptychites* (Mittel-Trias), *Dactylioceras* (Ober-Lias) und *Perisphinctiden* (Ober-Jura): Abb. 65; vergl. Keupp 1997b, 2000b, Kröger 2000).



Abb. 64: Regenerierte Bandschnitt-Verletzungen finden sich vor allem bei mesozoischen Ammonoideen mit bodennaher Lebensweise. Bei eher pelagisch lebenden Taxa, wie den Phylloceraten und den Lytoceraten, sind derartige Verletzungen extrem selten. Hier ein Lytoceratide, *Argonauticeras besairiei* Collignon, aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar (don. P. Bareiss), Ø 7 cm, SHK PA-33286.



Abb. 65: So genannte „Bandschlitz“ (Kröger 2000), die von der Gehäusemündung aus weit zurück in die Wohnkammern meso- bis longidomer Ammoniten reichen, sind nur durch das Aufschneiden mit Hilfe kräftiger Scheren benthonischer Crustaceen möglich und weisen die häufiger in dieser Form attackierten Ammoniten-Taxa als bodennah lebend aus. Alle hier gezeigten Exemplare haben den Angriff durch weites Zurückziehen des Weichkörpers in die Wohnkammer überlebt und den Bandschlitz erfolgreich regeneriert. Oben: *Ptychites* sp. aus dem Ladinium von Spitzbergen (leg. W. Weitschat), Ø 3,5 cm, SHK PA-8116. Mitte links: *Dactyloceras athleticum* (Simpson) aus dem Unter-Toarcium von Schläifhausen/Oberfranken (don. R. Albersdörfer). Ø 4 cm, SHK PA-10338. Mitte rechts und unten: Perisphinctiden aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald) mit unterschiedlich positionierten regenerierten „Bandschlitz“: Ø 4,2 cm, SHK PA-11181, Ø 4,8 cm, PA-31394, Ø 7,1 cm, PA-31395.

- Erfolgreiche Angriffe können zu einer völligen Zerlegung der Gehäuse in einzelne Scherben führen. So beschreiben (Roll 1935, Mayr 1967, Hollmann 1969, Keller 1977, Mehl 1978a) regelrechte Scherbenhaufen, deren Überlieferung in typischen Stillwasser-Sedimenten (Plattenkalke, Posidonienschiefer, Kimmeridge Clay) eine mechanische Aufarbeitung der Gehäuse ausschließen. Die möglichen Verursacher derartiger Gehäusescherben werden aber in der Literatur sehr unterschiedlich diskutiert. Während Mayr (1967) am Beispiel des Solnhofener Plattenkalks das scherbenartige Zerlegen der Ammonitengehäuse eher auf die Aktivität von Fischen und Ichthyosauriern zurückführt, macht Mehl (1978a) für analoge Ansammlungen von Ammoniten-Scherben im Posidonienschiefer aufgrund taphonomischer Überlegungen und der Konfiguration der Scherben selbst eher Prädation durch coleoide Tintenfische verantwortlich (s. o.). Dass auch pygnodonte Fische vergleichbare Scherbenhaufen liefern können (Janicke 1967), sei unbestritten. Auch das Zerlegen stark verkalkter, stabiler Aptychen in einzelne Scherben, wie sie gelegentlich in den Plattenkalken des süddeutschen Oberjura gefunden werden, lässt, eher auf die Einwirkung durodonter Fische schließen (Abb. 66, unten rechts).



Abb. 66: Das Zerlegen von Gehäusen und Aptychen in einzelne Scherben können das Resultat unterschiedlicher Prädatoren-Gruppen (pygnodontide Fische, Coleoideen und scherentragende Krebse) sein. Die scharfen Begrenzungsränder des 4 cm breiten Perisphinctiden-Fragments (links) aus dem Unter-Kimmeridgium von Drügendorf/Oberfranken weisen eher auf die Aktivität von Krebsscheren hin, während der kleinteilig zerlegte Lamellaptychus (rechts) aus dem Unter-Tithon von Eichstätt/Oberbayern eher einem pygnodontiden Fisch zugewiesen werden kann, zumal das Ammonitengehäuse selbst nicht aufgeschnitten wurde (leg. P. Ernst, Ø 5,3 cm, MAa-105).

- Nicht nur durch die Scheren, sondern auch durch die Mundwerkzeuge der Crustaceen können punktförmige Mundsäumverletzungen verursacht werden. Das zangenartige Zwicken führt teils zu einem kleinräumigen „Ausfransen“ der Schale, teils auch zu punktuellen Verletzungen des Mundsäumepithels. Punktuelle Verletzungen werden bei Gehäusen mit fragilen Mündungsrändern besonders begünstigt. Derartige Zwick-Verletzungen sind weniger durch die winzige und unspezifische Konfiguration des Schalenausbruches, als durch ihr charakteristisches Regenerationsphänomen (→ *forma verticata* Hölder 1956) gekennzeichnet. Jedoch können bei weitem nicht alle Rippenscheitel ausschließlich auf scherentragende Krebse zurückgeführt werden, da im Zusammenhang mit Mundsäumverletzungen auch anderer Prädatoren kleinflächige Verletzungen des schalenbildenden Epithels hervorrufen konnten. So ist beispielsweise nur schwer vorstellbar, dass der Rippenscheitel des zum Zeitpunkt der Verletzung bereits 37 cm großen *Kranaosphinctes* aus den Oxfordium von SW-Madagaskar (Abb. 68) auf Krebsattacken zurückgeht, da im Oberjura keine entsprechend großwüchsigen, scherentragende Krebse bekannt sind.



Abb. 67: Rippenscheitel sind das regenerative Phänomen punktförmiger Verletzungen des Mundsaum-Epithels. Sie wurden bevorzugt von zangenartigen Arthropoden-Gliedmaßen verursacht. Mit der Radiation der malakostraken Krebse seit Beginn der Trias wurden viele bodennah lebende Ammonoideen-Taxa von ihnen attackiert. Von oben links nach unten rechts: *Subolenekites altus* (Mojsisovics), aus der Unter-Trias (Spathium) vom Kap Tsvetkov, Taimyr, Sibirien (leg. A. Dagsys) mit zweifachem Rippenscheitel, Ø 2,9 cm, SHK PA-9073. *Dactylioceras athleticum* (Simpson), Unter-Toarcium von Schlafhaus/ Oberfranken (leg. K. Weiß), Ø 2,7 cm, SHK PA-1595). *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig, Oberfranken (leg. A. Winkler), Ø 4,5 cm, SHK PA-2539. *Douvilleceras inaequinosum* Parona & Bonarelli, Unter-Albium vom Mahajanga-Becken, Madagaskar, Ø 7,5 cm, SHK PA-15532.

- Depressiforme Vertreter sind in Jura und Kreide durch benthonische eryonide Krebse mit breitem Cephalothorax und verkürztem Abdomen repräsentiert (*Proeryon*, *Coleia*, *Eryon*, *Cycleryon*). Ihre schmalen Scheren waren wohl in Analogie zu modernen Brachyuren, die ähnliche Scherenformen entwickelt haben, eher auf das Zupfen ihrer weichen Nahrung angepasst (Schäfer 1954). Zum Zerschneiden oder gar Aufknacken von Kalkschalen waren sie sicher nicht geeignet und somit bestenfalls als Verursacher kleinerer Zwick-Verletzungen entlang des Mundsaums verantwortlich.
- Charakteristische, schmale Mundsaumverletzungen, die gehäuft bei juvenilen und kleinwüchsigen Amaltheiden auftreten, werden von Keupp & Schobert (2011) den frühen Einsiedlerkrebsen (*Palaeopagurus*) zugeordnet, die aufgrund ihrer geringen Körpergröße nur in der Lage waren, kleine und bevorzugt glattschalige Ammoniten zu attackieren (Abb. 69).



Abb. 68: Makroconcher *Kranaosphinctes (Pachyplanulites) mahabobokensis* Collignon aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (Ankauf von L. Berwald), dessen Rippenscheitel (Detail rechts) bei einem Gehäusedurchmesser von 37 cm einsetzt. Da hinreichend große, scherentragende Krabben, die Beutetiere dieser Dimension hätten attackieren können, im Ober-Jura nicht bekannt sind, muss ein anderer Verursacher der Verletzung verantwortlich gewesen sein. Ø 42 cm, SHK PA-20579.

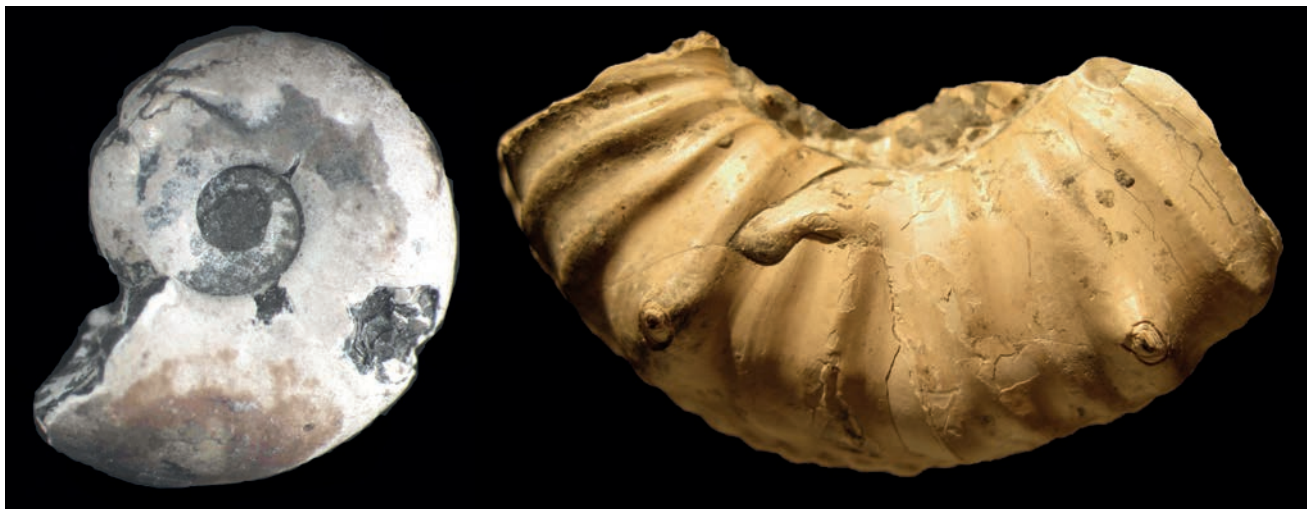


Abb. 69: Schmale Mundrandverletzungen, die bevorzugt bei kleinen Gehäusen der Amaltheiden im Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Ofr. (< 1 cm) auftreten, werden von Keupp & Schobert (2011) auf palaeopaguride Krabben zurückgeführt. Links: *Amauroceras ferrugineum* (Simpson), Ø 2 cm, SHK PA-25513). Rechts: Bei größeren Amaltheiden tritt dieser Verletzungstyp nur sehr selten auf, Wohnkammerfragment von *Pleuroceras solare* (Phillips) aus Buttenheim (leg. J. Schobert), Länge 4,7 cm, SHK PA-27148.

- Als Verursacher prominenter Schalenverletzungen scheiden auch die scherenlosen Krabben, wie die überwiegend nektonisch lebenden, seitlich abgeflachten garnelenartigen Vertreter (z.B. *Aeger*: Ober-Trias-Jura), oder die benthonisch lebenden Palinuriden, deren Pereiopoden mit z.T. verlängerten Klauen bewehrt waren (z.B. *Pemphix*: Trias, *Glyphaea*: Jura-?Kreide, *Mecochirus* (Jura-Kreide) aus. Im Gegensatz zu den Ausführungen Krögers (2000: S.65) wird hier das schalenknackende Potential der Langarmkrabben *Mecochirus* eher gering eingeschätzt.

Bereits aus dem Oberjura kennen wir mit der Gattung *Scalda* Heuschreckenkrabben (Stomatopoda) aus der Überordnung Hoplocarida, die morphologisch den modernen, auf wärmere Flachmeere beschränkten Vertretern ähnlich sind. Mit Hilfe eines spezialisierten Maxillipediums, das analog dem Fangbein der Gottesanbeterin gestaltet ist, können die Krabben mit hoher Geschwindigkeit (3 Millisekunden: Debelius 2000: S.268) ihre Beute attackieren. Dabei spießen die „Speerer“ weiche Beute mit ihrem Dornen-bewehrten Endglied des Fangbeines (= Dactylus) auf, während die stammesgeschichtlich abgeleiteten „Schmetterer“ sich durch ihre keulenförmige Verdickung des Dactylus, der eine enorme

Durchschlagskraft entwickelt, auf das Aufbrechen hartschaliger Beute (vor allem Krebse und Mollusken) verlegt haben. Aber auch die ursprünglicheren Speerer können Schalen aufbrechen, indem sie den Dactylus angewinkelt lassen und mit dem kräftigen Ellenbogen wie mit einem Hammer zuschlagen. Stammesgeschichtlich reichen die Wurzeln der Stomatopoden in das Jungpaläozoikum zurück. Auch wenn sich die Struktur des Raubbeinpaars jurassischer Vertreter von der bei modernen Formen unterscheidet (Haug & Haug 2012), hatten diese aber wohl eine ähnliche Wirkung wie die der modernen Speerer. Stomatopoden verursachen bei Muschel- und Schneckengehäusen charakteristische ovale, zum Teil unregelmäßig begrenzte Löcher, für die das Ichnotaxon „*Belichnus*“ eingeführt wurde (Pether 1995). Gesicherte Fossilnachweise dieser Prädationsspuren bei Schnecken und Muscheln reichen in das Tertiär zurück (Baluk & Radwanski 1996). Die Position der nur wenige Millimeter bis maximal Zentimeter-großen Schalenaufrüche auf der Gehäuseflanke bietet keinem der weiter oben diskutierten Fische, Krebse oder Cephalopoden eine Angriffsmöglichkeit. Keupp (2006a) kann entsprechende Gehäuse-Verletzungen bei Ammoniten bis in den Mittel-Lias zurückverfolgen (Abb. 70, links). Seit dem Mittel-Jura treten, insbesondere bei Perisphinctiden vergleichbare (wieder regenerierte) Öffnungen in der Wohnkammer häufiger auf. In Übereinstimmung mit dem annähernd isochronen Nachweis von körperlich erhaltenen Stomatopoden selbst seit dem Oberjura werden Stomatopoden daher ab dem Jura mit großer Wahrscheinlichkeit für die Punkturen verantwortlich gemacht. Für ähnliche laterale Schalenaufrüche bei *Hoploscaphites constrictus* (Sowerby) aus der Oberkreide Zentralpolens, die jedoch in der Regel letal waren, diskutiert Radwanski (1996) ebenfalls die Möglichkeit, dass Stomatopoden die bevorzugten Prädatoren dieser Ammoniten waren. Konnten attackierte Ammoniten entkommen und die Gehäuseöffnung in der Wohnkammer hinter der Mündung reparieren, entstanden typische Phänomene der forma *fenestra* Keupp 2006a (Abb. 70, 71).



Abb. 70: Auch wenn der erste Nachweis körperlich erhaltener Stomatopoden erst in den Ober-Jura datiert, weisen ihre mutmaßlichen Attacken bei Ammoniten des Unter- und Mitteljura bereits auf ihre Existenz hin. Links: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (don. R. Lanooy), Ø 4,1 cm, SHK PA-1525. Rechts: *Choffatia* (*Grossouvrina*) sp. aus dem Callovium von Oiron bei Poitiers, Frankreich (don. R. Veit), Ø 5,9 cm, SHK PA-6138.

Obwohl bisher keine gesicherten Belege für Prädation ektocochliater Cephalopoden durch **Cheliceraten** vorliegen, müssen wir zumindest für das ältere Paläozoikum von der Möglichkeit einer solchen Wechselbeziehung ausgehen. Wir finden nämlich auch im Altpaläozoikum, als noch keine der schalenknackenden Krebsgruppen existierten, Ammonoideen mit schlitzartigen Schalenverletzungen, die analog dem beschriebenen Aufschälen durch Krebscheren entstanden sind (z.B. bei Cheiloceraten des Oberdevons: Abb. 72). Wir können daher in Ermangelung anderer potentieller Verursacher vermuten, dass zu jener Zeit auch marine Cheliceraten (Xiphosurida, seit Silur) diese Nische realisierten hatten. *Limulus*, der heute noch lebende Abkömmling dieser alten Gruppe, hat neben anderen Kleintieren auch dünnschalige Mollusken auf seinem Speiseplan, die er mit seinen schmalen Scheren erfasst und zu



Abb. 71: Regenerierte Wohnkammervorletzungen, die hinter der Mündung sehr wahrscheinlich von Stomatopoden angelegt wurden, sind meistens durch skulpturloses Schalenmaterial (Ausscheidung des Mantels hinter dem Mundsaum) regeneriert. Oben links: Ventrale Punktur bei *Divisosphinctes besairiei* Collignon, Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar, Ø 4,8 cm, SHK PA-13822. Oben rechts: *Divisosphinctes besairiei* Collignon mit lateraler Punktur, Ø 8,6 cm, SHK-PA-23560. Mitte: Aborale Erweiterung von Bandschlitz-Verletzungen, wie sie bei den Perisphinctiden des Ober-Oxfordiums von Sakaraha, Madagaskar, häufig sind, weisen möglicherweise auch auf Stomatopoden-Aktivitäten hin. Links: Ø 8,3 cm, SHK PA-19333. Rechts: Ø 4,4 cm, SHK PA-19427. Unten: Zwei Beispiele aus dem Unter-Albium von Ambatolafia im Mahajanga-Becken, Madagaskar: Links: *Cleoniceras besairiei* Collignon, Ø 4,8 cm, SHK PA-27346. Rechts: *Desmoceras latidorsatum* Michelin, Ø 6,5 cm, SHK PA-27259. Alle Stücke don. L. Berwald

den kräftigen Mundwerkzeugen führt. Die prinzipiell sehr wehrhaften Eurypteriden des Paläozoikums scheidet jedoch aufgrund ihrer Verbreitung im Süß- und Brackwasser als mögliche Ammonoideen-Prädatoren aus. Auch die seit dem Devon in ihrer Diversität deutlich rückläufigen Trilobiten hatten wohl in der Regel zu gering differenzierte Mundwerkzeuge, um entsprechende Verletzungen zu verursachen.



Abb.72: Schlitzbandartige, oft girlandenförmig begrenzte Mundrandverletzungen, die bei den longidomen Cheiloceraten bis zu einer halben Windung zurück reichen können, gehen vermutlich auf Attacken unbekannter Arthropoden zurück. Drei Beispiele bei *Cheiloceras undulosum* (Münster) aus dem Ober-Devon von Marokko, Ø jeweils 1 cm. Von links nach rechts: SHK PA 33283a + b, PA-12987.

## Quantitative Interpretationsmöglichkeiten von Gehäuseverletzungen

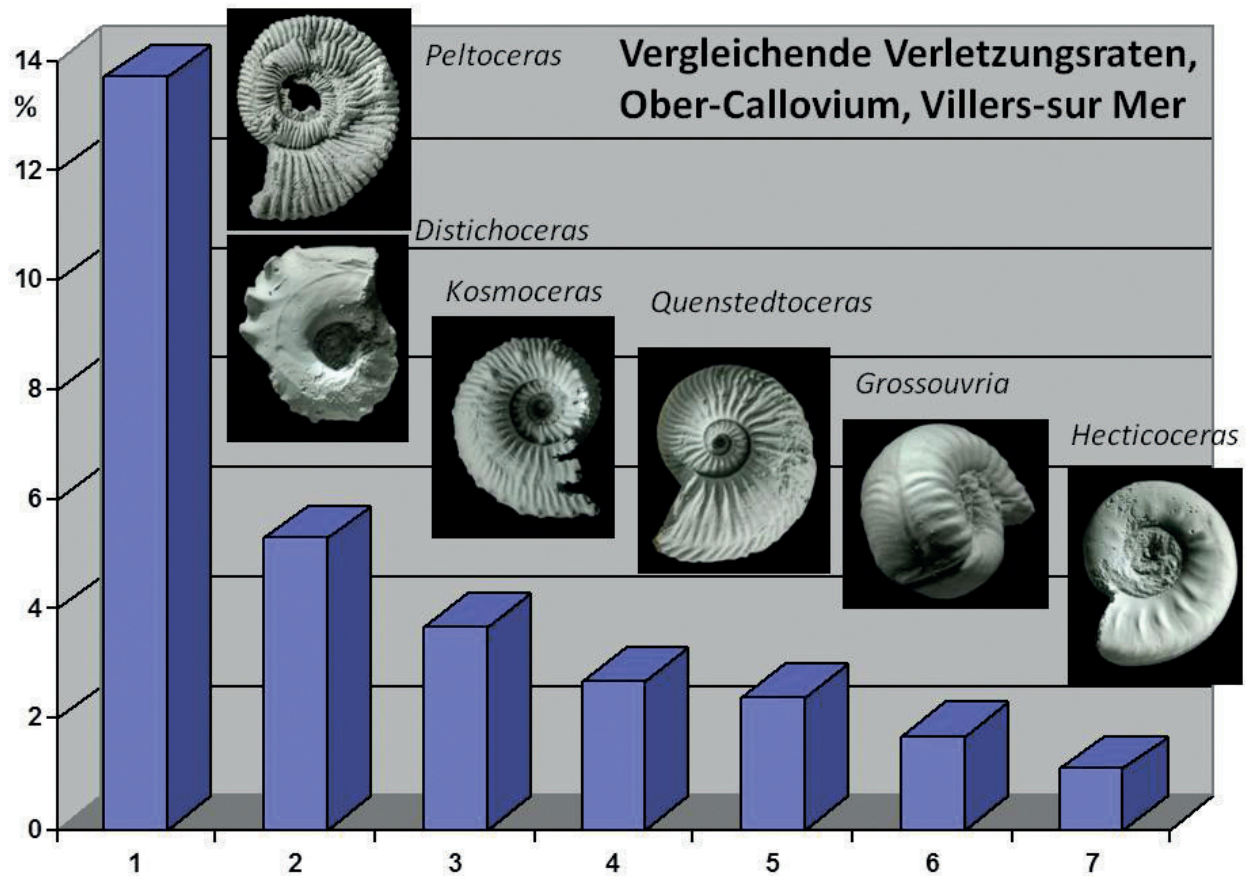
### Verletzungsraten

Rezente Nautiliden-Schalen lassen in der Regel pro Individuum jeweils eine Vielzahl regenerierter Verletzungen erkennen, so dass ihre Verletzungsrate deutlich über 100 % liegt (Tanabe et al. 1988). Die Durchsicht von 30 Paracenoceraten aus dem Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar, deren aragonitische Schalenerhaltung die Anwachslinien deutlich erkennen lässt, zeigen ein vergleichbares Bild! Alle hatten eine bis mehrere Schalenverletzungen, so dass auch hier die Verletzungsrate mehr als 100 % beträgt. Dennoch scheinen bei vielen fossilen Nautiloideen -soweit die spärliche Zahl quantifizierender Angaben in der Literatur (z.B.: Horný 1997, Ebbestad & Peel 1997, Kröger 2004) eine verallgemeinernde Aussage zulässt- grundsätzlich auf geringere Verletzungsraten hinzuweisen. Ein Effekt, der sicher durch diagenetische Prozesse verstärkt wird, bei denen kleinere Störungen im Schalenbau unkenntlich werden können. Vergleichende Untersuchungen unterschiedlicher fossiler Populationen sollten daher grundsätzlich an Objekten mit ähnlicher Diagenese-Beanspruchung vorgenommen werden.

Mapes & Chaffin (2003) können bei einer oberkarbonischen Vergesellschaftung aus Texas von spiralg eingewickelten Nautiliden und Ammoniten eine deutlich höhere Verletzungsrate bei den Ammonoideen (88 %) gegenüber den Nautiliden (47 %) nachweisen und folgern daraus, dass die Ammonoideen dort bevorzugte Beute von Prädatoren waren.

Zeitgleiche Ammoniten-Vergesellschaftungen eines Fundkomplexes, die also als Taphozönosen in ein und demselben Horizont gefunden werden und durch eine gleichartige Diagenese gekennzeichnet sind, zeigen in der Regel art- bzw. gattungsabhängig eine signifikant unterschiedliche Häufigkeit von (regenerierten) Gehäuseverletzungen (= Verletzungsrate) (Abb. 73, 74).

Die unterschiedlichen Verletzungsraten wurden teilweise ohne Hinterfragung kausaler Zusammenhänge per se als Maß unterschiedlich häufiger Feindkontakte zur differenzierten Interpretation der Lebensweise eingesetzt (Geczy 1965, Bayer 1970; Keupp 1984/85). Verletzungsraten werden aber nicht nur durch den jeweiligen Prädationsdruck bestimmt, sondern können auch Ausdruck einer erfolgreichen Abwehrstrategie der Ammoniten-Taxa gegen Prädatoren sein (Guex 1967; Landmann & Waage 1986; Bond & Saunders 1989; Kröger 2000). Vergleichbare Muster von Verletzungsraten bei jeweils ähnlichen Morphotypen unterschiedlicher Entwicklungsreihen legen nahe, dass Defensivstrategien gegen Prädatoren zu den Mechanismen gehören, welche die Morphogenese der Gehäuse beeinflussen und steuern (Ward 1981). Folgende Merkmale bei Ammoniten können auch im Zusammenhang

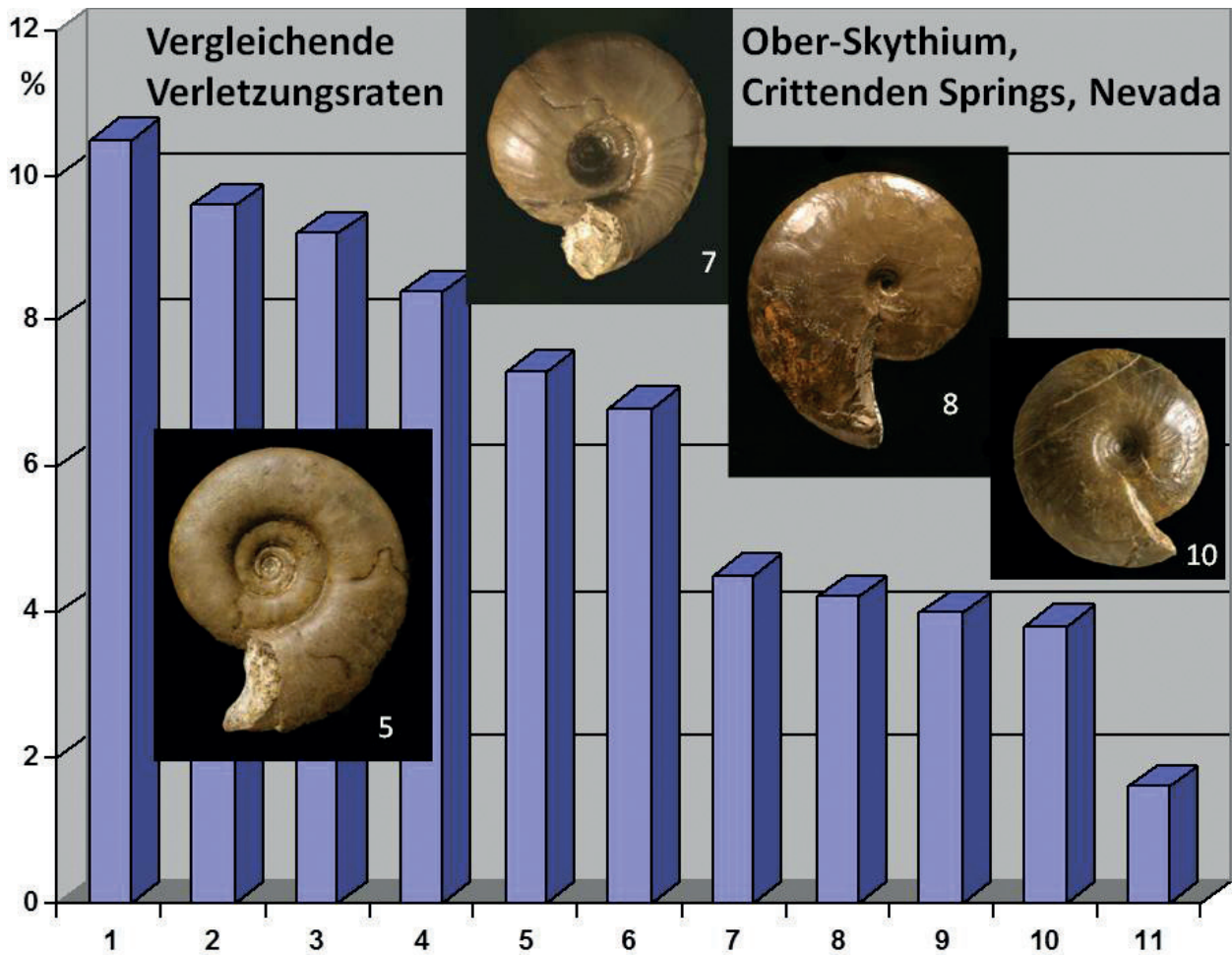


Gattung	Anzahl der Individuen	Regenerierte Mundrandverletzungen	Verletzungsrate
1 <i>Peltoceras</i>	73	10	13,7 %
2 <i>Distichoceras</i>	169	9	5,3 %
3 <i>Kosmoceras</i>	953	35	3,7 %
4 <i>Quenstedtoceras</i>	3236	86	2,7 %
5 <i>Aspidoceras</i>	82	2	2,4 %
6 <i>Grossouvria</i>	926	16	1,7 %
7 <i>Hectioceras</i>	1748	19	1,1 %

Abb. 73: Abgestufte Verletzungsraten einer Taphozönose von Ammoniten aus dem Ober-Callovium von Villers-sur-Mer/Normandie (coll. A.Ilg, Daten aus Keupp & Ilg 1992).

mit Schutzmaßnahmen gegen schalenbrechende Prädation, die durch die explosive Radiation von Prädatoren seit dem Beginn des Mesozoikums einen zunehmenden Prädationsdruck aufgebaut hat, gesehen werden:

- Kugelige Gehäuse sind weniger angreifbar als flache.
- Wechsel von glatten zu skulptierten Gehäusen (Wellblech-Struktur der Schale, Stacheln, Knoten usw. (Ward 1981).
- Bildung interner Schalenverstärkungen (z.B. Einschnürungen).
- Ausgestaltung und Konfiguration des Mundsaumes.
- Oberflächenvergrößerung der Septen.
- Tendenz zum Riesenwuchs.
- Entwicklung eines stabilen Operkulums.



Berücksichtigte Arten	Anzahl der Individuen	Regenerierte Mundrandverletzungen	Verletzungsrate
1 <i>Wyomingites arnoldi</i>	57	6	10,5 %
2 <i>aff. Dieneroceras quadratum</i>	198	19	9,6 %
3 <i>Arctoceras tuberculatum</i>	119	11	9,2 %
4 <i>Praeflorianites toulai</i>	261	22	8,4 %
5 <i>Dieneroceras spathi</i> & <i>D. knechti</i>	836	61	7,3 %
6 <i>Prosphingites slossi</i> & <i>P. muelleri</i>	281	19	6,8 %
7 <i>Juvenites septentrionalis</i>	336	15	4,5 %
8 <i>Meekoceras gracilitatum</i>	331	4	4,2 %
9 <i>Parannites aspensis</i> & <i>P. neufferi</i>	100	4	4,0 %
10 <i>Owenites koeneri</i>	622	24	3,8 %
11 <i>Pseudosageceras multilobatum</i>	64	1	1,6 %

Abb. 74: Abgestufte Verletzungsraten einer Ammonoideen-Taphozönose aus dem Ober-Skyth (Spathian) von Crittenden Springs/Nevada (coll.: Royal Mapes/Athens, Ohio & J. Jenks, Salt Lake City, Utah).

Analysen von Verletzungshäufigkeiten bei einzelnen Arten beziehungsweise Gattungen von unterschiedlichen Lokalitäten, die der Autor erstellt hat, ergeben teils verblüffende Übereinstimmungen in der Größenordnung der Verletzungsraten (und der Verletzungstypen), teils aber auch deutliche Abweichungen. Letztere zeigen, dass ungeachtet der wohl grundsätzlich gleichen Lebensweise und der gleichen Gehäusemorphologie lokale Gegebenheiten starken Einfluss nehmen können (in der Tabelle 3 rot gedruckt), dessen mögliche Ursachen im Einzelfall zu diskutieren sind:

Taxon	Stratigraphie	Lokalität	n	Regenerierte Verletzungen	
<i>Amaltheus</i>	Ober-Pliensbachium	Tournadous/S-Frankreich	248	11	<b>4,4 %</b>
<i>Amaltheus</i>	Ober-Pliensbachium	Balingen/Württemberg	244	10	<b>4,1 %</b>
<i>Dactylioceras</i>	Unter-Toarcium	Schlaifhausen/N-Bayern	5876	224	<b>3,8 %</b>
<i>Dactylioceras</i>	Unter-Toarcium	Whitby/England	914	34	<b>4,0 %</b>
<i>Dactylioceras</i>	Unter-Toarcium	Bougy/Normandie	224	3	<b>1,3 %</b>
<i>Kosmoceras</i>	Callovium	Villers-sur-Mer/Frankreich	953	35	<b>3,7 %</b>
<i>Kosmoceras</i>	Callovium	South Newbald/England	128	6	<b>4,7 %</b>
<i>Kosmoceras</i>	Callovium	Ützing/N-Bayern	133	8	<b>6 %</b>
<i>Kosmoceras</i>	Callovium	Michailov/Russland	586	80	<b>13,6 %</b>
<i>Hecticoceras</i>	Callovium	Gammelshausen/Württemberg	1250	8	<b>0,65 %</b>
<i>Hecticoceras</i>	Callovium	Villers-sur-Mer/Frankr.	1748	19	<b>1,1 %</b>
<i>Hecticoceras</i>	Callovium	Ützing/N-Bayern	108	2	<b>1,9 %</b>
<i>Hecticoceras</i>	Callovium	Michailov/Russland	540	47	<b>8,7 %</b>
<i>Grossouvria</i>	Callovium	Villers-sur-Mer/Frankr.	926	16	<b>1,7 %</b>
<i>Grossouvria + Binatis phinctes</i>	Callovium	Michailov/Russland	136	18	<b>13,2 %</b>
Perisphinctiden	Oxford	Pamproux/Frankreich	1223	42	<b>3,4 %</b>
Perisphinctiden	Oxford	Sakaraha/Madagaskar	8324	991	<b>11,9 %</b>
Perisphinctiden	Unter-Kimmeridgium	Gräfenberg/N-Bayern	947	18	<b>1,9 %</b>
Perisphinctiden	Unter-Kimmeridgium	Staffelberg/N-Bayern	2461	50	<b>2 %</b>
Perisphinctiden	Unter-Kimmeridgium	Ebermannstadt/N-Bayern	230	3	<b>1,3 %</b>

Tab. 3: Die vergleichenden Verletzungsraten einiger Jura-Ammoniten zeigen, dass die Verletzungshäufigkeit der einzelnen Taxa teils gruppenspezifisch ist, teils aber regional deutlichen Schwankungen unterliegt.

Die Raten regenerierter Verletzungen lassen sich je nach Betrachtungsstandpunkt grundsätzlich unterschiedlich interpretieren.

Geczy (1965) stellte wohl als erster klar, dass die Verletzungen vor allem auf Attacken potentieller Fressfeinde zurückgehen und die Verletzungsraten somit Ausdruck nicht nur organismischer Interaktionen, sondern fehlgeschlagener Prädationsversuche sind (Vermeij 1982). Die offensichtlich artspezifische Verletzungsrate kann danach als ein unmittelbares Maß eines unterschiedlichen Prädationsdruckes der betrachteten Arten gewertet werden. Diese Prämisse gilt natürlich nur, so lange das Kräfte- und Geschicklichkeitsverhältnis zwischen Angreifern und Beute weitgehend ausgeglichen ist. Eine deutliche Überlegenheit des Angreifers wird für den Ammoniten in der Regel letal sein. Vor allem seit dem Mesozoikum ist durch das breite Spektrum bodennah lebender Prädatoren ein entsprechender Druck im Benthos-Regime besonders wirksam (Vermeij 1977, 1982, 1983, 1987). Daher wurden vor allem bei mesozoischen Ammoniten-Populationen zunehmende Verletzungsraten mit einer verstärkten Abhängigkeit der betroffenen Taxa vom Substrat und somit als Hinweis auf eine bodennahe Lebensweise interpretiert (Guex 1967, Bayer 1970, Keupp 1984/85). Schon Keupp & Ilg (1992, 1994) weisen aber darauf hin, dass natürlich nur solche Verletzungen eine bodennahe Lebensweise der Ammoniten ableiten lassen, die in der Tat auch von Benthosorganismen verursacht wurden. Eine seriöse und nachvollziehbare Interpretation der Verletzungsrate setzt also eine Charakterisierung der Gehäuseverletzungen nach ihren Verursachern voraus.

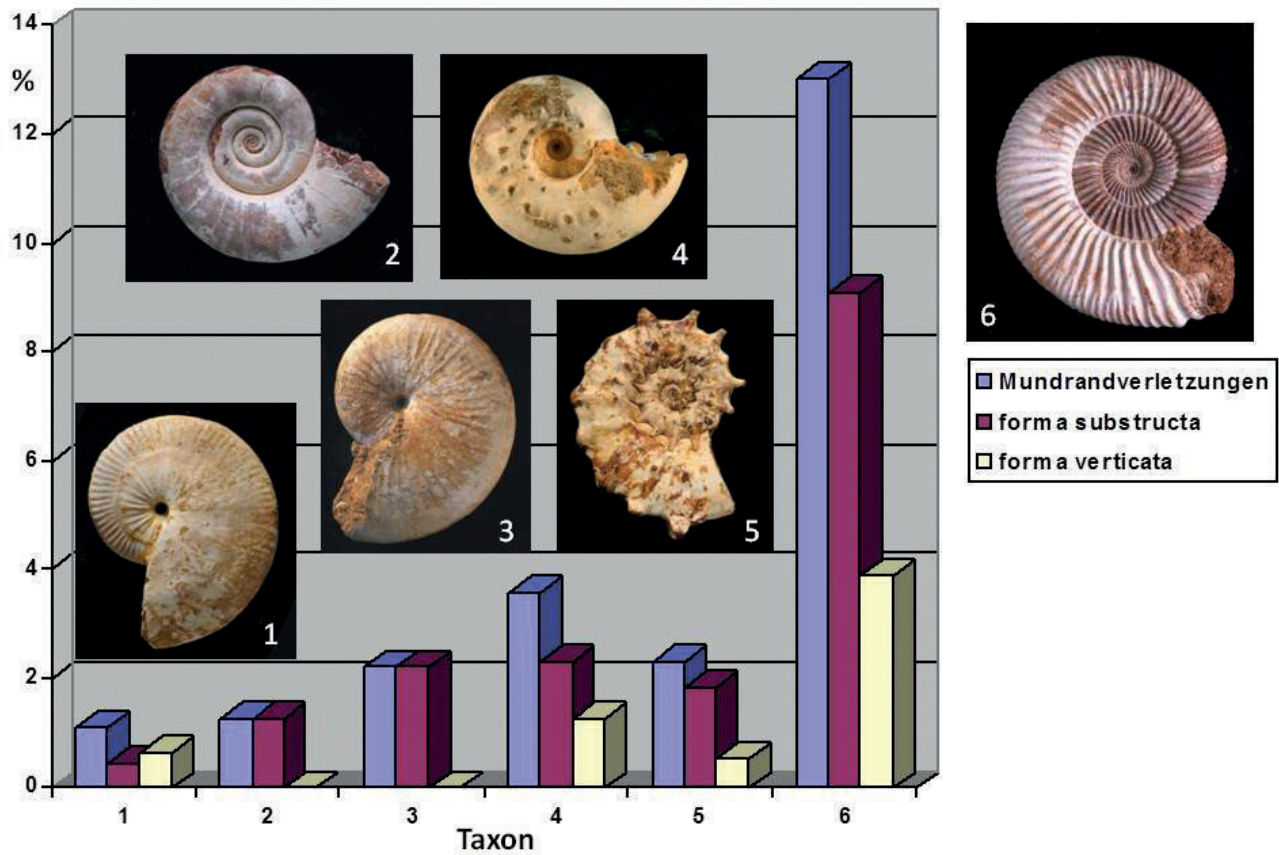
Ein grundsätzlich anderer Gedankenansatz, der auf Guex (1967) zurück geht, sieht die Verletzungsrate eher als Maß der Robustheit beziehungsweise der Verletzbarkeit eines Gehäuses, stellt also mehr oder weniger effektive Defensivstrategien der betroffenen Ammoniten gegen die schalenknackenden Räuber in den Vordergrund. (vergl. auch Landmann & Waage 1986; Bond & Saunders 1989). So konnte Kröger (2000) zeigen, dass die Verletzungsrate unabhängig vom möglichen Prädationsdruck, maßgeblich auch von der artspezifischen Ausbildung verschiedener Gehäusemerkmale, wie etwa der Wohnkammerlänge, der Mündungskonfiguration und der Skulptur beeinflusst wird. Die sichtbaren Häufigkeitsunterschiede regenerierter Verletzungen bei unterschiedlichen Morphotypen einer Taphozönose sind daher nicht zwangsläufig proportional zu dem jeweiligen Prädationsdruck, sondern können durch artspezifische Gehäusemerkmale einzelner Taxa gesenkt oder erhöht werden. In der Praxis ist jedoch die Beweisführung, ob den unterschiedlichen Verletzungsraten bei Ammonoiten funktionell wirksame adaptive Reaktionen gegen bestimmte Räuber zugrunde liegen, äußerst schwierig (Gould & Vrba 1982). So bleibt der dafür nötige Nachweis, dass innerhalb einer Population eine gerichtete Selektion erfolgt, welche die Überlebenden von Attacken aufgrund strategischer Vorteile bevorzugt (Vermeij 1982; Sih 1985), spekulativ. Dies vor allem auch, weil wir über die erfolgreichen, also für die Ammoniten letalen Prädationsattacken in der Regel keine quantitativen Daten haben, die uns belegen könnten, dass die mutmaßlich schlechter angepassten Morphotypen häufiger den Attacken zum Opfer fielen als die besser adaptierten.

In den verschiedenen Ammonoiten-Radiationen der Erdgeschichte wird deutlich, dass die Morphologie der Gehäuse mit der zunehmenden Entwicklung schalenbrechender Prädatoren gekoppelt ist (Ward 1981, 1983, Keupp 1997b, 2000b, Sprey 2002). Das drückt sich beispielsweise in einer zunehmenden Skulpturausbildung und der damit verbundenen Stabilisierung der Schale aus. Dieser Umstand macht deutlich, dass beide Gedankenansätze nicht für sich alleine greifen. Vielmehr ist die Verletzungsrate in der Regel Ausdruck eines dynamischen Rückkoppelungsprozesses aus Prädationsdruck und adaptiven Reaktionsstrategien.

Eine seriöse vergleichende Interpretation von Verletzungsraten muss daher nicht nur die möglichen Verursacher von Verletzungen, sondern auch bauplanspezifische Gegebenheiten der verschiedenen Ammoniten-Taxa entsprechend berücksichtigen.

Im Einzelnen können folgende Faktoren die Verletzungsrate kontrollieren beziehungsweise modifizieren:

- **Prädationsdruck:** Anzahl möglicher Fressfeinde sowohl in ihrer taxonomischen Differenzierung, als auch gemessen an den vorhandenen Individuen, und deren Effizienz in der Beutestrategie. Die Entwicklung benthischer Crustaceen mit kräftigen Scheren übt mindestens seit der Trias auf die bodennah lebenden Ammonoiten einen zunehmenden Prädationsdruck aus, der sich in einer entsprechenden Häufigkeit spezifischer Verletzungen bei diesen Formen ausdrückt. So weisen beispielsweise die Perisphinctiden aus dem Fe-oolithischen offenen Schelfablagerungen des Ober-Oxfordiums SW-Madagaskars (Sakaraha), deren weitnabelige, meso- bis longidome Gehäuse kräftige Spaltrippen und dicke Schalen entwickelten, neben großflächigeren, zum Teil durch Fische verursachten Mundrandverletzungen (als forma *substructa* Hölder 1973a regenerierte) einen hohen %-Satz punktförmiger (als forma *verticata* Hölder 1956 regenerierte) Verletzungen sowie typische „Bandschlitz“ auf, während die dünnchaligen und nahezu glatten mutmaßliche Nektonten derselben Taphozönosen bei einer deutlich geringeren Verletzungsrate nahezu ausschließlich typische Fischbisse aufweisen (Abb. 75). Sie machen ein unterschiedliches Räuber-Beute-Verhältnis der Taxa wahrscheinlich, in dem die eher bodennah lebenden Perisphinctiden einem größeren Spektrum potentieller Feinde ausgesetzt waren. Ähnliche Unterschiede stellt Keupp (1997b) zwischen den gehäusemorphologisch den Perisphinctiden konvergenten Dactylioceraten und den bevorzugt nektonisch erachteten Hildoceratiden aus dem süddeutschen Unter-Toarcium fest.

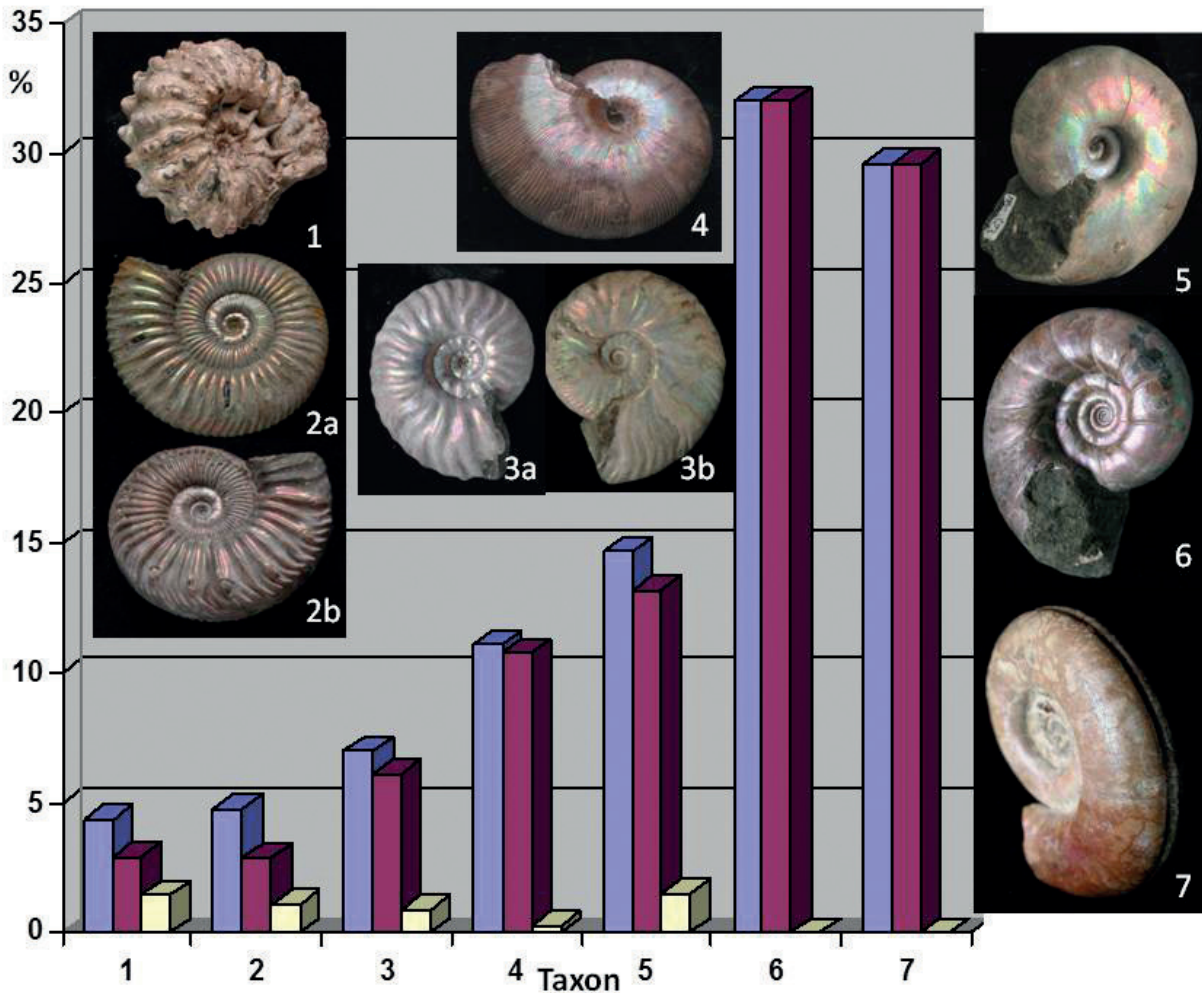


Taxon	Größe der berücksichtigten Populationen	Zahl der Verletzungen	Flächige Verletzungen (forma substructa)	Punktueller Verletzungen: (forma verticata)	„Bandschlitze“	Verletzungsrate
Perisphinctiden div. sp.	2593	337 (100 %)	224 (66,5 %)	101 (30 %)	12 (3,5 %)	<b>13 %</b>
Phylloceratiden div. sp.	443	18 (100 %)	18 (100 %)	----	----	<b>4 %</b>
<i>Protetragonites fraasi</i>	126	2 (100 %)	2 (100 %)	----	----	<b>1,6%</b>

Abb. 75: Quantitative Auswertung von regenerierten Mundrandverletzungen einer Verkaufskollektion von Ober-Oxford-Ammoniten aus SW-Madagaskar (Sakaraha), ausgezählt im Oktober 2000 bei L. Berwald, Selent.

Vergleicht man dagegen die Verletzungsraten einer ähnlich gemischten Vergesellschaftung aus stark skulptierten, dickschaligen Gehäusen mit dünn- und glattschaligen Formen aus der Unter-Kreide (Unt.-Albium) von NW Madagaskar (Abb. 76), in denen auch mit Phylloceraten und *Eotetragonites* typische nektonische Elemente enthalten sind, ergibt sich ein völlig konträres Erscheinungsbild. So weisen dort die mutmaßlich bodennah lebenden Douvilleiceraten und Neosilesiten, welche den Perisphinctiden bzw. Dactyloceratiden analoge Gehäusetyper entwickelt haben, die relativ geringsten Verletzungsraten auf, während die pelagischen Elemente deutlich häufiger verletzt wurden (Abb. 76).

Vergleicht man auch hier die Art der Verletzungstypen, bestätigt sich für die stark skulptierten Taxa ein hoher Anteil krebsspezifischer Verletzungen. Bei den weitgehend glattschaligen Desmoceratiden (*Desmoceras*, *Beudanticeras*, *Cleonicer*) dominieren klar flächige Mundrandverletzungen, die aufgrund ihrer Konfiguration zum Teil eindeutig auf semionotide Fische (s.o.) zurückgehen, teilweise auch auf eine konstruktionsbedingte, fragile Mündungsbildung, die bei Feind-Attacken ein Festhalten durch Anwachsflächen-paralleles Ausbrechen der Schale erschwert („Easy-to-tear-Strategie: Checa 1994). Die Phylloceraten und *Eotetragonites* sind nahezu ausschließlich durch breit U-förmige Ausbisse der Ventralseite verletzt worden. Selbst bei Berücksichtigung des Einflusses unterschiedlicher morphologischer Parameter und Defensiv-Strategien auf die Verletzungsraten scheint in der vorliegenden Vergesellschaftung der Prädationsdruck durch Fische in der Wassersäule größer gewesen



Taxon	Gesamtzahl	Regenerierte Mundrandverletzungen	Anteil forma substructa	Anteil forma verticata	Verletzungsrate
1 <i>Douvelliceras div.sp.</i>	680	30	70 %	30 %	<b>4,4 %</b>
2 <i>Neosilesites div.sp.(2a) + Umsinenoceras (2b)</i>	105	5	60 %	40 %	<b>4,8 %</b>
3 Cleoniceratidae	986	65	87 %	13 %	<b>6,5 %</b>
4 <i>Phylloceras cf. velledae</i>	212	35	97,1 %	2,9 %	<b>11,1 %</b>
5 <i>Desmoceras latidorsatum</i>	2691	464	89,9 %	10,1 %	<b>14,7 %</b>
6 <i>Eotetragonites umbilicostriatus</i>	206	66	100 %	----	<b>32,0 %</b>
7 <i>Trochleiceras magneti</i>	29	9	100 %	----	<b>29,6 %</b>

Abb. 76: Abgestufte Verletzungsraten einer Ammoniten-Taphozönose aus dem Unter-Albium von Ambatolafia, Mahajanga-Becken, Madagaskar. Die stark skulptierten Taxa haben gegenüber den eher glattschaligen deutlich geringere Verletzungsraten (blaue Balken), zeigen aber einen größeren Anteil punktförmiger, überwiegend auf benthonische Krebse zurückgehende Munsaumepithel-Verletzungen (gelbe Balken) gegenüber den flächigeren Schalenausbissen durch Fische (rote Balken).

zu sein, als nahe dem Substrat. Ursache der Umkehr vom generellen Trend kann in diesem Beispiel wohl in der weniger lebensfreundlichen Weichbodenbeschaffenheit des Ablagerungsraumes gesucht werden, in der die Sedimentation dunkler, glaukonitischer Mergeltone vorherrschte.

Die signifikant abweichenden Verletzungsraten jeweils gleicher Taxa in unterschiedlichen Fundregionen, wie sie in der obigen Tabelle 3 beispielsweise übereinstimmend zwischen Hecticoceraten, Kosmoceraten und Perisphinctiden aus dem Callovium der Normandie und von Michailov erkennbar sind, haben ihre Ursache wohl in lokal gesteuerten, oft von der Lebensqualität des Substrats abhängigen Unterschieden

des Prädationsdruckes. Ein mögliches Artefakt der Datenerhebung, wie Kröger (2000: S. 75) aufgrund der unterschiedlichen Erhaltung beider Faunen (Pyritsteinkerne bzw. Aragonit-Schalenerhaltung) vermutet, scheidet mit Sicherheit aus, da die Pyritsteinkerne die zartesten Wachstumsstörungen nachzeichnen und bei den skulptierten Formen verletzungsbedingte Störungen der Berippung auf den Steinkernen in gleicher Deutlichkeit erscheinen wie bei Schalenerhaltung. In ähnlicher Weise scheint in den verschwammten Oxford-Mergeln von Pamproux/Frankreich aus faziellen Gründen das Angebot möglicher Prädatoren geringer gewesen zu sein, als in den eisenoolithischen offenen Schelfarealen SW-Madagaskars. Schon Bayer (1970) wies auf eine höhere Verletzungsrate der Ammoniten-Vergesellschaftungen aus eisenoolithischen Dogger-Sedimenten gegenüber denen aus homogenen Tonsteinserien hin.

- **Gehäusemorphologische Parameter** können konstruktionsbedingt teils die Verletzungsrate steigern, teils aber auch durch erfolgreiche Anpassungsstrategien zu einer Reduktion der Verletzungen führen. Erstere lassen sich mit Hilfe statistischer Methoden plausibel darstellen, während die kausale Beweisführung im zweiten Fall kaum möglich wird. Schindel et al. (1982) zeigten an rezenten Gastropoden, dass die bauplanbedingte Verletzbarkeit von Gehäusen mehr Einfluss auf die Verletzungsrate hat als der reale Prädationsdruck, so dass in diesem Falle kein Zusammenhang zwischen der Anzahl regenerierter Schalenverletzungen und dem Prädationsdruck erkennbar ist.

### Konstruktionsbedingte Vorzugsposition von Verletzungen am Mundsaum

Wir haben bereits gezeigt, dass bestimmte Prädatoren, die typische Gehäuseverletzungen hervorrufen, ihre Attacken unabhängig von den jeweiligen Gehäuseparametern der Ammonoideen immer wieder in ähnlicher Position des Gehäuses realisieren, wie etwa die typisch U-förmigen Fischbisse am Mundsaum des äußeren Flankendrittels oder die in ihrer Urheberschaft fraglichen, schmal-V-förmigen Schalenausbrüche im inneren Flankendrittel nahe der Nabelkante. Die dabei resultierenden Schalenverletzungen werden lediglich in ihrer Konfiguration von Skulpturelementen des Ammonitengehäuses modifiziert. Daneben können aber spezifische Elemente der Gehäusemündung selbst aufgrund ihrer besonders exponierten beziehungsweise griffigen Eigenschaften unabhängig von spezifischen Strategien eines möglichen Prädatoren für Verletzungen besonders prädisponiert sein. Vier Beispiele sollen eine solche von der Mündungskonfiguration der Ammonoideen abhängige Verletzungsanfälligkeit demonstrieren:

- **Kielfortsatz:** Die ventrale Gehäusemündung der Pleuroceraten aus dem mittleren Lias wird durch das schmale, zungenartige Überraigen des Zopfkieles modifiziert (Abb. 78 links). Meistens steht der Kielfortsatz, der bei adulten Gehäusen leicht nach innen wächst, mehr als 1 cm vor. Durch die exponierte Lage wird er überdurchschnittlich oft in Mundsaumverletzungen einbezogen. Die graphische Darstellung der Lokalisation von insgesamt 1683 als forma *substructa* und forma *verticata* (s.u.) regenerierten Verletzungen bei *Pleuroceras* von Unterstürmig/Oberfranken zeigt eine bimodale Verteilung (Abb. 77). Die annähernde Normalverteilung der Schalenverletzungen mit einem Optimum im äußeren Flankendrittel zwischen 60 und 70 % der Windungshöhe wird von einem steilen Maximum bei 100 % überlagert, das der Lage des ventralen Kielfortsatzes entspricht. Die unspezifischen Bruchkanten deuten darauf hin, dass das Abbrechen der fragilen Kielfortsätze meist eher durch einfaches Anstoßen -wohl während der Auseinandersetzung mit dem Gegner- ausgelöst wurde, als durch eine auf diese Schalenregion spezialisierte Attacke.
- **Dornen/Stacheln:** Die Kosmoceraten des Callovium verdanken ihren Namen „Schmuckhorn“ der auffälligen Skulptur, die aus Rippen, Knoten und Hohlstacheln besteht. Die langen Hohlstacheln werden nach ihrer Anlage an der Mündung im Zuge des fortschreitenden Gehäusebaues durch sekundäre Schalenschichten von innen abgekapselt. Bei der Herauslösung des Fossils aus dem umgebenden Gestein fungieren die Trennböden als Sollbruchstelle, so dass von den ursprünglich langen Hohlstacheln meist nur gerundete Noppen erkennbar sind. Markante Protuberanzen der Gehäuseoberfläche sind vor allem 1) die Marginalknoten unmittelbar entlang der ventralen Abplattung des Gehäuses (bei 96-98 % der Windungshöhe), 2) die Lateralknoten, die auf der Flankenmitte je nach Taxon und ontogenetischem Stadium in ihrer Position zwischen 44 und 62 % der Windungshöhe (im Mittel bei etwa 55 %) variieren, sowie 3) die radial verlängerten Umbilikalwülste unmittelbar an der Nabelkante (18-25 % der Windungshöhe). Die Bildung insbesondere längerer Hohlstacheln

erfordert entsprechend zarte Ausstülpungen des Mantelepithels (vergl. Checa & Martin-Ramos 1989), die während der Kalkabscheidungsphase schwer zurückziehbar sind. Die quantitative Analyse einer Kosmoceraten-“Population” von Rijasan/Russland ergibt, dass punktförmige Mundsäumverletzungen, welche das Mantelepithel betreffen und bei der Regeneration typische Rippenscheitel und verwandte Symptome entstehen lassen, bevorzugt im Bereich dieser Stacheln ansitzen, während die flächigeren Schalenausbrüche ohne nennenswerte Beeinträchtigung des Mantelrandes eher zwischen den Stacheln angelegt werden (Abb. 79, 80). Die Differenzierung des Mündungsrandes in verletzungsanfällige Stacheln und weniger anfällige Zwischenabschnitte ist hier offensichtlich unabhängig vom angreifenden Prädator ein wesentlicher Steuerfaktor für den Verletzungstyp.

Anzahl  
Mundsäum-  
verletzungen

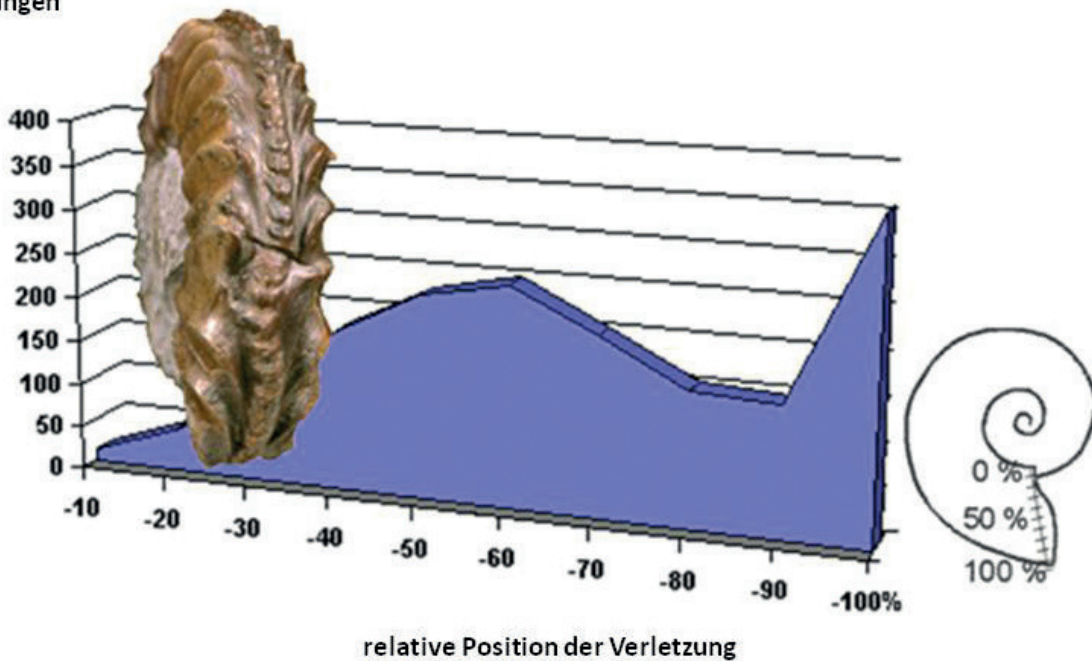


Abb. 77: Die bimodale Verteilung von insgesamt 1683 Schalenverletzungen entlang des Mundsäumes bei *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Mittel-Lias von Unterstürrmig/Oberfranken wird durch die hohe Verletzungsanfälligkeit des ventralen Kielfortsatzes (Position = 100 %) hervorgerufen. Eingebledetes *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) von Schnaittach östlich Lauf (leg. J. Göbel) mit regenerierter Kielfortsetzung, Ø 5,3 cm, SHK PA-6.



Abb. 78: Der schmale, die Gehäusemündung ventral weit überragende Kielfortsatz der Amaltheiden ist im besonderen Maße verletzungsanfällig und deshalb in die meisten Mundsäumverletzungen integriert. Links Vollständiges *Pleuroceras salebrosum* (Hyatt) mit weit vorragendem Kielfortsatz, Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken (leg. J. Schobert), Ø 4,5 cm, SHK MAn-1865. Mitte und rechts typische (regenerierte) Mundsäum-Verletzungen, welche den Kielfortsatz einbeziehen, bei *Pleuroceras salebrosum* (Hyatt) aus Buttenheim (leg. J. Schobert, (Länge 3,5 cm, SHK PA-25657) und *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) von Unterstürrmig/Oberfranken (leg. A.E. Richter), Höhe 6 cm, SHK PA-6155.

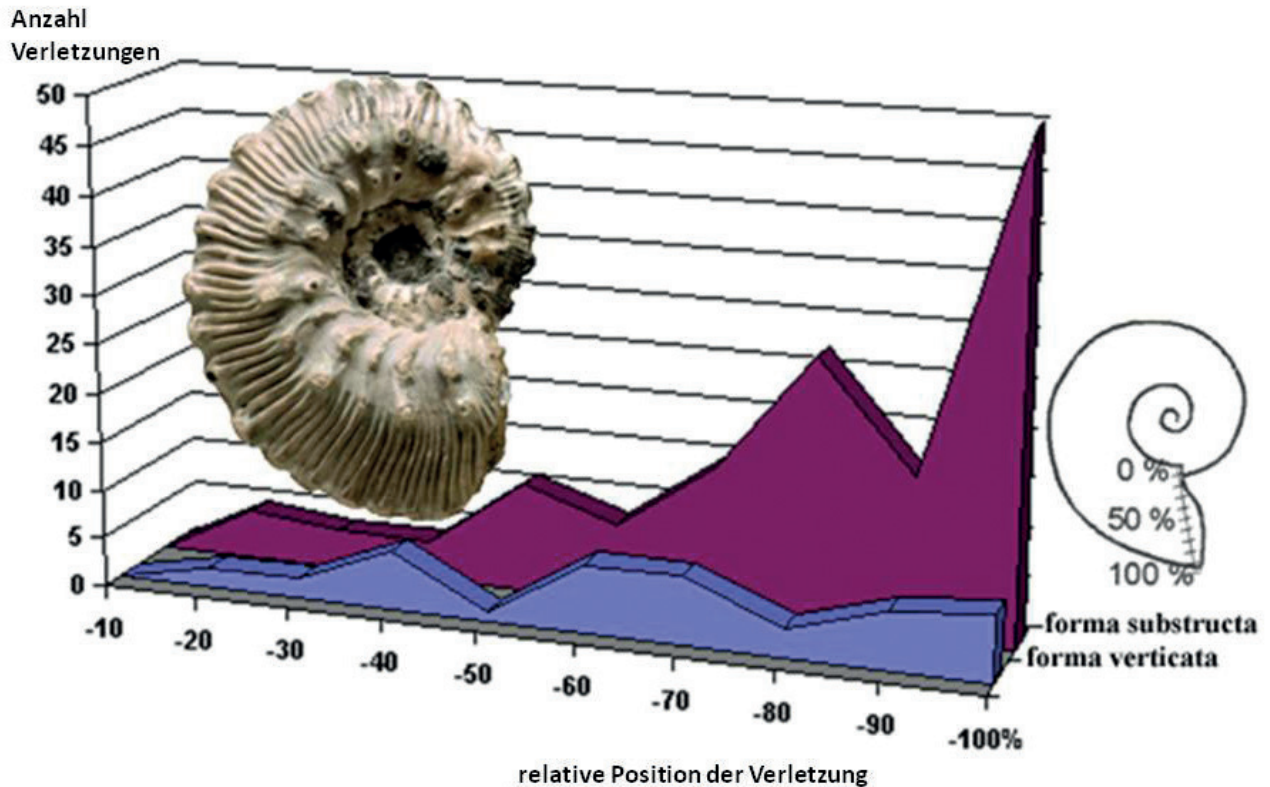


Abb. 79: Die jeweils dreigipfelige Verteilung von 41 punktförmigen (als *forma verticata* regenerierten) und 140 flächigen (als *forma substructa* regenerierten) Mundrandverletzungen bei Kosmoceraten aus dem Callovium von Rjasan/Russland weisen auf eine Steuerung durch die Skulpturelemente hin. So liegen je nach Art und ontogenetischem Stadium die Vorzugspositionen der Marginalknoten bei 96-98 %, der Lateralknoten bei 44-62 % (im Mittel bei 55 %) und der gestreckten Umbilikalwülste bei 18-25 % der Windungshöhe. Während die punktförmigen Verletzungen bevorzugt im Bereich der Dornen liegen, erfolgt die Anlage flächiger Verletzungen eher zwischen den Skulpturelementen.



Abb.80: Drei Beispiele für die Vorzugsposition punktueller Verletzungen im Niveau der Knoten- und Dornenbildung bei Kosmoceratiden aus dem Callovium von Rjasan, Russland (don. R. Schmode). Die Verletzungen wurden jeweils als *forma verticata* Hölder 1956 regeneriert. Von links nach rechts: SHK PA-19564 (Ø 3,8 cm), SHK PA-8777 (Ø 3,8 cm), SHK PA-9450 (Ø 3,2 cm).

- Am Beispiel von Harpoceraten und Hildoceraten des Ober-Lias konnte Kröger (2000) zeigen, dass die Mündungsbildung offensichtlich einen deutlichen Einfluss auf die Verletzungsanfälligkeit hat (Abb. 81). So erweisen sich nicht nur besonders vorspringende Mündungsabschnitte, wie der Kielfortsatz der Pleuroceraten, sondern auch rückspringende Elemente, wie der markante Ventrolateralsinus der Harpoceraten und Hildoceraten, als bevorzugte Verletzungsareale, da hier mögliche Prädatoren offensichtlich besonders gut angreifen konnten.

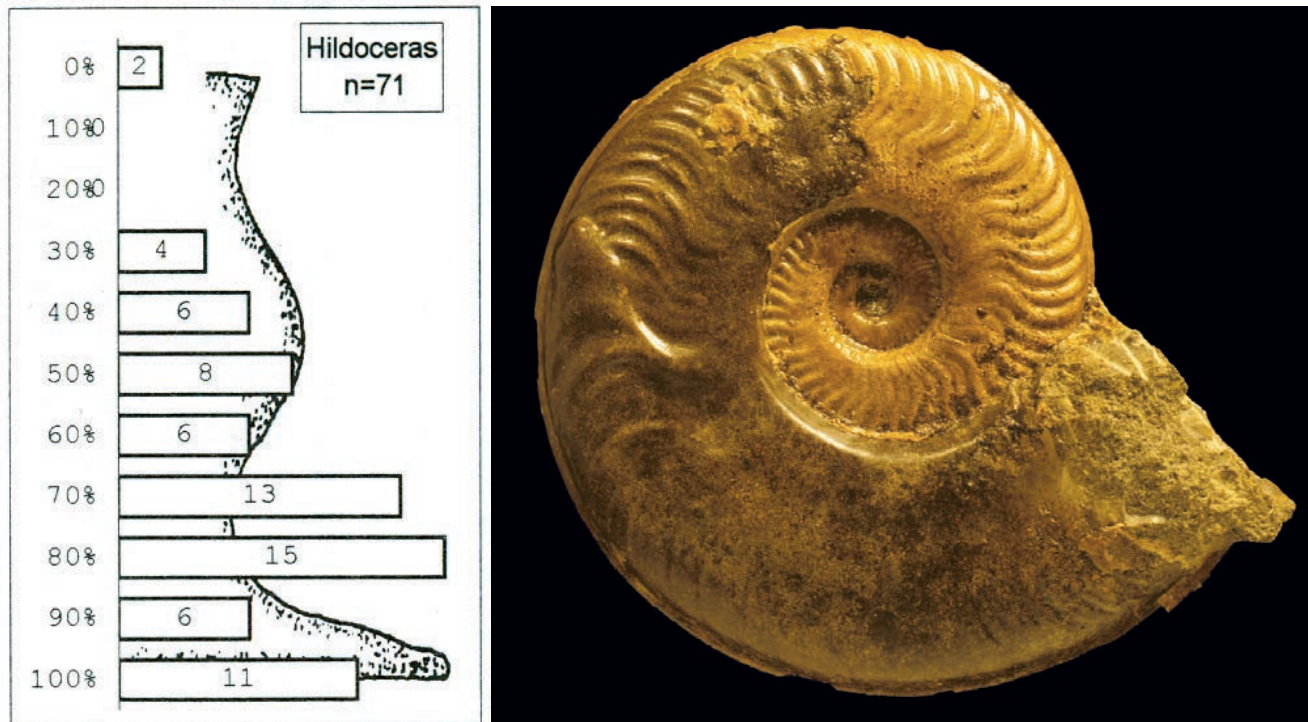


Abb. 81: Nach Kröger (2000) erhöht ein deutlich ausgeprägter Ventrolateralsinus des Peristomrandes die Verletzungsanfälligkeit. So konzentrieren sich bei Hildoceraten aus dem süddeutschen Unter-Toarcium mehr als 40 % der Mundrandverletzungen auf den Bereich des Ventrolateralsinus. Rechts ein *Hildoceras (Hildaites) serpentinum* (Reinecke) mit einer typischen Mundsaumverletzung im Bereich des durch den Rückschwung der Sichelrippen in der Skulptur nachgezeichneten Ventrolateralsinus aus dem Unter-Toracium von Altdorf bei Nürnberg (leg. J. Suchopar), Ø 9,5 cm, SHK PA-10493.

- Rippen:** Spaltrippen haben sich iterativ in verschiedenen Entwicklungsreihen der Ammonoideen entwickelt. Ihr konvergentes Auftreten legt eine funktionale Bedeutung dieses Skulpturmerkmals nahe. Durch die Faltung der Schale (= Wellblech-Struktur) wird eine erhöhte Schalenstabilität erzeugt, welche insbesondere in bodennahen Flachwasserbiotopen als Schutz vor dort bevorzugt aktiven, durophagen Prädatoren gewertet werden kann (Keupp 2000b). So limitieren die Rippen u.a. den Schalenverlust bei Attacken des Mundsaumes (s.o.). Inwieweit jedoch die artspezifisch unterschiedliche Position des Rippenspaltpunktes funktionale Bedeutung hat, wird kontrovers diskutiert. Eine zunehmende Expansionsrate der Gehäusespirale, die zu hochmündigen Windungen und einem dadurch stärkeren Divergieren der radialen Rippen führt, kann aus geometrischen Gründen ein Verlagern der Rippenspaltpunkte in Richtung auf die Nabelkante begünstigen (z.B. im Oberjura von Orthosphinctiden zu *Ataxioceras*), doch lassen sich auch innerhalb ähnlicher Gehäusegestalten unterschiedliche Positionen des Spaltpunktes erkennen. Bei den konvergenten Gehäuse-Typen der Orthosphinctiden (Malm) und Dactylioceraten (Lias) liegen die Maxima der regenerierten Schalenverletzungen jeweils im ventrolateralen Abschnitt, der durch die Spaltrippen gekennzeichnet ist. Bei den Dactylioceraten aus dem Ober-Lias Süddeutschlands erfolgt die Anlage punktförmiger Verletzungen, die wir (s.o.) auf die mögliche Aktivität von Krebsen zurückgeführt haben, häufig exakt im Bereich des Rippenspaltpunktes (im Mittel bei 63 % der Windungshöhe). In ähnlicher Weise finden wir auch bei den analogen, longidomen Spaltripperrn des Ober-Jura (Orthosphinctiden) eine häufige Koinzidenz der Rippenscheitel-Anlage nahe dem Rippenspaltpunkt, der jedoch im Durchschnitt bei 67 % der Windungshöhe geringfügig in Richtung des Gehäuseventers verlagert ist (Abb. 82, 83). Während Keupp (1997b) darüber spekuliert, ob die Positionierung der schwach verdickten Rippenspaltpunkte möglicherweise eine adaptative Reaktion der Ammoniten zur Erhöhung der Mündungsstabilität im Bereich der bevorzugten Angriffsposition sei, geht Kröger (2000: S. 38) -wie wir das soeben für die Kosmoceraten diskutiert haben- von einer prädestinierten Schwächezone der Mündung aus, die im Wachstumsfortschritt des Gehäuses vorübergehend einen kleinen einspringenden Winkel verursacht.

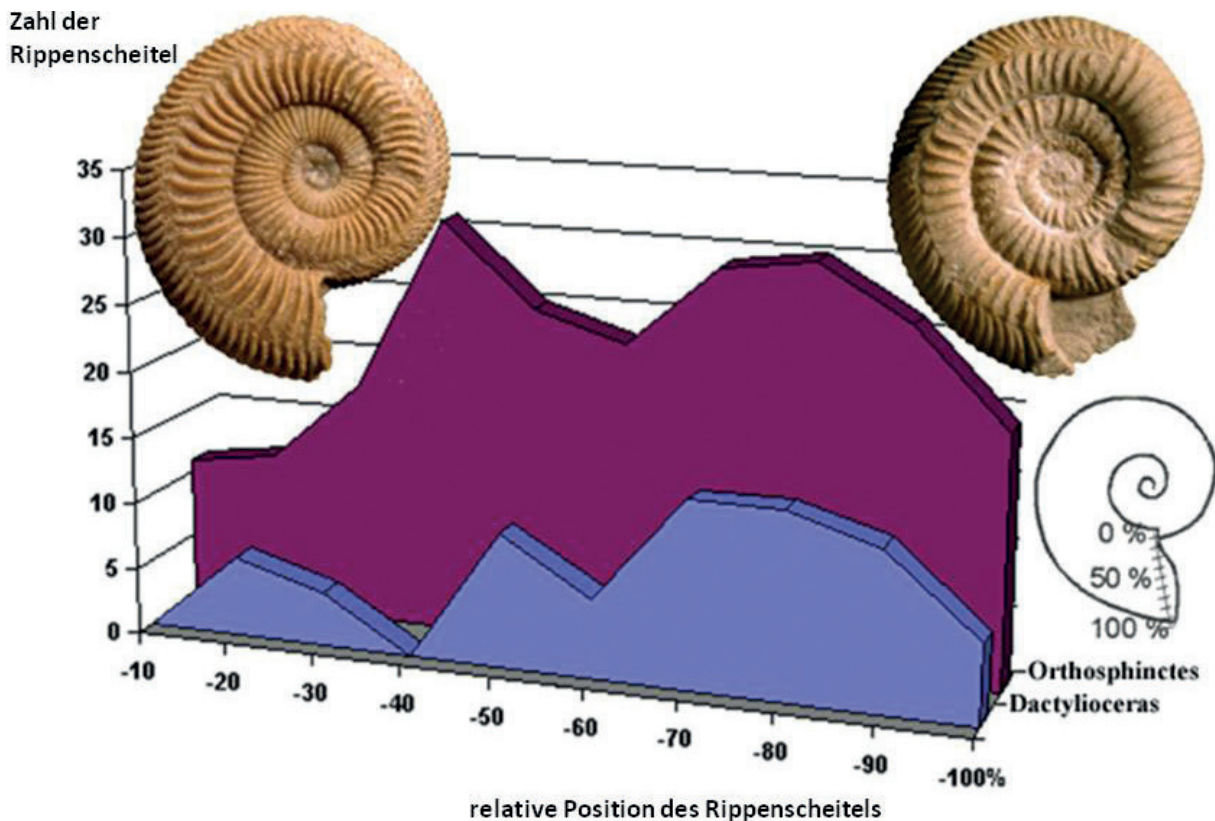


Abb. 82: Die punktuellen, als *forma verticata* Hölder 1956 regenerierten Mundrandverletzungen bei *Dactylioceras athleticum* Simpson (Unter-Toarcium) von Schlaifhausen/Oberfranken ( $n = 36$ , in der Darstellung  $\times 2$ ) und bei *Orthosphinctes* sp. aus dem Unter-Kimmeridium von Hartmannshof ( $n = 224$ ) zeigen jeweils eine Vorzugslokalisation im äußeren Flankendrittel, das durch die Rippenaufspaltung (Rippenspaltpunkte im Mittel 63 % bei *Dactylioceras* und 67 % bei *Orthosphinctes*) markiert ist.

Andererseits findet sich übereinstimmend bei beiden Taxa jeweils auf der inneren Flankenhälfte ein zweites Maximum der Rippenscheitelanlage, das im Bereich der Hauptrippen liegt und keinerlei durch die Mündungskonfiguration vorgegebene Schwächezone erkennen lässt. Keupp (1997b) vermutet daher, dass sowohl das laterale, wie das ventrolaterale Maximum eher durch die weitgehend auf dem Boden lebenden Prädatoren, als durch die Mündungskonfiguration kontrolliert werde. Er deutet das ventrolaterale Maximum als eine Folge von Attacken, die während der Ruhephase des Ammoniten erfolgten, in welcher die Mündung durch den zurückgezogenen Weichkörper nach oben eingekippt war. Das laterale Maximum repräsentierte dagegen Attacken während der Aktivphase des Ammoniten, in der durch den ausgestreckten Körper die Mündung etwas nach unten gekippt war. Die angreifenden astaciformen Krebse konnten bei gleichbleibender Reichweite auf diese Weise in unterschiedlichen Positionen der Gehäusemündung ansetzen. Wenn diese Interpretation verifiziert werden kann, leitete sich für die Lebensweise der angesprochenen planulaten bis serpenticonen Ammoniten-Taxa mit langen Wohnkammern und Spaltrippen eine Lebensweise unmittelbar über dem Meeresboden ab.

- **Einschnürungen:** Einschnürungen zählen zu den häufigsten episodisch auftretenden Einengungen der Conothek (Keupp 2000b). Mit Ausnahme der devonischen Agoniatitina treten sie in allen Großgruppen der Ammonoideen als optionales Skulpturelement auf (Radtko 2012). Grundsätzlich lassen sich bei der Anlage von Einschnürungen drei verschiedene Konstruktionen unterscheiden (Abb. 84):
  - Die Anlage erfolgt im Kontinuum der Anwachsflächen am Mundsaum und ist mit
  - einer äußerlich erkennbaren Einsenkung der Schale verbunden (=„Schaleneinschnürungen“: Korn 1988). Ihr Verlauf ist bei Schalenerhaltung von außen erkennbar und oft mit anderen Skulptur-Elementen (z.B. Parabelrippen) gekoppelt. Sie stehen in der Regel im Kontext mit der Ausbildung interimistischer Mündungen. Bei regelmäßiger Ausbildung können sie auch als regelmäßige Skulpturelemente in Erscheinung treten (z.B. Perisphinctidae (Ober-Jura), *Pleurolytoceras* (Unter-Jura). Sekundäre Verdickungen



Abb.83: Vier Spaltripper (Perisphinctiden), jeweils mit einem Rippenscheitel im Niveau des ventrolateralen Rippenspaltpunktes. Oben links: *Parkinsonia* sp. aus dem Ober-Bajocium von Burton Bradstock, Dorset (don. R. Schmode), Ø 11 cm, SHK PA-11277. Oben rechts: Perisphinctide aus dem Callovium von Pamproux, Frankreich, dessen Rippenscheitel leistenförmig ausgebildet ist (= forma *pseudocarinata* Fernandez-Lopez 1984), leg. P. Müller, Ø 6,3 cm, SHK PA-14290. Unten links: *Divisosphinctes* sp. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar (don. R. Schmode): Ø 7,3 cm, SHK PA-12590. Unten rechts: *Strajevskya* sp. aus dem Tithonium (Mittlere Wolga-Stufe) von Salekhard, Polarural (don. Chr. Keupp), Ø 5,1 cm, SHK PA-9652.

der Schale können die Einschnürungen verstärken, so dass sie auf dem Steinkern oft wesentlich deutlicher als auf der Schalenoberfläche hervortreten.

- Finale Einengung der adulten Gehäuseröhre (z.B. *Dactylioceras* (Lias), *Valanginites* (Unter-Kreide)).
- Die Anlage erfolgt bevorzugt bei glattschaligen bis geringskulptierten Taxa sekundär durch eine nach innen gerichtete, leistenartige Verdickung der Schale (= „Varices“: Birkelund 1980, „interne Leisten“: Westermann 1990). Die im Wesentlichen nur als Furchen auf dem Steinkern erkennbaren Leisten, deren sehr unterschiedliche Konfiguration art- und gattungsspezifisch ist, wird in der Regel durch Verdickung der Perlmutter-Lage erzeugt (Drushits & Khiami 1970, Drushits & Dogouzhaeva 1974, Howarth 1975, Birkelund 1980, Checa 1994, Keupp 2008a, Radtke 2012). Sie ist in ihrem Verlauf von den Anwachslinien

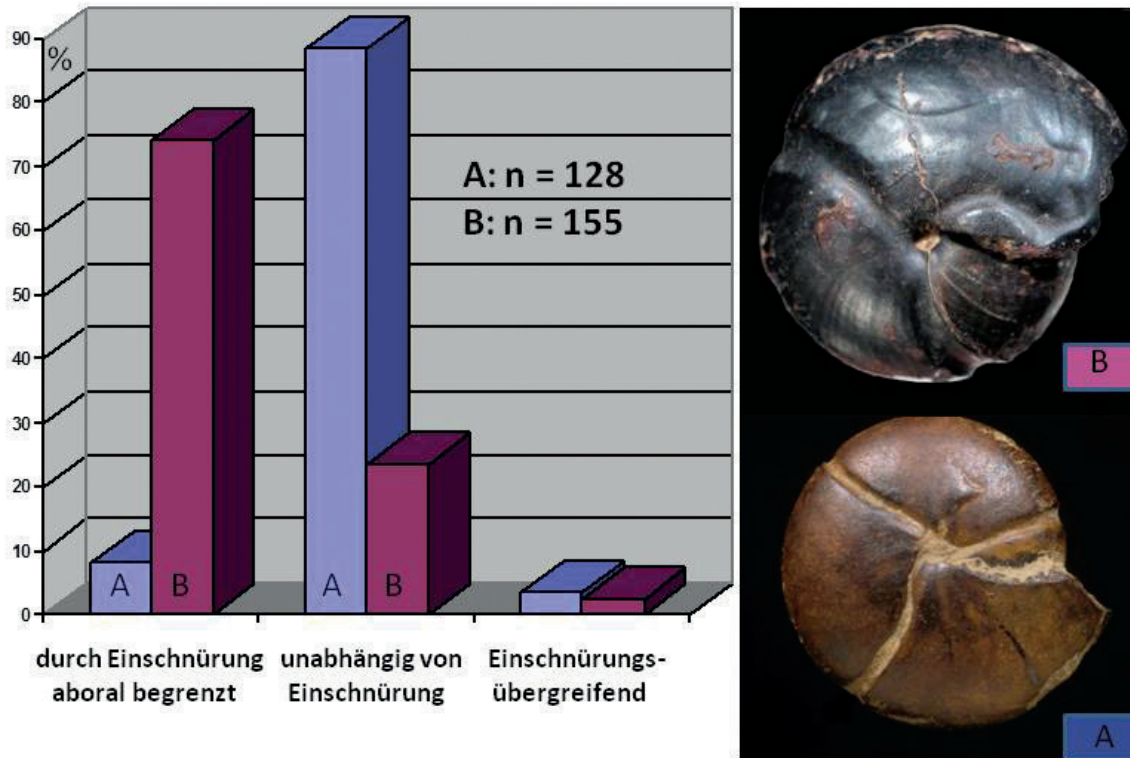
der Gehäuseröhre unabhängig und nur auf dem Steinkern erkennbar (z.B.: *Cheiloceras* (Devon), *Arcestes* (Trias), *Holco-* und *Calliphylloceras* (Jura)). Varices werden häufig von äußerlich erkennbaren ventralen Wülsten begleitet (z.B. *Ptychophylloceras*, verschiedene Desmoceratidae). Diese Tatsache legt in Verbindung mit kleineren Mundsaum-Verletzungen, welche die Varices einbeziehen, nahe, dass auch die Bildung der internen Leisten unmittelbar am Mundsaum erfolgte.

Insbesondere die internen Leisten, deren Abstand teils regelmäßig, manchmal auch unregelmäßig angelegt wird, sind in ihrer funktionalen Deutung umstritten. Ihr Auftreten bei überwiegend glattschaligen Taxa legt zwei mögliche Bedeutungen, nämlich zur besseren Verankerung des Weichkörpers im Gehäuse und als Stabilisatoren der Gehäuseröhre selbst nahe (Keupp 2000b). In der Tat scheint ein signifikanter statistischer Zusammenhang zwischen Mundsaum-Verletzungen und der Anlage von internen Einschnürungen zu bestehen. Die Analyse einer 8554 Individuen umfassenden Population kleiner limonitisierter Steinkerne von Cheiloceraten ( $\varnothing$  0,5-1,5 cm) aus dem Ober-Devon Marokkos hat eine Verletzungsrate von 4,06 % ergeben. Etwa 99 % der am Mundsaum angelegten Schalenverletzungen wurden als forma *substructa* Hölder 1973 regeneriert. Innerhalb der Mundsaum-Verletzungen finden sich vor allem zwei unterschiedliche Typen, kleinere, oft dreieckige Ausbisse des lateralen Mundsaums, deren aborale Reichweite unter  $30^\circ$  beträgt, und ventrale « Bandschlitz-Verletzungen », welche die Wohnkammer weit nach hinten aufschneiden. Das Mengenverhältnis beider Typen liegt bei 45,2 : 54,8 %.



Abb. 84: Unterschiedliche Einschnürungstypen bei Ammonoideen. Oben links: Regelmäßige, im Kontinuum der Anwachslinien angelegte Einschnürungen, kombiniert mit wulstartigen Rippen bei *Puzosia saintursi* Collignon, Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar ( $\varnothing$  6,1 cm, SHK MAo-486), Oben Mitte: Bei *Pleurolytoceras hircinum* (Schlotheim) bilden die Einschnürungen eine Ersatzskulptur, Ober-Toarcium von Mistelgau/Oberfranken,  $\varnothing$  3,4 cm, SHK MAn-415. Oben rechts: Die z.T. farblich weiß abgesetzten Einschnürungen bei *Divisosphinctes besairiei* Collignon aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar wurden im Zusammenhang mit präadulten Mündungsausbildungen angelegt.  $\varnothing$  9 cm, SHK PA-17060. Unten links: Finale Mündungseinengung bei einem adulten Gehäuse von *Valanginites nucleus* (Roemer), Valanginium von Twiehausen, Westfalen,  $\varnothing$  5,5 cm, SHK PA-8746. Unten Mitte: Die Einschnürungen bei *Prionoceras* sp. aus dem Oberdevon von Fezzou, Marokko sind nur auf dem Steinkern sichtbar,  $\varnothing$  2 cm, SHK MAp-40. Unten rechts: Steinkern von *Holcophylloceras* sp. mit S-förmig geschwungenen Einschnürungen, Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar,  $\varnothing$  16,2 cm, SHK MAn-3165.

Während die kleineren Mundrandverletzungen zu mehr als 88 % unabhängig von der Lage der Einschnürungen sind, werden 73,5 % der ventralen Bandschnitte durch Einschnürungen nach hinten limitiert (Abb. 85). Der Anteil von Verletzungen, welche über die Einschnürungen übergreifen, ist vernachlässigbar und beträgt bei den geringfügigen Schalenverlusten etwa 3 %, bei den ventralen Bandschlitten 2,5 %. Die Einschnürungen der Cheiloceratiden begrenzen die Schalenverluste infolge der Prädatoren-Attacken und verhindern damit, dass der Angreifer zu dem weit in die Wohnkammer zurückgezogenen Weichkörper vordringen kann. Entsprechend häufig ist daher die Möglichkeit der Ammonoideen, dem Angreifer zu entkommen und die Gehäuseverletzung zu regenerieren.



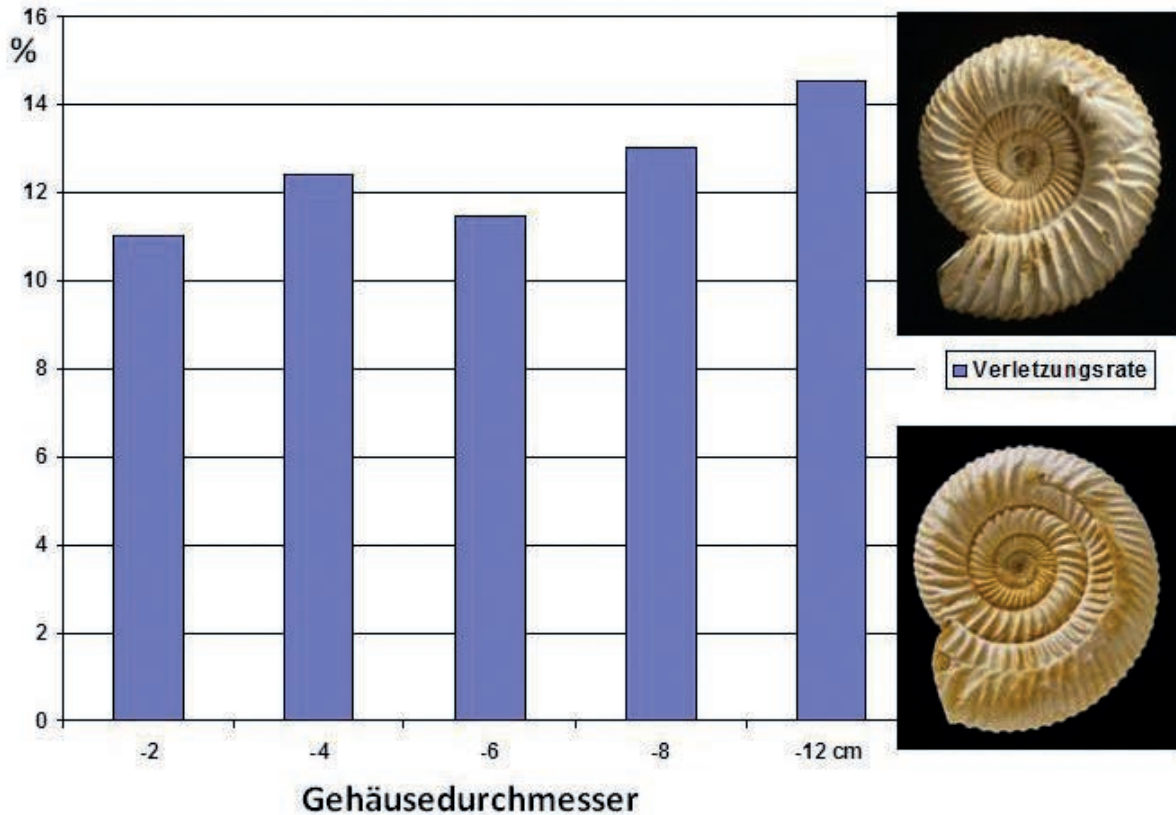
***Cheiloceras* sp. forma *aegra substructa* Hölder 1973, Famennium, Marokko**

Abb. 85: 283 Fälle von Mundsaumverletzungen bei Cheiloceraten aus dem Ober-Devon Marokkos. 73,5 % der schlitzartigen Verletzungen im Ventralbereich (B) werden in ihrer aboralen Reichweite durch Einschnürungen begrenzt, während mehr als 70 % der kleineren, meist lateral auftretenden Mundsaumverletzungen (A) keinen Bezug zu den Einschnürungen aufweisen. In Verbindung mit dem geringen Anteil (3 bzw. 2,5 %) von Mundsaum-Verletzungen, die über eine Einschnürung hinweg angelegt wurden, belegen diese Zahlen die Protektionsfunktion der internen Einschnürungen.



Abb. 86: Zwei fast identische Beispiele für die aborale Begrenzung von Schalen ausbrüchen (Fisch-Attacken) durch Einschnürungen bei *Eotetragonites umbilicostriatus* Collignon aus dem Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar (don. L. Berwald). Links: Ø 5 cm, SHK PA-15352, rechts: Ø 3,1 cm, SHK PA-15345.

- Ontogenie:** Grundsätzlich sind juvenile Gehäuse, deren Mundsaum durch den sukzessiven Wachstumsfortschritt fragiler gebaut ist, anfälliger gegen Verletzungen als adulte, die nach dem Wachstumsstopp ihren Mundsaum häufig durch Schalenverdickungen stabilisieren. Dieser Effekt spielt aber bei den innerartlichen Vergleichen fossiler Gemeinschaften kaum eine Rolle, da wir stets von regenerierten Verletzungen ausgehen, die erst dadurch erkennbar werden, dass sie Störungen beim weiteren Gehäusebau auslösen, also in der Regel während der Wachstumsphase des Gehäuses angelegt wurden. Der Vergleich bezieht sich also in der Regel auf die präadulte Wachstumsphasen der Ammonoideen.



Durchmesser des Gehäuses	Anzahl (n)	Anzahl der Gehäuseverletzungen	Verletzungsrate
< 2 cm	1888	208	11,02 %
2-4 cm	4682	580	12,39 %
4-6 cm	3245	372	11,46 %
6-8 cm	983	128	13,02 %
8-12 cm	227	33	14,54 %
Summe	10888	1321	12,13 %

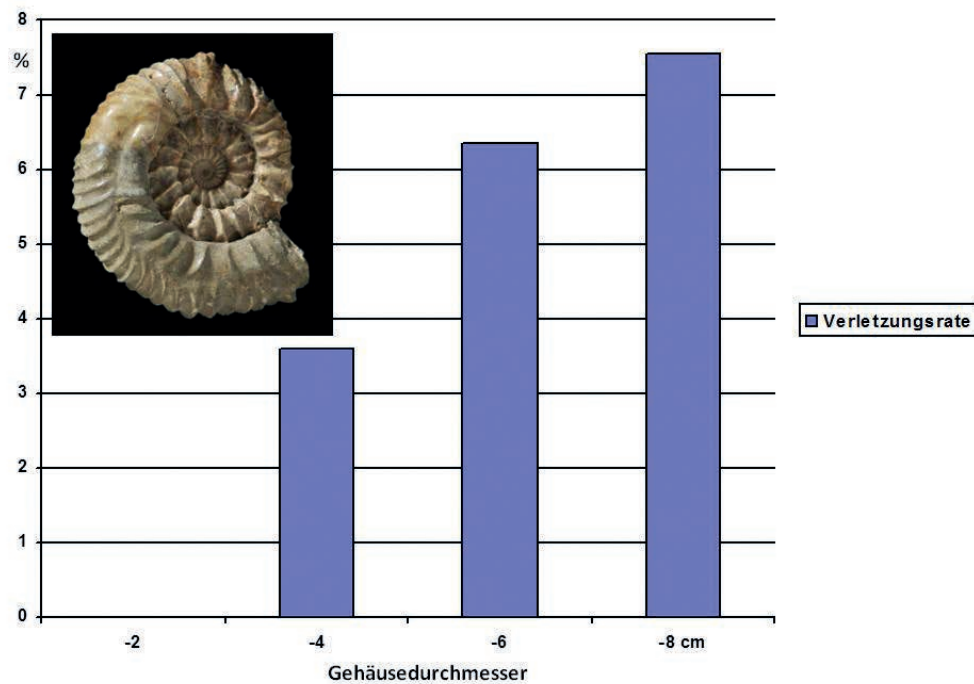
Abb. 87: Die Auswertung von insgesamt 10888 Perisphinctiden aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha/SW-Madagaskar zeigt mit zunehmender Gehäusegröße einen geringen Anstieg der Verletzungsraten (Median 12,13 %). In die Graphik eingebundene Perisphinctiden mit charakteristischen Mundsaumverletzungen durch mutmaßliche Crustaceen-Attacken: Oben: Regenerierte laterale Bandschlitzverletzung, Ø 5 cm, SHK PA-10674. Unten: Rippenscheitel nach einer punktförmigen Beschädigung des Mundrandepithels, Ø 4,9 cm, SHK PA-12607

Das Gros der sichtbaren regenerierten Verletzungen konzentriert sich bei mehr oder weniger engnabeligen Gehäusetypen zunehmend auf die jeweilige Außenwindung. Die Frage, ob die Bildungsdauer der jeweils letzten Gehäusewindung mit zunehmender Größe des Ammonoideen ansteigt, oder größenunabhängig annähernd konstant bleibt, ist für die Interpretation der größenabhängigen Verletzungsraten von grundlegender Bedeutung. Die Zahl der jeweils pro Umgang eingebauten Septen bleibt bei den Ammoniten meist annähernd konstant, so dass die Antwort auf die Frage nach der Bildungsdauer einer Windung unmittelbar mit der zeitlichen Rhythmik der Kammerbildung gekoppelt ist. Beim modernen *Nautilus* scheint der Schlüsselreiz zur Anlage einer neuen Kammer durch das erfolgreiche Abpumpen

der Flüssigkeitsfüllung der vorhergehenden Kammer ausgelöst zu werden. Da unter der Voraussetzung gleichbleibender Umweltbedingungen die Menge der absaugbaren Flüssigkeit in Abhängigkeit von der verfügbaren Oberfläche des Siphos annähernd konstant bleibt, nimmt die Bildungsdauer einer Kammer mit zunehmendem Volumen der Kammer zu (Ward 1985, 1987). Übertragen wir diese Erkenntnisse auf die Ammonoiten, können wir bei annähernd gleichbleibender Zahl von Kammern ebenfalls von einer sukzessiven Zunahme der Bildungszeit der Gehäusewindungen ausgehen. Die Rate regenerierter Verletzungen ist zum einen vom Erfolg artspezifischer Abwehrstrategien (weitgehend zeit- und größenunabhängig), zum anderen aber dem Prädationsdruck abhängig, der als Wahrscheinlichkeit einer Feindattacke in einer bestimmten Zeiteinheit definiert werden kann. Daher ist zu erwarten, dass bei konstanten Umweltbedingungen die Verletzungsrate mit steigender Gehäusegröße geringfügig zunimmt. Der Effekt kann bei gleichbleibender Räuber-Beutebeziehung noch dadurch verstärkt werden, dass mit wachsender Größe des Ammonoiten auch die Chance zunimmt, dem Angreifer verletzt zu entkommen.

Das Beispiel einer in 5 Größenkategorien erfassten „Population“ von insgesamt knapp 11000 Perisphinctiden aus dem Ober-Jura Madagaskars (Abb. 87) entspricht den theoretisch abgeleiteten Erwartungen. Die Verletzungsrate weist mit zunehmender Gehäusegröße bei Werten zwischen 11 und knapp 15 % eine leicht steigende Tendenz auf und spricht für eine während der Ontogenese gleich bleibende Lebensweise der Ammoniten. Entsprechend unterliegt die Population einem konstanten Prädationsdruck.

Dagegen nimmt die Verletzungsrate bei den ebenfalls zu den Perisphinctiden gehörenden Pavlovien aus dem Oberjura Sibiriens zwischen den Größenklassen 2-4 cm und 6-8 cm um mehr als das Doppelte zu (Abb. 88). Der drastische Anstieg weist in diesem Fall auf einen steigenden Prädationsdruck der heranwachsenden Ammoniten hin, der möglicherweise durch einen ontogenetischen Wechsel der bevorzugten Lebensweise von einer Orientierung in den höheren Schichten der Wassersäule zu einem bodennahen Aufenthalt erklärt werden kann.



Gehäusedurchmesser	Anzahl (n)	Anzahl der Gehäuseverletzungen	Verletzungsrate
2-4 cm	772	28	3,6 %
4-6 cm	944	60	6,35 %
6-8 cm	424	32	7,55 %
Summe	2140	120	1,26 %

Abb. 88: Die Verletzungsraten bei 2140 Perisphinctiden (Pavlovien) aus dem Ober-Tithonium vom W-Ural, Sibirien/Russland, nehmen mit zunehmender Gehäusegröße deutlich zu (Daten aus Keupp 1996). In die Graphik eingeblenndeter Steinkern einer *Strajevskya* sp. mit tiefem Rippenscheitel (forma *verticata* Hölder 1956), don. R. Albersdörfer, Ø 6,3 cm, SHK PA-9821.

Keupp & Schobert (2011) konnten anhand der quantitativen Auswertung einer umfangreichen Aufsammlung von überwiegend kleinen (< 2 cm) Amaltheiden aus der Apyrenum-Subzone (Ober-Pliensbachium) von Buttenheim in Oberfranken, die mehr als 22 000 Individuen berücksichtigte, eine deutliche Größen- und Skulpturabhängigkeit von bestimmten Verletzungstypen und der Verletzungshäufigkeit belegen. So zeigen Gehäuse gering skulptierter Vertreter (*Amaltheus*, *Amauroceras*) gegenüber den kräftig berippten (überwiegend *Pleuroceras*) in der Größenklasse kleiner 2 cm mehr als doppelt so häufig regenerierte Mundsäum-Verletzungen, wohingegen bei Gehäusedurchmessern größer als 2 cm beide Formgruppen eine annähernd gleiche Verletzungshäufigkeit aufweisen, deren Rate zwischen 2 und 3 % schwankt. Sie entspricht einer mehr oder weniger konstanten Verletzungshäufigkeit durch alle Größenklassen der stärker skulptierten Taxa (Abb. 89). Gekoppelt mit der deutlich erhöhten Verletzungsanfälligkeit der kleinen, glattschaligen Formen tritt auch ein spezifischer Verletzungstyp auf, der durch schmale, von der Gehäusemündung weit nach hinten reichende Ausbissen gekennzeichnet ist. Die Autoren vermuten als Verursacher dieses bei Amaltheiden mit Durchmessern über 3 cm nur noch vereinzelt vorkommenden Verletzungstyps Eryoniden oder frühe Einsiedlerkrebse (*Palaeopaguridae*). Bei größeren Individuen dominieren dagegen unregelmäßige, U-förmige Mundrandverletzungen (*typus stupidus* nach Kröger 2000). Unter der Annahme, dass die Interpretation der mutmaßlichen Prädatoren richtig ist, diskutieren Keupp & Schobert (2011) für die Lebensweise der untersuchten Amaltheiden-Population alternative Schlussfolgerungen:

- Möglichkeit 1: Der Wechsel dominanter Prädatoren im Verlauf der Ontogenie ist durch einen Wechsel des Lebensraumes bzw. der Lebensweise der Ammoniten bedingt.
- Möglichkeit 2: Die Ammoniten bleiben im angestammten Lebensraum, wachsen aber aus dem Beuteschema der Prädatoren heraus.
- Möglichkeit 3: Die Ammoniten werden mit zunehmender Größe wehrhafter und können die Attacken dieses Prädators immer erfolgreicher abwehren.

Da auch die skulptierten Formen unter 1 cm Durchmesser bei ihren Mundrandverletzungen eine Dominanz des gleichen Verletzungstyps aufweisen, scheint eine Differenzierung des bodennahen Lebensraumes glattschaliger und skulptierter Formen eher unwahrscheinlich. Die schmalen, wohl eher zum Zupfen vorgesehenen Scheren der Eryoniden bzw. die kleinen Scheren der *Palaeopaguriden* hatten wohl bei den glattschaligen Kleinammoniten mehr Erfolgsschancen als bei den skulptierten, deren Schale durch das Rippenmuster wellblechartig verstärkt ist. Der signifikante Unterschied in der Verletzungshäufigkeit glattschaliger und skulptierter Klein-Amaltheiden (< 2 cm) kann somit eher auf die Defensiv-Strategie der Skulptur zurückgeführt werden. Der Wechsel im Verletzungstyp und die abnehmende Verletzungshäufigkeit bei glattschaligen Individuen größer 1 cm spricht daher eher für eine mögliche Kombination aus den Interpretationsmöglichkeiten 2 und 3.

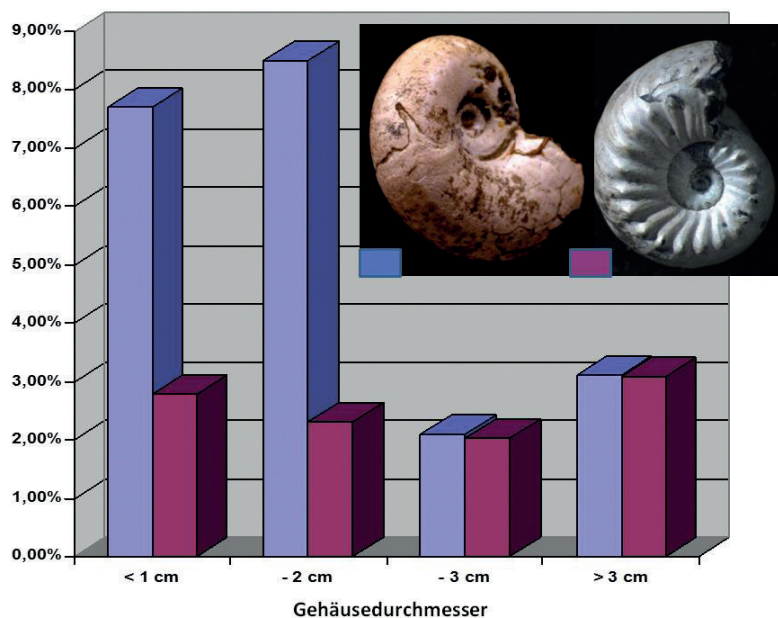
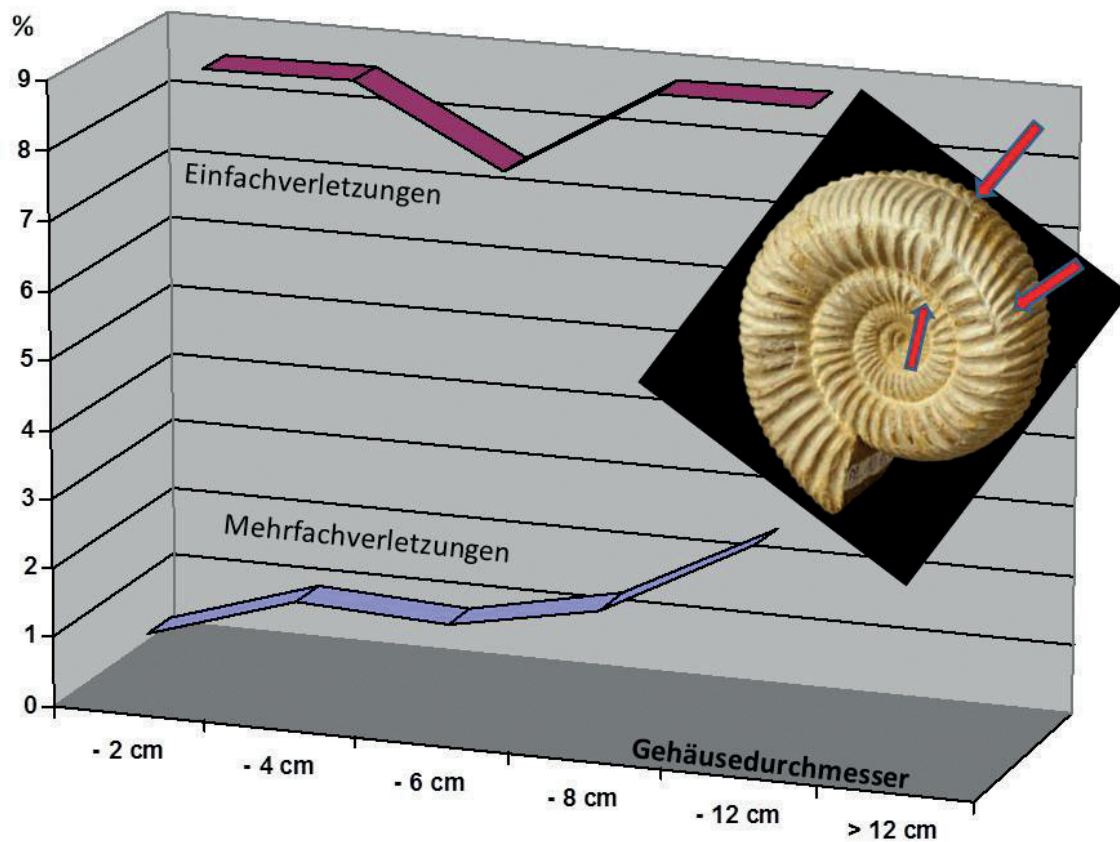


Abb. 89: Die Auswertung von insgesamt 22 882 juvenilen und kleinwüchsigen Amaltheiden aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken zeigen für die stark skulptierten Formen ( $n = 18\ 238$ ) eine annähernd konstante Verletzungsrate zwischen 2 und 3 % während der Ontogenese. Die mutmaßlich verletzungsanfälligeren schwach skulptierten Taxa ( $n = 4644$ ) weisen dagegen bei Durchmessern bis zu 2 cm eine hohe Rate von mutmaßlich auf Attacken von palaeopaguriden Krebsen zurückgehende Verletzungen auf, während bei Durchmessern größer als 2 cm eine signifikante Reduktion der Verletzungsraten erkennbar ist. Als Ursache der in der Ontogenie drastisch abnehmenden Verletzungsraten glattschaliger Taxa wird in erster Linie ein Überschreiten des bevorzugten Beuteschemas der kleinwüchsigen Krebse vermutet (nach Keupp & Schobert 2011).

### Mehrfachverletzungen

Wiederholte Mundrandverletzungen sind bei Nautiloideen (zuletzt bei Kröger 2011) und Ammonoideen (zuletzt bei Slotta et al. 2011) immer wieder beschrieben. Analog den unterschiedlichen Interpretationsansätzen der Verletzungsrate differiert auch die Bewertung von Mehrfachverletzungen je nach Betrachtungsstandpunkt. So kann eine Folge von jeweils unabhängig voneinander erfolgten, regenerierten Verletzungen an einem Gehäuse einerseits als Hinweis auf einen anhaltenden Prädationsdruck gesehen werden, andererseits aber auch als Ausdruck einer besonders effektiven Defensivstrategie des Ammoniten, der sich wiederholt den Prädationsattacken entziehen konnte (Bond & Saunders 1989). Es gilt hierbei natürlich dasselbe Prinzip wie bei den Einfachverletzungen, dass bei gleichbleibendem Prädationsdruck die Zahl von Mehrfachverletzungen mit steigender Gehäusegröße infolge der größeren Abwehrchancen steigen sollte. Eine größenabhängige quantitative Analyse von 8324 Perisphinctiden aus dem Ober-Oxfordium von SW-Madagaskar zeigt diesen Effekt anschaulich (Abb. 90).



Größenkategorie	Zahl	Einfachverletzungen	Doppel- und Mehrfachverletzungen	Verletzungsrate insgesamt
1: < 2 cm	1665	143 (8,6 %)	16 (0,96 %)	175 (10,51 %)
2: 2-4 cm	3335	288 (8,63 %)	55 (1,65 %)	410 (12,29 %)
3: 4-6 cm	2467	185 (7,5 %)	38 (1,54 %)	266 (10,78 %)
4: 6-8 cm	806	71 (8,8 %)	16 (1,98 %)	109 (13,52 %)
5: 8-12 cm	159	14 (8,8 %)	5 (3,14 %)	24 (15,09 %)
6: >12 cm	29	4 (13,8 %)	1 (3,14 %)	7 (24,14 %)
(keine statistisch ausreichende Menge)				
<b>Summe</b>	<b>8324</b>	<b>705 (8,47 %)</b>	<b>131 (1,57 %)</b>	<b>991 (11,9 %)</b>

Abb. 90: Der Anteil an Mehrfach-Verletzungen bei 8324 Perisphinctiden aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha/Madagaskar (coll. L. Berwald, 7/1999 + 6/2000) nimmt mit der Gehäusegröße zu, während der Anteil nur von Einfach-Verletzungen keine signifikante Steigerung erkennen lässt. Der in die Graphik eingeblenndete *Kranaosphinctes* sp. zeigt drei voneinander unabhängige Verletzungen (jeweils forma *verticata* Hölder 1956, Pfeile). Ø 6 cm, SHK PA-10150.

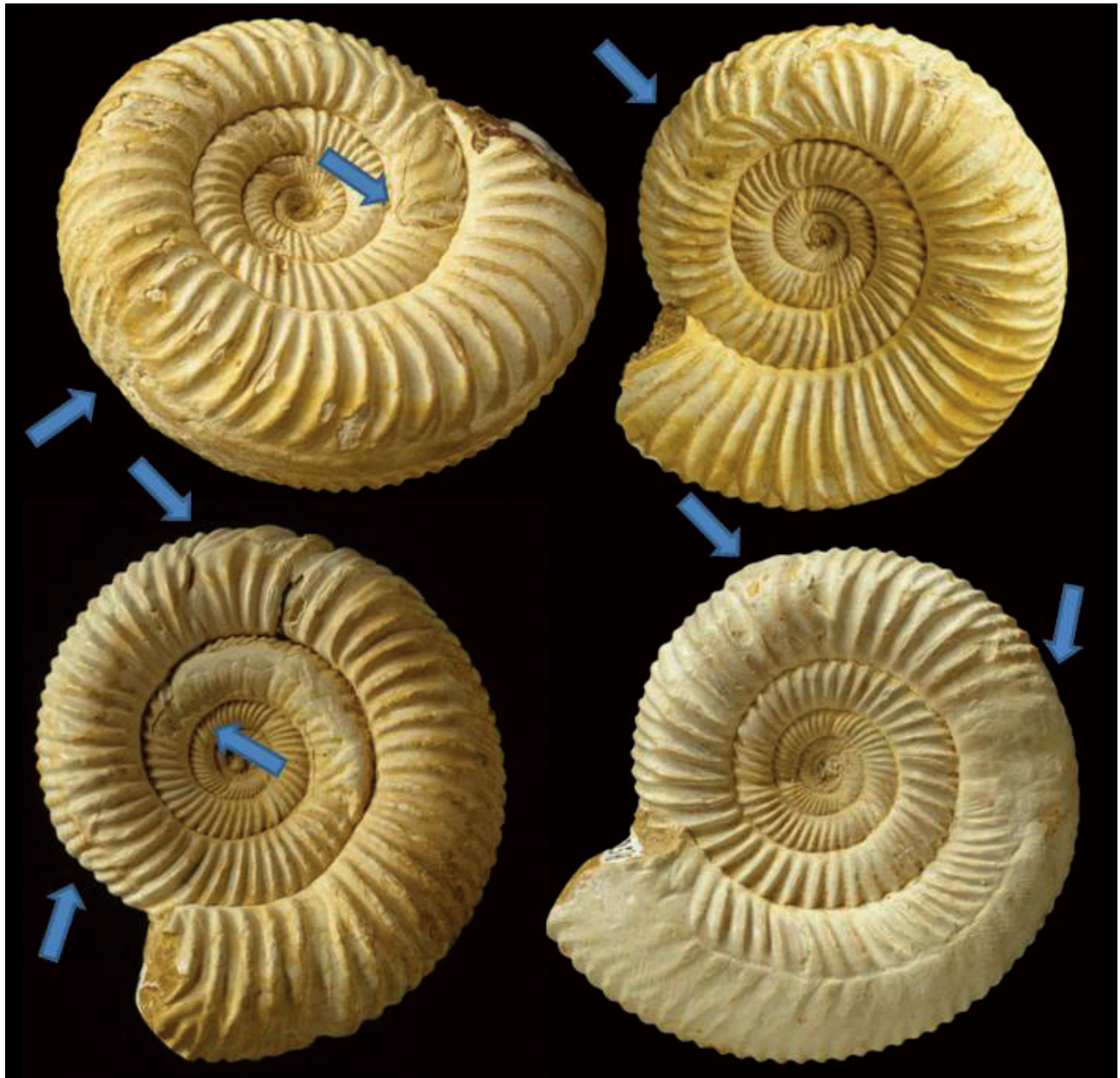
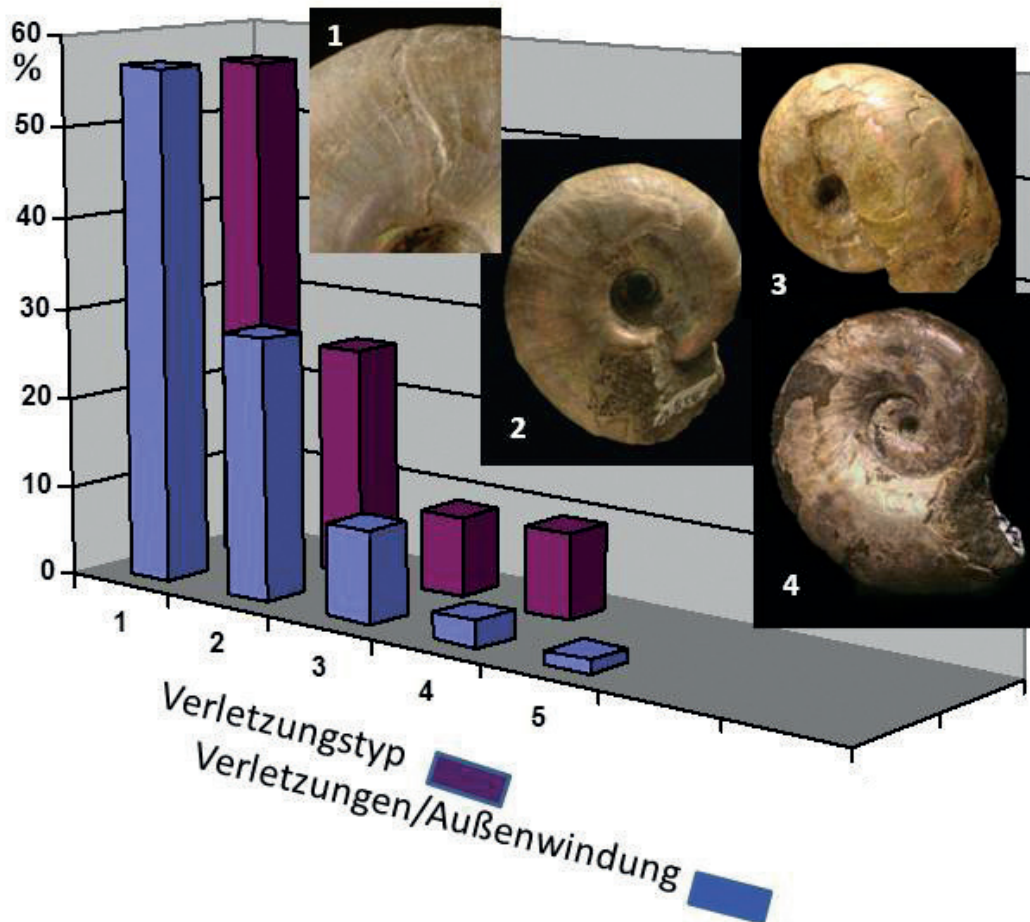


Abb. 91: Beispiele für regenerierte Mehrfach-Verletzungen bei Perisphinctiden (*Kranaosphinctes*) aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar: Oben: Drei unabhängige Verletzungen, zwei auf der rechten (Bild links), eine auf der linken Seite (Bild rechts) erkennbar (don. L. Berwald, Ø 4,4 cm, SHK PA-13157), Unten links: Große Bandschlitzverletzung (vorletzte Windung) und zwei kleinere Mundsaumverletzungen (Pfeile), don. L. Berwald, Ø 4,4 cm, SHK PA-13329. Unten rechts: Die Pfeile markieren zwei unterschiedliche traumatische Phänomene auf der Außenwindung, eine regenerierte Stomatopoden-Punktur (= forma *fenestra* Keupp 2006a) und ein deutlicher Rippenscheitel (= forma *verticata* Hölder 1956), don. R. Schmode, Ø 5,8 cm, SHK PA-12578.

Erfolgreiche Verteidigungsstrategien gegen Prädatoren können jedoch grundsätzlich ihre Ursachen haben

- im Verhalten der Tiere, etwa durch effektive Fluchtreaktionen oder Tarnvorrichtungen,
- in physiologischen Eigenschaften, wie etwa der Entwicklung von Giftstoffen,
- oder in passiven Schutzstrategien, die sich in der Konstruktion des Gehäuses niederschlagen. So begünstigt zum Beispiel die Ausbildung eines besonders fragilen Mundsaumes, der bei dem Versuch eines Prädators, seine Beute festzuhalten, kleinflächig ausbricht (*Easy-to-tear*-Strategie, s.o.), das Auftreten von Mehrfachverletzungen. So lässt sich das vergleichsweise hohe Aufkommen von Mehrfachverletzungen bei dem glattschaligen *Desmoceras latidorsatum* Michelin aus dem Unter-Albium von Madagaskar (43,2 % der Gehäuse mit regenerierten Verletzungen gegenüber 15,7 % bei den Oxford-Perisphinctiden von Madagaskar (s. Abb. 90) mit dem hohen Anteil solcher mehr oder weniger Anwachslinien-parallelen Mundsaumverletzungen korrelieren (Abb. 92):



	Zahl der Verletzungen pro Außenwirkung	n	%	Typus der Mundsaumverletzung	n	%
1	Einfach-Verletzungen	79	56,8	Ausbrüche parallel zu den Anwachslineien (easy-to-tear-Strategie)	139	56,3
2	Zweifach-Verletzungen	40	28,8	Die Anwachslineien schneidende Verletzungen, häufig U-förmig	63	25,5
3	Dreifach-Verletzungen	14	10,0	Semionotiden-Bisse mit charakteristisch girlandenförmiger Konfiguration	22	8,9
4	Vierfach-Verletzungen	4	2,9	Punktförmige Verletzungen, als forma <i>verticata</i> Hölder 1956 regeneriert	23	9,3
5	> Vierfach-Verletzungen	2	1,4			

Abb. 92: Anteil von Einfach- und Mehrfach-Verletzungen sowie von charakteristischen Typen von Mundrandverletzungen jeweils in % bei 139 Exemplaren von *Desmoceras latidorsatum* Michelin mit insgesamt 247 regenerierten Verletzungen aus dem Unter-Alb des Mahajanga-Beckens, Madagaskar (coll. L. Berwald, 10/2001).

Da nur Gehäuse-bezogene Schutzstrategien im Fossilbericht erfassbar sind, erschließt die Verletzungsanalyse nur einen Teilaspekt der möglichen Abwehreffizienz. Die Schlussfolgerung, dass eine geringe Verletzungsrate und insbesondere seltener auftretende Mehrfachverletzungen Ausdruck einer wenig robusten Abwehrfähigkeit seien, wäre in letzter Konsequenz nur dann zulässig, wenn zugleich der Nachweis erbracht werden könnte, dass entsprechend viele Tiere den gleichen Prädationsattacken tatsächlich zum Opfer gefallen sind.

Das wiederholte Auftreten nahezu identischer Verletzungen an demselben Ammonitengehäuse (Abb. 93) lassen unter der Prämisse, dass jeweils derselbe Beutegreifer aktiv war, Spekulationen über eine mögliche Reviertreue sowohl eines bestimmten Prädators, als auch des betroffenen Ammoniten zu (Keupp 1997b). Eine vergleichbare Standorttreue ist bei modernen Sepien und Kraken durchaus verbreitet.



Abb. 93: In Gestalt und Position kongruente multiple Mundsäumverletzungen an ein und demselben Gehäuse lassen möglicherweise auf eine Reviertreue von Angreifer und Beute schließen. *Dieneroceras spathi* Kummel & Steele aus dem Ober-Skythium von Crittenden Springs, Nevada/USA (leg. J. Jenks), Ø 3,3 cm, SHK PA-10961.

### Letale versus subletale Attacken

Je größer der potentielle Fressfeind gegenüber seinem Opfer ist, desto geringer wird die Möglichkeit, die Räuber-Beute-Beziehung fossil nachzuweisen, da

1. die Chance für den attackierten Ammonoideen zu entkommen geringer wird, subletale Verletzungen daher seltener regeneriert werden können,
2. bei erfolgreichen Attacken Prädationsreste seltener überliefert werden, da große Räuber eher das gesamte Beutetier verschlingen, während kleinere sich bevorzugt selektiv auf den Weichkörper konzentrieren und die Gehäuse mehr oder weniger beschädigt zurücklassen.

Wie die Diskussion über Bissmarken und mögliche Krebsattacken an Ammoniten-Gehäusen bereits gezeigt hat, ist der gesicherte Nachweis, dass Beschädigungen des Gehäuses auf letale Prädation zurückgehen, schwierig zu führen und bleibt oft spekulativ. Ursache dafür ist, dass vergleichbare Gehäuse-Beschädigungen, auf die der Organismus nicht mehr durch Regenerationsmechanismen reagieren konnte, vielfach auch durch taphonomische Ursachen möglich sind. So können Schalenbeschädigungen auch durch folgende postmortale Faktoren ausgelöst werden:

- Aasfresser (vergl. Diskussion über das Aufschneiden der Gehäuse durch Krebse) und Bioerosion durch verschiedene Organismen, die Gehäuse als Nähr- oder Anheftungssubstrat nutzten (z.B. Anbohrung durch Pilze, Napfschnecken, Cirripedier u.a.: vergl. z.B. Wetzel 1938, 1954, Schindewolf 1962; Kase et al. 1994, 1998; Seilacher 1998).
- Mechanische Zerstörung durch biostratinomische Prozesse während des Transports und möglicher Umlagerung leerer Gehäuse.
- Fossildiagenetische Prozesse nach der Einbettung der Gehäuse durch Kompaktion, Korrosion/Subsolution (Hollmann 1964, Seilacher et al. 1976, Fernández-López & Meléndez 1994) oder Konkretionsbildungen (Fernández-López 1995, Maeda & Seilacher 1996; Hypertrophie: Hollmann 1968)
- Anthropogene Ursachen: unvollständige Bergung der Fossilien, fehlerhafte Präparationsarbeit etc.

Da in vielen Fällen die Entscheidung spekulativ bleibt, ob eine Gehäuseverletzung auf eine letale Prädationsattacke zurückführbar ist oder postmortal erfolgte, bleiben zuverlässige Aussagen zum möglichen Räuber-Beute-Verhältnis vage. Wir berücksichtigen daher für Rekonstruktionen solcher organismischen Interaktionen in erster Linie die gescheiterten Attacken, denen sich die betroffenen Cephalopoden erfolgreich entziehen und die Blessuren wieder regenerieren konnten. Dieses Vorgehen gibt uns die Garantie, nur tatsächliche Folgen von Interaktionen zu Lebzeiten zu berücksichtigen.

Bei quantitativen Betrachtungen nehmen wir jedoch mögliche Verzerrungen des tatsächlichen Prädationsdruckes in Kauf:

3. In der Regel sind Attacken deutlich überlegener Prädatoren häufiger erfolgreich, als bei Gegnern  $\pm$  gleicher Stärke. Es kommt dadurch möglicherweise zu einer Überrepräsentation relativ „ungefährlicher“ Gegner.
4. Regenerationen von Verletzungen sind bei präadulten Individuen, deren Gehäuse noch im Wachsen begriffen sind, meist prägnanter und sie erscheinen in ihrer zeitlichen Abfolge auf verschiedenen Gehäuseabschnitten nacheinander. Gehäuse ausgewachsener Tiere zeigen dagegen oft eine deutlich herabgesetzte Verletzungsrate. Zum einen sind Verletzungen leichter übersehbar, da zeitlich nacheinander erfolgte Mundsäumverletzungen gelegentliche mehrfach überlagert regeneriert werden und nachhaltige Störungen im weiteren Gehäusebau zwangsläufig ausbleiben. Zum anderen sinkt bei vielen adulten Gehäusen durch die entsprechende Größe, die kleinere Prädatoren zunehmend ausschließt, und vor allem durch häufig auftretende Mundrandverstärkungen die Verletzungsanfälligkeit. Das von regenerierten Verletzungen abgeleitete Bild möglicher prädativer Interaktionen bezieht sich daher vornehmlich auf die präadulte Lebensphase, die aber keineswegs zwingend kongruent mit den Verhältnissen Erwachsener gewesen sein muss.



Abb. 94: Letale versus subletale Verletzung: Links: Geode mit *Pleuroceras solare* (Phillips) aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim (leg. J. Schobert), dessen Wohnkammer aufgebrochen ist (Bildbreite 4 cm, SHK MAN-2899, aus Keupp 2008a). Rechts ein *Hecticoceras* (*Brightia*) sp. aus dem Callovium von Pamproux/Frankreich (leg. A. Seubert), dessen vergleichbar große Beschädigung der Wohnkammer eindeutig zu Lebzeiten erfolgte, da der Schalenverlust regeneriert wurde.  $\varnothing$  6,7 cm, SHK PA-6065.

### Gehäuse-Implosion

Ein exogen verursachtes Phänomen, das prinzipiell alle Cephalopoden mit gasgefülltem, gekammertem Gehäuse betreffen kann, ist die Gehäuse-Implosion. Sie erfolgt bei Überschreiten der in Abhängigkeit vom jeweiligen Gehäusebauplan unterschiedlichen Toleranzgrenze gegen Außendrucke. Somit steuern die Festigkeitsparameter der Gehäuse, wie Schalendicke, Septendicke, Geometrie und Abstand der Septen, die maximale Tauchtiefe der Tiere im Wasser (Hewitt & Westermann 1990). Implosionen können zu Lebzeiten erfolgen, wenn sich das Tier in zu große Tiefen vorwagt, oder postmortal, wenn der Leichnam bei negativem Gleichgewicht (vergl. Maeda & Seilacher 1996) absinkt. Vollständig wassergefüllte Phragmokone ereilt der Kollaps oft erst nach der Einbettung in das Sediment im Zuge der Kompaktion. Hier verhindert nur eine frühe Zementation des umgebenden Sediments (z.B. Konkretionsbildung), oder eine rasche Lithifizierung des Steinkerns (z.B. durch biogen initiierte Metallsulfide, meist Pyrit oder andere frühdiagenetische Mineralbildungen: z.B. Kalzit, Baryt) das Einbrechen der Kammern.

Beobachtungen an lebenden Nautiliden, Dredgetiefen und Implosionsexperimente an leeren Gehäusen bzw. toten Individuen haben ein sehr heterogenes Bild maximal tolerierter Druckbeanspruchungen ergeben. So variieren die Angaben über sicher nachgewiesene Fang- bzw. Beobachtungstiefen von *Nautilus* vor Fidji zwischen 700 bzw. 650 und 400 m für adulte Tiere (Dunstan et al. 2011, Denton 1974) und 440 bis 1,25 m für Jungtiere (Ward

& Martin 1980; Davis & Mohorter 1973). Dem gegenüber bevorzugt *Nautilus pompilius* vor den Philippinen Tiefen zwischen 180 und 120 m (Ward 1987). Insgesamt deutet sich eine individuell sehr unterschiedliche, teilweise mit zunehmendem Lebensalter in die Tiefe tendierende maximale Tauchtiefe an. So ergibt sich, wenn wir die verschiedenen Regionen zusammenfassen, für adulte Nautiliden heute ein bevorzugter Lebensraum zwischen 500 und 50 m Wassertiefe, während juvenile Individuen, die durchaus zusammen mit den Erwachsenen in größeren Tiefen leben können (Ward & Martin 1980), teilweise eine Tendenz zu geringeren Wassertiefen zeigen.

Druckversuche mit lebenden Tieren (Kanie et al. 1980, Kanie & Hattori 1983) bzw. mit leeren Gehäusen, deren Siphonaleingang durch eine Kunstharzplombierung des letzten Septums abgedichtet wurde, haben für adulte Gehäuse 78-83 atm (Kanie & Hattori 1983) bzw. 31-68 atm (Saunders & Wehman 1977), 53-73 atm (Denton & Gilpin-Brown 1966), bis zu 89 atm (Westermann 1973) ergeben. Das Gros der Gehäuse implodiert jedoch bei einem Druck von durchschnittlich 520 atm, was einer Wassertiefe von 520 m entspricht. Bei den juvenilen Gehäusen ist die experimentell ermittelte Toleranzbreite sehr viel größer und rangiert zwischen 15 und 136 atm (Saunders & Wehmann 1977). Bevor die Gehäuse implodieren kommt es zu Deformationen, die zeigen, dass bei den Nautiliden mit zunehmender Wassertiefe auf dem letzten Septum infolge der konkaven Geometrie eine wachsende Zugspannung angreift, während das Gehäuse selbst, insbesondere die Ventralseite einer Kompressionsspannung in gleicher Größenordnung unterliegt. Westermann (1973) und Hewitt & Westermann (1986) haben daraus zur Quantifizierung der maximal tolerierten Druckbeanspruchung bei konkaven, halbkugeligen Septen für Nautiliden und *Spirula* den „Septal Strength Index“ (= SSI) abgeleitet, dessen Zugbeanspruchung direkt proportional zur Septendicke und umgekehrt proportional zum Krümmungsradius des Septums ist. Die Belastungsgrenzen des Perlmuts (bei Muscheln) sind bei Zugbeanspruchung mit durchschnittlich 364 atm gegenüber der Kompressionsbeanspruchung (durchschnittlich 1561 atm) deutlich geringer (Taylor & Layman 1972, Currey 1975). Obwohl die hier auftretenden Drucke weit unterhalb der grundsätzlichen Belastungsgrenzen des Perlmuts liegen, kollabieren die Septen häufig vor der Gehäusewand.

Mit Hilfe des SSI können auch fossile Nautiliden, deren Septen kollabiert sind, für paläobathymetrische Aussagen herangezogen werden. Nach Gleichgewichtskalkulationen verhindert der umgebende Wasserdruck, dass die Leichen der modernen Nautiliden, die unterhalb von 200-300 m Wassertiefe sterben, zur Wasseroberfläche auftreiben (Chamberlain et al. 1981). Solche Individuen haben somit die Chance, mit gasgefülltem Phragmokon sedimentiert zu werden. So hat zum Beispiel Hewitt (1988) für eozäne Nautiliden des London Clay Ablagerungstiefen von mehr als 200-300 m abgeleitet. Histon & Gnoli (1999) zeigen, dass orthocone Nautiliden im Silur, die aufgrund ihrer weitständigen Septen und schmalen Siphonen als Tiefwasserformen interpretiert werden (Westermann 1985) erst bei Tiefen unterhalb von 800 m implodierten, während die mutmaßlichen Flachwasser-Taxa mit engständigen Septen und großem Siphon-Durchmesser schon oberhalb von 600 m ihre maximale Drucktoleranz erreicht haben.

Für Ammonoideen, deren Septen und Lobenlinien einer phylogenetischen Entwicklung zu immer komplexeren Strukturen unterliegen, sind Stabilitätskalkulationen ungleich komplizierter (Hoffmann 2010). Jedoch erhöht die zunehmende Komplexität der Septen und der Lobenlinien-Zerschlitzung keineswegs die Gehäusestabilität, wie das Hewitt & Westermann (1986, 1987) postulieren, sondern erniedrigen u.a. infolge des zunehmend schrägen Ansatzens der Loben und Sättel an der Gehäuseinnenseite die Druckresistenz (Bayer 1977a). Die funktionale Bedeutung des komplexen Septalapparates ist daher vor allem in der aktiven Steuerung der Gleichgewichtshaltung zu suchen (Weitschat & Bandel 1991, Keupp 1992c, 2000b), möglicherweise auch einer verbesserten Verankerung des Weichkörpers im Gehäuse, insbesondere während des rhythmischen Septeneinbauphasen (Lewi 2002). Septalstrukturen sind bei Ammonoideen daher kein adaptives Merkmal zur Optimierung der Tiefenverbreitung, sondern erhöhen im Gegenteil deren Implosionsgefahr (Daniel et al. 1997). Den Nautiliden vergleichbare Bathymetrie-Studien, die auf Berechnungen zur Implosionsstabilität beruhen, haben sich bei Ammonoideen deshalb nicht durchgesetzt. Wie bei Nautiliden konnten grundsätzlich nur solche Ammoniten mit gasgefülltem Phragmokon sedimentiert werden, die in größeren Tiefen starben, da nur dort der umgebende Wasserdruck ein Auftreiben verhinderte (Maeda & Seilacher 1996). Andererseits fördert der umgebende Wasserdruck in größeren Tiefen das Fluten der Kammern, deren große innere Oberfläche, die mit der saugfähigen Pellicula bedeckt ist, ohnehin wesentlich höhere Kapillarkräfte als beim *Nautilus* wirksam werden lassen, und verhindert dadurch den Kollaps (Boston & Mapes 1991). Wie der Fossilreport belegt, scheinen bei den Ammoniten, die weitgehend in die flachen Schelfhabitate eingemischt waren, Implosionsphänomene aufgrund des hydrostatischen Druckes grundsätzlich keine große Rolle zu spielen.

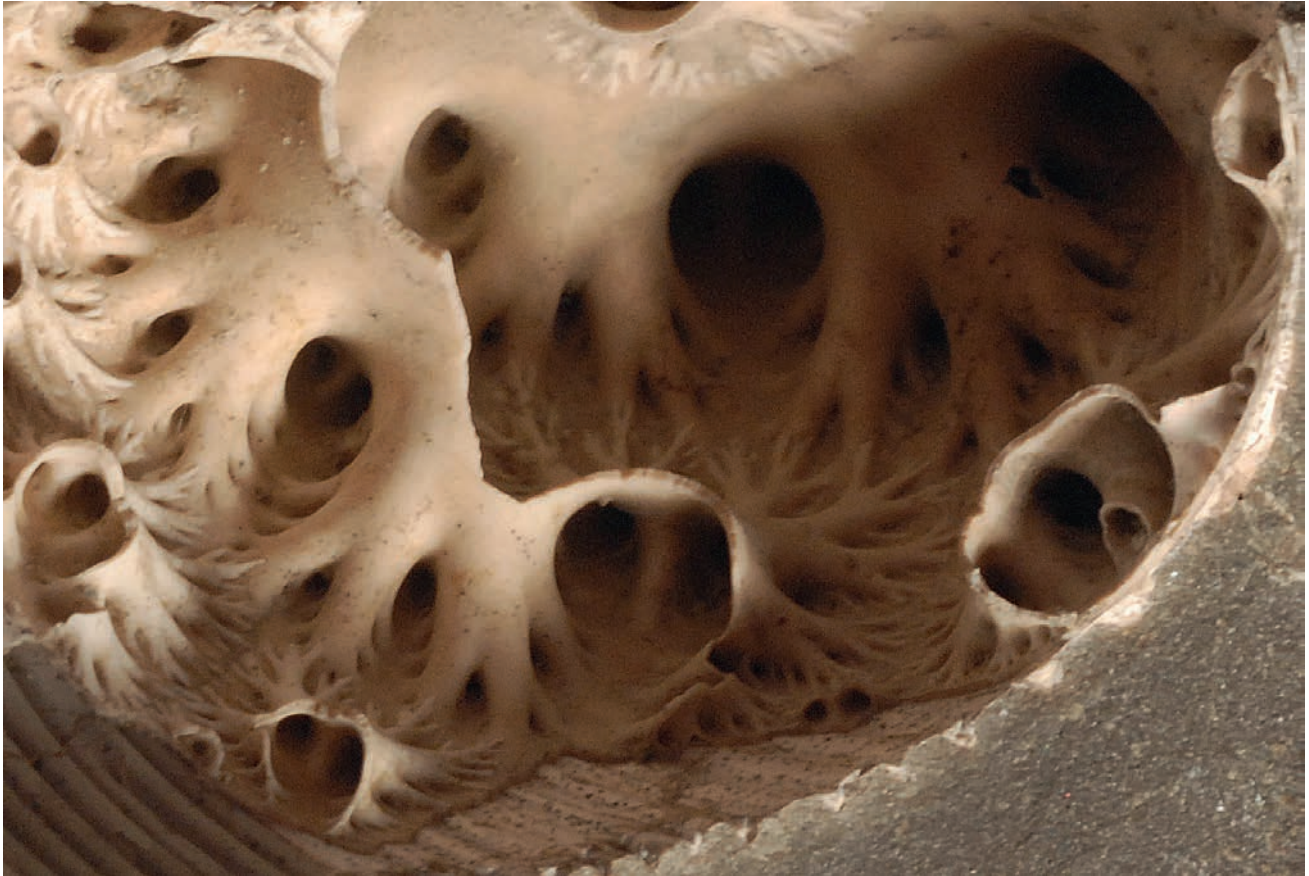


Abb. 95: Das schräge Ansetzen der Kammerscheidewände in der Conothek leitet den Außendruck seitlich ab und trägt daher nicht nennenswert zur Erhöhung der Druckstabilität des Ammonitengehäuses bei. *Gaudryceras* sp. aus der Ober-Kreide von Kamschatka (Mat. Y. Shigeta, Foto R. Hoffmann).

### Maximal tolerierte Schalenverluste: *Nautilus* versus Ammonoideen

Plötzliche Gewichtsverluste sind für ektocochliate Ammonoideen dann besonders kritisch, wenn sie die Toleranzgrenze des hydrostatischen Apparates überschreiten, da sie zu einem Auftreiben der Tiere an die Wasseroberfläche führen. Schalenverluste im Zuge von Gehäuseverletzungen können nur im Rahmen der im Phragmokon jonglierbaren Wassermenge ausgeglichen werden. Experimente mit dem lebenden *Nautilus* zeigen, dass Tiere mit einer Masse bis 1000 g maximal 5 ml Kammerflüssigkeit rückfließen lassen können (Greenwald & Ward 1987). Bei einem durchschnittlichen Volumen des gesamten Phragmokons von ca. 160 cm<sup>3</sup> entspricht die zuführbare Flüssigkeitsmenge etwas mehr als 3 % des gesamten Phragmokon-Volumens. Beziehen wir diese Werte auf das Gehäuse allein, so kann der moderne *Nautilus* maximal einen Verlust von ca. 4-5 % des Gehäusegewichtes tolerieren. Das entspricht bei einem erwachsenen Tier einem Schalenfragment von ca. 7-10 g (Abb. 96; Ward 1996, Keupp 1997b).



Abb. 96: Rezenter *Nautilus pompilius* L. aus dessen Wohnkammer ein Schalenfragment von ca. 7 g Gewicht ausgebrochen wurde. Der dadurch verursachte Gewichtsverlust kann von dem Tier nicht mehr mit dem hydrostatischen Apparat kompensiert werden und führt zum letalen Auftreiben an die Wasseroberfläche (aus Keupp 1997b). Ø 14,5 cm, SHK PN-6.

Die größten regenerierten Schalenausbrüche der Gehäusemündung, die Kröger (2004) bei Orthoceraten aus dem Mittel-Ordovizium fand, erreichen eine aborale Reichweite von bis zu 30 mm. Die Berechnung der relativen Gewichtsanteile des regenerierten Schalenverlustes ergab mit Werten von 4,3 und 6,5 % die gleiche Größenordnung wie beim modernen *Nautilus*.

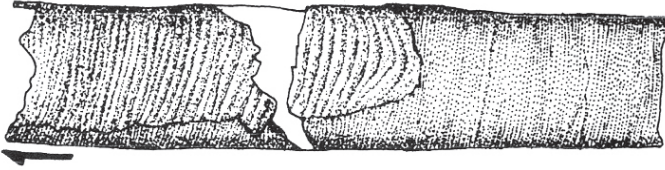


Abb. 97: „*Geisenoceras*“ *nilssoni* (Boll, 1857) aus einem Mittel-Ordovizium-Geschiebe von Gransee mit großflächiger, regenerierter Schalenverletzung. Länge 81 mm, Smlg. Museum f. Naturkunde Berlin (coll. Remelé). Zeichnung B. Kröger. (vergl. Kröger 2004).

Häufige Ammoniten-Funde, die durch überlebte Feindangriffe besonders große Gehäuseanteile verloren und anschließend wieder regeneriert hatten, weisen bereits darauf hin, dass Ammonoideen mit plötzlichen Gewichtsverlusten wesentlich effektiver umgehen konnten als *Nautilus*. Kröger (2000) hat einige solcher Extremfälle mit mathematischen Methoden kalkuliert. Seine Berechnungen gehen von der Annahme aus, dass auch die Ammoniten grundsätzlich ein annäherndes Gleichgewicht mit ihrer Umgebung angestrebt hatten, denn nur so macht der aufwendige Septalapparat des Phragmokons Sinn. Seine Kalkulationen bauen auf speziellen Methoden zur Volumenberechnung der Spiralgehäuse (Raupe & Chamberlain 1967) auf. Aus der Differenz zwischen äußerem und innerem Gehäusevolumen lässt sich unter Berücksichtigung von Skulpturkonstanten und Septenmaterial der jeweilige Volumenanteil der Schale selbst ermitteln. So konnte er nachweisen, dass verschiedene Jura-Ammoniten relative Schalenverluste, deren Flächen digitalisiert und über eine Dreiecksvermaschung berechnet wurden, zwischen 12 und 20 % ihres Gesamtgehäusegewichts tolerieren konnten:

Taxon	Stratigraphie/ Herkunft	Gehäuse- Durch- messer	Schalenvolumen (cm <sup>3</sup> )/-gewicht (g)	Absoluter Schalenverlust (cm <sup>3</sup> /g)	Relativer Schalen- verlust
<i>Dactyloceras commune</i>	Toarcium Whitby/GB	80 mm	5,03 cm <sup>3</sup> /14,75 g	0,6190 cm <sup>3</sup> /1,81 g	12,3 %
<i>Harpoceras serpentinum</i>	Toarcium Altdorf/bei Nürnberg/D	98 mm	2,79 cm <sup>3</sup> /7,3 g	0,4008 cm <sup>3</sup> /1,18 g	14,4 %
<i>Hecticoceras (Putealic.) arkelli</i>	Callovium Houlgate/ Normandie	20 mm	0,027 cm <sup>3</sup> /0,071 g	0,0040 cm <sup>3</sup> /0,012g	14,6 %
<i>Lithococeras torquatiforme</i>	Oxfordium/ Sakaraha/ Madagaskar	67 mm	2,22 cm <sup>3</sup> /5,82 g	0,4432 cm <sup>3</sup> /1,3 g	19,9 %

Tabelle 4: Berechnungen relativer Gewichtsverluste bei Jura-Ammoniten, die toleriert und regeneriert werden konnten (nach Kröger 2000).

Bei einer Umrechnung dieser regenerierten Schalenverluste in Flüssigkeitsmenge, die zur kurzfristigen Kompensation in den Phragmokon rückfließen mussten, ergibt sich ein Betrag von 8 bis 10 Volumen-% des Phragmokons. Das entspricht der dreifachen Menge dessen, was *Nautilus* kompensieren kann.

Ein hoher Anteil an jonglierbarer Kammerflüssigkeit war aber nicht nur zum Ausgleich von Gewichtsverlusten essentiell, sondern auch zum Tolerieren von ungewöhnlichen Gewichtszuwächsen, wie sie vor allem durch Trittbrettfahrer (Epöken) verursacht wurden (Keupp et al. 1999, 2012). Ihre Darstellung erfolgt im Zusammenhang mit entsprechenden Epökie-Phänomenen.

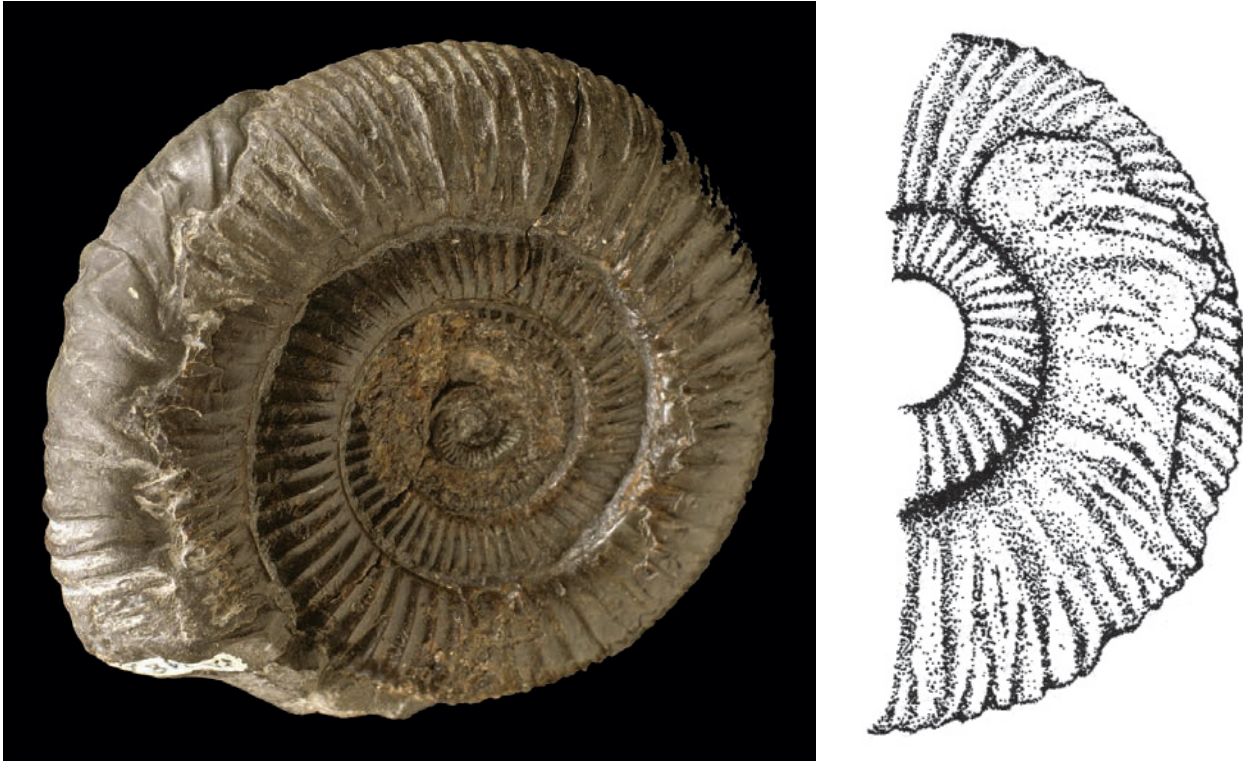


Abb. 98: Zwei Beispiele der von Kröger (2000) kalkulierten Gewichtsverluste bei großflächigen (regenerierten) Schalenverlusten. Links: Das *Dactylioceras commune* (Sowerby) aus dem Unter-Toarcium von Whitby, E-England (leg. H. Keupp) hatte durch die „Bandschlitz“-Verletzung 12,3 % seines Gehäusegewichts eingebüßt, Ø 8 cm, SHK PA-2182. Rechts: Das *Lithacoceras torquatiforme* Collignon aus dem Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar, konnte den Verlust von 19,9 % seines ursprünglichen Gehäusegewichts kompensieren und regenerieren; Ø 6,7 cm, SHK PA-10675 (aus Kröger 2000: Abb. 30).

### Regeneration von Verletzungen

Neben der Ausgangskonfiguration und der Lokalisation von Verletzungen am Gehäuse steuert vor allem das jeweilige Ausmaß der Verletzungen maßgeblich die Phänomene der regenerativen Störungen und ihre Dauer im weiteren Gehäusebau. Während Beschädigungen, die nur das Gehäuse und nicht das schalenbildende Mundsaumepithel betreffen, in der Regel nur zu kurzfristigen, wenig spektakulären Skulpturstörungen führen, zeichnen sich Epithelverletzungen meist durch auffällige und länger, oft permanent anhaltende Symptome aus.

### Regeneration von Verletzungen nur des Gehäuses:

Beschädigungen, die nur das Gehäuse betreffen, können prinzipiell nach ihrer Position

1. an der Mündung,
2. in der Wohnkammer hinter der Mündung und
3. im Phragmokon

charakterisiert werden. Da diese drei Gehäuseabschnitte durch unterschiedliche Fähigkeiten zur Schalensekretion ausgezeichnet sind, nimmt das Regenerationspotential in der aufgeführten Reihenfolge ab. So ist nur das Mundsaumepithel in der Lage, organisches Periostrakum auszusekretieren, das als primäre Mineralisationsmatrix form- und skulpturgebende Fähigkeiten besitzt. Schalenverluste können daher nur innerhalb der Reichweite des Mundsaumepithels mit skulpturierter Schale regeneriert werden. Da die übrige Manteloberfläche Sekretionsdrüsen aufweist, sind auch außerhalb der Reichweite des Mundsaumepithels Schalenregenerationen teils über Reparaturschleime in Form ungeordneter Schalenschichten, überwiegend aber durch flächig angelegte, skulpturlose Perlmutterlagen möglich. Fehlendes Mantelgewebe im Phragmokon machen Reparaturen dieses Gehäuseabschnitts nur in Ausnahmefällen möglich. In der Regel führen Schalenverletzungen im Phragmokon zum unkontrollierten Fluten der Kammern und sind letal.

### Regeneration von Verletzungen nur des Gehäuses an der Mündung

Die Reparatur von Verletzungen der **Gehäusemündung** erfolgt nach demselben Prinzip wie das reguläre episodische Gehäusewachstum. Der Vorgang kann beim modernen *Nautilus* beobachtet werden (Keupp 1998): Der Mantelrand zieht sich an die Bruchkante zurück und umfasst mit der Mantelfalte die Schalenfront. Auf diese Weise kann unmittelbar an der Bruchkante dunkel gefärbtes Periostrakum angeschweißt werden, das die erste Mineralisation (äußere Prismenschicht) ermöglicht. Die Verstärkung der zunächst noch sehr zarten Schale erfolgt durch mehrphasiges Unterlagern mit Perlmuttertschichten. Während Periostrakum und äußere Prismenschicht wie ein regulärer Anwachsstreifen vor der Bruchkante angesetzt wird, unterfangen die sekundären Perlmuttertschichten die Bruchkante mehr oder weniger weit zurückreichend. Hölder (1973a) hat dieses Phänomen, das in identischer Form bei Nautiliden und Ammonoideen geläufig ist, mit der Forma-Bezeichnung *substructa* belegt.

Die Dimensionen der Verletzungen sind sehr unterschiedlich. Nur die Folgen größere Schalenausbrüche fallen in der Regel am Gehäuse ins Auge, während kleinste Beschädigungen des sehr fragilen Mundsaumes, deren Relief teilweise durch Auflagen sekundären Schalenmaterials maskiert wird, erst bei höheren Vergrößerungen wahrgenommen werden (Abb. 99).

Die ursprüngliche Bruchkante wird auf der Schalenaußenseite häufig optisch durch ein mehr oder weniger ausgeprägtes konvexes Vorwölben der regenerierten Schale vor der Abbruchkante verstärkt („*forma refecta*“ Rein 1994a) (Abb. 102), während die Perlmuttertschichten eine Ausglättung nach innen bewirken. Bei Steinkernerhaltung wird der exakte Verlauf der Verletzungskante daher teilweise so stark maskiert, dass die Wachstumsstörung nur durch eine schwache Einsenkung der Oberfläche (lokale innere Schalenverdickung) oder einen anomalen Verlauf von Skulpturelementen erkennbar wird. Eine erhöhte Zuwachsrates der regenerierten Schale gegenüber dem normalen Wachstumsfortschritt der Gehäuseöhre, die im regenerierten Schalenabschnitt durch weitständigere Anwachsflächen erkennbar wird, gleicht nach kurzer Zeit den traumatischen Schalenverlust aus (Abb. 101).

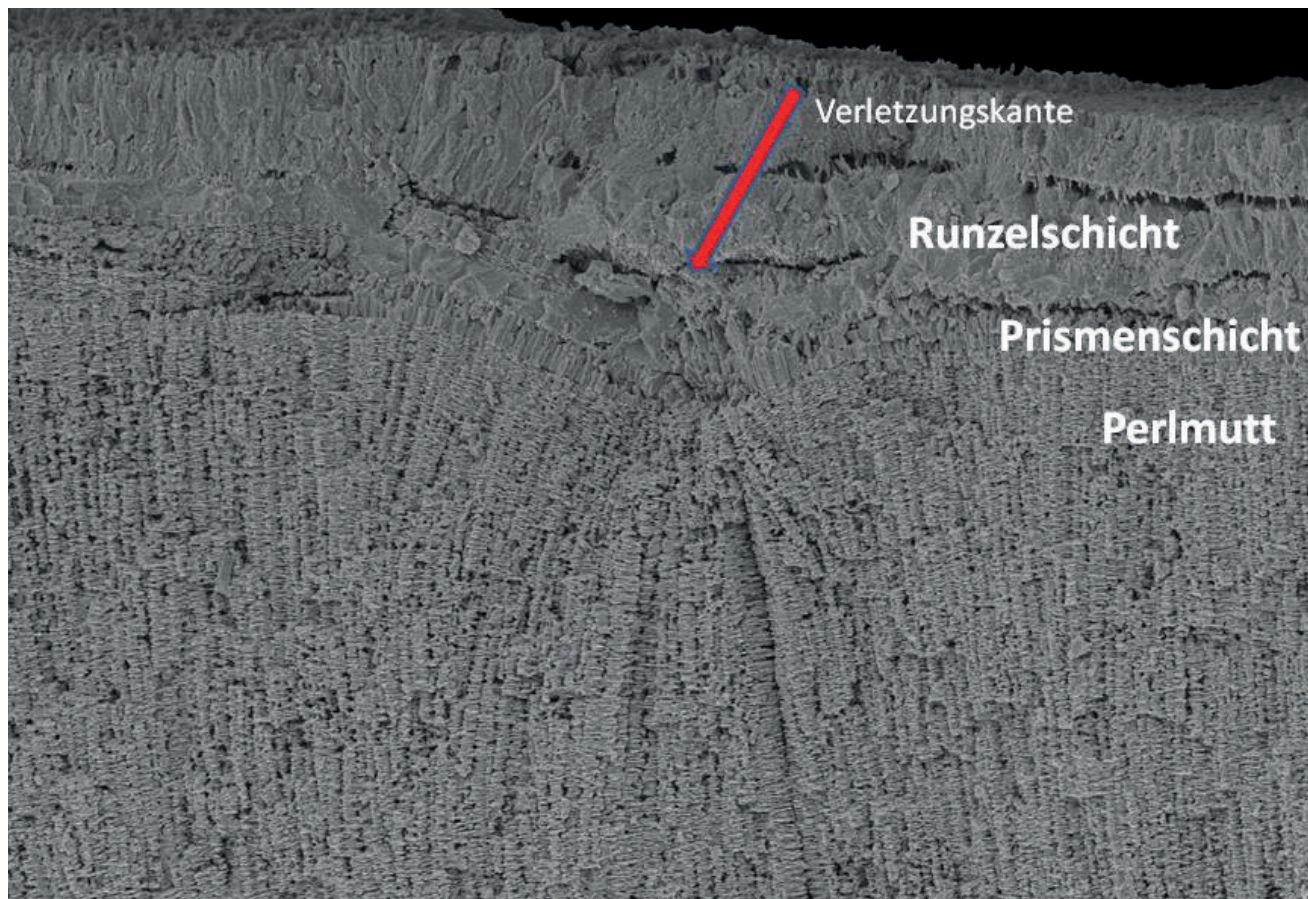


Abb. 99: REM- Aufnahme einer kleinen regenerierten Verletzung im Ventralbereich des fragilen juvenilen Mundsaumes bei einem *Calliphylloceras* sp. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar (Aufnahme G. Radtke). Das treppenartige Relief der Bruchkante wird hier durch sekundär aufgelagerte Runzelschichten nivelliert.

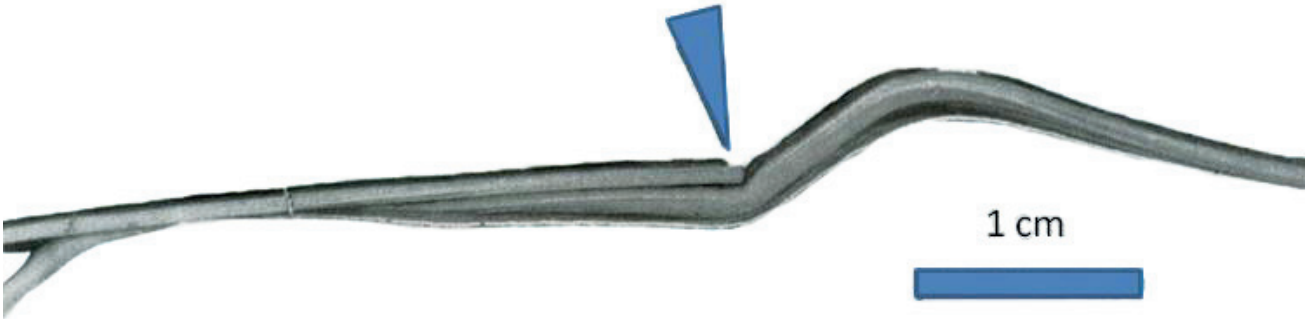
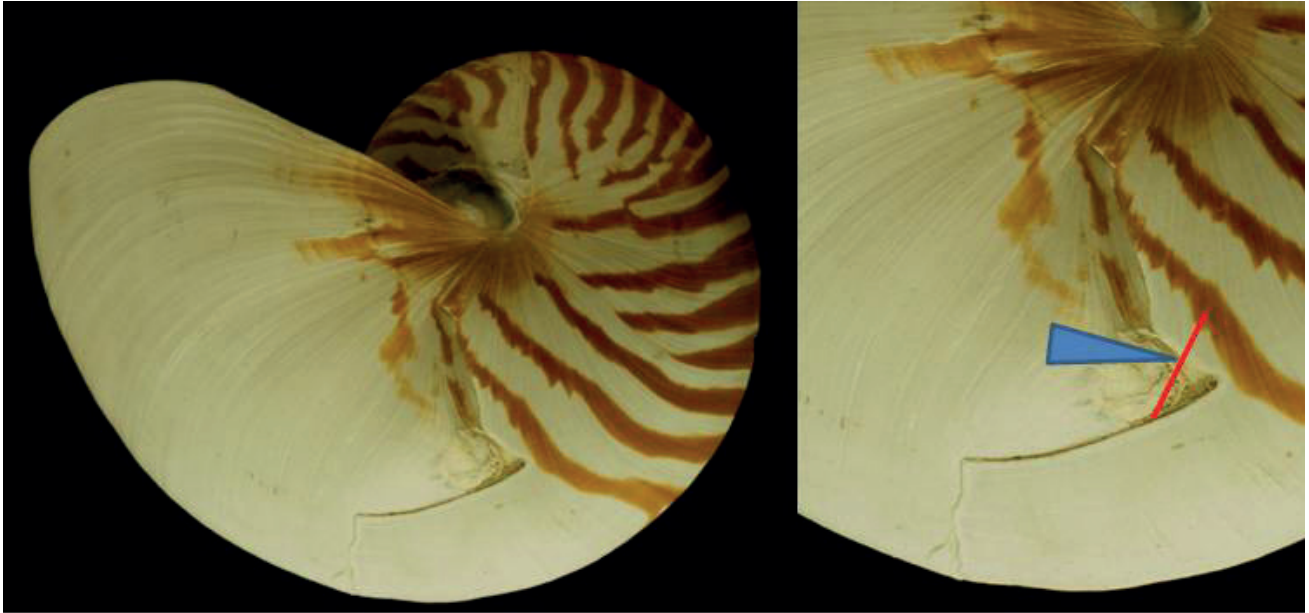


Abb. 100: *Nautilus pompilius* L. von den Philippinen mit verheilter Mundrandverletzung, Ø 16,5 cm, SHK PN-5. Im Dünnschliff entlang der roten Linie (unten) wird das Unterfangen der Bruchkante (blauer Pfeil) durch regeneratives Schalenmaterial, das sich vor der Bruchkante aufwölbt (= „forma refecta Rein 1994a“), deutlich sichtbar (nach Keupp 1998).



Abb. 101: Im Zuge der Regeneration von Schalenausbrüchen an der Gehäusemündung nach dem Prinzip der forma *substructa* Hölder 1973 wird der Schalenverlust durch eine schnellere Abscheidung des regenerativen Schalenmaterials rasch ausgeglichen. Die regenerative Schale zeigt entsprechend größere Abstände ihrer Anwachslinien bzw. Skulpturelemente. Links bei *Lytoceras subsequens* Karakasch aus der Unter-Kreide (Barremium) von Neuchatel/Schweiz, Ø 12 cm (don. A. E. Richter), SHK PA-3977. Rechts bei *Proclydonautilus spirolobus* Dittmar aus dem Norium vom Oe Bihati, SW-Timor (leg. H. Keupp), Bildbreite 7 cm, SHK PN-95.

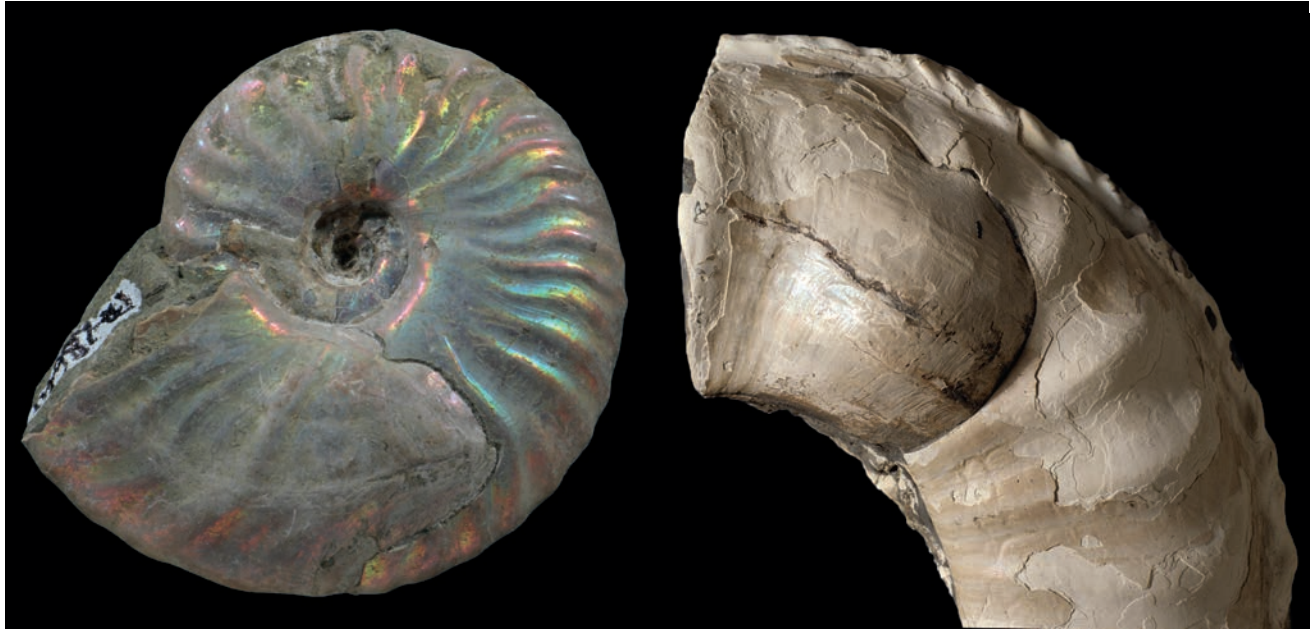


Abb. 102: Die Aufwölbung des regenerativen Schalenmaterials nach dem Unterfangen der Bruchkante ist ein häufiges Phänomen des forma *substructa*-Syndroms. Links: *Cleoniceras (Paracleoniceras) besairiei* Collignon aus dem Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 6 cm, SHK PA-28670. Rechts: *Pleuroceras salebrosum* (Hyatt) aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim (leg. J. Schobert), Windungshöhe 4,2 cm, SHK PA-14275.

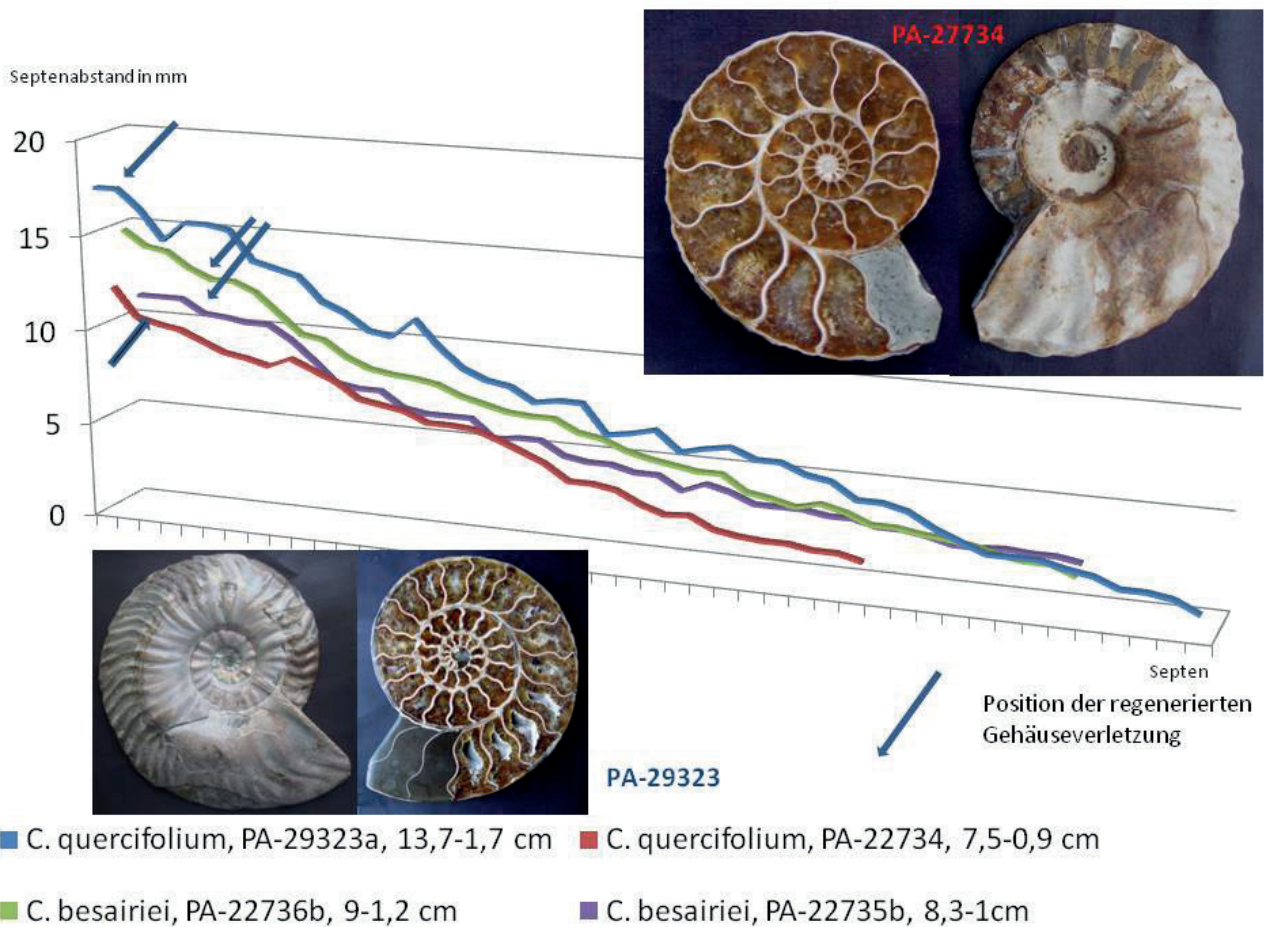


Abb. 103: Die Regeneration auch großflächiger Schalenverluste bei ausschließlichen Gehäuseverletzungen erfolgte in der Regel so rasch, dass im Wachstumsfortschritt des gesamten Gehäuses keine nennenswerte Verzögerung erkennbar wird. Der Abstand der Septen bleibt deshalb weitgehend unbeeinflusst. Septenabstände von vier *Cleoniceraten* aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar. Die Position der Gehäuseverletzung wird jeweils mit einem Pfeil markiert. Etwaige Verzögerungen sollten sich etwa eine dreiviertel Windung zurück (Länge der Wohnkammer) erkennbar machen. In allen vier Fällen liegt aber bis in die innersten Windungen zurück keine signifikante Drängung der Septen vor.

Der geschilderte Regenerationsmechanismus ist kennzeichnend nur für ektocochliate Gehäuse, während endocochliate Schalenverletzungen etwa bei *Sepia* durch das überlagernde Gewebe von außen regeneriert werden. Das Auftreten der forma *substructa* liefert somit wesentliche Argumente für die Klärung der interessanten Frage, ob möglicherweise manche Ammonoideen ihr Gehäuse vollständig oder zumindest teilweise vom Mantel eingeschlossen hatten. Kakabadzé & Sharikadzé (1993) machen daher durch den Nachweis der unterfangenden Regeneration kleinerer Mundrandverletzungen für die ptychoconen Kreide-Heteromorpha eine ektocochliate Natur wahrscheinlich, für die Doghuzhaeva & Mutvei (1989, 1993) aufgrund einer regenerierten Verletzung des juvenilen Phragmokons (s.u.) von einer Endocochlie ausgingen.



Abb. 104: Fältelungen der regenerierten Schale: Links: *Quenstedtoceras* sp. aus dem Ober-Callovium von Dubki bei Saratov an der Wolga (don. V. Karchevsky), dessen großflächiger und unregelmäßig konfigurierter Schalenausbruch an der Mündung eine partielle Runzelung der regenerativen Schale hervorgerufen hat. Windungshöhe 4,3 cm, SHK PA-18347. Rechts: *Cleonicerias* sp. aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar (don. L. Berwald), mit charakteristischer Längsstreifung der regenerativen Schale. Ø des Ammoniten 3,2 cm, SHK PA-29422.



Abb. 105: Während der Verletzung eingedrückte, aber nicht abgebrochene Schalenpartien können im Zuge des Unterfangens der Verletzungsstelle durch regeneratives Schalenmaterial fixiert werden. Links: Rezenter *Nautilus pompilius* L., Ø 15 cm, SHK PN-8. Rechts: Desmoceratide indet., Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar (don. L. Berwald). Ø 37 mm, SHK PA-27473.



Abb. 106: Durch das Anlagern der regenerativen Schale an die Bruchkante einer Schalenverletzung des Mundsaums entstehen schräg nach hinten verzerrte Skulpturelemente: Links: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière), Ober-Pliensbachium von Kalchreuth bei Erlangen (don. H.-J. Gregor), Ø 4,3 cm, SHK PA-10128. Rechts: Juveniles *Cleoniceras* sp. aus dem Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 3,3 cm, SHK PA-15549.

Ein unregelmäßig konfigurierter, großflächigerer Schalenausbruch mit einspringenden Winkeln, wie er bei dem auf Abb. 104 wiedergegebenen *Quenstedtoceras* durch die mutmaßliche Attacke eines semionotiden Fisches hervorgerufen wurde, kann eine Fältelung der regenerierten Schale hervorrufen. Das Anpassen des Mundsaumes an die Bruchkante führt dabei zu Zerrstrukturen, die sich auf das von ihm produzierte Periostrakum übertragen. Die lokale Fältelung, wird wiederum von der nachträglich mineralisierten Schale nachgezeichnet. Vergleichbare Runzelungen beschreiben Checa (1994) bei der planmäßigen Anlage kräftiger Rippen- und Dornenskulpturen, welche bei der Präformation durch das Periostrakums kompressive Mikrostrukturen erzeugten, und Bucher et al. (2003) im Zusammenhang mit der Reparatur einer Mundrandverletzung bei *Calliphylloceras*.

Der Regenerationsmechanismus des flächigen Unterbaus einer Gehäuseverletzung ermöglicht auch, scherbenartige Schalenfragmente, die während der Verletzung nicht vollständig aus dem Gehäuseverband gelöst wurden, wieder in die regenerierte Schale zu integrieren (Abb. 105).



Abb. 107: Abrupte Zunahme des Windungsquerschnitts als Folge eines traumatischen, allseitigen Schalenverlusters des subadulten Mundsaumes. *Lithacoceras* cf. *torquatiforme* (Spath), Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don L. Berwald), Ø 6,5 cm, SHK PA-12855.

Je nach Position und Konfiguration der Mundsaumverletzung entstehen im Zuge ihrer Regeneration mehr oder weniger auffällige Skulptur-Störungen. Durch das Anschweißen der regenerierten Schale an die Bruchkante werden die Skulpturelemente, wie z.B. radiale Rippen, zunächst annähernd parallel zur Bruchkante angelegt und erst im fortschreitenden Regenerationsverlauf allmählich wieder in die normale Position gebracht. Es resultieren daraus oft typisch fächerartige Rippensequenzen (Abb. 106).

Größere Mundrandverletzungen, denen der gesamte vordere Abschnitt der Wohnkammeröhre zum Opfer gefallen ist, lassen mit Einsetzen der Regeneration einen scheinbar abrupten Volumenzuwachs der Gehäuseröhre erkennen (Abb. 107; Keupp 1977). Er wird umso deutlicher, je größer der eingebüßte Wohnkammerabschnitt bzw. je größer die Windungsexpansionsrate, das heißt die Zunahme der Windungshöhe im Gehäusevorbau, ist.

Nicht selten führt die Überlagerung eines radial angelegten Rippenrestes, der durch die Schalenverletzung gekappt wurde, mit der parallel zur Bruchkante angelagerten regenerativen Rippe zu einer sich V-förmig zur Nabelkante hin öffnenden Rippengabelung (Abb. 108). Bei Steinkernerhaltung ist ihre zweiphasige Anlage aus ursprünglichem und regeneriertem Schalenanteil infolge der inneren Perlmutter-Maskierung der Bruchkante oft nicht deutlich erkennbar (Abb. 108 rechts). Solche Fälle wurden teilweise aufgrund der phänomenologischen Ähnlichkeit zur „forma syncosta Hengsbach 1979“ gestellt (Keupp 1984; Keupp & Ilg 1992, Kröger 2000). Nach der Originalbeschreibung bei Hengsbach (1979) sei die „forma syncosta“ jedoch eine durch innere Störungen ausgelöste Skulpturanomalie, die in Verbindung mit der Bildung kräftigerer Dornen bei Amaltheiden ausgelöst werde. Das bei Hengsbach beschriebene Phänomen ist aber keine Anomalie, sondern eindeutig dem normalen Skulpturplan der betroffenen Taxa zuzurechnen, so dass die Forma-Bezeichnung möglichst vermieden werden sollte (siehe unten).



Abb. 108: Durch die Angleichung der regenerativen Schale an die vorausgegangene Bruchkante der Gehäusemündung kommt es gerne zur scheinbaren inversen, gegen den Nabel orientierten Rippengabelung, die der so genannten „forma syncosta Hengsbach 1979“ ähnlich sieht. Zwei Beispiele bei *Pleuroceras spinatum* (Bruguère) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken. Links: Schalenerhaltung, don. M. Kaiser, Ø 3,3 cm, SHK PA-6431. Rechts: Steinkern (leg. J. Schüssel). Ø 6 cm, SHK PA-330.



Abb. 109: Schalenabbrüche ± parallel zu den Anwachslinien sind oft Ausdruck einer „Easy-to-tear-aperture“ sensu Checa (1994). *Beudanticeras* sp., Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 3 cm, SHK PA-26940.

Innerhalb der Ammonoideen gibt es verschiedene genetisch programmierte Strategien, welche als Schutzmaßnahmen für den verletzungsgefährdeten Mundrand des Gehäuses interpretiert werden können. Sie verfolgen dabei zwei alternative Defensivprinzipien, die sich auch in unterschiedlichen regenerativen Symptomen widerspiegeln. So setzen die einen zur Reduktion ihrer Verletzungsanfälligkeit eher auf Schalenverstärkung, die anderen begrenzen etwaige Schalenverluste durch extreme Zerbrechlichkeit ihres Mundrandes. Im ersten Fall bringen finale Mündungsverdickungen, die erst mit Einsetzen der Geschlechtsreife und dem dadurch ausgelösten Wachstumsstopp angelegt werden (z.B. *Dactylioceras*: Toarcium; *Cadoceras*: Callovium: vergl. Keupp 2000b), nur den Adulti entsprechende Vorteile, während die Anlage eines möglichst engen, wellblechartigen Rippenreliefs auch Mündungen juveniler Individuen in eingeschränktem Umfang gegen Verbiss durch Prädatoren schützt. So verringert sich bei stark skulptierten Gehäusen die Zahl der möglichen Angreifer auf solche Formen, die speziell für das Aufknacken hartschaliger Beute ausgestattet sind, während potentielle Prädatoren ohne kräftige Fang- und Fresswerkzeuge kaum Chancen haben. Bei der alternativen Strategie, der „Easy-to-tear-aperture“ (Checa 1994), die vor allem bei glattschaligen bzw. mit flachem Rippenrelief ausgestatteten Taxa verbreitet ist, verhindert ein fragiler, kaum mineralisierter Mundrand das erfolgreiche Festhalten durch Beutegreifer, da der Mundrand sofort kleinflächig ausbricht (Abb. 109).

Während im ersten Fall überwiegend solche Mundrandverletzungen repariert werden müssen, die diagonal bis senkrecht zu den Anwachslineien angelegt sind und mehr oder weniger weit in die Wohnkammer eindringen, dominieren im zweiten Fall kleine, oft parallel zu den Anwachslineien verlaufende Verletzungen. Der Graph (Abb. 110), der quantitativ die Verletzungstypen von glattschaligen Desmoceraten (Unter-Kreide) und flachrippigen Quenstedtoceraten (Mittel-Jura) mit spaltrippigen Perisphinctiden des Ober-Jura vergleicht, soll diesen Effekt demonstrieren.

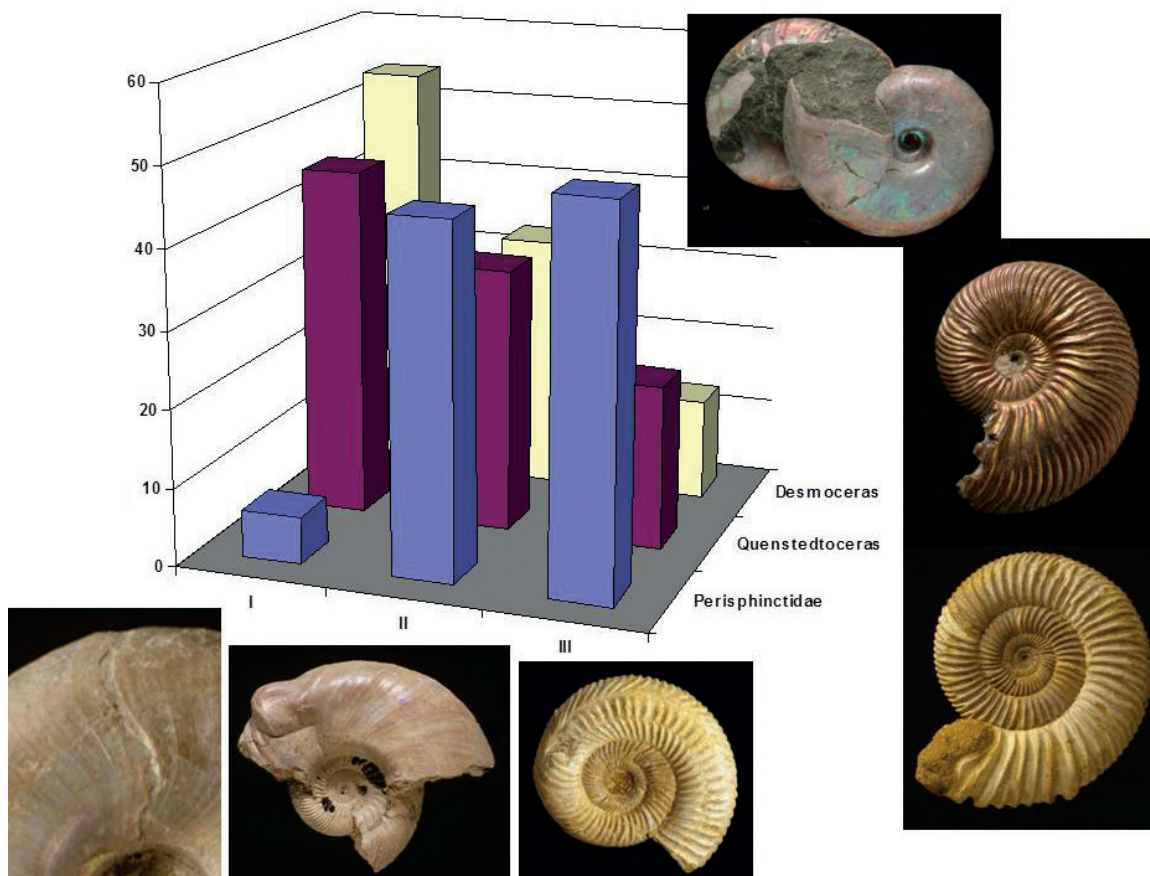


Abb. 110: Die prozentuale Verteilung von drei charakteristischen Mundsaumverletzungen:

- I: flacher Schalenabbruch des Mundsaums,  $\pm$  parallel zu den Anwachslineien (als forma *substructa* regeneriert),
- II: schräg zu den Anwachslineien verlaufende, unterschiedlich weit in die Wohnkammer eindringende Schalenverletzungen (als forma *substructa* regeneriert),
- III: punktförmige Verletzungen der Schale und des Mundsaumepithels (als forma *verticata* regeneriert), zeigt eine abnehmende Häufigkeit des Typs I, der auf eine Easy-to-tear-Aperture hinweist, von den glattschaligen Desmoceraten (Unter-Albium südlich Mahajanga/Madagaskar, n= 156) über flach skulptierte Quenstedtoceraten (Ober-Callovium von Saratov/Russland, n = 53) zu den spaltrippigen Perisphinctiden (Ober-Oxfordium, Sakaraha/Madagaskar, n = 171).

Eine interessante „Kenngröße“ zur Charakterisierung von spezifischen Toleranzgrenzen für Traumata stellt die maximale **aborale Reichweite** einer regenerationsfähigen Mundrandverletzung dar. Weit in die Wohnkammer zurückreichende Schalenausbrüche können prinzipiell auf zweierlei Weise regeneriert werden, entweder durch das an die Verletzungskante zurückgezogene Mundsaumepithel, oder durch Reparaturschleime bzw. mehr oder weniger flächige Schalensekretionen der hinteren Manteloberfläche. Die unterschiedlichen Bildungsmechanismen werden in dem jeweils regenerierten Schalenstück erkennbar. Nur im ersten Fall kann die posttraumatisch gebildete Schale Anwachslinien und Skulptur aufweisen. Die Anwachslinien sind oft durch eine während der Regeneration forcierte Schalenbildung weitständig. Skulpturelemente erscheinen infolge des Zurückziehens des Mundrandes und der notwendigen Anpassung des Epithels an die beliebig konfigurierte Bruchkante meist verzerrt. Nicht vom Mundsaumepithel regenerierte Schalenstücke sind dagegen stets mehr oder weniger glatt und ohne vergleichbare Strukturen.



Abb. 111: Schalenausbrüche innerhalb der Rückzugsmöglichkeit des Mundrandepithels werden mit skulptierter Schale regeneriert, während weiter zurückreichende Beschädigungen des Gehäuses von der Manteloberfläche mit einer nicht skulptierten Notschale geschlossen werden. *Cleoniceras besairiei* Collignon aus dem Unter-Alb von Ambatolafia, Madagaskar, Links: Vom zurückgezogenen Mundrandepithel reparierte Verletzung (forma *substructa* Hölder 1973), Ø 10,5 cm, SHK PA-14242. Rechts: Die durch einen Stomatopoden-Angriff verursachte Gehäusepunktur hinter der Mündung ist durch eine skulpturlose Notschale verschlossen worden (forma *fenestra* Keupp 2006), Ø 4,8 cm, SHK PA-17812 (aus Keupp 2008a). Beide don. L. Berwald.

Die aus umfangreichen Aufsammlungen verschiedener Taxa selektierten, jeweils am weitesten von der Mündung zurückreichenden Schalenausbrüche, die mit skulptierter Schale regeneriert wurden, können daher als unmittelbares Maß der Rückzugsfähigkeit des Weichkörpers in das Gehäuse gewertet werden. Es zeigt sich, dass hier in Abhängigkeit von der betrachteten taxonomischen Gruppe signifikante Unterschiede auftreten (Abb. 112).

Die Steuerung der maximal tolerierten aboralen Reichweite scheint in erster Linie durch die jeweilige Wohnkammerlänge, untergeordnet möglicherweise auch durch den Windungsquerschnitt zu erfolgen. Eine Zusammenstellung der am weitesten in die Wohnkammer zurückreichenden regenerierten Verletzungen zeigt, dass übereinstimmend bei den verschiedensten brevi-, meso- und longidomen Taxa der beobachtete Grenzwert jeweils zwischen einem Drittel und der knappen Hälfte der Wohnkammerlänge ausmacht (Tabelle 5).

Manche hochmündigen Gehäuse erreichen trotz relativ langer Wohnkammern nur geringere maximale Reichweiten ihrer Schalenverletzungen (vergleiche z.B. *Owenites*, Unter-Trias). Vorausgesetzt, dass hier keine Beobachtungslücke vorliegt und uns die maximalen Toleranzwerte nur noch nicht vorliegen, könnte eine mögliche Ursache dafür im schnelleren Erreichen des maximal tolerierbaren Gewichtsverlustes liegen, da Verletzungen, welche die gesamte Flanke betrafen bei diesen glatten Formen -auch ohne tief in die Wohnkammer vorzudringen- einen sehr viel höheren relativen Gewichtsanteil am Gehäuse ausmachen, als dies bei serpenticonen oder planulaten Formen der Fall ist (Kröger 2000).

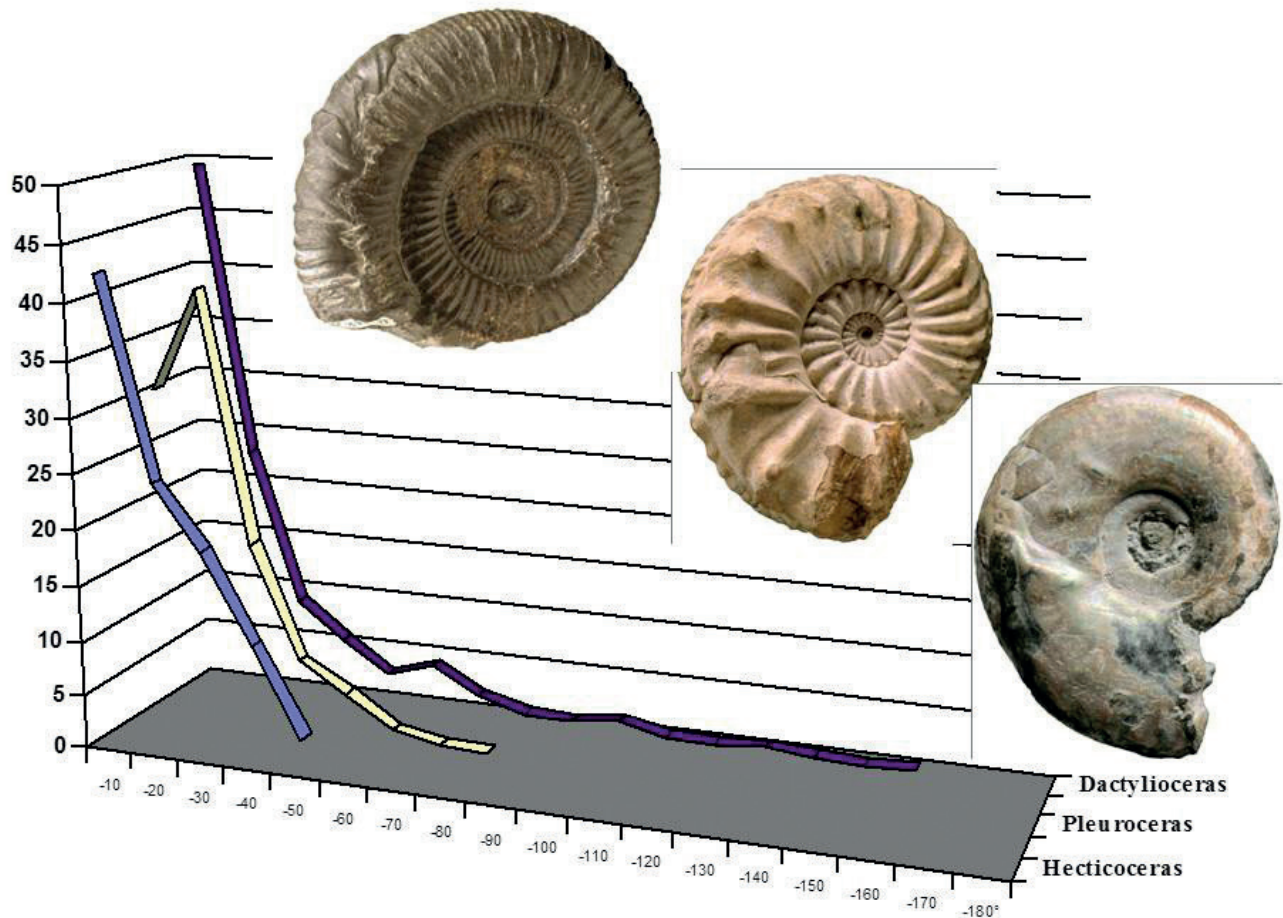


Abb. 112: Vergleichende %-Darstellung der aboralen Reichweiten (in °) von regenerierten Mundrandverletzungen (*forma substructa* Hölder 1973) bei *Dactylioceras* (Torarcium von Schlaifhausen, Altdorf und Whitby, n= 418), *Pleuroceras* (Ober-Pliensbachium von Unterstürmig, n= 911) und *Hectioceras* (Callovium von Rijasan/Russland, n= 73). Eingebildete Ammoniten: Oben *Dactylioceras commune* Sowerby (Unter-Toarcium) mit etwa 90° zurückreichender Mundsaum-Verletzung von Whitby, Ø 8 cm, SHK PA-2182 (vergl. Abb.98). Mitte: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Kalchreuth bei Erlangen, Ø 4,2 cm, SHK PA-10128. Unten: *Hectioceras (Lunuloceras) pseudopunctatum* (Lahusen) mit etwa 45° zurückreichender Verletzung, Callovium von Rijasan, Russland, Ø 3,1 cm, SHK PA-18286.

Taxon	Stratigraphie	Mittlere Wohnkammerlänge	Maximale, aborale Reichweite (°)	Maximale, aborale Reichweite (% der WK)
<b>Longidome Gehäuse</b>				
<i>Owenites</i>	Ober-Skythium	ca. 360°	85°	24 %
<i>Dactylioceras</i>	Unter Toarcium	360-380°	155°	42 %
<i>Kranaosphinctes</i>	Ober-Oxfordium	370°	180°	49 %
<b>Mesodome Gehäuse</b>				
<i>Hildoceras</i>	Unter-Toarcium	260°	94°	36 %
<i>Harpoceras</i>	Unter-Toarcium	260°	88°	34 %
<i>Elegantoceras</i>	Unter-Toarcium	190-210°	97°	ca. 48%
<i>Hectioceras</i>	Callovium	250°	85°	34 %
<i>Kosmoceras</i>	Callovium	220°	73°	37 %
<i>Cleoniceras</i>	Unter-Albium	220°	100°	45 %
<b>Brevidome Gehäuse</b>				
<i>Pleuroceras</i>	Pliensbachium	180°	80°	44 %
<i>Quenstedtoceras</i>	Callovium	180°	81°	45 %

Tabelle 5: Meso- und longidome Gehäuse konnten Mundrandverletzungen, die eine dritte bis halbe Windung zurückreichten, noch mit skulptierter Schale regenerieren (Daten z.T. aus Kröger 2000).

### Regeneration von Verletzungen nur des Gehäuses in der Wohnkammer hinter der Mündung

Regenerierte Schalenverletzungen der Wohnkammer, die nicht von der Gehäusemündung ausgehen, sondern hinter ihr angelegt waren, sind bei Jura- und Kreide-Ammoniten mehrfach beschrieben worden (Keupp 1973, 1984, 2006; Lehmann 1975; Schweigert 1997, Kröger 2000). Die Position und Konfiguration solcher Gehäuseverletzungen weisen auf unterschiedliche Verursacher hin. Ein paradigmatischer Vergleich mit entsprechenden Gehäuseverletzungen bei Landschnecken (vergl. *Helix pomatia* Linné: Bayer 1970), die durch Steinschlag und ähnliche Ursachen hervorgerufen werden, verbietet sich jedoch aufgrund des grundsätzlich anderen Lebensraumes. Als mögliche Verursacher solcher Verletzungen bei Ammonoideen haben wir durophage Fische und stomatopode Krebse diskutiert:

- Von der Ventralseite ausgehende, meist großflächige Schalenausbrüche, die insbesondere für brevidome Ammoniten häufig letal waren, wenn sie den nicht regenerierfähigen Phragmokon integriert hatten, sind bei zahlreichen Ammonitentaxa mindestens seit dem Lias bekannt. Sie lassen sich wohl bevorzugt auf räuberische Fische (Haie und räuberische Knochenfische einschließlich pygnodontide Formen) zurückführen, welche die Ammoniten-Gehäuse von schräg oben erfassten und mit ihren Zähnen ein Schalenstück herausrissen. Kröger (2000) sieht daher in longidomen Ammonitengehäusen auch eine mögliche Schutzfunktion, welche eine erhöhte Überlebenschance bei solchen Fischattacken bietet.
- Eine vergleichbare Entstehung einzelner, einseitig lateral angelegter, z.T. kleinflächiger Öffnungen in der Wohnkammer (Abb. 113) ist jedoch wenig wahrscheinlich. In dieser Position ist ein erfolgreiches Ansetzen eines bezahnten Kiefers praktisch nicht möglich. Derartige Verletzungen ähneln den Gehäuseverletzungen, die von Fangschreckenkreben (Stomatopoda, Odontodactylidae) hervorgerufen werden. Während die ancestralen Palaeostomatopoda bereits seit dem Unter-Karbon etabliert waren, reichen gesicherte Nachweise moderner Stomatopoda, welche erst durch die Differenzierung ihres 2. Thorakalbeinpaars zu kräftigen, Fangschrecken-ähnlichen Werkzeugen charakterisiert sind, und damit die Fähigkeit haben, Schalen aufzubrechen, nur in den Oberjura zurück (Münster 1839, Holthuis & Manning 1969; Cornelisse 1996). Dem entspricht, dass möglicherweise auf Stomatopoden zurückgehende laterale Gehäuseverletzungen bisher nur bei Ammoniten seit dem Lias bekannt sind. Falls für diese Verletzungen tatsächlich Stomatopoden, die heute in ihrer Verbreitung auf tropische bis subtropische Flachmeergebiete beschränkt sind, verantwortlich waren, ließe sich für die betroffenen Ammoniten (z.B. Pleuroceraten, Perisphinctiden) eine Bestätigung der postulierten bodennahen Lebensweise ableiten (vergl. Keupp 1997b, 2000a, 2006a). Kleinere Perforationen der Wohnkammer hinter der Mündung finden sich gelegentlich auch bei stratigraphisch älteren Ammonoideen. So weist z.B. der Steinkern des *Parasibirites* aus der Unter-Trias Sibiriens (Abb. 114 oben) einen 4 mm breiten, blasenartigen Auswuchs auf, der als Plombierung einer kreisrunden Gehäuseöffnung interpretiert wird. Dimension und Gestalt der ehemaligen Schalenöffnung deuten als Verursacher eher auf Bohrorganismen (? Gastropoden) als auf „Schmetterer“ hin.

Die Prinzipien der Reparatur sind denen von Mundsaumverletzungen ähnlich. Liegt die Beschädigung im Bereich der Rückzugsfähigkeit des Mundrandes, wird sie mit skulptierter Schale repariert, andernfalls wird die anomale Schalenöffnung mit flächigen Schalenschichten plombiert. Während die regenerierten Schalenpartien von Mundrandverletzungen nur nach hinten durch die Verletzungsbruchkante scharf abgesetzt sind und nach vorne sich allmählich in den normalen Gehäusevorbau einpassen, sind Schalenverletzungen der Wohnkammer, die hinter der Mündung angelegt wurden, durch eine allseitige Abgrenzung durch die ursprünglichen Gehäuspartien gekennzeichnet. Die in ihrer Skulptur mehr oder weniger verzerrten Partien der regenerierten Schale werden also auch vorne abrupt durch die ursprüngliche Bruchkante limitiert. Aufgrund dieses charakteristischen Phänomens, bei dem die regenerierte Schale fensterartig in das Gehäuse eingesetzt erscheint, hat Keupp (2006a) die Bezeichnung forma aegra *fenestra* vorgeschlagen. Solche Verletzungen des Gehäuses hinter der Mündung scheinen für die vorübergehend freigelegten Mantelpartien besonders infektionsanfällig gewesen zu sein. Auffällige Gewebeschwellungen während der Regeneration führten deshalb gelegentlich zu blasenartigen Schalenbildungen (→ forma *inflata* Keupp 1976 (vergl. Lehmann 1975, Keupp 1976, 1995).



Abb.113: Während kleinere, meist nur auf einer Seite auftretende Punkturen mit großer Wahrscheinlichkeit auf Stomatopoden-Attacken zurück gehen (links: *Cleoniceras besairiei* Collignon aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar, don L. Berwald, Ø 7,7 cm, SHK PA-24525), führt Keupp 2006 größere, oft sehr unregelmäßig ausgezackte Verletzungen der Ventralseite auf Attacken pygnodontider Fische zurück (rechts: zwei *Ataxioceras hypselocyclum* (Fontannes) aus dem Unter-Kimmeridgium von Aulfingen/Baden-Württemberg (leg. V. Schlamp) bzw. Lichtenfels/Oberfranken (leg. B. Steiner), Ø 6,8 bzw. 5,8 cm, SHK PA-7296 bzw. PA-7275 (aus Keupp 2006a).



Abb.114: Oben: Kleine, runde Perforationen, insbesondere prä-jurassischer Ammonoideen weisen eher auf die Aktivität von Bohrorganismen als von „Schmetterern“ hin. Oben: *Parasibirites kolymensis* Bychkov aus der Unter-Trias (oberes Olenekium) vom Olenek, arktisches Sibirien (leg. A. Dagys) mit, blasenartigem Pfropfen einer kreisförmigen, 4 mm breiten Schalenöffnung. Ø 6,2 cm, SHK PA-11606.

Unten: *Desmoceras latidorsatum* Michelin mit kleiner, regenerierter Punktur, die möglicherweise auf die Attacke eines Stomatopoden, oder eines bohrenden Angreifers zurückgeht. Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 6,1 cm, SHK PA-27259.



Abb. 115: Verletzungen des Gehäuses hinter der Mündung sind durch eine allseitige, scharfe Begrenzung gekennzeichnet. Sind die Punkturen außerhalb der Reichweite des sich zurückziehenden Mundsaumes, erfolgt die Regeneration durch eine Notschale, die ohne Skulptur und Anwachsstreifen von der Manteloberfläche abgeschieden wird (links). Reparaturen mit Hilfe des Mundsaumepithels zeigen dagegen (in der Regel verzerrte) Skulpturelemente (rechts). Zwei Perisphinctiden (*Divisosphinctes besairiei* Collignon) aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald). Links: Ø 4,8 cm, SHK PA-13822. Rechts: Ø 4,7 cm, SHK PA-15680.



Abb. 116: Blasenartige Verdickungen bei Regenerationen von Schalenverlusten im hinteren Wohnkammer-Bereich werden auf infektiöse Schwellungen des vorübergehend freigelegten Mantels zurückgeführt. *Orthosphinctes* sp. forma *inflata* Keupp 1976, Unter-Kimmeridgium von Bischberg/Oberpfalz (don. A. Richter). Trotz des temporären Volumenanstiegs konnte der Ammonit später Kammerscheidewände (Lobenlinien!) einbauen. Ø 9 cm, SHK PA-24873.

### Regeneration von Verletzungen nur des Gehäuses im Phragmokon

Verletzungen des Phragmokons sind bei ektocochliaten Cephalopoden in der Regel infolge des unkontrollierten Flutens der Kammern letal. Zudem sind solche Verletzungen meist irreparabel, da in diesem Gehäuseabschnitt keine zur Schalenregeneration befähigten Mantelepithelien zur Verfügung stehen. Longidome Gehäuse, deren Wohnkammern mindestens den gesamten äußeren Umgang einnehmen (z.B.: Cheiloceraten, Ober-Devon, Aristoptychiten und Arcestiden in der Trias, Dactylioceraten im Jura u.v.a), sind gegen Beschädigungen ihres Phragmokons weitgehend geschützt (Kröger 2000), während brevidome Gehäuse besonders anfällig sind. Jüngst publizierte Experimente mit lebenden Nautiliden im Aquarium haben bestätigt, dass Punkturen des Phragmokons, selbst mit einhergehender Beschädigung des Siphos, durchaus nicht immer tödlich sein müssen. Vielmehr überlebten die betroffenen Tiere -zwar unter Verlust des Auftriebs- mindestens zwei bis drei Monate. Teilweise konnte die Verletzung durch Schalen-Sekretion der nachfolgenden Windung von außen repariert werden (Tsuji no & Shigeta 2012). Aus der Fossilüberlieferung sind bisher zwei Fälle bei Nautiliden bekannt geworden, die eine Verletzung ihres Phragmokons überlebt und regeneriert haben. So berichtet Stumbur (1960) von einem planspiral eingerollten, ordovizischen Nautiliden (*Trocholites depressus* (Eichwald)),

der offensichtlich in der Lage war, eine ventrale Beschädigung des Phragmokons, die sowohl das subdorsal gelegene Siphonalrohr, als auch ein Septum zerstört hatte, erfolgreich zu reparieren. Die Neubearbeitung des Stückes durch Kröger & Keupp (2004) hat den Befund bestätigt und gezeigt, dass dieser Ausnahmefall einer regenerierten Phragmokon-Verletzung nur dadurch möglich war, dass die Verletzung unmittelbar vor der Gehäusemündung durch den Weichkörper repariert werden konnte. Die Plombierung der Verletzung erfolgte in diesem Fall von außen durch Abscheiden von Schalenschichten des sich im Zusammenhang mit dem normalen Vorbau der Gehäuseöhre über die verletzte Stelle schiebenden Mantels.



Abb. 117: Medianschnitt durch *Trocholites depressus* (Eichwald, 1840) aus dem Mittel-Ordovizium von Vaikre Pakri Island, Estland (Institute of Geology of the Tallin Technical University, Nr. GIT 145-1), Ø 4 cm, mit Detailvergrößerung einer reparierten, tiefgreifenden Verletzung des Phragmokons. Interpretierende Skizze aus Kröger & Keupp (2004): os = Conchin-Schichten, cs = ehemals Perlmutter-Schalenschichten, s = Septenhäule.

Im zweiten Fall hat ein orthoconer Nautilide aus dem karbonischen Buckhorn Asphalt von Oklahoma eine offensichtliche Bissverletzung des Phragmokons mit zwei sich gegenüberliegenden ovalen Bissmarken dadurch repariert, dass die betroffenen Schalendurchbrüche durch kräftige intracamerale Kalkablagerungen von innen abgedichtet wurden (Seuss et al. 2011).

Einen möglicherweise mit dem ersten Nautilidenbeispiel vergleichbaren Fall beschreiben Doguzhaeva & Mutvei (1989, 1993) bei Ammonoideen im Zusammenhang mit der Ultrastruktur-Analyse der heteromorphen Gattung *Ptychoceras*, deren anfangs gestrecktes Gehäuse nach einer engen Umbiegung einen zweiten gestreckten Gehäuseschaft in Gegenrichtung zum ersten ansetzt und schließlich mit der Wohnkammer durch eine erneute 180°-Wende den teilweise vorher abgebrochenen Anfangsteil (Truncation) umwächst. Zwei Beschädigungen des ersten, gekammerten Gehäuseschaftes werden in diesem Fall durch Schalenschichten der folgenden, eng dem ersten Schaft anliegenden Gehäuseröhre wieder von außen geschlossen. Die Autoren leiten u. a. auch aus diesem Reparaturmechanismus eine Endocochlie zumindest im ontogenetisch fortgeschrittenen Stadium ab. Jedoch widerspricht der Nachweis von regenerierten Mundrandverletzungen nach dem Prinzip der forma *substructa* Hölder 1973 (s. o.) der endocochliaten Organisation von *Ptychoceras* (Kakabadzé & Sharikadzé 1993).

### Strukturveränderungen von regenerierten Schalen und ihr Einfluss auf die Fossilerhaltung

Substanzielle und strukturelle Abweichungen regenerierter Schalenpartien, die einerseits oft erhöhte Anteile von organischen Bestandteilen (im wesentlichen Conchin) aufweisen, andererseits in ihrer Struktur wesentlich unregelmäßiger sein können (vergl. Keupp 1992), nehmen teilweise Einfluss auf ihre spätere Fossilerhaltung:



Abb. 118: Partuell kann durch primär erhöhten Einbau von Organica in die regenerative Schale Aragonit-Lösung unterbunden werden, so dass eine fleckenhafte Perlmutter-Erhaltung resultiert. Links: *Promicroceras planicosta* (Sowerby) Sinemurium von Charmouth, Dorset/England, Ø 2,4 cm, SHK PA-7035. Rechts: *Dactylioceras commune* (Sowerby), Unter-Toarcium von Withby/Yorkshire-Coast, Ø 6,4 cm, SHK PA-10655. (aus Keupp 2000b).

- Der erhöhte Einbau organischer Substanzen in die äußeren Schalenschichten, der sich auch bei umweltbedingten Störungen im Gehäusebau moderner Nautiliden, die im Aquarium gehalten werden, in einem erhöhten Anteil schwarzer Einlagerungen dokumentiert, kann bei relativ rascher Einbettung in des Sediment die fossildiagenetische Umwandlung der Aragonitschale in Kalzit partiell verhindern (Abb. 118). Die isochemische Umwandlung des metastabilen rhombischen Aragonits in den thermodynamisch stabilen rhomboedrischen Kalzit erfolgt grundsätzlich über eine Lösungsphase. Die höheren Anteile organischer Substanz bilden hydrophobe Oberflächenfilme und fungieren als lokale Wasserstauer und verhindern den für die Umwandlung notwendigen Austausch des Porenwassers (Kennedy & Hall 1967). Keupp (1994b, 2000b) bildet zwei Ammoniten ab, ein *Promicroceras* aus dem Unter-Lias und ein *Dactylioceras*

aus dem Ober-Lias von England, deren Schale, wie es in den jeweiligen Fundschichten üblich ist, in braunen Kalzit umgewandelt ist. Lediglich im Bereich von einer regenerierten, kleineren Schalenverletzung ist die ursprüngliche Perlmuttertschale mit ihrem irisierenden Farbspiel erhalten geblieben.

- Die ursprünglich erhöhte organische Substanz führt bei einer frühen Fossildiagenese unter anoxischen Faulschlammbedingungen, in denen Organika durch Sulfatbakterien unter Freisetzen von Schwefelwasserstoff ( $H_2S$ ) abgebaut werden, häufig gerade im Bereich von regenerierten Verletzungen zu einer bevorzugten Pyrit-Fällung ( $FeS_2$ ). Sie erschweren dem Paläontologen oft das Freipräparieren der Anomalie.
- Bei einer weniger raschen Einbettung des Gehäuses in das Sediment, die genügend Zeit zum Abbau der organischen Substanzen lässt, schränken die strukturellen Inhomogenitäten regenerierter Schalenpartien oft das Fossilisationspotential ein. Neben bevorzugtem Einbruch der Gehäuse entlang der vorgegebenen Schwächezonen infolge von Kompaktionsvorgängen kommt es nicht selten zur selektiven Lösung von ursprünglich regenerierten Schalenpartien, so dass genau im Verletzungsbereich Fehlstellen der Fossilüberlieferung auftreten (Abb. 119).

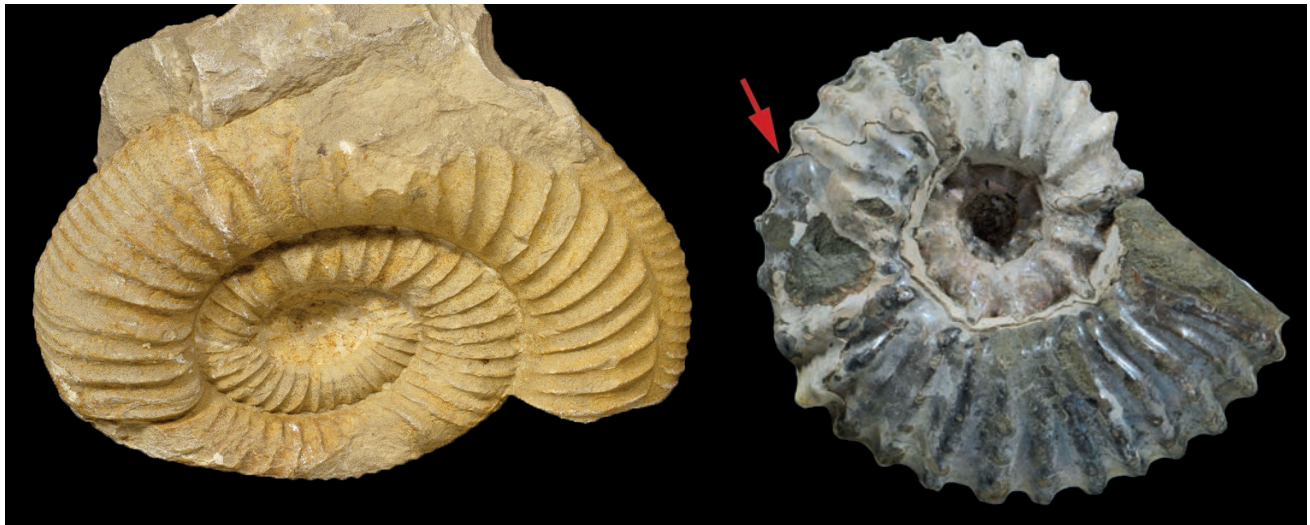


Abb. 119: Fehlstellen in der Fossilüberlieferung des Gehäuses sind oft im Bereich regenerativer Schalenpartien anzutreffen und wohl auf die geringere Mineralisierung der Ersatzschale zurückzuführen. Links: Durch Setzungsdruck deformierter *Orthosphinctes* sp. (Prägesteinkern), dessen Beginn des Rippenscheitels nicht überliefert ist. Unter-Kimmeridgium von Kaider/Oberfranken (leg. E. Voss), Bildbreite 7,5 cm, SHK PA-3753. Rechts: *Douvilleiceras* sp. aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar (don. J. Suchopoar), mit digenetisch bedingter Fehlstelle (Pfeil) im Bereich einer regenerierten Mundrandverletzung (forma *substructa* Hölder 1973). Ø 7,8 cm, SHK PA-15902.

- Auf das Auftreten von Conellen im Zusammenhang mit Schalenregenerationen macht Guex (1967) aufmerksam (vergl. auch Keupp 1976). Conellen sind im Millimeter-Bereich kleine, kegelförmige Sphärolithsektoren, die möglicherweise schon zu Lebzeiten der Tiere oder als frühdiagenetische Bildungen innerhalb der Schalen von Nautiliden (vergl. z.B. Rein 1989) und Ammoniten entstanden (Hölder 1973a) (Abb. 120, 121).

Ihre mutmaßlich primär kalzitische Natur ermöglicht die selektive Überlieferung auch bei der völligen Auflösung der Aragonitschalen. Sie sitzen dem Steinkern unmittelbar auf. Ihre Deutung war lange Zeit umstritten und reichte von aufsiedelnden, den Seepocken verwandten Organismen bis hin zu völlig anorganischen Zementkristallen (z. B.: Quenstedt 1851, Maubeuge 1949b). Ihr bevorzugtes Auftreten in planmäßigen Hohlräumen von verschiedenen Taxa, wie dem Hohlkiel der oberjurassischen Taramelliceraten oder durch sekundäre Schalenschichten abgeschlossenen Skulpturelementen (z.B. bei Liparoceraten des mittleren Lias) (Hölder 1952, 1980; Erben 1972), machen deutlich, dass es sich bei Conellen um schaleninterne mineralische Wucherungen handelt (Keupp 2000b: S.29-30). Regenerierte Schalenpartien fördern teils durch die Einlagerung leicht abbaubarer organischer Substanzen, teils durch unregelmäßige Anlagerungskontakte die Entstehung von kleineren Hohlräumen und bilden dadurch die Voraussetzung für partielle Conellen-Bildungen. Wir finden Conellen daher beschränkt auf die regenerierten Schalenpartien auch bei solchen Gehäusen, die bauplanbedingt normalerweise keine Conellen aufweisen (Abb. 122).

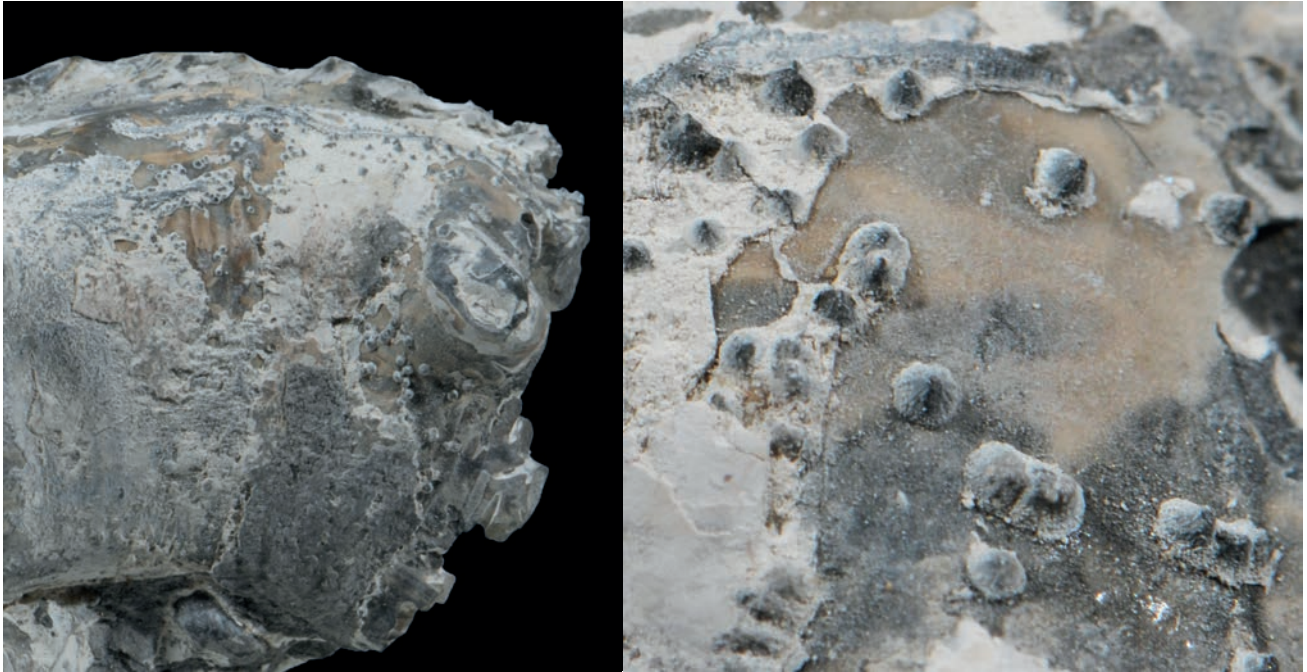


Abb. 120: Fragment eines *Pleuroceras salebrosum* (Hyatt) aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken, in dessen verwitternder Aragonit-Schale die kalzitischen Conellen freigelegt werden. Bildbreite links 3 cm, rechts 7 mm (SHK MAn-4156).



Abb. 121: Steinkern eines *Kranaosphinctes* sp. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha/SW-Madagaskar (don. L. Berwald), dessen Siphon-Aufhängung als ventrales „Hohlelement“ durch eine Conellen-Leiste nachgezeichnet wird. Ø 2,1 cm, SHK MAn-4157.

### Regeneration von Verletzungen des Gehäuses und des Mantelepithels

Während Beschädigungen nur des Gehäuses, bei denen das schalenbildende Epithel nicht in Mitleidenschaft gezogen wurde, in kurzen Zeitabschnitten regeneriert werden, die Störungssymptome im Gehäusebau daher in der Regel nicht lange anhalten, zeichnen sich Verletzungen, die auch das Mundsaumepithel betroffen haben, durch meist lang anhaltende und bei zunehmender Intensität der Verletzung auch auffälligen Wachstumsstörungen aus. Weniger starke Verletzungen des Mundsaumepithels können teilweise vollständig regenerieren, so dass nach einiger Zeit wieder eine ungestörte Gehäuseausbildung möglich wird. Die Anomalie-Symptome zeigen in diesen Fällen eine typisch retrograde Entwicklung. Oft wird das Mundrandepithel aber so nachhaltig beschädigt, dass dem Tier eine vollständige Regeneration nicht mehr möglich ist. Die vernarbten Epithelabschnitte bleiben in ihrer Funktion permanent gestört. Die Dauer der Geweberegeneration kann an der sich progressiv abschwächenden Anomalieausbildung abgelesen werden, die bei Erreichen der jeweils optimalen Regenerationsmöglichkeit dann zu einer konstanten Anomalieausbildung übergeht. Das auf Abb. 12 und 123 reproduzierte *Pleuroceras* zeigt sehr anschaulich, dass die Regeneration einer größeren Verletzung der linken Flanke etwa eine halbe Gehäusewindung lang eine typisch retrograde Entwicklung aufweist, die auf eine zunehmende Wiederherstellung der schalenbildenden Epithelien hinweist. Nach Erreichen der Endstufe der Regenerationsfähigkeit bleibt eine permanente Skulpturschwächung.

Während der Regenerationsphase wird -im Gegensatz zu den Gehäuseverletzungen ohne Beschädigung des Weichkörpers- in den meisten Fällen der übrige Gehäusevorbau verlangsamt, was sich in einer vorübergehenden Septendrängung widerspiegelt (Lehmann 1975). Die Anzahl von anomal gedrückten Kammerscheidewänden kann somit als weiteres Maß der Regenerationszeit gewertet werden (Abb. 124).

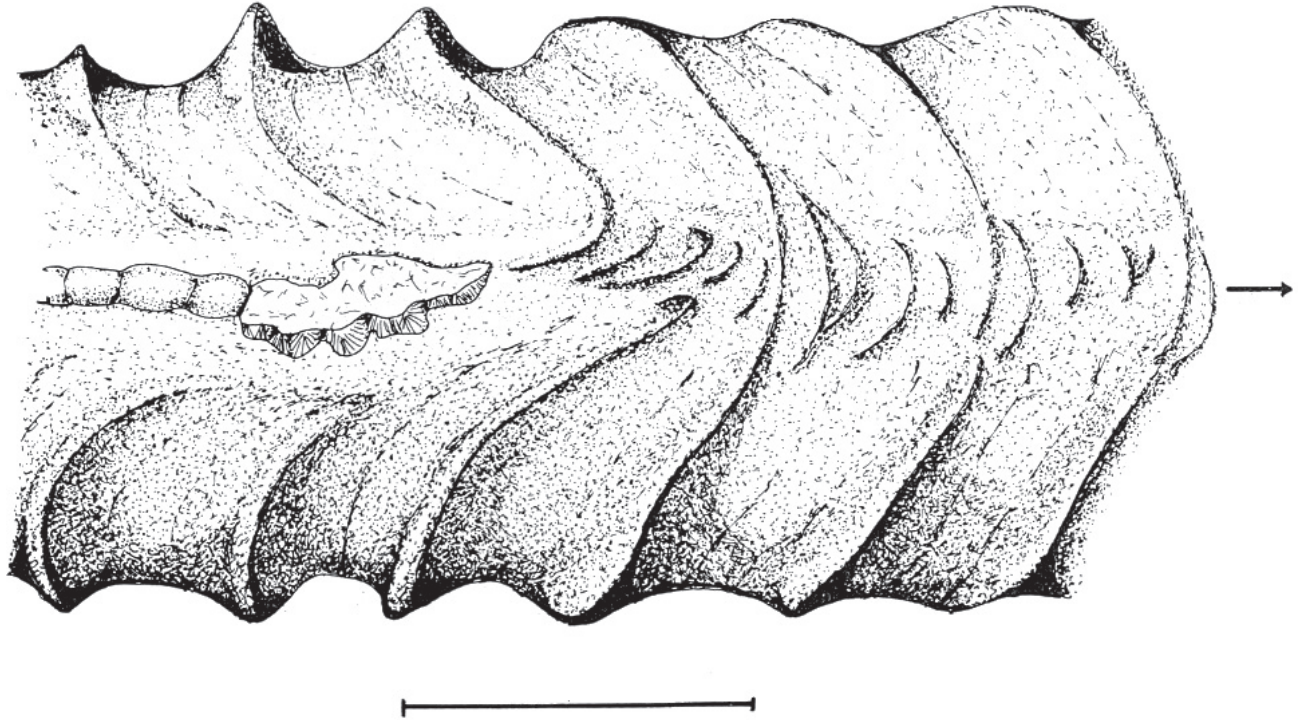


Abb. 122: Im Bereich ventraler, den Kiel betreffender Verletzungen treten bei *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig, Oberfranken, Aggregate kleiner Conellen auf, die bevorzugt in der regenerativen, mit hohem Anteil organischen Materials durchsetzten Schale gesprosst sind. Oben: Kurze, Conellen-begrenzte Furche zu Beginn einer traumatisch ausgelösten Anomalie, die im Zuge der weiteren Regeneration zu einer nachhaltigen ventralen Skulpturstörung führt. Ø des Ammoniten 5,3 cm (leg. F. Siegert), SHK PA-237, Maßstab = 1 cm (aus Keupp 1976). Unten: Conellen-Cluster bei kleinerer Ventralverletzung, Ø des Ammoniten 6,5 cm, Breite des Conellen-Feldes 6 mm, don. W. Schrickel, SHK PA-3208.



Abb. 123: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Schnaittach/Franken (leg. W. Appel), Ø 3,2 cm, SHK PA-72 (vergl. Zeichnung der Abb. 12). Als Folge einer Mundsäumverletzung, die das Mantelepithel einbezogen hat, kommt es zunächst zur Bildung eines lateralen Rippenscheitels (= forma *verticata* Hölder 1956) und durch die "compensatio ornamentale" (Guex 1967) zur temporären Verlagerung des Mediankiels (= forma *juxtacarinata* Hölder 1956). Mit zunehmender Regeneration wandert der Kiel wieder in die Medianen, als Spätfolge der Vernarbung bleibt aber eine einseitige Skulpturschwächung (= forma *cacopycha* Lange 1941) (aus Keupp 1976).

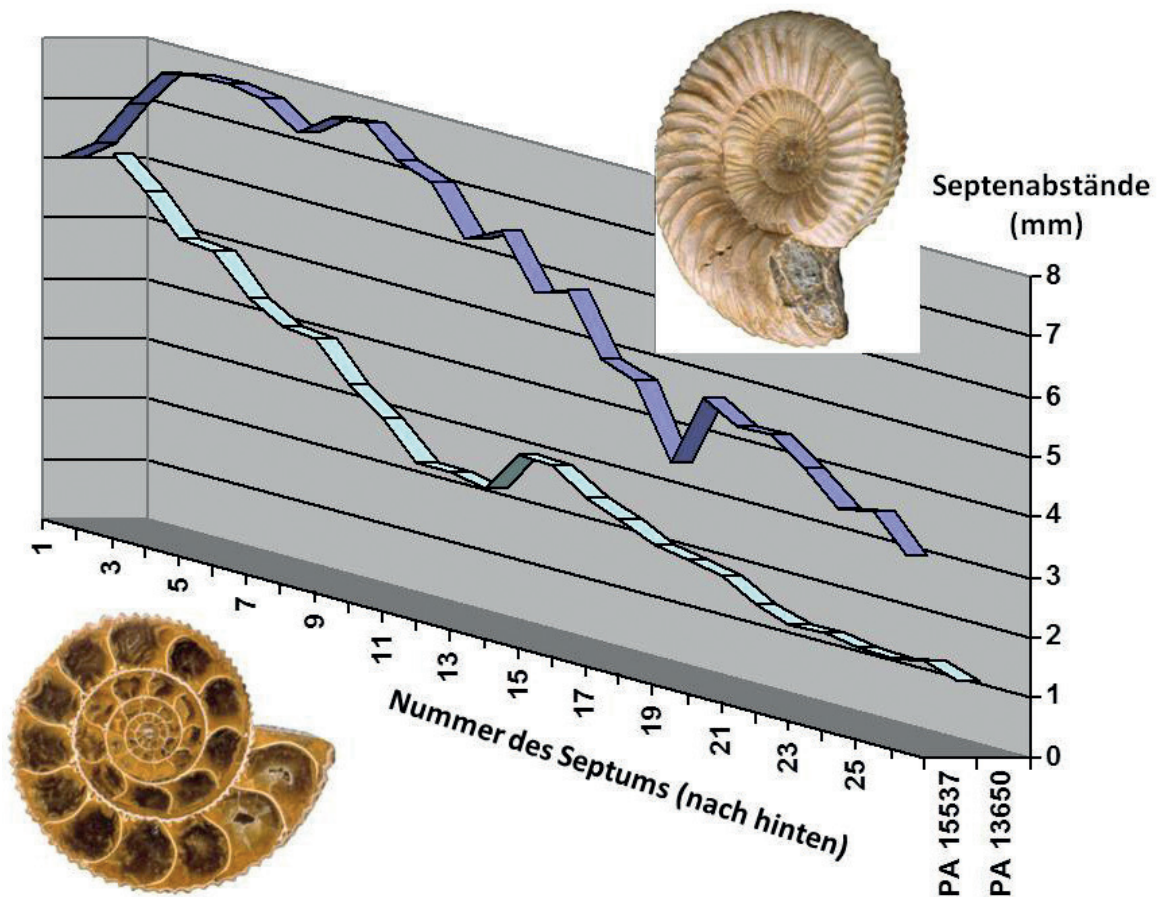


Abb. 124: Die Septenabstände bei zwei Perisphinctiden aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha/SW-Madagaskar, die während der früheren Ontogenese bei 31 (PA 15537) bzw. 19 mm (PA 13650) eine Verletzung des Mundsäumens und des schalenbildenden Epithels erlitten hatten, die im weiteren Gehäusevorbau jeweils zu einer anhaltenden Skulpturstörung (forma *verticata* Hölder 1956) geführt haben. Beide Verletzungen liegen inzwischen im Bereich des Phragmokons. Der jeweils erste berücksichtigte Septenabstand (X-Achse) ist an der Position der Verletzung gemessen, die weiteren Septenabstände bezeichnen die Abfolge in Richtung des Protoconches. Der jeweils deutliche Abschnitt mit anomal reduzierten Septenabständen zwischen dem 10. und 12. Septum bei SHK PA-13650 bzw. beim 11. Septum (SHK PA-15537) liegt ca. eine Wohnkammerlänge (360°) vor der Verletzung und markiert die durch die Regeneration ausgelöste Wachstumsverzögerung, die im ersten Fall einen über 3 Septenabstände anhaltenden Regenerationszeitraum erkennen lässt, während im zweiten Fall nur eine Kammer gedrängt ist.

Nicht selten beziehen sich die anomalen Symptome nicht nur auf Störungen der Skulptur, sondern verändern wesentliche Gehäuseparameter, wie z.B. den Windungsquerschnitt und Windungsexpansion und führen oft zu Störungen in der Gehäusesymmetrie („Symmetriopathien“ sensu Hengsbach 1991). In Abhängigkeit vom Umfang des vorübergehend oder dauernd geschädigten Epithels finden sich zwei unterschiedliche Reparatur-Mechanismen:

### In ihrer Position stationäre Regenerationsphänomene

Bei **kleinflächigen Epithelverletzungen** („Mantelzerreißen“ sensu Engel 1894) verzögert sich im traumatisierten Bereich die Bildung einer Schale bzw. unterbleibt zunächst vollständig, so dass beim weiteren Gehäusevorbau an der Mündung senkrecht zur Wachstumsfront ein mehr oder weniger breiter Schlitz ausgespart wird (Abb. 127), der erst mit zeitlicher Verzögerung – ähnlich dem Schlitzband bei Archaeogastropoden – durch sekundäres Schalenmaterial, das durch eine erste Mineralisation aus Reparaturschleimen teilweise ungeordnete Strukturen aufweist (Keupp 1992a), geschlossen wird (Bayer 1970, Erben 1972, Keupp 1992a). Durch den punktuellen Ausfall der Bildung von Periostrakum und mit ihm der äußeren Prismenschicht werden auch Farbmuster, wie die „Zebrastreifen“ der heutigen Nautiliden, die sich in ähnlicher Form auch bei Ammonoideen finden (Mapes & Davies 1996) und durch Pigmenteinlagerung in die äußere Prismenschicht hervorgerufen werden, unterbrochen (Abb. 125; Mapes & Sneek 1987).

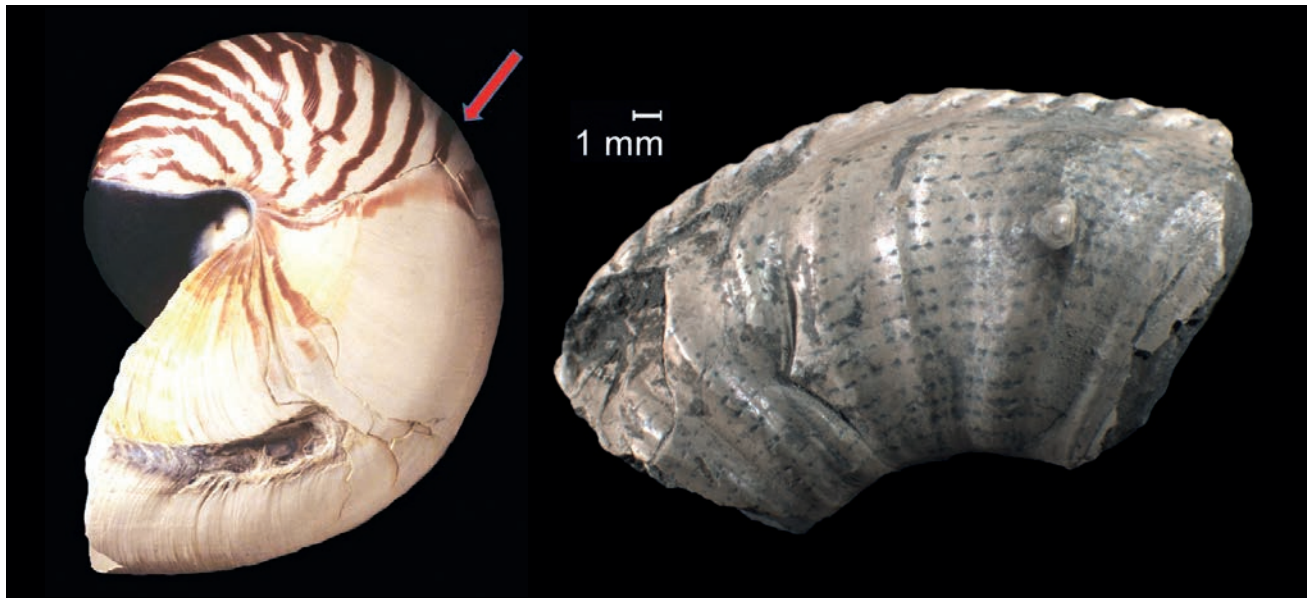


Abb. 125: Links: Rezenter *Nautilus pompilius* L. von den Philippinen (don. W. Kraus) mit zwei größeren Verletzungen. Bei der ersten, einer forma *substructa* Hölder 1973 (Pfeil), wird das Farbmuster gestört. Die zweite Verletzung als breiter Anwachslinienscheitel regeneriert (forma *verticata* Hölder 1956), hat das Mundsaumepithel in Mitleidenschaft gezogen. Ø 15,5 cm, SHK PN-21. Rechts: Fragment eines *Pleuroceras salebrosum* (Hyatt) aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken (leg. J. Schobert) mit kleinerer Verletzung des Mundrandes, dessen Regeneration nur geringen Einfluss auf das Farbmuster genommen hat. Breite 2,2 cm, SHK PA.-26278

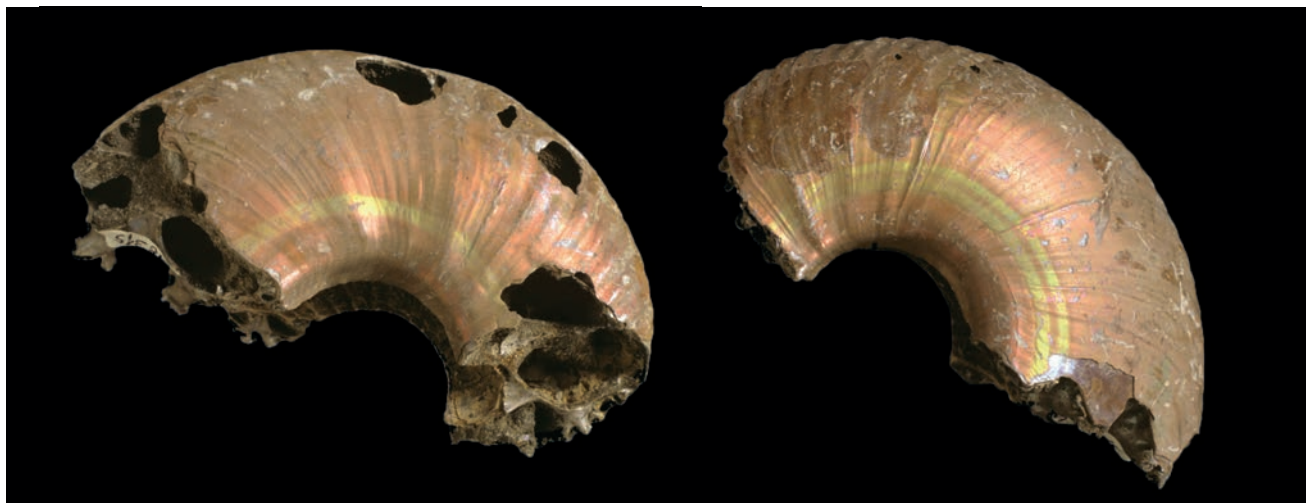


Abb. 126: Störung eines mutmaßlichen Farbmusters bei *Quenstedtoceras* sp. aus dem Ober-Callovium von Dubki bei Saratov an der Wolga (don. V. Karchewsky). Das breite farblich heller abgesetzte Spiralband im inneren Drittel der rechten Flanke (Bild links) ist auf der gegenüber liegenden Seite zweigeteilt (Bild rechts). Breite 7,6 cm, SHK PA-18315 (aus Keupp 2005b).

Je nachdem, ob die beiden durch die „Mantelzerreiung“ getrennten Epithelabschnitte in ihrer Lage zueinander stabil bleiben oder einander berlagern, knnen wir zwei charakteristische Regenerationsphnomene unterscheiden:

- Rippenscheitel (forma *verticata* Hlder 1956) einschlielich ihrer individuell stark variierenden Ausbildungsformen (z.B.: f. *semiverticata* Hlder 1977, forma *pexa* Hlder 1973, forma *pseudocarinata* Fernndez-Lpez 1987) und
- dachziegelartige berlappung von regeneriertem Schalenmaterial (= forma *superstructa* Keupp 1998). Letztere kann als ein intermedires Phnomen zu dynamischen Regenerationsprozessen angesehen werden.

**Rippenscheitel** entstehen durch das beidseitige anomale Zurckbiegen von Anwachslinien und Skulpturelementen im Bereich der lokal verzgerten Schalenbildung (Abb. 128). Die in ihrer relativen Position am Gehuse in den meisten Fllen konstante Narbenlinie erscheint „wie mit einem Kamm gescheitelt“ (Engel 1894: S.370). Hlder (1956) fhrte fr diese „genormten“ Anomalien, die sich in gleicher Weise bei allen schalentragenden Tieren mit einem episodischen Schalenzuwachs wiederfinden (z.B. Muscheln, Schnecken, Brachiopoden), die Bezeichnung forma aegra *verticata* ein.



Abb. 127: Das *Cadoceras elatmae* (Nikitin) in einer Geode aus dem Unter-Callovium von Isad, Nizhny Novgorod, Russland (don. F. Baatz), weist auf der Ventralseite (rechts) einen Anwachslinien-Scheitel auf, der am intakt berlieferten Mundsaum als offener Schlitz erkennbar ist. Ø 13 cm, SHK PA-7102 (aus Keupp 1992a).

Die phnotypische Ausbildung der Rippenscheitel unterliegt in Abhngigkeit von Intensitt und Lage der Verletzung, dem Grad ihrer Regeneration sowie der Kombination mit dem jeweiligen Skulpturplan des betroffenen Cephalopoden einer groen Variabilitt. Bei schwacher Ausbildung des Symptoms treten oft wieder vollstndig regenerierte, rckwrts gerichtete Rippen- bzw. Anwachslinienknickungen auf. Bei strkeren Fllen knnen Rippenscheitel als tiefe Furchen erscheinen (Abb. 364 oben) oder in Form mehr oder weniger breiter Spiralfurchen bzw. -rinnen (Abb. 128 Mitte; Lsch 1912, Suess 1965, Guex 1967, Bayer 1970, Hlder 1970, 1973a; Keupp 1992a). Kommt der Rippenscheitel nahe der Nabelkante zur Ausbildung, resultiert ein „Halbscheitel“, den Hlder (1977) mit dem Begriff forma aegra *semiverticata* bezeichnet hat (Abb. 129, 348, 349).

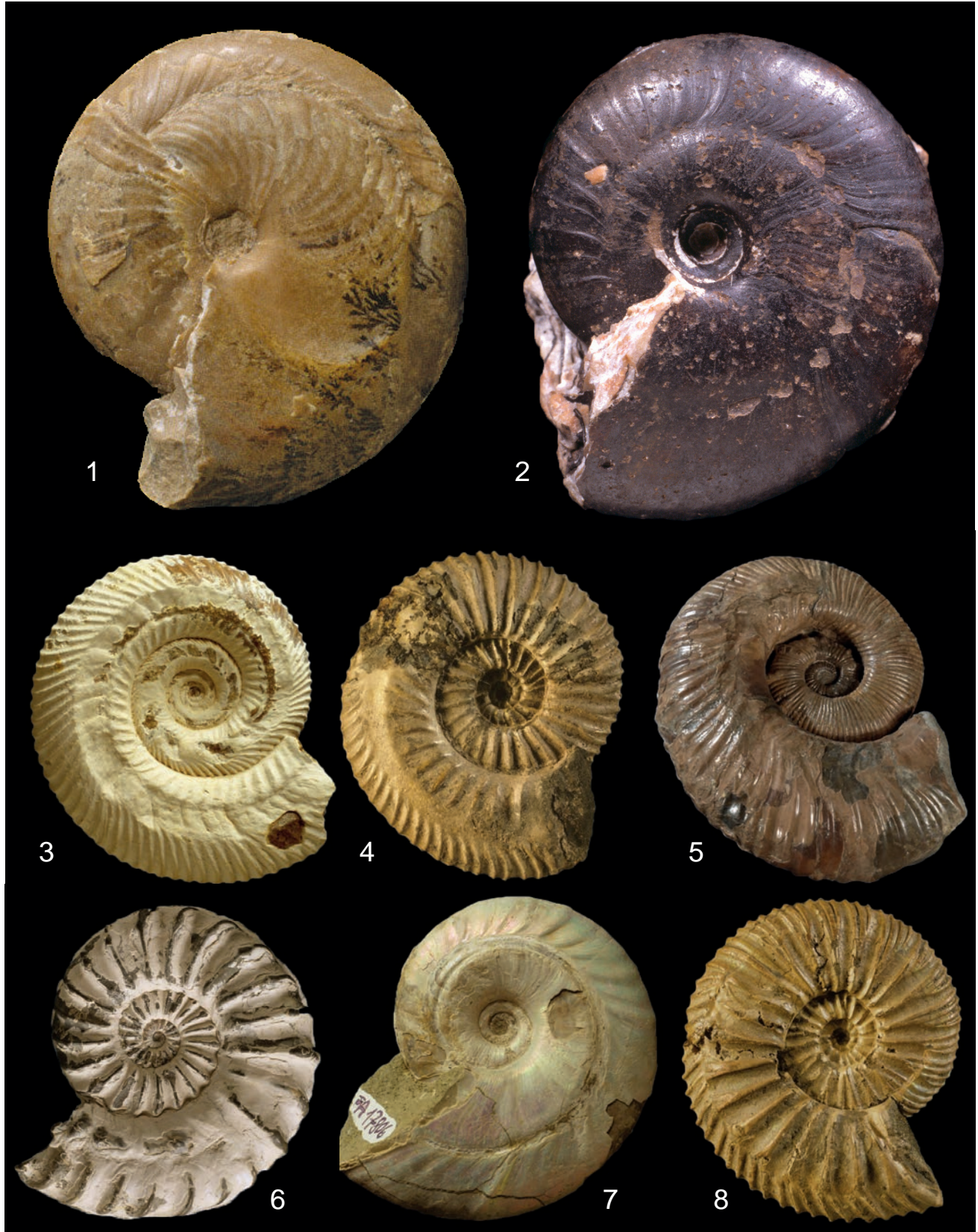


Abb. 128: Verschiedene Phänotypen von „Rippenscheiteln“ (= forma aegra *verticata* Hölder 1956) bei Ammonoideen. Bei glattschaligen Vertretern erfolgt eine entsprechende Scheitelung der Anwachslinien. Von oben links nach unten rechts: 1) *Popanoceras* sp. aus dem Perm des S-Urals (don. A. Richter), Ø 2,4 cm, SHK PA-9190. 2) *Proptychites* sp. aus dem Skythium vom Bihati/SW-Timor (leg. R. Veit), Ø 37 mm, SHK PA-21457. 3) Breites „Spiralband“ bei einem *Divisosphinctes* sp. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 4,6 cm, SHK PA-16441, und 4) bei *Epivirgatites nikitini* (Michalski) aus dem Ober-Tithonium (mittlere Wolga-Stufe) von Voskresensk bei Moskau (don. R. Veit), Ø 7,8 cm, SHK PA-7021. 5) *Australiceras jackii* (Etheridge) aus dem Aptium von Walsh River, Queensland, Australien (don. R. Schmode), Ø 19 cm, SHK PA-31719. 6) *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken/(leg. D. Freitag), Ø 3,3 cm, SHK PA-1225. 7) Die mediane (einseitige) Furche bei *Cleoniceras besairiei* Collignon erinnert an die jurassischen Ochetoceraten -jedoch mit rückwärts, statt vorwärts gerichteter Neigung der Rippen. Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 5,7 cm, SHK PA-17806. 8) Rippenknick bei einem *Epivirgatites* sp., Ober-Tithonium (mittlere Wolga-Stufe) von Voskresensk bei Moskau (don. R. Veit), Ø 7,8 cm, SHK PA-7022



Abb. 129: Halbscheitel (forma *semiverticata* Hölder 1977) entstehen, wenn die kleinflächige Epithelverletzung nahe der Nabelkante erfolgte. Oben: Ansicht der normalen rechten und der anomalen linken Seite von *Dorsoplanites* sp., Ober-Tithonium von Salekhard, Polarural (don. J. Wördemann), Ø 4,7 cm, SHK PA-8657. Unten: Perisphinctide aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 5,9 cm, SHK PA-16385.

Die Anlage von Halbscheiteln, deren verändernde Auswirkung auf Skulptur und Gehäusemorphologie oft durch Phänomene der „skulpturellen Kompensation“ (s.u.) verstärkt wird, führt häufig zu ausgeprägten Skulpturunterschieden der beiden Gehäuseflanken. Auch bei weitgehend glattschaligen Taxa können durch Halbscheitel markante Rechts-Links-Asymmetrien ausgelöst werden. So bedingt beispielsweise die Lage eines Rippenscheitels unmittelbar an der Nabelkante eines *Pleurolytoceras* durch die damit gekoppelte Versteilung der Nabelkante eine einseitige anomale Vergrößerung der Nabelweite von 25 auf 36 % (= forma *heterumbilicata* Keupp 2008, Abb. 131).



Abb. 130: Symmetriestörungen, die durch die anomale Stulpturausbildung ausgelöst wurden, werden durch pendelnde Windungen kompensiert. Links: *Divisosphinctes* sp. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 4,5 cm, SHK PA-13158. Rechts: *Rehmanna* sp. aus dem Callovium von Pamproux (don. A. E. Richter), Ø 5 cm, SHK PA-7196.



Abb. 131: *Pleurolytoceras hircinum* (Schlotheim) aus dem Ober-Toarcium von Mistelgau bei Bayreuth/Oberfranken (leg. S. Biegel), Ø 5 cm, SHK PA-2160. Durch einen Anwachslienienscheitel unmittelbar an der rechten Nabelkante wird die Nabelweite der rechten Seite gegenüber der normal entwickelten linken Gehäusesseite anomal vergrößert (aus Hoffmann 2010).



Abb. 132: Die Position des Rippenscheitels unmittelbar an der Nabelkante führt bei der *Cotteswoldia aalensis* (Zieten) aus dem Ober-Toarcium von Mistelgau (leg. A. E. Richter) zu einer einseitigen, anomal steil abfallenden Nabelkante (links). Ø 2,6 cm, SHK PA-6237.

Auch im Zuge der fortschreitenden Regeneration des Epithels kann sich die Erscheinungsform desselben Rippenscheitels von einer anfangs kräftigen Narbenlinie zu einer anomalen Riffelung der Anwachslinien wandeln, die keine nennenswerte Wachstumsverzögerung mehr erkennen lässt (Abb. 133, 134). Hölder (1973a) prägte für die späte Riffelung, die auf eine weitgehende Regeneration des beschädigten Mundsaumepithels hinweist, die eigene Bezeichnung forma aegra *pexa*.

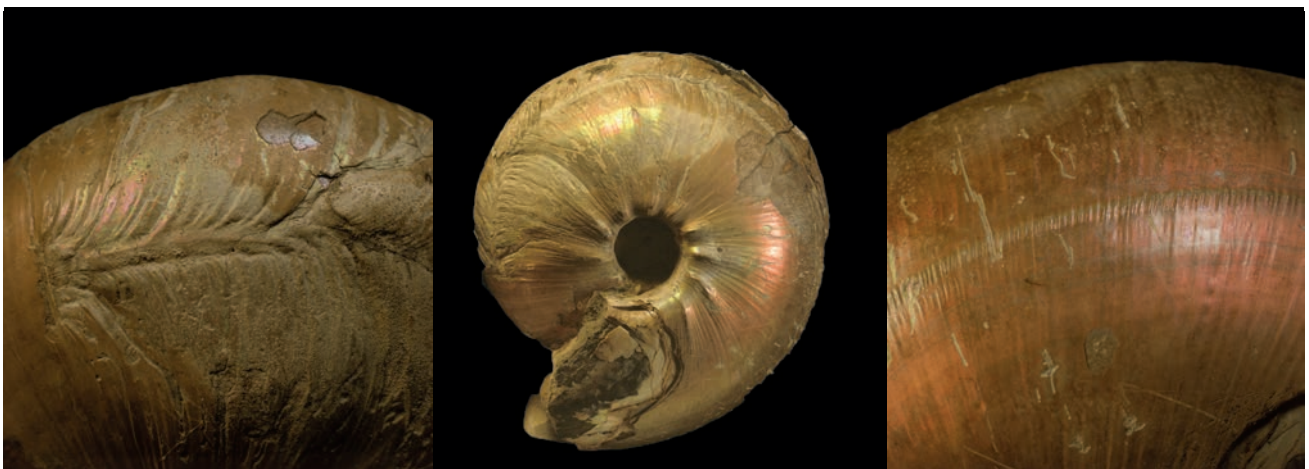


Abb. 133: *Cadochamoussetia surense* (Nikitin) aus dem Unter-Callovium von Isad, Nizhny Novgorod, Russland (don. R. Veit), dessen Anwachslinienscheitel im Verlauf der Vernarbung des Mantelgewebes beim weiteren Gehäusebau schließlich in eine Anwachslinien-Riffelung (= forma *pexa* Hölder 1973) übergeht. Ø 11 cm, SHK PA-6987 (aus Keupp 1992a: Abb.1).

Die schwächste Form der Rippenscheitel ist ein meist nur durch eine dunklere Färbung markierter Streifen, der weder ein Relief, noch eine nennenswerte Störung der Skulpturelemente hervorruft (Abb. 135).

Anstelle von Rinnenbildungen können Rippenscheitel äquivalente Phänomene in Form eines positiven Reliefs entwickeln. Fernández-López (1987) hat solche Fälle, die zu einer Bildung anomaler Spiralleisten führen, als forma argra *pseudocarinata* in die Literatur eingeführt (Abb. 136,347). Die begünstigte Anlage von punktförmigen Mündungsverletzungen im Bereich von Stachelskulpturen (Abb. 138 links), macht bedornete Taxa besonders anfällig für Pseudokielbildungen, da in der Narbenzone einzelne Dornen gerne zu einer nicht mehr differenzierten Leiste verwachsen. Je nach (zufälliger) Position am Gehäuse beziehungsweise der Kombination mit planmäßigen Skulpturelementen können Pseudokiele sehr unterschiedliche Effekte hervorrufen: Ihre laterale Anlage am Gehäuse führt bei deutlicher Ausprägung zu auffälligen Rechts-Links-Asymmetrien, da die betroffene Flanke verstärkt konvex ausgebildet wird (Abb. 137), während ihre Anlage exakt in der Medianebene des Venters -beispielsweise bei Jura-Perisphinctiden- den ursprünglich ovalen Windungsquerschnitt lanceolat ausgezogen erscheinen lässt (Abb. 136 unten). Pleuroceraten (Mittel-Lias), die planmäßig einen medianen Zopfkiel ausbilden, werden durch einen zusätzlichen mehr oder weniger ventral gelegenen Pseudokiel scheinbar doppelkielig (Abb. 138 rechts).



Abb. 134: Im Zuge des Regenerationsprozesses ändert ein Rippenscheitel häufig seine Erscheinungsform. Der *Divisosphinctes* sp. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald) mutiert auf einer Strecke von 2,5 cm den anfangs typischen Scheitel mit stark nach hinten gezogenen Rippen zu einer zarten Narbenlinie, an der die Rippen-Enden entsprechend der „forma abrupta Hölder 1956“ zwar noch unterbrochen, aber nicht mehr nach hinten abgelenkt werden. Ø 4,5 cm, SHK PA-16999.



Abb. 135: Die schwächste Form des „Rippenscheitels“ ist eine durch erhöhten Anteil organischer Substanzen dunkel gefärbte Linie. Links: *Liparoceras cheltiense* (Murchinson) aus dem Unter-Pliensbachium von Blockley, Gloucestershire, England (don. A. E. Richter), Ø 7,5 cm, SHK PA-32889. Rechts: *Kranaosphinctes* sp. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 5 cm, SHK PA-32820.



Abb. 136: Für leistenartig erhabene Rippenscheitel hat Fernández-López (1987) den Begriff der forma aegra *pseudocarinata* eingeführt. Oben links: *Quenstedtoceras* sp. aus dem Ober-Callovium von Dubki bei Saratov/Wolga (don. V. Karchewsky), Ø 5,6 cm, SHK PA-26113. Oben rechts: Perisphinctide aus dem mittleren Oxfordium von Pamproux, Frankreich (leg. P. Müller), Ø 4,5 cm, SHK PA-25449. Unten: Im Falle einer medianen Positionierung entstehen symmetrische Missbildungen, die leicht zu taxonomischen Fehlinterpretationen führen können: Links und Mitte: Seiten- und Ventralansicht eines *Divisosphinctes* sp. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. R. Schmode), Ø 8,8 cm, SHK PA-11242. Rechts: *Olcostephanus guebhardi* (Kilian) aus dem Valanginium von Tamanar, Marokko (leg. K. Wiedenroth), Ø 7 cm, SHK PA-19924.



Abb. 137: Die Ausbildung von lateralen Pseudokielen kann zu einer unterschiedlichen Morphologie der beiden Gehäuseflanken führen. Links: *Pleuroceras solare* (Phillips) aus dem Ober-Pliensbachium von Reichenbach bei Aalen (don. H. Kraus), dessen linke Seite durch den „Pseudokiel“ stark gewölbt, die rechte Seite abgeflacht ist. Ø 2,4 cm, SHK PA-1803. Rechts: *Peltoceras annulare* (Reinecke) aus dem Callovium von Beuren, Württemberg (don. R. Veit), Ø 3,3 cm, SHK PA-6038.



Abb. 138: Links: Durch die bevorzugte Position von Rippenseiteln im Bereich protuberanter Skulpturelemente kann an Stelle einer Reihe marginaler Knoten ein „Pseudokiel“ entstehen: *Kosmoceras gemmatum* (Phillips) aus dem Callovium von Rijasan, Russland, Ø 5 cm (don. J. Wördemann), SHK PA-1053. Rechts: Parallel zum Zopfkiel verläuft bei dem *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Reichenschwand bei Lauf/Pegnitz (leg. W. Kraus) ein „Pseudokiel“ in Form einer feinen Leiste, Ø 8,8 cm, SHK PA-197.

Andererseits können durch die Anlage eines Rippenscheitels auch primäre Skulpturelemente unterdrückt werden. So bildet bereits Hölder (1956: Abb.6) ein *Pleuroceras* ab, dessen Kiel durch die Einbeziehung in die Narbenlinie nicht mehr ausgebildet werden konnte (vergl. Abb. 139).



Abb. 139: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) mit lateralem Rippenscheitel. Obwohl der Kiefortsatz nicht in die Verletzung integriert war, konnte der Kiel posttraumatisch nicht mehr ausgebildet werden, da das entsprechende Mundsäumepithel durch Verlagerung zum Verletzungsbereich hin in die Narbenzone geriet. Der Mantelriss selbst wurde durch Überlappung der zerrissenen Epithelien (forma *superstructa* Keupp 1998, s. u.) repariert. Ober-Pliensbachium von Unterstürmig, Oberfranken (don. W. Schrickel). Ø 53 cm, SHK PA-4016.

Rippen- bzw. Anwachslinienscheitel sind ein bevorzugtes Phänomen mesozoischer Ammonoiten und korrelieren mit der rasanten phylogenetischen Entfaltung benthonischer und nektonischer Prädatoren zu dieser Zeit. Im Paläozoikum treten sie nur gelegentlich und in der Regel eher als zarte Narbenlinien auf (Abb. 140; vergl. Bond & Saunders 1989, Slotta et al. 2011).



Abb. 140: Zwei Limonit-Steinkerne von Cheiloceratiden aus dem Ober-Devon Marokkos (don. L. Berwald) mit zarten Anwachslinienscheiteln, die jeweils von einer punktförmigen Mundsäum-Verletzung ausgehen. Ø 12 bzw. 10 mm, SHK PA-33279a (links) und PA-33279b (rechts).

### Singuläre Sonderfälle des Rippenscheitels

In Ausnahmefällen, die bisher vor allem bei der Gattung *Quenstedtoceras* aus dem Callovium beobachtet worden sind, kann sich die normalerweise sehr stabile relative Position des temporär ausgebildeten Rippenscheitels bei fortschreitendem Gehäusevorbau kontinuierlich verlagern, ohne dass die übrigen Skulpturelemente, insbesondere die der Ventralseite, eine entsprechende Verzerrung durch Vorgänge der „skulpturellen Kompensation“ erkennen ließen (s. u.). Im abgebildeten Beispiel (Abb. 141) wandert der laterale Rippenscheitel, der im äußeren Flankendrittel bei 69,5 % der Windungshöhe angelegt wurde, im Verlauf von 18 mm bis zur vollständigen Regeneration des beschädigten Epithels auf die innere Flankenhälfte (45 % der Windungshöhe). Als Ursache für das seltene Phänomen kann möglicherweise ein inhomogenes Wachstum des Mundsaumepithels in Betracht gezogen werden, dessen Größenzuwachs, der kongruent mit der zunehmenden Windungshöhe des Gehäuses erfolgen muss, ausnahmsweise nur durch eine Vermehrung der ventral gelegenen Zellen erfolgte. Dadurch werden die nicht wachstumsaktiven Epithelabschnitte in ihrer relativen Position in dorsaler Richtung verschoben.

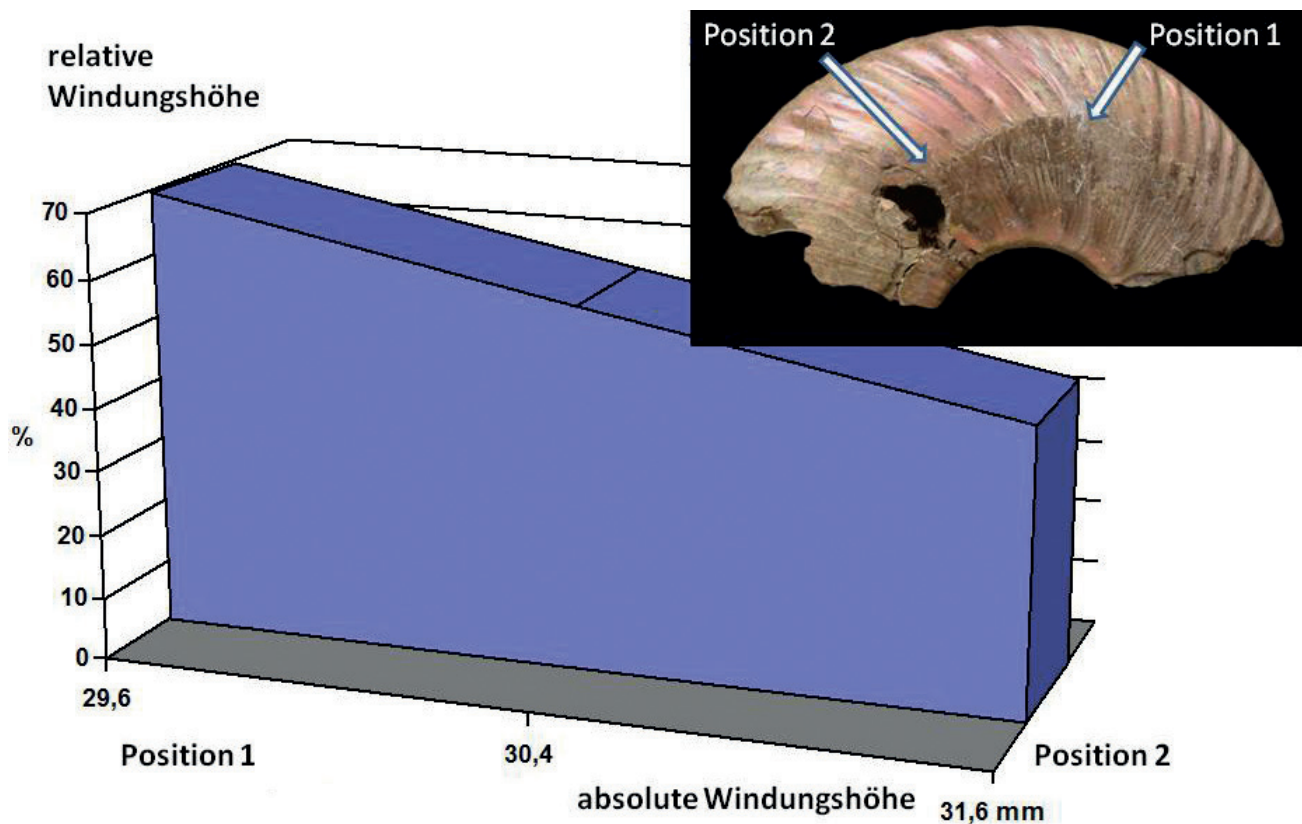


Abb. 141: Kontinuierliche Verlagerung der relativen Position eines lateralen Rippenscheitels während des fortschreitenden Gehäusebaues bei *Quenstedtoceras* sp. aus dem Ober-Callovium von Dubki bei Saratov an der Wolga/Russland erfolgt ohne erkennbare Phänomene der „skulpturellen Kompensation“ (SHK PA-18322).

Die Anlage von zwei gleichzeitig beginnenden, parallel zueinander verlaufenden Rippenscheiteln auf beiden Ventrolateralschultern einer *Collotia* (Callovium) führt Keupp (1976) auf den Zangengriff eines Prädatoren zurück (Abb. 142 links; vergl. auch Schweigert 2009). Das Fragment eines *Quenstedtoceras* sp. aus dem Ober-Callovium von Dubki bei Saratov (Abb. 142 rechts) hat ebenfalls zwei parallele Scheitel jeweils ventrolateral entwickelt. Sie bedingen zwischen sich eine Abplattung der Ventralseite, so dass der Windungsquerschnitt dieses Exemplares entgegen der gattungsspezifischen lanceolaten Gestalt trapezoidal wird.

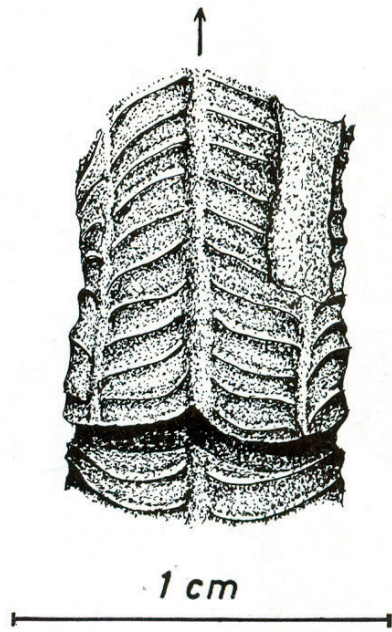


Abb. 142: Links: Die parallele Anlage von zwei Rippenscheiteln weist auf eine mögliche Zangengriff-Attacke hin: *Collotia* sp. aus dem Callovium von Trockau, Nördliche Frankenalb (leg. R. Heißler), Ø 23 mm, SHK PA-716 (aus Keupp 1976). Rechts: Im Einzelfall kann eine parallele Rippenscheitelanlage durch eine ventrale Abplattung auch einen völlig von der Norm abweichenden Windungsquerschnitt verursachen: *Quenstedtoceras* sp., Ober-Callovium von Dubki bei Saratov an der Wolga (don. J. Karchevsky), Länge des Fragments 6,3 cm, SHK PA-20024.

Durch die exakt mediane Position eines Rippenscheitels bei Pleuroceraten aus dem Ober-Pliensbachium wird der familienspezifische ventrale Zopfkiel gespalten, so dass ein scheinbarer Doppelkiel resultiert, dessen Ausbildung an einen *Arpatites* aus der Ober-Trias erinnert (Abb. 143).



Abb. 143: Spaltung des medianen Zopfkiels durch einen exakt median gelegenen Rippenscheitel bei Amaltheiden: Links: *Pleuroceras salebrosum* (Hyatt) aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken (leg. J. Schobert). Länge des Wohnkammerfragmentes 6,3 cm, SHK PA-23011. Rechts: *Pleuroceras spinatum* (Brug.) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (leg. G. Engelhardt), Ø 5 cm, SHK PA-21221.

### Gattungsspezifische Präferenzen von Rippenscheiteln

Rippenscheitel sind ein weit verbreitetes Phänomen, das bei allen Schalenrängern mit episodischen Zuwachsraten auftritt. Sie sind daher bei Nautiliden vom Altpaläozoikum bis heute ebenso verbreitet, wie bei den verschiedensten Ammonoideentaxa. Dennoch finden wir gerade innerhalb der Ammonoideen-Taxa signifikante Unterschiede in der Häufigkeit ihres Auftretens. Dies sei an einer Gegenüberstellung des relativen Anteils von Rippenscheitel-Anomalien an den traumatischen Verletzungen verschiedener, normal planspiraler Gattungen demonstriert (Tab. 5).

Ammoniten-Taxa, die eine übereinstimmende Präferenz für Rippenscheitel aufweisen, repräsentieren zum Teil analoge Gehäuse- und Skulpturtypen. So nehmen Rippenscheitel bei Formen mit Spaltrippen und komplexen Skulpturen oft einen erheblichen Anteil an den regenerierten Verletzungen ein, während sie bei glattschaligen Gehäusen und Arten mit schwacher Skulptur eine eher untergeordnete Rolle spielen.

Keupp (1985, 2000b) macht darauf aufmerksam, dass sich die relative Häufigkeit von Rippenscheiteln bei solchen Arten im Verlauf der Ontogenie ändern kann, die auch ein deutliches allometrisches Gehäusewachstum aufweisen. So dominieren bei Macrocephaliten (Unter-Callovium) in den sphäroconen Jugendstadien eher U-förmige, auf Fischangriffe zurückgeführte Mundrandverletzungen, während bei größeren Exemplaren, die durch eine zunehmende Mündungshöhe charakterisiert werden, Rippenscheitel geläufig sind. Dagegen scheinen bei den heteromorphen Ancyloceratiden genau entgegengesetzt die Rippenscheitel eher in den juvenilen Stadien, vor Anlage der charakteristisch hakenförmigen Endwohnkammer aufzutreten, während die adulten Gehäuse bevorzugt von Fischen attackiert wurden und flächige, bevorzugt U-bis V-förmige Mundrandausbisse aufweisen. Die Koppelung von Änderung der Gehäusegestalt und der offensichtlich synökologischen Beziehungen können wir als Hinweis auf eine ontogenetische Umstellung in der Lebensweise dieser Ammoniten interpretieren. Während die Macrocephaliten sich offensichtlich von einem Leben in der offenen Wassersäule zunehmend in Bodennähe orientierten, scheinen die Ancyloceraten ihre Jugend eher in Bodennähe verbracht zu haben, während die ausgewachsenen Tiere bodenfern lebten. Andere Taxa, wie etwa die Perisphinctiden des Oxfordiums von Madagaskar (vergl. Abb. 87), die zwischen Jugend- und Altersstadien weder nennenswerte Änderungen der Gehäuseparameter, noch in Anzahl und Art der Feindattacken erkennen lassen, scheinen dagegen zeitlebens in denselben (bodennahen) Environments beheimatet gewesen zu sein.

### Dynamische Regenerationsphänomene

Rippenscheitel können als Ausdruck einer eher „stationären Regeneration“ auftreten, wenn die Abschnitte des Mundsaumepithels beidseitig der punktförmigen Verletzung in ihrer Position verbleiben und die entstehende, schlitzförmige Aussparung an der Gehäusemündung durch sekundäre Schalenschichten nachträglich geschlossen wird. Rippenscheitel können aber auch -meist nach großflächigen Epitheltraumata- als Narbenlinie im Zuge der „compensatio ornamentale“ (Guex 1967) zwischen posttraumatisch verlagerten Epithelabschnitten (= „dynamische Regeneration“) entstehen (s.u.). Das bisher nur bei *Pleuroceras* aus dem Mittel-Lias bekannt gewordene Phänomen der **forma superstructa** (Keupp 1998) resultiert aus einer intermediären Stufe zwischen stationärer und dynamischer Regeneration und kann als modifizierte Form eines Rippenscheitels aufgefasst werden (Abb. 139, 144). Die funktionale Fehlstelle des Epithels wird in diesem Fall durch Überlagerung eines der beiden Abschnitte des durch die Verletzung geteilten Mundsaumepithels über den anderen kompensiert. In allen dem Autor vorliegenden Beispielen überlagert jeweils der ventral gelegene Lappen der MantelzerreiÙung den ± lateralen Abschnitt. Das Resultat ist eine dachziegelartige, bis zu 4 mm reichende Überlagerung von regenerativen Schalenstücken, die nicht miteinander verwachsen sind. Zwischen den sich überlappenden Platten kann sich deshalb während der Fossilisation eine nur Bruchteile eines Millimeters dünne Sedimentschicht zwischenlagern. Die überlappende Schalenpartie zeigt durch ihren meist immer wieder neu einsetzenden Verlauf (→ vergl. forma *chaotica* Keupp 1977), dass das Epithel während der Regenerationsphase in der Regel keiner dauerhaften Verlagerung unterliegt, sondern immer wieder versucht, durch eine erneute Lage-Veränderung die Lücke zu schließen. In einem Fall kommt es bei der Epithelverzerrung sogar kurzfristig zu einer schwach rückwärts gerichteten Wachstumsorientierung des überlappenden Schalenanteils (Abb. 144 links).

## III.1.1 EKTOCOCHLIATE CEPHALOPODA - EXOGENE URSACHEN

Taxon	Stratigraphie/Lokalität	Gehäuse-Typ	Skulptur	WK-Länge	n = Verletzungen	%-Anteil forma <i>verticata</i>
<b>Annähernd glatte, skulpturlose Gehäuse</b>						
<i>Cheiloceras</i> div. sp.	Ober-Devon, Marokko	sphaerocon		>> 360°	349	0,6 %
<i>Owenites</i>	Unter-Trias, Nevada/USA	oxycon		360°	69	4,3 %
<i>Dieneroceras</i>	Unter-Trias, Nevada/USA	platycon		180-210°	144	2,8 %
<i>Svalbardiceras</i>	Unter-Trias, Spitzbergen	platycon		210°	71	1,5 %
<i>Xenoceltites</i>	Unter-Trias, Spitzbergen	platycon		>360°	73	4,1 %
<i>Stolleyites</i>	Karn, Spitzbergen	oxycon		360°	40	2,5 %
Vascoceratiden	Turon, Ashaka/Nigeria	sphaero-cadicon		190° - 360°	54	7,4 %
<i>Eotetragonites umbilicostriatus</i>	Alb, NW-Madagaskar	serpenticon	dünnschalig, mit Einschnürungen	?	46	0 %
<i>Desmoceras latidorsatum</i>	Alb, NW-Madagaskar	cadi- bis platycon	dickschalig, mit Einschnürungen	ca.320°	278	11,9 %
<b>Einfachripper</b>						
<i>Czekanowskites/ Arctohungarites</i>	Anis, Arkt.Sibirien	platycon	flache Rippen	240°	24	4 %
<i>Schlotheimia</i>	Hettangium, Oldentrup	platycon	scharfe Rippen	200°	111	14,4 %
<i>Pleuroceras</i>	Pliensbachium, Unterstürmig	platycon	Scharfe Rippen mit Dornen	180°	2145	19,7%
<b>Sichelripper</b>						
Harpoceraten	Unt.-Toarcium, Altdorf/Neumarkt	platy- bis oxycon	flache Rippen	260°	100	5 %
<i>Hildoceras</i>	Unt.-Toarcium, S-Frankreich	platycon	flache Rippen	260°	84	2,4 %
<i>Pleydellia/Dumortieria</i>	Ob.-Toarcium, Altdorf/Neumarkt	platycon	flache Rippen	180 - 200°	93	6,5 %
<i>Hecticoceras</i>	Callovium, Rijasán/Russland		flache Rippen	250°	89	4,5 %
<i>Quenstedtoceras</i>	Callovium, Normandie		kräftige Rippen	180°	402	14 %
	Saratov/Russland				70	15,8 %
Cleoniceratiden	Alb, NW-Madagaskar		anfangs kräftige, später flache Rippen	180°	129	9,3 %
<b>Spaltripper</b>						
<i>Dactyloceras</i>	Toarcium, Schlaifhausen	serpenticon	kräftige Rippen	>360°	314	11,5 %
<i>Katacoeloceras</i>	Toarcium, S-Frankreich	cadicon	kräftige Rippen mit Dornen	360°	85	28,2 %
<i>Parkinsonia</i>	Bajocium, Sengenthal u.a.	platycon	kräftige Rippen	ca.270°	153	57,5 %
Stephanoceraten: <i>Stephanoceras, Normannites, Teloceras</i>	Bajocium, div.Lokalitäten	cadi- bis platycon	kräftige Rippen, z.T. mit Knoten	260°	176	77,3 %
<i>Grossouvria</i>	Callovium, Normandie	platycon	flache Rippen	ca. 360°	25	28 %
	Ützing/Ofr.				28	42,8 %
<i>Orthosphinctes</i>	Kimmeridge, Frankenalb	serpenticon	kräftige Rippen,	360°	703	65,4 %
<i>Perisphinctidae</i> div. ssp.	Oxford, Madagaskar	serpenticon-cadicon	kräftige Rippen	270 - 360°	1738	23,6 %
<i>Perisphinctidae</i> div. ssp.	Oxford, Frankreich	platycon	kräftige Rippen	270 - 360°	150	40,7 %
<i>Pavlovia</i>	Tithon, W-Sibirien	platycon	kräftige Rippen, weitständig	190°	113	28,3%
<b>Komplex skulptierte Gehäuse mit Rippen- und Dornen</b>						
<i>Acrochordiceras</i>	Anis, Nevada/USA			ca.250°	6	33,3 %
<i>Kosmoceras</i>	Callovium, Rijasán/Russland			250°	183	22,4 %
	Normandie				43	32,5 %
<i>Douvilleiceras</i>	Alb, NW-Madagaskar			?	31	42 %

Tab. 5: Der Anteil von Rippenseiteln bei regenerierten Mundsäumverletzungen ist bei gering skulptierten Ammonoideen-Taxa des Mesozoikums meistens relativ gering, kann bei stark skulptierten Taxa dagegen mehr als die Hälfte der Fälle ausmachen.



Abb. 144: Zwei Beispiele der forma aegra *superstructa* Keupp 1998 bei *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken, bei welcher die verletzungsbedingte Teilung des Mundsaumepithels durch Überlagerung des einen Teillappens über den anderen regeneriert wurde. Links: don. W. Schrickel, Ø 6,4 cm, SHK PA-4022. Rechts: don. R. Albersdörfer, Ø 4,7 cm, SHK PA-8982 (beide aus Keupp 1998).

Bei zunehmend **großflächigen Epithelausfällen** setzten Mechanismen ein, die durch mehr oder weniger anhaltende Verlagerungen von intakten, nicht in die ursprüngliche Verletzung einbezogenen Epithelabschnitten die Fehlfunktion des geschädigten Epithels auszugleichen suchen. Da bei den Ammonoideen offensichtlich die einzelnen Abschnitte des Mundsaumepithels genetisch streng auf die Realisierung eines engen Ausschnitts des jeweiligen Skulpturplanes programmiert waren, führt dieser Regenerationsmechanismus bei den posttraumatischen Schalenbildungen zu einer der Verlagerung des Epithels entsprechenden Dislozierung und Verzerrung bestimmter Skulpturelemente. Wandert etwa das Ventralepithel eines Kiel-tragenden Ammoniten in Richtung Flanke, wird der Kiel nicht mehr median, sondern seitlich verlagert realisiert. Guex (1967) nennt diesen Vorgang „compensatio ornamentale“ (= **skulpturelle Kompensation**). Voraussetzung für das Funktionieren eines solchen Vorgehens ist eine gezielte und differenzierte Beweglichkeit des Mantelrandes. Bei den Ammonoideen wird die gezielte Epithelverlagerung möglicherweise durch die komplexe Anheftung des Weichkörpers in der Schale begünstigt, die durch mindestens vier voneinander unabhängige Retraktorsysteme (Doguzhaeva & Mutvei 1991, 1996; Richter 2002) sichergestellt wird (Keupp 2000b). Nautiliden scheinen durch ihre vergleichsweise einfache Fixierung im Gehäuse mittels Anularring und einem Paar großer Ventrolateral Muskeln (Keferstein 1861, Mutvei 1957) nicht zu der notwendigen Mantelakrobatik befähigt gewesen zu sein bzw. befähigt zu sein. Der Mechanismus der skulpturellen Kompensation kann somit als ammonitenspezifisch angesehen werden.

Aus der Kombination von Lokalisation der Epithelverletzung am Mundsaum, ihrer Intensität und der jeweiligen Wechselwirkung bei der Regeneration durch skulpturelle Kompensation mit den artspezifischen Skulpturmerkmalen resultiert eine breite Palette von Phänomenen, die zum Teil als „genormte Anomalien“ mit eigenen forma aegra-Bezeichnungen charakterisiert werden. Ähnlich, wie wir das für die maximale Rückzugsfähigkeit des Mundsaumepithels bereits erläutert haben, gibt es auch bei der skulpturellen Kompensation Toleranzgrenzen der maximalen Verlagerungsfähigkeit bestimmter Epithelabschnitte, deren Werte in starkem Maße von den unterschiedlichen Morphotypen der Gehäuse gesteuert werden.

Wir wollen hier die regenerativen Symptome der skulpturellen Kompensation nach folgenden Kriterien sortieren:

**A Statische Phänomene:** Juxta-Anomalien (forma *juxtacarinata* Hölder 1956/*jxtasulcata* Geczy 1965 und vergleichbare Phänomene, forma *duplicarinata* Keupp 1976), forma *circumdata* (Martin 1858)/*fastigata* (Credner 1875), forma *calcar* (Zieten 1830) einschließlich einer ventralen Spaltrippenverkürzung.

**B Pendelnde und chaotische Anomalien:** forma *chaotica* Keupp 1977, forma *undaticarinata* Heller 1958, forma *undatispirata* Keupp & Ilg 1992.

**C Parabel-Anomalien versus Apophysenkonstanz.**

### A Statische Anomalien durch skulpturelle Kompensation

Die häufigste ventrale Skulpturmodifikation bei mesozoischen Ammonoideen ist die Ausbildung eines medianen Kiels, welcher aus der giebelartigen Zuspitzung der Gehäuseflanken resultiert, der Ventralseite aufgesetzt oder in ihr vertieft sein kann. Er ist entweder als durchgehende Leiste, als mehr oder weniger segmentierter Zopfkiel oder als Knotenreihe entwickelt. Die funktionale Vorstellung von Spath (1919), dass der Kiel vorrangig dazu diene, die Stromlinienform der Gehäuse und damit ihre bessere Manövrierfähigkeit im Wasser zu erhöhen, ist sicher zu einfach. Der Effekt mag zwar bei flach-scheibenförmigen Gehäusen zutreffen, erklärt aber nicht, warum auch zahlreiche serpenticone, breitmündige Gattungen mit kräftiger Berippung (z.B. Arietiten, Pleuroceraten, Schloenbachien) ebenfalls Kiele tragen. Die Funktion der Kiele muss vielmehr aus ihrer primären Anlage als mehr oder weniger deutlich die Gehäusemündung überragende, ventrale Schalenelemente erschlossen werden und steht offensichtlich im Zusammenhang mit einer bis heute nicht verstandenen Bauplanänderung mesozoischer Ammonoideen gegenüber ihren paläozoischen Vorfahren. Sie bedingt eine generelle Aufgabe der ventralen Trichterbucht, die bei Nautiloideen und den meisten paläozoischen Ammonoideen eine Steuerung des Trichter-Antriebsjets nach allen Seiten ermöglichte.

Eine dem Kiel alternative ventrale Skulptur-Modifikation ist die Ausbildung einer Ventralfurche, die durch die Unterbrechung lateraler Skulpturelemente und/oder die Einsenkung des ventralen Gehäuseabschnitts hervorgerufen wird.

Gehen nun infolge einer lateralen Mundrandverletzung größere Epithelabschnitte verloren oder werden nachhaltig verletzt, wird im Zuge der skulpturellen Kompensation das nicht in die Verletzung einbezogene (ventrale) Epithel unter Dehnung so verlagert, dass die in ihrer Funktion ausgefallene Gewebepartie geschlossen wird. Der Kontakt der von beiden Seiten aufeinander zu wandernden Epithelabschnitte wird oft im weiteren Gehäusebau durch einen Rippenscheitel markiert. Im posttraumatischen Gehäusebau wird durch die Dehnung die Skulptur der gegenüberliegenden Flanke gestreckt, z.B. Rippen verlängert und über die Ventralseite gezogen, der mediane Kiel bzw. die Furche um den entsprechenden Betrag in Richtung der Verletzung aus der Medianen verlagert. Hölder (1956) beschreibt das Phänomen bei Kiel-tragenden Taxa als forma *aegra juxtacarinata*. Geczy 1965 führte für entsprechende Verlagerungen medianer Furchen den analogen Begriff forma *aegra jxtasulcata* ein. Beide Begriffe bezeichnen jedoch dasselbe Regenerationsphänomen und finden sich unabhängig von der Stratigraphie bei allen Arten mit entsprechenden ventralen Skulpturelementen (Abb. 145, 341, 343). Für analoge Fälle skulptureller Kompensation bei solchen Ammonitenformen jedoch, die keine spezifischen ventralen Skulpturmodifikationen besitzen, sondern im normalen Bauplan ihre Lateralskulptur unverändert über die Externseite fortsetzen (z. B. viele Einfach- und Spaltripper), wurde keine eigene Bezeichnung eingeführt. Je nach Intensität der Verletzung können die Juxta-Anomalien vorübergehend oder permanent ausgebildet werden. Ist ein Abschnitt des Mundsaumepithels verlorengegangen oder irreparabel verletzt worden, hält das anomale Symptom in der Regel bis zum Ende des Gehäusewachstums an. Ist ein Epithelabschnitt nur vorübergehend funktionsunfähig, wird die skulpturelle Kompensation mit fortschreitender Regeneration wieder rückgängig gemacht. Der Verlagerungsbetrag der Medianskulptur nimmt beim weiteren Gehäusebau vom Maximalwert unmittelbar nach der Verletzung sukzessive ab und kann vielfach wieder vollständig zur Normalität übergehen.



Abb. 145: Statische Anomalien infolge skulptureller Kompensation durch einseitige Verlagerung von ventralen Medianelementen: forma *juxtacarinata* Hölder 1956 (obere und mittlere Reihe) bzw. forma *juxtasulcata* Geczy 1967 (untere Reihe). 1) *Arctohungarites triformis* Mojsisovics mit seitlich verlagertem Mediankiel aus dem Mittel-Anisium der Laptev See/Sibirien (leg. A. Dagys), Ø 3,5 cm, SHK PA-9095. 2-3) *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig, Oberfranken (don. R. Albersdorfer), Ø 3,2 cm, SHK PA-8084. 4) *Cleviceras elegans* (Sowerby) aus dem Unter-Toarcium von Altdorf bei Nürnberg (leg. J. Suchofar), Ø 2,6 cm, SHK PA-10497. 5) *Pseudolioceras* sp. aus dem Toarcium der Grand Causses, S-Frankreich (leg. B. Krebs), Ø 1,5 cm, SHK PA-5973. 6) *Oecotraustes semifalcatum* (Oppel) aus dem mittleren Oxfordium von Gräfenberg/Oberfranken (leg. K. Weiß), Ø 3,4 cm, SHK PA-6704. 7) *Parkinsonia parkinsoni* (Sowerby) aus dem Ober-Bajocium von Sengenthal, Oberpfalz (leg. G. Arp), Ø 3,8 cm, SHK PA-5881. 8) Als Auslöser der schwachen Verlagerung der Ventralfurche auf die rechte Seite ist ein kräftiger Rippenscheitel (forma *verticata* Hölder 1956) im Zentrum der rechten Flanke deutlich erkennbar. *Parkinsonia parkinsoni* (Sowerby) aus dem Ober-Bajocium von Berching, Oberpfalz (leg. A. Stamatis), Ø 5,5 cm, SHK PA-770. 9) *Kosmoceras* sp. aus dem Callovium von Rijasan, Russische Plattform (don. J. Wördemann), Ø 2,3 cm, SHK PA-11467.



Abb. 146: Mit der Verlagerung des Medianen Kiels geht oft auch eine Veränderung der Kiel-Skulptur selbst einher. Links: Rudimentär abgeschwächte Kielausbildung bei *Pleuroceras solare* (Phillips) aus dem Ober-Pliensbachium von Marloffstein bei Erlangen (Original zu Heller 1964, Ø 2,5 cm, SHK PA-52. Rechts: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (leg. R. Veit), Ø 4,5 cm, SHK PA-6032.



Abb. 147: Das Phänomen eines breiten, abgeplatteten und verzerrten Zopfkiels, der einseitig durch eine scharfe Narbenlinie begrenzt wird, kann als Folge punktförmiger Störungen des Mundsaumepithels unmittelbar neben dem Kiefortsatz sowohl endogen (?parasitär), als auch exogen im Zusammenhang mit der Bildung eines Rippenscheitels verursacht werden. Links: Wohnkammer-Fragment eines *Pleuroceras salebrosum* (Hyatt) aus dem Ober-Pliensbachium (Apyrenum-Subzone) von Buttenheim, Oberfranken, Länge 8 cm, SHK PA-28372 (aus Keupp & Schobert 2011). Mitte + rechts: Das *Pleuroceras solare* (Phillips) von Reichenbach bei Aalen (don. R. Albersdörfer) beginnt die Anomalie nach einer kleinen Mundrandverletzung zunächst mit einem zarten Rippenscheitel unmittelbar neben dem Kiel (Pfeil), Ø 4,6 cm, SHK PA-11447.

Ein Spezialfall der Juxta-Anomalie liegt mit der forma *duplicarinata* Keupp (1976) vor. Die Bezeichnung wurde ursprünglich für Pleuroceraten (Mittellias) eingeführt, die in Folge einer Flankenverletzung, welche den die Mündung überragenden Kiefortsatz nicht berührt hatte, vorübergehend den medianen Zopfkiel seitlich verlagert ausgebildet haben (Abb. 148). Durch den Neuansatz des Kieles in der verlagerten Position, parallel zu dem ursprünglichen Kiefortsatz, resultiert ein vorübergehender Doppelkiel, der nach Regeneration des geschädigten Epithels wieder in seiner medianen Position weiter gebaut wird. Eine phänomenologisch ähnliche Verdopplung des Kiels kann aber auch durch endogene Ursachen ausgelöst werden (s.u.). In diesen Fällen wandert der Kiel ohne vorausgehende Verletzung beim Gehäusevorbau allmählich aus der Medianebene in Richtung einer Flanke. Die Kielverdopplung entsteht dann durch

den nach der Störung wieder neu in der Medianen einsetzenden Kiel (Abb. 332 unten rechts). Ein wiederholtes Auswandern und Neuansetzen des Kieles führt zu chaotischen Skulptur-Anomalien (s.u.).

Die Tatsache, dass mit der Verlagerung des „Skulpturelements“ Kiel auch der die Mündung überragende Kielfortsatz in der dislozierten Position ausgebildet wird (Abb. 148 rechts; vergl. Keupp 1985: Abb.2), schränkt die Vorstellung einer strengen Funktionalität des Kielfortsatzes deutlich ein. Ventrale Kielfortsätze verhalten sich somit grundsätzlich anders als die in ihrer Position eng limitierten lateralen Apophysen mikroconcher Gehäuse (vergl. S. 157).



Abb. 148: Zwei Beispiele der vorübergehenden Doppelkieligkeit bei *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken. Links: Ø 3,9 cm, SHK PA-7538 (don. M. Kaiser). Rechts: Mit seitlich verlagertem Kielfortsatz, der die Mündung überragt (leg. M. Plückerbaum), Ø 3,7 cm, SHK PA-1877 (aus Keupp 1985).

Mehr oder weniger symmetrische Phänomene der skulpturellen Kompensation haben immer wieder zu Missinterpretationen und taxonomischen Verwirrungen geführt (vgl. Tab. 1, S. 15). Besonders eindrucksvoll kann das an dem Phänomen der **forma circumdata** (Martin 1858) Hölder 1956 demonstriert werden, das identisch mit dem so genannten „**Fastigatus-Phänomen**“ bei den Ceratiten des Germanischen Muschelkalks ist (Abb. 149- 152). Beide Namen gehen auf Ammonoideen-Arten zurück, die auf pathologischen Einzelfunden mit abnormaler Ringrippigkeit basieren, welche die jeweils arttypischen Modifikationen der ventralen Skulptur ersetzt: *Ammonites circumdatus* Martin 1858 bezeichnet eine *Schlotheimia* aus dem Sinemurium ohne Ausbildung der gattungstypischen Ventralfurche, *Ceratites fastigatus* Credner 1875, ein Windungsfragment von *Ceratites nodosus*, dessen Rippen über die sonst glatte, skulpturlose Ventralseite übersetzen. Auslöser der Anomalie sind Schädigungen des ventralen Mundsaumepithels, die in den meisten Fällen traumatischer Natur sind, jedoch auch ohne erkennbare Verletzung auftreten können. Epithelvernarbungen sind teilweise durch einen das Phänomen begleitenden Rippenscheitel erkennbar. Bei irreparablen Schädigungen des Epithels, die nach dem Auslösemoment der Anomalie zu ihrer dauerhaften Ausbildung führt, vollzieht sich im weiteren Gehäusebau oft eine allmähliche Symmetriekorrektur. Das führt dazu, dass nahe des Anomaliebeginns die traumatische Ursache häufig noch durch Verzerrungen und asymmetrische Skulpturausbildung deutlich wird, während Folgen von Verletzungen in ontogenetisch frühen Phasen im späteren Wachstumsstadium oft streng symmetrisch und dadurch genetisch veranlagt erscheinen. Gerade solche Fälle haben beispielsweise bei anomal kiellosten Vertretern von *Pleuroceras* aus dem mittleren Lias und Hildoceratiden aus dem oberen Lias zu Missinterpretationen geführt (vergl. Keupp 1985, Keupp & Freitag 1993 bzw. Sapunov 1965, Keupp 1997, Morad 2002):



Abb. 149: Verlust der taxonomisch relevanten Abplattung und Skulpturlosigkeit des Venters durch Ringrippigkeit, links bei *Paraceratites* sp. aus dem Anisium von der Tobin Range, Nevada (leg. R. Veit), Ø 3,5 cm, SHK PA-11151, mit MgO künstlich geweißt]. Rechts bei *Kosmoceras* cf. *proniae* Teisseyre aus dem Callovium von Rjasan, Russland (don. R. Schmode), Ø 5,4 cm, SHK PA-9445.



Abb. 150: Beispiele ringrippiger Amaltheiden (*Pleuroceras spinatum* (Brug.)), deren medianer Zopfkiel infolge skulptureller Kompensation nicht ausgebildet wurde. Bei Entstehung der Anomalie in früher Jugend entstehen zum Teil symmetrische Gehäuse, die morphologisch an die Aegoceratiden des Unter-Pliensbachium erinnern und häufig taxonomisch missgedeutet wurden. Oben links und Mitte: Ø 6,7 cm, SHK PA-8411 in Lateral- und Ventralansicht, Unterstürmig (leg. K. Weiß). Oben rechts: Ø 3,5 cm, SHK PA-9365, Unterstürmig (leg. H. Sebald). Unten: Ø 5,5 cm, SHK PA-7221 aus Kalchreuth bei Erlangen (leg. D. Freitag; aus Keupp & Freitag 1993).

So hat beispielsweise Kolb (1955) zwei ringrippige Pleuroceraten aus dem obersten Pliensbachium von Schnaittach/Franken, deren Anomalie-Beginn im Bereich der Innenwindungen nicht erkennbar war, als genetisch bedingte, pathologische Individuen beschrieben. Da durch die symmetrische Ausbildung der Anomalie eine morphologische Ähnlichkeit der beiden Individuen mit der primär kiellosten, phylogenetischen Vorläufergruppe der Aegoceratidae resultierte, ging er von einem möglichen Atavismus aus. Maubeuge (1957) kommt bei seiner Nachuntersuchung der beiden Stücke zu der bei ähnlichen Fällen schon früher geäußerten Überzeugung (Maubeuge 1949a), dass hier taxonomisch eigenständige Formen vorlägen, die er zu den stratigraphisch auf das Unter-Pliensbachium beschränkten Gattungen *Androgynoceras* beziehungsweise *Oistoceras* stellte. Die Zuordnung zu zwei verschiedenen aegoceratiden Gattungen spiegelt die morphologische Varianz ringrippiger Anomalien wieder, die je nach Verletzungsintensität und fortgeschrittener Regeneration des Epithels ein unterschiedliches Vorauswachsen der ventralen Gehäuseseite ermöglicht. Ist ein Ersatz des Kiefortsatzes durch die regenerierte Schale nicht möglich, ziehen die lateralen Rippen gerade über den Venter hinweg -wie bei *Oistoceras*-, andernfalls erscheinen sie mehr oder weniger ausgeprägt V-förmig wie bei *Androgynoceras* (vergl. Abb. 150).

Die Familie der Hildoceratidae Hyatt 1867 ist im Wesentlichen durch die sichelförmige Berippung und den Besitz einer ventralen Medianstruktur in Form eines Kieles bzw. einer zugespitzten Externseite definiert (Schindewolf 1963). Gestützt auf ein Unikat-Exemplar eines anomal kiellosten Grammoceraten, für das Cossmann (1922) die neue Gattung „Monestieria“ etablierte, stellte Sapunov (1965) die Subfamilie „*Monestierinae*“ auf, in der er weitere anomal kiellose Vertreter der Hildoceratidae (*Hildoceras*, *Phlyseogrammoceras*, *Phymatoceras*, *Cleviceras*, *Dumortieria*, u.a.) subsummierte (Howarth 1992, Keupp 1997). Die taxonomische Verwirrung, die sich aus der zusätzlichen Existenz tatsächlich primär kielloser Hildoceratiden im Toarcium (*Praehaploceras* Monestier 1931, *Buckmanites* Guex 1973) ergab, die zum Teil ungerechtfertigt als pathologisch eingestuft wurden (Howarth 1992, Keupp 1997a), hat Morard (2002) klargeklärt und aufgelöst. Die Subfamilie „*Monestierinae*“, deren Referenz-Stücke jedoch auf pathologischen Individuen basiert, ist in jedem Falle invalid (Howarth 1992, Keupp 1997a, Morard 2002).



Abb. 151: Verlust des medianen Kieles bei verschiedenen Sichelrippern des Toarciums (*forma circumdata* (Martin 1858) Hölder 1956: Links: *Pleydellia distans* (Buckman) aus dem Ober-Toarcium vom Blomenhof bei Neumarkt/Oberpfalz (leg. S. Gräbenstein), Ø 24 mm, SHK PA-6739. Mitte: „*Ammonites gosleriensis* Denckmann“ aus dem Ober-Toarcium von Dörnten bei Goslar, Ø 2,7 cm, Abguss: SHK PA-8557 (Original Sammlung Univ. Göttingen). Rechts: *Hildoceras bifrons* (Bruguère) aus dem Departement Aveyron, S-Frankreich (don. L. Berwald), Ø 2cm, SHK PA-33270.

Die Ceratiten des Germanischen Muschelkalkes sind gemäß der Gattungsdefinition von de Haan (1825) durch einfache, zum Teil mit Dornen versehene laterale Rippen gekennzeichnet, während die ventrale Außenseite glatt und skulpturlos bleibt. Erstmals von Schroeter (1774) in der Fachliteratur erwähnte Einzelfunde (zwischen 1 % in den unteren Ceratitenschichten und 1 bis 0,5 pro Mille der Populationen in den höheren Ceratitenschichten: Urlichs & Mundlos 1980 bzw. Keupp 1985, 2000a), die infolge skulptureller Kompensation ringrippig (= fastigat) erscheinen (Abb. 152; vergl. auch Eck 1879, Zimmermann 1883, Blanckenhorn 1887; Philippi 1901; Riedel 1916; v.Bülow 1918; Böttcher 1938; Müller 1954, 1970a,b,c; Busse 1954; Wenger 1957; Weyer 1964; Mayer 1966, 1974, 1978, 1981; Rummel 1973;



Abb. 152: Ringrippige Ceratiten des Germanischen Muschelkalks sind als „fastigate Ceratiten“ lange Zeit als eigene Arten erachtet worden. Oben: *Ceratites nodosus* (Schlotheim) aus Oberstetten (Mainfranken), der bereits Eck (1897) und Philippi (1901) und Wenger (1957) vorlag. Ø 11 cm, Abguss SHK PA-5468 (Original Museum für Naturkunde, Stuttgart (Nr. 21076)). Unten: *Ceratites* sp. aus der oberen Spinosus-Zone von Nitzenhausen bei Künzelsau im Hohenlohekreis, Ø 9,8 cm, Abguss SHK PA-1581 (Original Smlg. H. Hagdorn, MHI 68817).

Rein 1989, 1991a; Claus 1992), sind in der Vergangenheit in ihrer taxonomischen und phylogenetischen Aussagekraft vielfach überschätzt worden. Sie haben zu weitreichenden, heute nicht mehr haltbaren Interpretationen geführt.

Beginnend mit der ersten Beschreibung eines ringrippigen *Ceratites nodosus* durch Credner (1875) als selbständige Art *Ceratites „fastigatus“* (vergl. Abb.2), sind unter der Annahme, das Fastigatus-Phänomen repräsentiere ein genetisch fixiertes Merkmal, von zahlreichen Ceratiten-Arten ringrippige Pendanten als so genannte „Fastigio-Arten“ eingeführt worden (Rothe 1949, 1955; Wunsch 1957; Mundlos 1963). Müller (1976) interpretierte fastigate Ceratiten schließlich als „Prologismen“, bei denen einzelne Individuen die Realisierung von Skulpturelementen genetisch vorweg genommen hätten, die in der Ammonoideen-Entwicklung erst ab dem Jura regelhaft geworden seien. Die Absurdität dieser Vorstellung wird schon aus der Tatsache ersichtlich, dass die Ceratiten ein blind endender Ast der Ammonoideen-Evolution sind, der keinerlei phylogenetische Verbindung mit den erdgeschichtlich jüngeren Ammoniten hatte! Vielmehr sind fastigate Ceratiten die Folge traumatischer Ereignisse, die in völliger Übereinstimmung mit den oben geschilderten Mechanismen der forma *circumdata* nur selten zu einer exakt symmetrischen, überwiegend mehr oder weniger asymmetrischen Ausbildung des Phänomens sind (Urlichs & Mundlos 1980, Keupp 1985).

Die Bezeichnung der **forma calcar** ist an ein pathologisches *Distichoceras* aus dem Callovium angelehnt (Hölder 1956), das durch Herrn v. Zieten (1830) als eigene Art *Ammonites calcar* beschrieben wurde. Es ist durch die Verwachsung der beiden entlang der Marginalkanten verlaufenden Knotenreihen zu einer medianen Höckerreihe gekennzeichnet. (Abb. 153, 154). Da bei dem Originalstück das anomale Phänomen auf der gesamten, äußeren Windung auftritt und in der Berippung der Innenwindungen keine Störungen erkennbar sind, die auf eine auslösende Verletzung hinweisen, geht Hölder (1956) bei seiner Ätiologie eher von einer endogen gesteuerten Epithelstörung aus. Analoge Erscheinungen sind grundsätzlich bei allen Ammonoideen, die in ihrem Skulpturplan entsprechende Marginalknoten vorsehen, möglich. Bei den mesozoischen Ammonitengattungen *Ceratites* (Blanckenhorn 1887, Keupp 1993), *Simoceras* (Hollmann 1961), *Collina* (Guex 1967), verschiedenen Kosmoceraten Hölder 1956, Keupp & Ilg 1992, Keupp 1993) sowie den hier abgebildeten oberkretazischen Scaphiten kann aber übereinstimmend gezeigt werden, dass das Phänomen in den meisten Fällen traumatische Auslöser hat. Voraussetzung für die Bildung dieser charakteristischen Erscheinung ist der Ausfall des ventralen Mundsaumepithels. Im Zuge der skulpturellen Kompensation wird der zwischen den Marginalknoten liegende Gehäuseabschnitt verkürzt und führt zur Vereinigung der beiden Knotenreihen. Vereinzelt lässt sich die Verwachsung aus ursprünglich zwei getrennten Knotenanlagen noch erkennen (Abb. 153 unten). In vielen Fällen machen Rechts-Links-Asymmetrien der übrigen Skulptur, die mit der forma *calcar* einhergehen, den abnormalen Charakter deutlich. Erfolgt die anhaltende Verkürzung der Ventralseite aber bereits in früher Jugendentwicklung, dominiert teils durch eine primär symmetrische Anlage, teils durch eine allmähliche Symmetriekorrektur während des weiteren Gehäusebaues eine exakt symmetrische Ausbildung. Solche Individuen sind oft nur im Vergleich mit der Begleitfauna als pathologisch identifizierbar.

Eine vergleichbare Verkürzung des ventralen Epithelabschnitts führt bei Ammonoideen ohne Marginalknoten zu einer völlig anderen Phänomenologie (Abb. 155, 156). Als Beispiel seien hier Perisphinctiden aus dem Ober-Jura abgebildet, deren Spaltrippen nach einer ventralen Epithelverletzung unter gleichzeitiger Verlängerung der lateralen Hauptrippen verkürzt werden. In einen Fall (Abb. 156 oben) sind die ventralen Spaltrippen bei einem Gehäusedurchmesser von 33 mm auf 6,7 mm verkürzt. Die normale Länge der Spaltrippen, die sich vom äußeren Flankendrittel der einen Seite zum Rippenspaltpunkt der gegenüber liegenden Seite hinwegziehen, beträgt jedoch im Durchschnitt 15,8 mm. Es erfolgte durch die Vorgänge der skulpturellen Kompensation in diesem Fall also eine Verkürzung der Spaltrippen um knapp 58 % der ursprünglichen Länge. Die nun auf die Mitte des Venters konzentrierten Spaltrippen erhalten durch die Verkürzung ein spangenartiges Aussehen, das an die Ventral-skulptur der oberliasischen Ammonitengattung *Collina* erinnert.

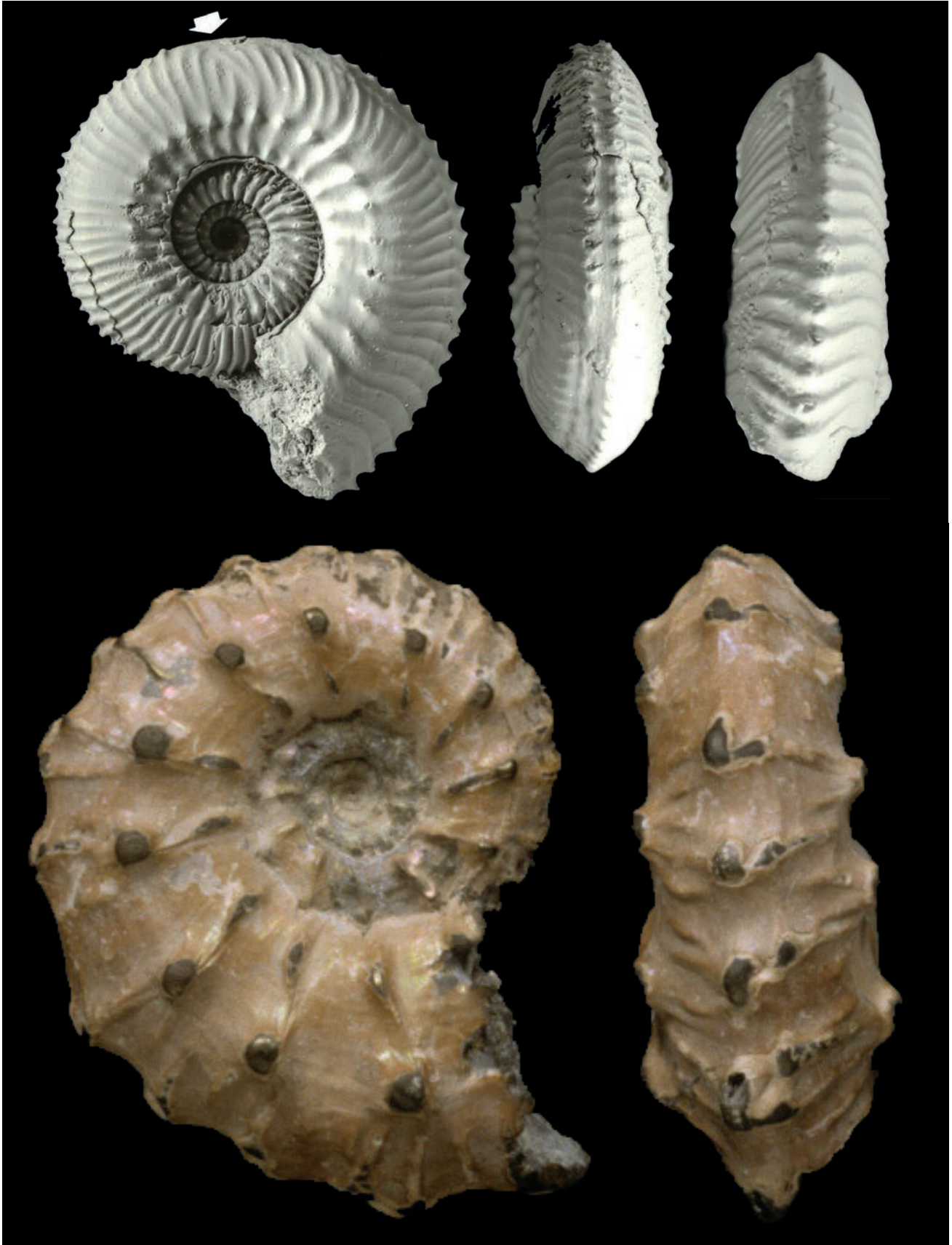


Abb. 153: Oben: *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) sp. aus dem Callovium von Elatma, Russische Plattform (zum Fotografieren mit MgO geweißt), dessen zwei Reihen ventromarginaler Knoten infolge einer Mundrandverletzung (Pfeil) zu einer medianen Knotenreihe verwachsen [= forma *calcar* (Zieten 1830) Hölder 1956], Ø 2,9 cm, (don. R. Veit) SHK PA-6981 (aus Keupp 1993). Unten: *Kosmoceras* sp., dessen Verwachsung der marginalen Knotenreihen nicht vollständig erfolgte. Unter-Callovium, Rijasan, Russland (don. R. Schmode, Ø 2,1 cm, SHK PA-9435.

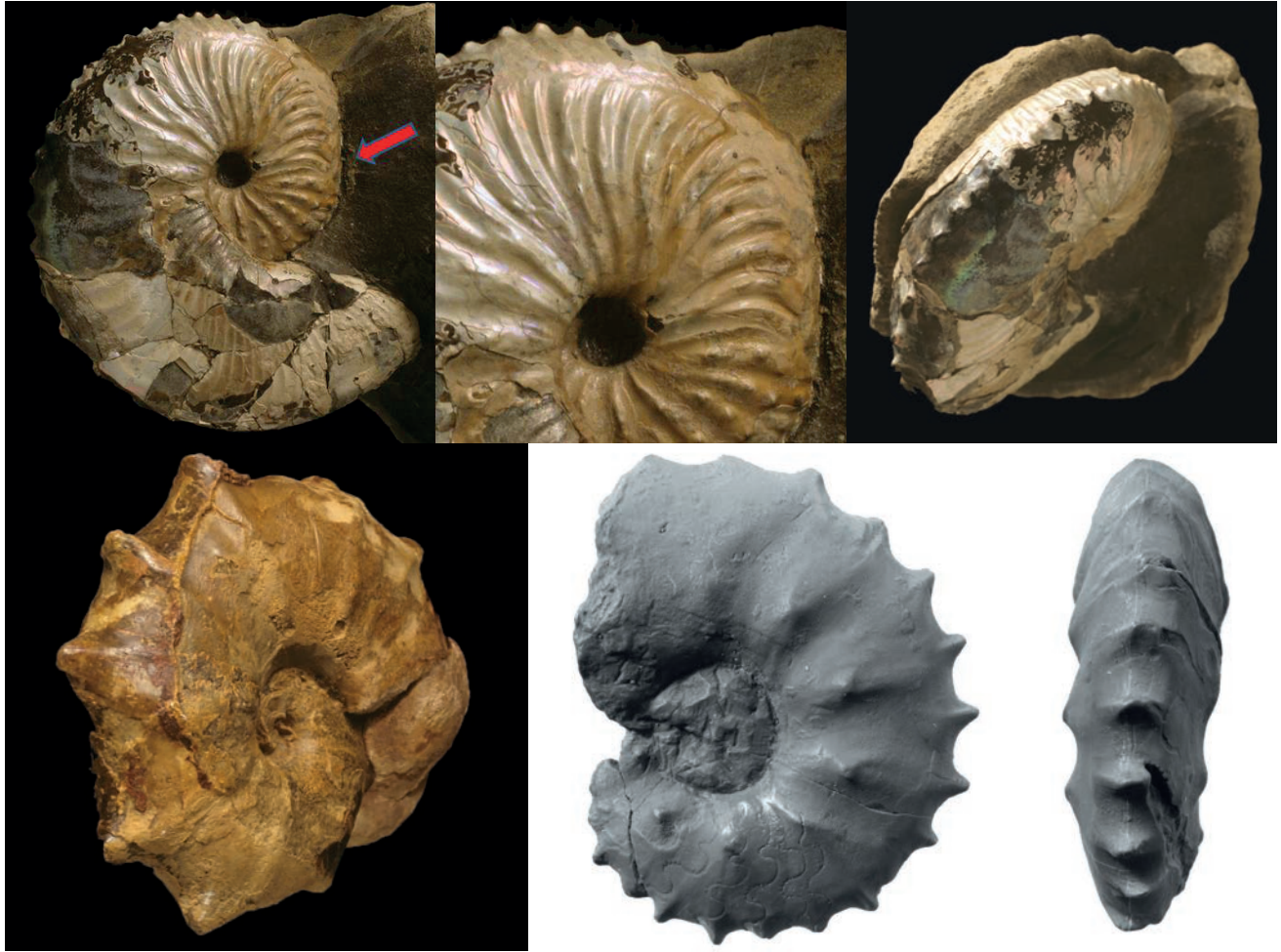


Abb. 154: Beispiele der forma *calcar* Hölder 1956: Oben: *Discoscaphites* sp. aus der Ober-Kreide (Pierre Shales) der Fox Hills, South Dakota (don. H.-J. Lierl). Das *calcar*-Syndrom wurde durch einen Rippenscheitel entlang der ventrolateralen Schulter ausgelöst (Pfeil am Beginn des Scheitels). Ø 9,7 cm, SHK PA-8553. Unten links: *Mammites* sp. aus dem Unter-Turon von Asfla, Marokko (don. R. Wald), Ø 18,5 cm, SHK PA-18607. Unten rechts: „*Ceratites Brunswicensis* Blankenhorn 1887“, ein fästigater Ceratit aus dem Oberen Muschelkalk, dessen marginale Knotenreihen zu einer medianen Reihe „verschmolzen“ sind. Abguss des Blankenhorn-Originals (Smlg. Inst. Paläont. Univ. Bonn), Ø 7,5 cm, SHK PA-1399 (vergl. v. Bülow 1918: Fig.1).



Abb. 155: Verkürzung der ventralen Spaltrippen (skulpturale Kompensation *sensu* Guex 1967) infolge eines median positionierten Rippenscheitels: Links: Perisphinctide indet. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW- Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 4,1 cm, SHK PA-11524. Rechts: Perisphinctide indet. aus dem mittleren Oxfordium von Pamproux, Frankreich (leg. P. Müller), Ø 2,9 cm, SHK PA-29989.



Abb. 156: Verkürzung der ventralen Spaltrippen zu Gunsten der lateralen Hauptrippen als Spätfolge ventraler Verletzungen des Mundsaums lassen bei Perisphinctiden spangenartige Skulpturen entstehen, die an *Collina* aus dem Toarcium erinnern. Oben: Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 4,8 cm, SHK PA-11910. Unten: Aus dem mittleren Oxfordium von Pamproux, Frankreich (leg. P. Müller), Ø 5,3 cm, SHK PA-17642.

**Rechts-Links-„Hybride“**

Charakteristische Gehäusemerkmale, wie z.B. die Ausbildung des Nabels oder Skulpturelemente (Berippung, Knoten, Kiele, Furchen und Einschnürungen) werden bei mesozoischen Ammonoideen vorrangig zur taxonomischen Unterscheidung auf Art-, Gattungs- und Familienebene eingesetzt. Die beschriebenen, durch Vorgänge der skulpturellen Kompensation symmetrisch ausgebildeten Anomalien des Gehäuseventers, haben deshalb vielfach zu taxonomischen Fehlinterpretationen geführt. Einseitige, laterale Skulpturstörungen, deren Ursachen schon während der frühen Ontogenie angelegt wurden und deshalb den Phänotyp des gesamten Gehäuses prägen, können zu scheinbaren Hybridformen führen, deren beide Seiten morphologisch jeweils die Merkmale eines anderen Taxons realisiert haben. Solche Formen, die vereinzelt auch zu taxonomischen Fehlinterpretationen geführt haben, wurden schon mehrfach beschrieben und abgebildet, z.B.:

Petitclerc (1926): Ein *Hammatoceras insigne* aus dem Ober-Toarcium, dessen Gehäusemerkmale der „normalen“ rechten Seite artgerecht sind. Die Skulptur wird von kurzen Bullae an der Nabelkante gebildet, die als zwei- bis dreifach aufgabelnde Sichelrippen über die Flanke bis zum medianen Ventral Kiel ziehen. Die relative Nabelweite beträgt 33 %, während sie auf der abnormalen linken Seite auf 7 % reduziert ist. In Verbindung mit der entsprechenden Streckung der Bullae zu leicht geschwungenen Hauptrippen erinnert die rechte Seite an *Phylloceras viator* (d'Orb.) oder *Pseudocadoceras borealis* (Buckm.). Trotz der deutlichen Differenzen in der Gestaltung der linken und rechten Seite erscheint das Gehäuse in Ventralansicht symmetrisch, der Mediankiel verläuft exakt in der Mittelebene.

Tintant (1969): Ein *Kosmoceras beylei* aus dem französischen Callovium hat auf der rechten Seite die mittlere Knotenreihe unterdrückt und ähnelt daher in dieser Ansicht einem *Zugokosmoceras jason* (s.u.).

Club Millavois de Géologie (1982, S. 146): Zwei Exemplare von *Hildoceras* aus dem südfranzösischen Toarcium, deren Flanken jeweils die Charakteristika der verschiedenen Arten, *bifrons* (Bruguière) bzw. *lusitanicum* (Meister), aufweisen].

Hostettler & Schweigert (2011) beschreiben bei einem *Cardioceras* aus dem Unter-Oxfordium, dessen linke Flanke einem *Cardioceras (Pavloviceras) praecordatum* und die rechte Flanke einem *Cardioceras (Vertebriceras) densiplicatum* entspricht, ein klassisches Beispiel für eine solche „Zwitterform“, aus der sich auch Probleme bei der biostratigraphischen Zuordnung ergeben können, da beide Taxa normalerweise in unterschiedlichen Niveaus vorkommen.



Abb. 157, „Rechts-Links-Hybride“: *Hildoceras bifrons* (Bruguière), dessen rechte Flanke durch den Verlust der charakteristischen Lateralrinne einem *Grammoceras* ähnelt. Unter-Toarcium von Mende, Südfrankreich (don. R. Schmode), Ø 3,4 cm, SHK PA-14520.



Abb. 158: Harpoceratide indet. aus dem Toarcium von Südfrankreich, Dept. Aveyron (don. R. Veit) mit Verlagerung des Kieles auf die rechte Marginalkante (forma *juxtacarinata* Hölder 1956) und völlig unterschiedlicher Berippung, auf beiden Flanken, Ø 4 cm, SHK PA-7457.

Das auf Abb. 157 wiedergegebene Exemplar von *Hildoceras bifrons* zeigt auf der linken Seite die arttypische Lateralfurche, die auf der rechten Flanke infolge skulptureller Kompensation verloren gegangen ist. Die infolgedessen durchgehende Berippung entspricht der eines *Grammoceras*. In analoger Weise erscheint etwa ein *Ochetoceras* aus dem Oxfordium (Abb. 159), bei dem die typische Lateralfurche einseitig nicht ausgebildet wurde, eher dem Formkreis von *Tarmelliceras* bzw. *Campylites* anzugehören.



Abb. 159: „Rechts-Links-Hybride“: Das *Ochetoceras canaliculatum* (Buch) aus dem Mittel-Oxfordium von Gräfenberg (Stbr. Deuerlein; leg. K. Weiß) ähnelt auf seiner linken Seite durch die einseitige Unterdrückung der Lateralfurche eher dem Formkreis von *Tarmelliceras* bzw. *Campylites*. Ø 4,2 cm, SHK PA-6124.

Verluste von Knotenreihen, wie sie schon Hölder (1970: Abb. 5) bei *Liparoceras* (Mittlerer Lias) abbildet, kann ebenfalls zu typischen Rechts-Links-„Hybriden“ führen. So kommt die Skulpturausbildung eines *Paraceratites* (Ober-Anis, Nevada) durch die einseitige Unterdrückung der für diese Gattung typischen Knotenreihe auf der Flankenmitte auf der betroffenen linken Seite dem stratigraphisch jüngeren *Frechites* nahe (Abb. 160; vergl. Keupp, 2000a, S. 100). In der Familie Dactyloceratidae (Unter-Toarcium) ist die Gattung *Peronoceras* durch das Auftreten von kleinen Knötchen, welche im Bereich der Rippenaufspaltung zwei Hauptrippen teilweise spangenartig miteinander verbinden, gekennzeichnet, während die Rippen der zeitgleich vorkommenden Gattung *Dactyloceras* meist durchgängig unbedornt sind. Wird nun die Ausbildung der Knotenreihe bei *Peronoceras* einseitig infolge einer juvenilen Verletzung unterdrückt, gleicht diese Seite einem *Dactyloceras*.



Abb. 160: *Paraceratites vogdesi* (Smith) aus dem Anisium von der südlichen Tobin Range, Nevada (leg. R. Veit) mit einseitigem Verlust der medianen Knoten-Reihe. Ø 5,5 cm, SHK PA-11152 (aus Keupp 2000b).



Abb. 161: Die Gattung *Liparoceras* Hyatt 1867 aus dem Unter-Pliensbachium wird nach ihrer Beknotung in die Untergattungen *Liparoceras* (= *Becheiceras* Trueman 1918) und *Parinodiceras* Trueman 1918 unterteilt (Schlegelmilch 1976). Das hier abgebildete *Parinodiceras* sp. von Werther bei Gütersloh/Westfalen (leg. K. Hoffmann, don. R. Jordan) widerspricht durch den einseitigen Verlust der ventrolateralen Knotenreihe -zumindest auf seiner rechten Seite- der Subgenus-Definition. Ø 12 cm, SHK PA-3200.



Abb. 162: Zwei Vertreter der Gattung *Peronoceras* aus dem süddeutschen Unter-Toarcium, die durch den einseitigen Verlust der charakteristischen Marginalknoten rechtsseitig jeweils einem *Dactylioceras* ähneln. Links: Rechte und linke Seite eines Exemplares von Tiefenbach bei Etzelsdorf (leg. A. Kolb), 5,3 cm, SHK PA-583. Rechts: Beispiel von Altdorf bei Nürnberg (leg. J. Schüssel) in Ventralansicht, Ø 5 cm, SHK PA-444.



Abb. 163: Bei den Aspiloceraten werden nach der Existenz und Anzahl von Knoten- bzw. Dornenreihen Arten und Untergattungen differenziert. Der Verlust der lateralen Knotenreihe auf der rechten Flanke des *Aspiloceras cf. binodum* (Opper) aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald) verleiht ihm das Gepräge einer *Schaireria* Checa. Ø 1,6 cm, SHK PA-15844.



Abb. 164: Durch das einseitige Fehlen von Einschnürungen ähnelt die rechte Flanke des *Arpatites planidorsatus* (Münster) aus dem Ober-Devon Marokkos einem *Planitornoceras* Becker 1993, don. L. Berwald, Ø 11 mm, SHK PA-33253.

Innerhalb der makroconchen Kosmoceraten (Callovium) wird die Untergattung *Kosmoceras* s. str. durch zwei Knotenreihen, je eine laterale und marginale, gekennzeichnet, während *Zugokosmoceras* drei Knotenreihen ausbildet, zwei auf der inneren Flanke und die marginale Reihe. Bei dem hier abgebildeten Fall (Abb. 165) ist infolge eines traumatischen Ereignisses eine Knotenreihe auf der linken Seite verloren gegangen, so dass die beiden Seiten desselben Gehäuses zu unterschiedlichen Untergattungen gestellt werden könnten. Ein ganz ähnlicher Einzelfall eines pathologischen Rechts-Links-„Hybriden“ ist von Tintant (1969, 1980) als genetisch bedingte Ausreißerform interpretiert und in seiner Bedeutung für die Taxonomie eindeutig überschätzt worden (s. o.). Er leitet aus dem *Kosmoceras baylei*, das durch den einseitigen Verlust der lateralen Knotenreihe auf der betroffenen Seite einem *Zugokosmoceras jason* ähnlich sieht, ab, dass beide Untergattungen Ausdruck eines innerartlichen Polymorphismus seien. Auch

Willmann (1985) greift dieses Beispiel auf und diskutiert den "Polymorphismus" als mutmaßliche Folge einer diskontinuierlichen innerartlichen Variation und kommt übereinstimmend mit Tintant (1969, 1980) zum Schluss, dass alle Vertreter der beiden Untergattungen möglicherweise einer biologischen Art zuzuordnen seien. Eine Vorstellung, die schon aufgrund der weitgehenden stratigraphischen Trennung beider Untergattungen, *Zugokosmoceras* im Mittel-Callovium, *Kosmoceras* s. str. vor allem im Ober-Callovium (Schlegelmilch 1985), wenig wahrscheinlich ist.



Abb. 165: *Kosmoceras* sp. mit einseitigem Verlust der gattungsspezifischen Knotenreihen nach einem traumatischen Ereignis. Callovium von Rijasan, Russland (don. R. Schmode), Ø 25 mm, SHK PA-9434

Aber nicht nur die Skulpturelemente der Ammonoideen können durch die skulpturelle Kompensation in ihrer relativen Ausdehnung verändert werden, sondern auch ganze Gehäuseabschnitte. So bedingt -ähnlich dem oben beschriebenen *Pleurolytoceras* (Abb. 131), dessen Anlage eines Halbscheitels (*forma semiverticata*) die Nabelkante versteilt hat- die mutmaßlich traumatisch verursachte einseitige Verkürzung der inneren Flanke bei einem *Cadoceras stupachenkoi* Mitta aus dem Callovium von Gorki an der Wolga/Russland auf der betroffenen Seite eine anomale Weitnabeligkeit (36,5 %), wie sie eher für die stratigraphisch ältere Art *Cadoceras elatmae* (Nikitin) typisch wäre. Die nicht pathologisch veränderte rechte Gehäuseseite ist mit einer relativen Nabelweite von 28,5 % deutlich engnabeliger (Abb. 166).



Abb. 166: *Cadoceras stupachenkoi* Mitta *forma heterumbilicata* Keupp 2007c aus dem Callovium von Isad, Nizhny Novgorod, Russland (don. R. Veit), dessen einseitig anomale Nabelweite schon während der frühen ontogenetischen Entwicklung einsetzt. Ø 10,3 cm, SHK PA-6988.



Abb. 167: Beispiel einer ontogenetisch spät einsetzenden forma *heterumbilicata* Keupp 2007c bei *Sigaloceras calloviense* (Sowerby) aus den „Goldschneckenontonen“ (Callovium) von Tiefenellern/Oberfranken mit abrupter, einseitiger Verringerung der Windungshöhe nach einer Störung der rechten Nabelkante. Ø 5 cm, PA-3948.

Ein analoges Beispiel aus dem Altpaläozoikum zeigt das oberdevonische *Cheiloceras* sp. aus Marokko, dessen linke Seite durch eine in der Ontogenie sehr früh angelegte Verkürzung der umbilikalischen Gehäusepartie deutlich weitnabelig erscheint und morphologisch einem *Paratorleyoceras globosum* (Münster), das in denselben Schichten vorkommt, ähnelt (Abb. 168).



Abb. 168: „Rechts-Links-Hybriden“: Suture und der nahezu geschlossene Nabel der rechten Flanke (links) weisen den 10 mm großen limonitisierten Steinkern aus dem Ober-Devon Marokkos als *Cheiloceras* aus, während der anomal weite Nabel der linken Flanke (rechts) einem *Paratorleyoceras* entspricht. Don. L. Berwald, SHK PA-33254a.

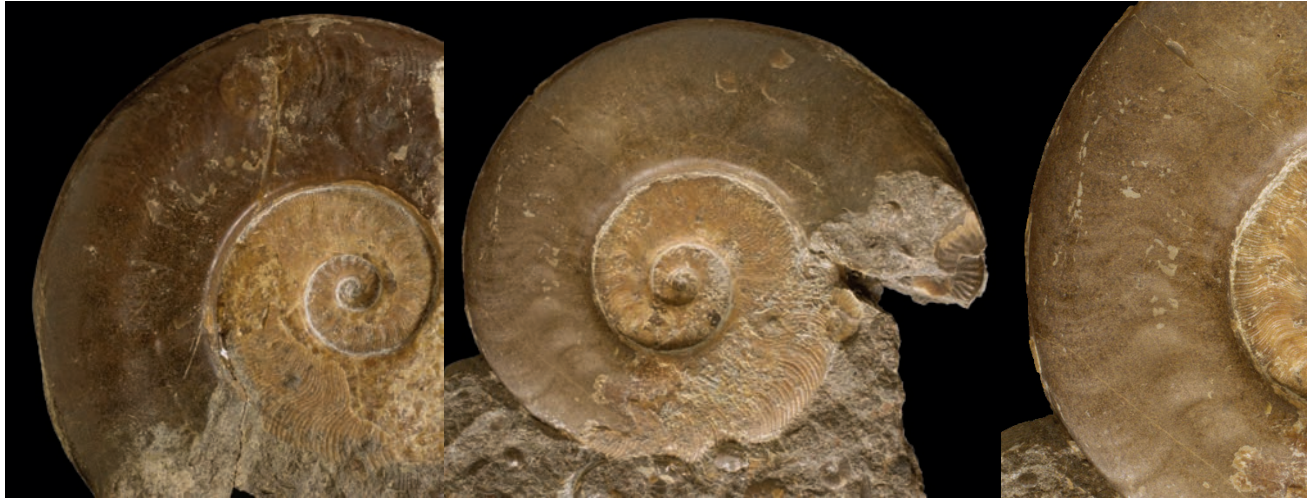


Abb. 169: *Hildoceras (Hildaites) serpentinum* (Reinecke) aus dem Unter-Toarcium von Altdorf, östlich Nürnberg (leg. J. Schüssel), dessen rechte Flanke (im Bild links) die artspezifisch steile Nabelkante entwickelt hat, auf der linken Seite (Mitte und rechts) aber eine gerundete Nabelkante zeigt. Ø 16 cm, SHK PA-1414.

### B) Chaotische und pendelnde Anomalien durch skulpturale Kompensation

Die bisher geschilderten Fälle skulptureller Kompensation führten nach einem lokalen Funktionsausfall des schalenbildenden Epithels zu mehr oder weniger statischen Anomalie-Phänomenen, welche zu Beginn der Regenerationsphase ihre maximalen Verlagerungsbeträge von Skulpturelementen aufweisen, die im fortschreitenden Gehäusevorbau entweder beibehalten wurden oder mit allmählicher regenerativer Wiedererlangung der epithelialen Funktionsfähigkeit rückläufige Tendenz aufweisen. Das Funktionieren eines solchen Regenerationsmechanismus setzt jedoch voraus, dass die dafür nötige Verlagerung von Weichkörperelementen im Gehäuse ebenso anhaltend möglich war, wie die Tolerierung der gegebenenfalls dadurch ausgelösten Asymmetrien des posttraumatischen Gehäusesbaues. Wurde der in seinem Toleranzspielraum vom jeweiligen Bauplan der Ammonoideentaxa abhängige Verzerrungsbetrag überschritten, war der kontinuierliche Gehäusebau mit den statischen Anomalie-Phänomenen nicht mehr realisierbar. An seine Stelle treten diskontinuierliche Regenerationsphänomene, die wir als „**chaotische Phänomene**“ zusammenfassen wollen. In Anlehnung an ein „hochgradig anomales“ *Coroniceras*, das Hölder (1970) aus dem Unter-Lias Schwabens beschreibt, dessen Ventral Kiel durch mehrfachen Neueinsatz „chaotisch“ erscheint, hat Keupp (1977) die forma *chaotica* als normative Anomalie eingeführt. Das dabei zu Grunde liegende Regenerationsprinzip nach flächigen Epithelstörungen, die sowohl durch Verletzungen, als auch durch endogene Störungen ausgelöst sein können, wird vor allem bei Taxa mit ventralen Kielen deutlich (Keupp 2000b):

Überschritt nach einer lateralen Epithelstörung die Verlagerung des nicht geschädigten Ventralepithels im Zuge der skulpturellen Kompensation seine maximal tolerierbare Ablenkung, war eine kontinuierliche Fortsetzung des Gehäusevorbauens offensichtlich nicht mehr möglich. Bei solchen Extremfällen konnten die ventralen Epithelien so stark verzerrt werden, dass die Wachstumsrichtung der neu gebildeten Schalenanteile vorübergehend auf den Nabel einschwenkte. Um auch in dieser Grenzsituation einen effektiven Vorbau der Gehäuseröhre sicherzustellen, zog sich das Epithel anschließend wieder in eine annähernd mediane Stellung zurück, um dort erneut mit der wieder progressiv zur Seite auswandernden Schalenbildung zu beginnen. Durch einen mehrfachen Neueinsatz der ventralen Schalenbildung entstanden schließlich die typischen „sägezahnartigen“ Kiele. Vergleichen wir, an welchen Gehäusepositionen anomal verlagerte Ventralelemente (Kiele, Furchen) von der konstanten Fortschreibung der skulpturellen Kompensation zur chaotischen Ausbildung übergehen, haben wir ein Maß für die gruppenspezifisch unterschiedlichen Toleranzgrenzen.

So zeigen die graphischen Darstellungen (Abb. 170, 171), dass beispielsweise Pleuroceraten aus dem Mittel-Lias im Einzelfall Verlagerungen ihres Kieles bis auf das innere Flankendrittel (40 % der Windungshöhe) tolerieren konnten, aber bereits bei 65-70 % der Windungshöhe verstärkt chaotische Skulpturen ausgelöst wurden. Hildoceraten des Ober-Lias konnten dagegen offensichtlich nur Kielverlagerungen bis auf das äußere Flankendrittel (70 % der Windungshöhe) tolerieren, wobei die Reizschwelle zum verstärkten Einsatz chaotischer Skulpturen bereits bei Dislozierungen des Mediankieses auf 90 % der Windungshöhe erreicht scheint.

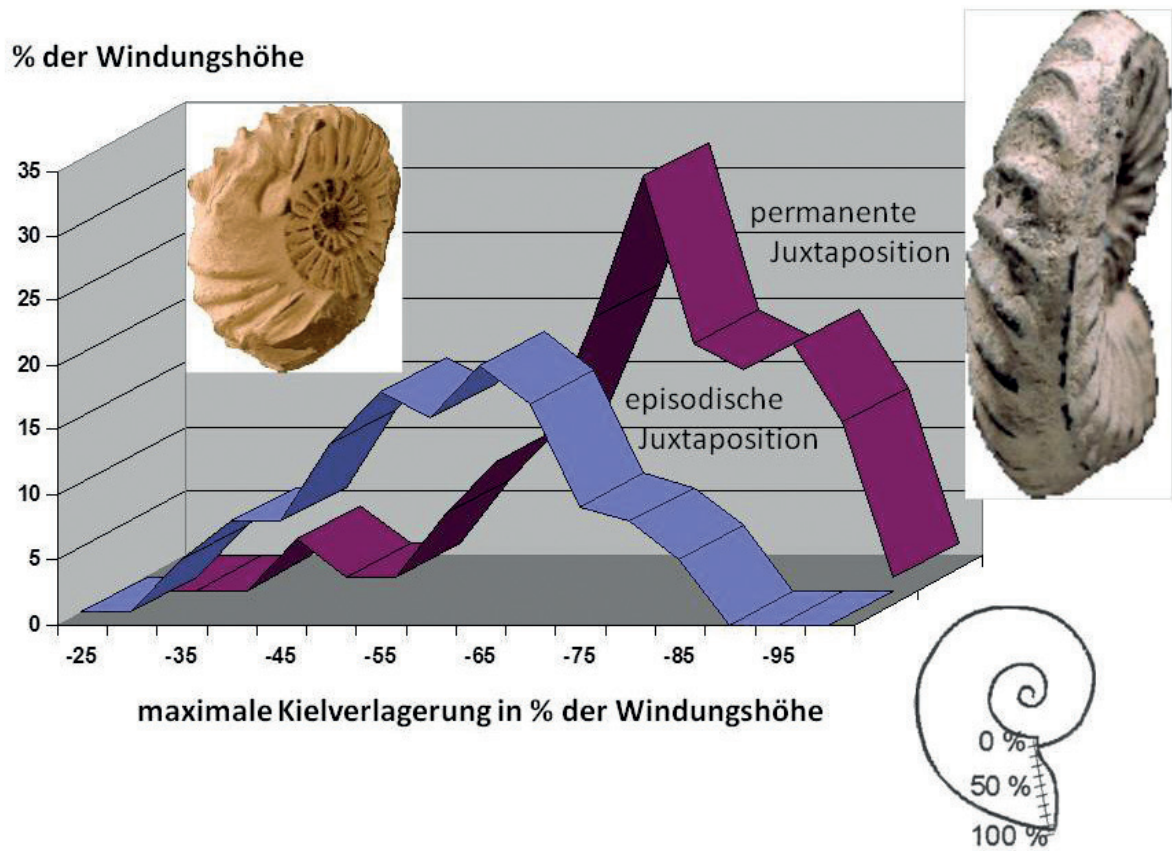


Abb. 170: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière), Ober-Domerium, Unterstürmig/Oberfranken: Kielverlagerung + permanent (= forma *juxtacarinata* Hölder 1956) bzw. episodisch (= forma *chaotica* Keupp 1977) in % der Windungshöhe; n= 286.

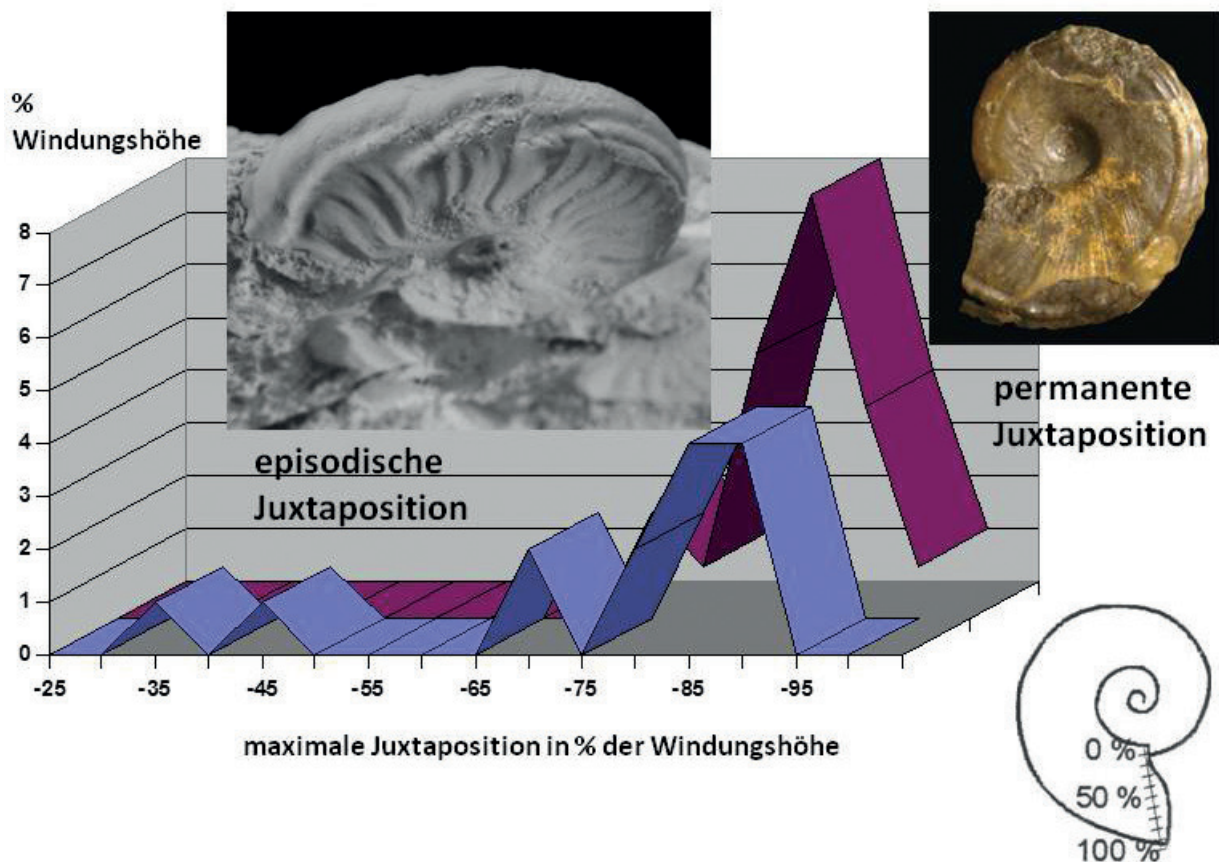


Abb. 171: Hildoceratidae, Unter-Toarcium, überwiegend von Altdorf östl. Nürnberg: Kielverlagerung ± permanent (= forma *juxtacarinata* Hölder 1956) bzw. episodisch (= forma *chaotica* Keupp 1977) in % der Windungshöhe; n= 35.

Andererseits sind vor allem bei verschiedenen Taxa mit weitnabeligem Gehäuse (z.B. *Parkinsonia*, *Reineckeia* des Dogger) bisher keine ausgeprägten, chaotischen Skulpturen bekannt geworden, obwohl zum Teil extreme Fälle einer permanent tolerierten Verlagerung ihrer Medianfurche auf das innere Flankendrittel (bis 33 % der Windungshöhe: *Parkinsonia* in Keupp 2000b, S.39) auftreten. Die unterschiedlichen Toleranzschwellen, permanente Symmetriestörungen durch chaotische Skulpturen zu ersetzen, interpretiert Keupp (2000b) als Hinweis auf unterschiedliche Anforderungen der Gehäuse an die Manövrierfähigkeit im Wasser. So scheinen die longidomen, weitnabeligen und kräftig skulptierten Parkinsonien und Reineckeien als mutmaßlich bodennah lebende Taxa am wenigsten durch Symmetriestörungen beeinflusst worden zu sein. Bei den beiden eher nektonischen Taxa scheinen die sichelrippigen und hochmündigeren Hildoceratiden als mögliche Bewohner der oberen (bewegteren) Wasserschichten von Symmetrie-Abweichungen stärker beeinträchtigt worden zu sein, als die trägen Pleuroceraten, die aufgrund ihrer kräftigen Skulptur und breitmündigen Gehäuse wohl bevorzugt im stilleren Wasser anzusiedeln sind.



Abb. 172: *Eleganticeras elegantulum* (Young & Bird) forma *chaotica* Keupp 1977 aus der Ahrensburger Geschiebegruppe (leg. H.-J. Lierl), Ø 4,5 cm, SHK PA-8340. Nach einer größeren Mundrandverletzung wandert der Mediankiel infolge skulptureller Kompensation wiederholt bis zur Toleranzgrenze im inneren Flankendrittel.



Abb. 173: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig in Oberfranken (don. W. Schrickel) mit traumatisch ausgelöster chaotischer Skulpturentwicklung, bei der die Symmetrie-Störung durch Gegenpendeln der gesamten Conothek versucht wurde auszugleichen. Ø 4 cm, SHK PA-5455.

Kontinuierlich um die Medianebene pendelnde Gehäuseelemente werden von den durch wiederholten, abrupten Neueinsatz gekennzeichneten Skulpturentwicklungen der forma *chaotica* unterschieden. So hat sich für pendelnde Mediankiele die Bezeichnung forma *undaticarinata* Heller 1958, für die pendelnde Anlage der gesamten Conothek forma *undatispirata* Keupp & Ilg 1992 (= forma *undaticoncha* Hengsbach 1996) eingebürgert.



Abb. 174: Um die Medianebene pendelnde Anomalien nach traumatischen Attacken dienten wohl der Erhaltung des Gleichgewichts. Links: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Unter-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (leg. W. Schrickel), dessen Kiel nach einer ventralen Mundrandverletzung (forma *substructa* Hölder 1973) unduliert (forma *undaticarinata* Heller 1958). Ø 6 cm, SHK PA-3951. Mitte + rechts: Neueinsatz des Mediankiels und Rückpendeln des Mediankiels nach einer Verletzung der Ventrolateralschulter (forma *duplicarinata* Keupp 1976) bei *Pleuroceras spinatum* (Bruiguière) aus dem Unter-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (leg. P. Bareiss), Ø 5,1 cm, SHK PA-33288.



Abb. 175: Um die Medianebene pendelnde Anomalien nach traumatischen Attacken dienten wohl der Erhaltung des Gleichgewichts. *Perisphincte* indet. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald), mit pendelndem Umgang (= forma *undatispirata* Keupp & Ilg 1992) nach einer Mundsaum-Verletzung. Ø 8 cm, SHK PA-30920.

### C Parabel-Anomalien durch skulpturale Kompensation versus Apophysenkonstanz

Verschiedene Ammonoideen-Taxa zeigen ein episodisches Gehäusewachstum, dessen Stillstandsphasen durch die vorübergehende Ausbildung einer modifizierten Gehäusemündung gekennzeichnet sind. Im Zuge des weiteren Gehäusevorbaues werden diese interimistischen Mündungen in die Gehäuseröhre eingebaut. Sie durchkreuzen als so genannte Parabelrippen oft den Verlauf der Anwachsflächen und den normalen Skulpturplan. Insbesondere der mehr oder weniger ausgeprägte ventrolaterale Sinus, der bei der Integration in die weiterwachsende Gehäuseröhre häufig durch den Parabelknoten markiert wird, macht den von den Anwachsflächen unabhängigen Verlauf der Parabelrippen deutlich (= „Megastriae“ sensu Bucher et al. 1996). Während Siemiradzki (1898/1899) noch davon ausging, dass Parabeln und Endmündsaum kongruent seien, versuchen Teyssyre (1889), Brinkmann (1929) und Hiltermann (1939) die offensichtlichen Unterschiede der beiden Mündungskonfigurationen durch teilweise Resorption beim Weiterbau des Gehäuses zu erklären. Dass interimistische Mündungen und die finale Gestaltung der Gehäusemündung voneinander unabhängig sind, haben schließlich Schairer (1967) und Mangold (1970) plausibel gemacht. Parabelstrukturen sind im Verlauf der mehrphasigen Entwicklungsgeschichte der Ammonoideen, mehrmals konvergent entwickelt worden und finden sich daher bei paläo- und mesozoischen Vertretern (z.B.: Clymeniden (Oberdevon), Phylloceraten (Trias), Perisphinctiden und Aspidoceratiden (Jura): Keupp 2000b). Im Gegensatz zu finalen (= adulten) Mündungsöhren, wie sie bei vielen mikroconchen Ammonitinen-Arten seit dem Mittel-Jura bekannt sind, treten interimistische Parabel-Mündungen unabhängig von einem möglichen Sexualdimorphismus bei beiden Dimorphen auf. Diese Tatsache und das unterschiedliche Verhalten beider Mündungstypen bei pathologischen Prozessen, insbesondere die unterschiedliche Toleranz in der Positionierung spezifischer Mündungselemente, bestätigen die voneinander unabhängige Anlage von Parabelrippen und finalen Mündungen.



Abb. 176: Normal entwickelte Parabel-Rippen bei *Trigonoclymenia barrandei* Wedekind aus dem Ober-Devon von Beul, Sauerland (don. G. Ernst), Ø 3 cm, SHK MAP-406 (links) und *Orthosphinctes polygyratus* (Reinecke) aus dem Unter-Kimmeridgium von Hausen im Tal/Württemberg (rechts, leg. T. Hackenbeck), Ø 4,3 cm, SHK PA-3920.

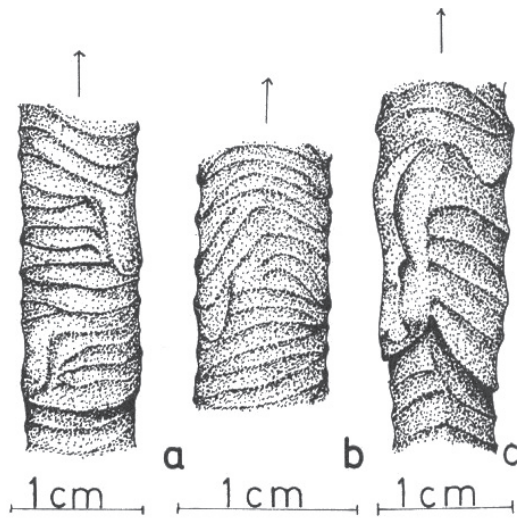


Abb. 177: Drei Beispiele asymmetrischer Parabel-Anlagen bei *Orthosphinctes polygyratus* (Reinecke) (a) bzw. *Parataxioceras* sp. (b,c) aus dem Unter-Kimmeridgium von Drügendorf/Oberfranken (Reproduktion aus Keupp 1973).



Abb. 178: Einseitig ausgebildete Parabelrippen bei Perisphinctiden aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald). Links: einzelne Parabelrippe, Ø 3,7 cm, SHK PA-13437. Rechts: Serielle Wiederholung nur einseitiger Parabelknoten. Ø 4,4 cm, SHK PA-32903.



Abb. 179: Links: *Grossouvria* sp. aus dem Callovium von Popilani/Litauen (don. R. Veit) mit einseitigem, anomal vergrößerten Parabelknoten infolge einer kleinen Mundsaumverletzung an der rechten Marginalkante. Ø 4,7 cm, SHK PA-6043. Rechts: Alternierende Parabel-Anlagen bei zwei Perisphinctiden aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar (don. L. Berwald), als Folge einer mutmaßlich internen Symmetrie-Störung. Ø 2,3 bzw. 3,5 cm, SHK PA-14948 und PA-15127.

Symmetropathien der Parabelstrukturen sind ein häufiges Phänomen und beziehen sich überwiegend auf einseitige Unterdrückung der Parabeln, zum Teil auch in alternierender Folge (Abb. 177 bis 179). Auslöser solcher Symmetrie-Störungen sind teils regenerative Prozesse vorausgegangener Mundrandverletzungen, teils endogene Symmetrie-Probleme. Von besonderem Interesse aber ist das unterschiedliche Verhalten von Parabeln und Endmündungen im Zusammenhang mit Vorgängen der skulpturellen Kompensation.

Im Zuge der skulpturellen Kompensation verhält sich die Anlage der interimistischen Parabelmündungen wie die Skulptur, ihre Elemente werden analog verzerrt, während die Anlage der finalen Mündung mikroconcher Gehäuse in ihrer relativen Position trotz herrschender skulptureller Kompensation unverändert bleibt. Werden beispielsweise bei einem spaltrippigen Perisphinctiden des Ober-Jura die Hauptrippen nach einer nachhaltigen einseitigen Verletzung der Flanke verkürzt, wodurch die Berippung der gegenüberliegenden Flanke entsprechend verlängert und in Richtung auf die beschädigte Seite verlagert wird, werden die Parabelstrukturen in gleichem Maß asymmetrisch angelegt. Die Position der marginalen Parabelknoten wird entsprechend verlagert (Abb. 180). Analog zu echten Skulpturelementen, können bei einer extremen Verkürzung des ventralen Mundsaumepithels die beiden sich ventrolateral gegenüberstehenden Parabelknoten zu einem medianen Knoten verschmelzen (Abb. 181; Keupp 1993). Das Resultat entspricht der oben beschriebenen forma *calcar* (Zieten 1830). Als Ursache für die konstante Positionierung der mikroconchen Endmündungen, auf die erstmals Keupp & Dietze (1987) an Hand eines oberjurassischen *Ataxioceras* (*Parataxio-ceras*) aufmerksam machten (Abb. 182), werden funktionale Zwänge dieses Merkmals diskutiert, das möglicherweise im Zusammenhang mit dem spezifischen Begattungsvorgang stehen könnte. Ein dem *Ataxioceras* analoges Beispiel einer konstanten Positionierung der Apophyse ist die hier abgebildete *Grossouvria* aus dem Callovium vom Mühlenberg bei Hannover, das seit einer linksseitigen Verletzung im juvenilen Stadium konstant bis zum Wachstumsende des Gehäuses einen Halbschitel entlang der Nabelkante ausgebildet und infolgedessen die linken Hauptrippen vollständig unterdrückt hatte (Abb. 184 oben). Dadurch sind unter Zerrung und Verlängerung der rechten Hauptrippen die ventralen Spaltrippn auf der linken Flanke zur Ausbildung gelangt. Unabhängig von dieser extremen Skulptur-Asymmetrie ist die finale Apophyse in normaler Position (Flankenmitte) angelegt worden. Auch das mikroconche *Leioceras* aus dem Unter-Aalenium der Abb. 184 (unten) hat seine Apophysen trotz ausgeprägter forma *juxtacarinata* Hölder 1956 beidseitig symmetrisch in normaler Position angelegt. Die Ausbildung finaler Mündungsmodifikationen erfolgt demnach offensichtlich unabhängig von der Anlage der übrigen Conothek.



Abb. 180: Parabelrippen und -knoten werden im Zusammenhang mit Regenerationsmechanismen der "skulpturellen Kompensation" in gleicher Weise verzerrt angelegt wie die echten Skulpturelemente. Links: *Orthosphinctes* sp. aus dem Unter-Kimmeridgium von Bischberg/Oberpfalz (leg. R. Kernwein), Ø 5 cm, SHK PA-14675. Rechts: *Ataxioceras* sp. aus dem Unter-Kimmeridgium von Kaider/Oberfranken (leg. E. Voss), Ø 5,5 cm, SHK PA-3752.

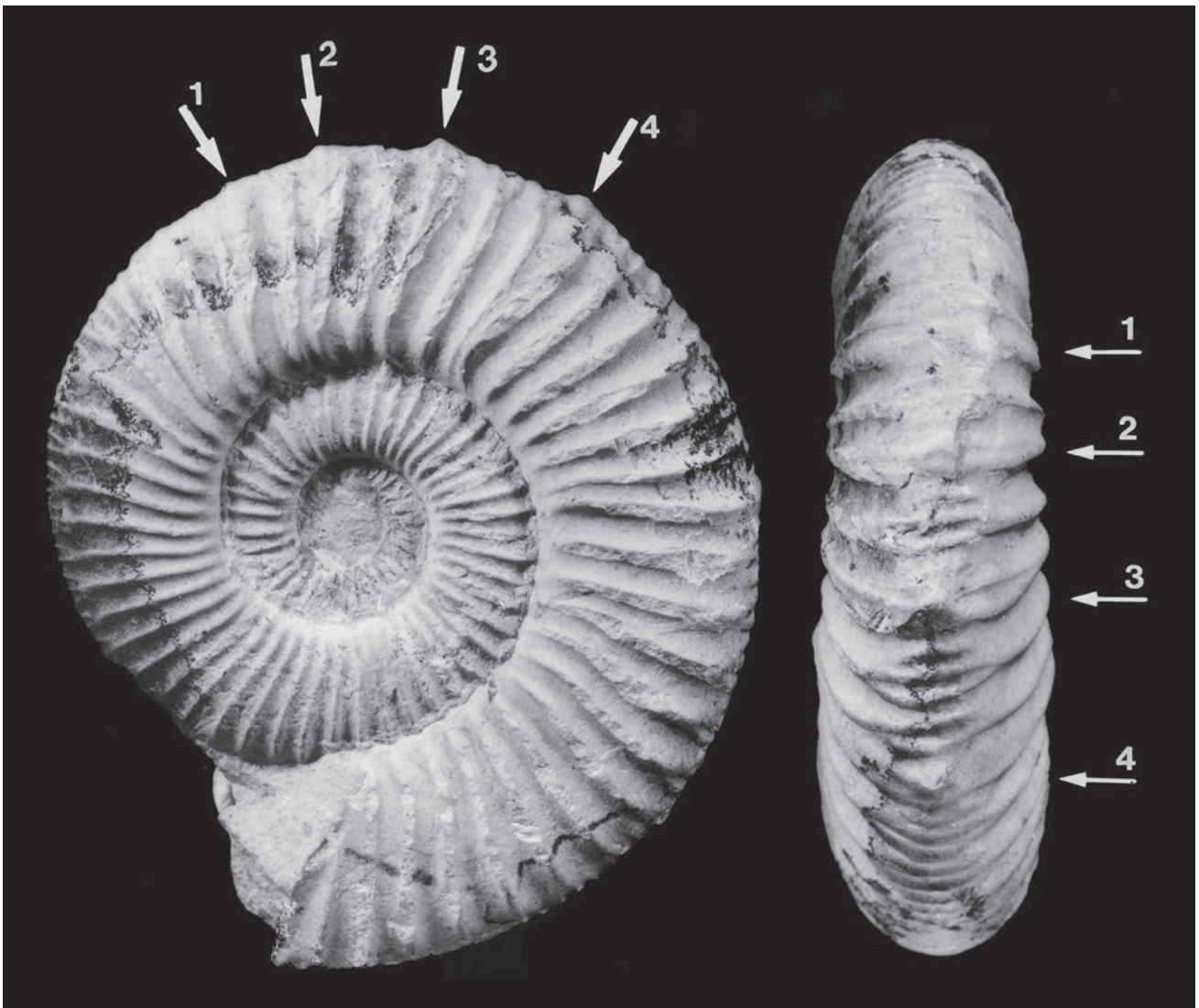


Abb. 181: Eine ventrale Mundrandverletzung des juvenilen *Orthosphinctes* sp. hat durch "skulpturelle Kompensation" eine Verkürzung der ventralen Skulpturelemente ausgelöst. Dadurch sind die beiden marginalen Parabelknoten zu medianen Höckern "verschmolzen" [= forma *calcar* (Zieten)]. Fundort: Hartmannshof (leg. V. Schlampp), Ø 9 cm, SHK PA-6255 (aus Keupp 1993).



Abb- 182: *Ataxioceras* (*Parataxiozeros*) *planulatum* (Quenstedt) aus dem Unter-Kimmeridgium von Westhausen/Württemberg (Smlg. N. Schaffeld), dessen rechte Flanke zwar eine starke Verkürzung der Hauptrippen zeigt, die verkleinert angelegte Apophyse aber in normaler Position erfolgt. Ø 11 cm, (Abguss, SHK PA-4716 (nach Keupp & Dietze 1987).



Abb: 183: Zwei weitere Beispiele für die konstante Position finaler Apophysen trotz starker skulptureller Kompensationsphänome im Bau der Conothek. Oben: *Grossouvria* sp. Aus dem Unter-Callovium vom Mühlberg bei Hildesheim (coll. J. Mutterlose), 5,4 cm, SHK SHK PA-779. Unten: *Leioceras comptum* (Reinecke) aus dem Aalenium von Gosheim, Württemberg (don. S. Gräbenstein), Ø 5,3 cm, SHK PA-6737.

### Kakoptychie

Ein häufiges Phänomen der Vernarbung großflächiger Verletzungen des Mundsaumepithels ist eine nachhaltige Abschwächung der Skulptur-Ausbildung. Bei den betroffenen Ammoniten äußert sich die "Kakoptychie" (= forma aegra *cacoptycha* Lange 1941) im streckenweisen Ausfall charakteristischer, oft artspezifischer Skulpturelemente (vergl. z.B. Schweigert 2012), im Extremfall in einer völligen Glattschaligkeit (Abb. 184, 185).



Abb. 184: *Vermiceras* cf. *spiratissimum* (Quenstedt) mit rechtsseitiger forma *cacoptycha* (Lange 1941), Sinemurium von der Waldhäuser Höhe in Tübingen (leg. W. Riegraf), Ø 24 mm, SHK PA-4510.



Abb. 185: *Binatisphinctes mosquensis* (Fischer) aus dem Callovium von Rijasan, Russland (don. R. Schmode). Im Zuge der Regeneration einer Epithelverletzung wandert zum einen die Windung aus der Planspiralebene (forma *excentrica* Hölder 1956), zum anderen führt die Epithelvernarbung zu einer dauerhaften Kakoptychie (forma *cacoptycha* Lange 1941) der rechten Flanke. Ø 2,4 cm, SHK PA-9453.

### Wohnkammer-interne Sekundärsymptome von Verletzungen

Verletzungen am Mundsaum der Gehäuse führen nicht nur in Abhängigkeit ihrer Intensität zu den beschriebenen kurz und lang andauernden, von Außen erkennbaren Symptomen im posttraumatischen Gehäusebau, sondern können auch zu Störungen innerhalb der Wohnkammer führen, die meist nur auf dem Steinkern sichtbar werden. Zwei Phänomene sind hier besonders auffällig:

#### 1) forma *aptycha* Keupp 1977 (= forma *conclusa* Rein 1989)

Die ursprünglich bei *Pleuroceras* (Mittel-Lias) beschriebene Anomalie (Keupp 1977), ist zwischenzeitlich bei zahlreichen Taxa der Meso- und Neoammonoideen bekannt geworden [z.B. *Ceratites*, *Nevadites*, *Polymorphites*, *Dactylioceras*, *Chondroceras*, *Kosmoceras*, verschiedene Perisphinctiden (*Elatmites*, *Kranaosphinctes*, *Virgatites*, *Pavlovia*/*Strajevskya* u.a.), *Douvilleiceras*, *Cleoniceras*, *Jeletzkytes*, *Audouliceras*: vergl. Keupp 1994a, 1996, 1998, 2000b; Abb. 187-194]. Sie bewirkt durch das sekundäre Aufspannen einer oder mehrerer Schalenlamellen im Inneren der Wohnkammer eine lokale Einengung der vom Organismus nutzbaren Wohnkammerhöhe bis auf 40 % (Keupp 1996: *Strajewskya*; Scherzinger & Schweigert 2002: *Aulacostephanus*). Der zwischen der Gehäuseaußenrand und der sekundären Schalenlamelle abgekapselte Freiraum ist meist mit Sediment gefüllt und erst nach Entfernen der primären Conothekwand sichtbar (vergl. Keupp 1994a, 1998). Das median geschnittene *Cleoniceras* aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens (Abb. 194 oben rechts + unten), dessen interne Lamelle über die Strecke einer halben Windung die Windungshöhe im Maximum auf 56 % seines normalen Betrages reduziert, zeigt, dass in dem abgekapselten Ventralabschnitt eine schichtige Sedimentfüllung, die auf eine ursprüngliche Anlage von mindestens sechs feinen, weitgehend nicht mineralisierten Lamellen hinweisen. Die grundsätzlich fehlende Ausbildung klarer Skulpturen auf der internen in Perlmutter-Struktur angelegten Schalenlamelle belegt, dass sie keine Anlage des Mundsaumepithels, sondern der Manteloberfläche ist (vergl. Abb. 190). Als Auslöser dieser Störung lassen sich in einzelnen Fällen kleinere Verletzungen des vor der Lamellen-Anlage liegenden Mundsaumes erkennen. Die Position der Schalenlamelle grundsätzlich hinter der Mundrandstörung lässt als Ursache ihrer Bildung ein großräumiges Abkapseln der Störung im Sinne einer forma *substructa* Hölder 1973 ausschließen. Vielmehr scheint die Reaktion des Weichkörpers auf die Mundrandverletzung ein lokales Ablösen der Körperoberfläche von der Wohnkammer-Innenwand bewirkt zu haben. Ein analoger Verlust des Kontakts zwischen Gehäuse und Mantel, kann natürlich auch durch innere Störungen, wie etwa der Befall eines Parasiten oder ähnlichem, ausgelöst werden, so dass die forma *aptycha* auch ohne eine äußerlich erkennbare Verletzung auftreten kann. Durch das partielle Fehlen des Widerlagers reagierte der Mantel ähnlich wie bei einem lokalen Schalenverlust mit der flächigen Sekretion einer Notschale, die das vermeintliche Loch im Gehäuse plombieren sollte (Keupp 2000b).

Keupp & Riedel (1995) beschreiben Gehäuseanomalien bei *Nautilus pompilius* aus Aquarienhälterung, deren Gehäusemündung infolge eines veränderten Wasserchemismus anomal wulstartig nach außen wächst (vergl. S. 231). Das dadurch scheinbar fehlende Widerlager des vorderen Weichkörpers führt zu einem der forma *aptycha* ähnlichen Einbau neuer Schalenschichten, wohl auch in der Absicht, mit den internen Schalenlamellen das vermeintliche „Loch“ zu schließen (Abb. 186).

Erstaunlich ist, dass die Ammonoideen im Zuge des weiteren Gehäusewachstums auch bei sehr stark eingengten Wohnkammerabschnitten häufig in der Lage waren, Septen einzuziehen (Abb. 187, 193, 194).

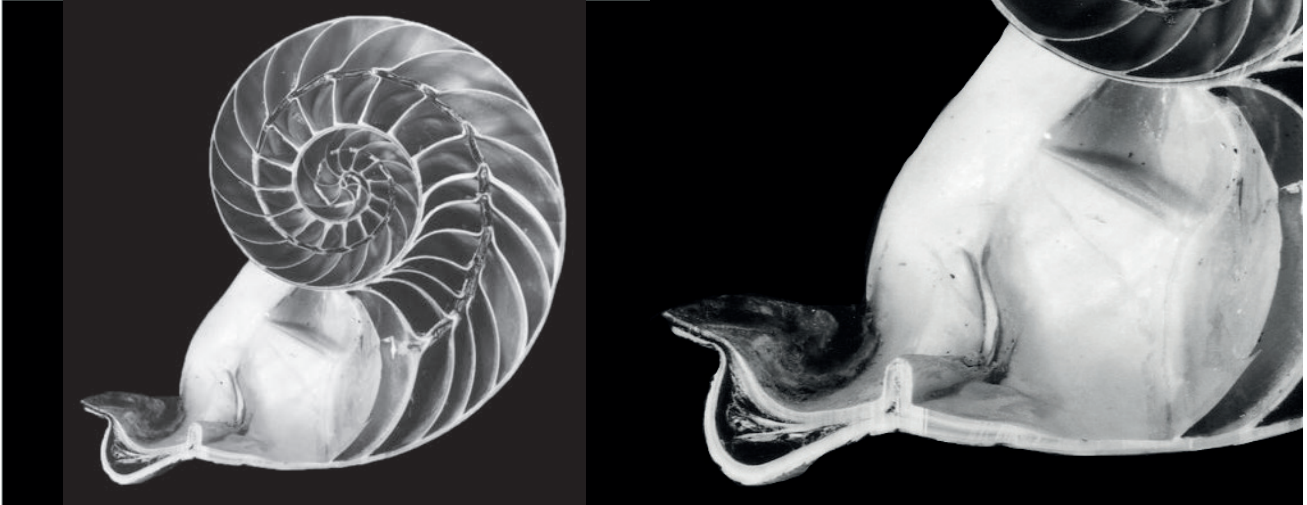


Abb. 186: Ähnlich der forma *aptycha* Keupp 1977, versuchte der *Nautilus pompilius* L. (Ø 10,9 cm) aus dem Aquarium des Eichstätter Jura-Museum die anomale Schalenfalte durch eine Serie von internen Schalenlamellen zu schließen. Durch den weiteren (gedrängten) Septeneinbau führt der fehlende Vorbau der Conothek hier zu einer extremen Verkürzung der Wohnkammer. Links: Aufgeschnittenes Gehäuse. Rechts: Der Ausschnitt der verkürzten Wohnkammer zeigt den Einbau von Schalenlamellen, um den anomalen Gehäusewulst zu plombieren (aus Keupp & Riedel 1995). Gehäuse aufbewahrt, SHK PN-11.

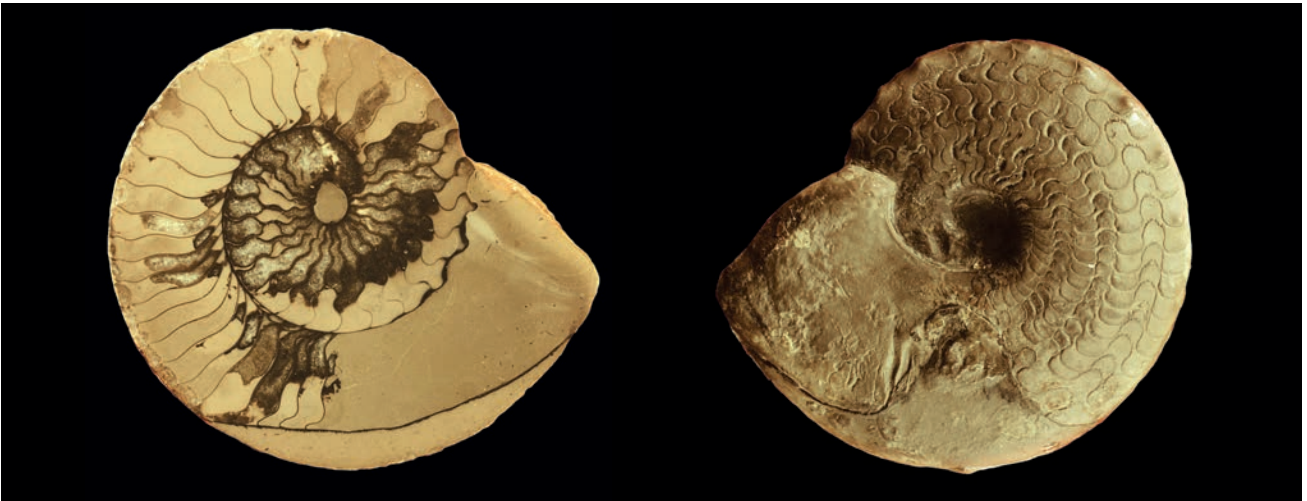


Abb. 187: *Ceratites enodis* (Quenstedt) aus dem Oberen Muschelkalk von Trubenhäusern in N-Hessen mit großer interner Schalenlamelle, die auf der Oberfläche des Steinkerns (rechts) einen sinusförmigen Verlauf zeigt. Der Medianschnitt (links) belegt, dass trotz starker Einengung des Windungslumens Kammerscheidewände eingezogen wurden. Ø 8,2 cm, Smlg. H.Hagdorn, Ingelfingen (vergl. Lehmann 1990: S. 195; Keupp 1994a: Abb.1; 2000b: S.34).



Abb. 188: Beispiele der forma *aptycha* Keupp 1977 bei *Pleuroceras spinatum* (Bruguère) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken. Links: Auf dem Steinkern ist der Ansatz der internen mehr oder weniger glatten Lamelle als scharfe Kante erkennbar, welche die ursprüngliche Skulptur abrupt abschneidet. Legit F. Siegert, Ø 36 mm, SHK PA-77; Original zu Keupp 1977. Mitte und rechts: Bei Schalen-Erhaltung wird erkennbar, dass die interne Lamelle nur durch eine Beschädigung der äußeren Gehäusewand sichtbar wird. Mitte: Ø 3,9 cm, SHK PA-6533. Rechts: Bildhöhe 2,5 cm, SHK PA-7050 (beide leg. H. Leuner).



Abb. 189: Beispiele der forma *aptycha* Keupp 1977 bei *Dactyloceras* aus dem Unter-Toarcium. Oben: *Nodicoeloceras* sp. von Altdorf bei Nürnberg (leg. J. Schüssel), Ø 5,3 cm, SHK PA-5803 (aus Keupp 1994a). Mitte: *Dactyloceras commune* (Sowerby) aus Whitby, E-England (don. H.-J. Lierl), dessen interne Schalenlamelle (Abguss im Bild rechts) nur durch das Aufschlagen der den Ammoniten einschließenden Kalkkonkretion sichtbar wurde. Nach der abgeschlossenen Präparation des Ammoniten (links), bei welcher die in der Gegenseite haften gebliebenen Gehäusereste außerhalb der internen Schalenlamelle wieder übertragen wurden, ist die Anomalie äußerlich nicht mehr erkennbar. Ø 7,5 cm, SHK PA-9072. Unten: Steinkern eines *Dactyloceras* sp. aus dem Unter-Toarcium von Altdorf bei Nürnberg (leg. J. Schüssel), dessen glatte, interne Schalenlamelle, die fast ein Drittel der Wohnkammer-Windung einnimmt, facettenartig gestaltet ist. Links Lateral- und rechts Ventralansicht. Ø 25 mm, SHK PA-1110.

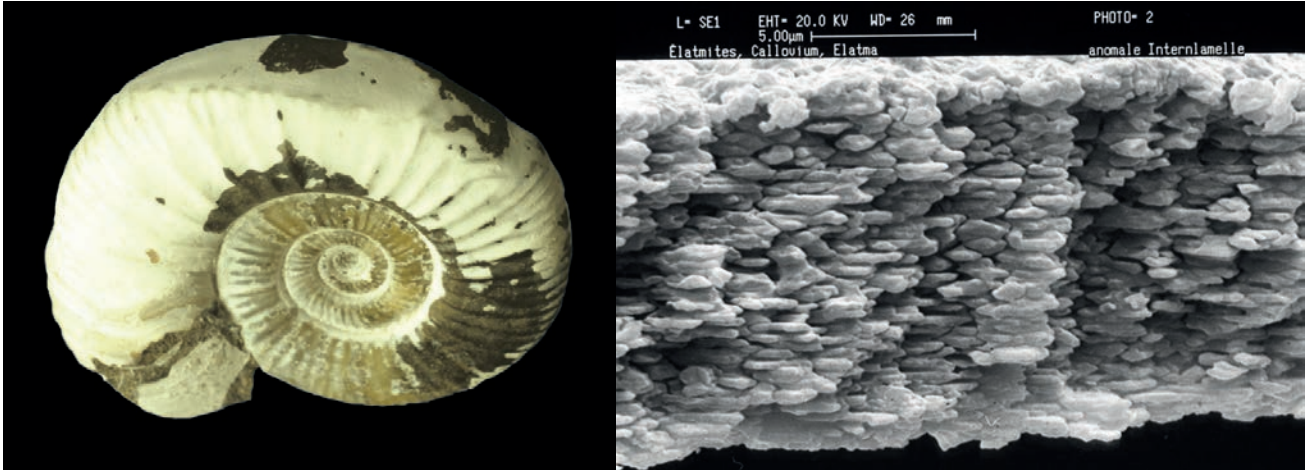


Abb. 190: *Elatmites* sp. forma *aptycha* Keupp 1977 aus dem Callouium von Elatma, Russland (don. M. Bätjtjer). Ø 5,5 cm, SHK PA-9367. Die REM-Aufnahme rechts zeigt die Perlmutter-Struktur der internen Schalenlamelle im Querbruch.



Abb. 191: Beispiele für die forma *aptycha* Keupp 1977 bei Perisphinctiden aus dem Ober-Jura: Links: Unter der intakten mit Rippen versehenen Gehäusewand eines juvenilen Perisphinctiden aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar, ist die skulpturlose interne Schalenlamelle erkennbar . Don. L. Berwald, Ø 3,4 cm, SHK PA-24628. Rechts: Steinkern einer *Pavlovia* cf. *iatriensis* (Ilovaisky) aus dem Ober-Tithon des subpolaren Urals in Westsibirien mit Einengung der Windungshöhe um etwa 30 % . Don. J. Trautwein, Ø 5,6 cm, SHK PA-9390.



Abb. 192: *Douvilleiceras mammillatum* (Schlotheim) aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar, dessen durch die Innenlamelle abgekapselter Ventralabschnitt der Windung im umgebenden Sediment haften blieb. Don. M. Vogt, Ø 5,5 cm, SHK PA-15445.



Abb. 193: Der Medianschnitt durch ein *Cleoniceras besairiei* Collignon (Unter-Albium, Mahajanga-Becken, Madagaskar) zeigt, dass trotz deutlicher Einengung der Conothek infolge der internen Schalenlamelle (forma *aptycha* Keupp 1977) verkürzte Septen eingezogen werden konnten. Breite des Bildausschnitts 10 cm, don. L. Berwald, SHK PA-26142a.



Abb. 194: Interne Schalenlamellen von *Cleoniceras besairiei* Collignon aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar (don. L. Berwald), können in ihrer Ausdehnung stark variieren. Oben links: Medianschnitt Ø 8,7 cm, SHK PA-21489a. Oben rechts + unten: Die extreme Ausdehnung des *aptycha*-Syndroms belegt im Detailfoto durch dünne, z.T. wohl unverkalkte interne Lamellen eine mehrphasige Anlage der Anomalie. Ø 12,7 cm, SHK PA-23675a.

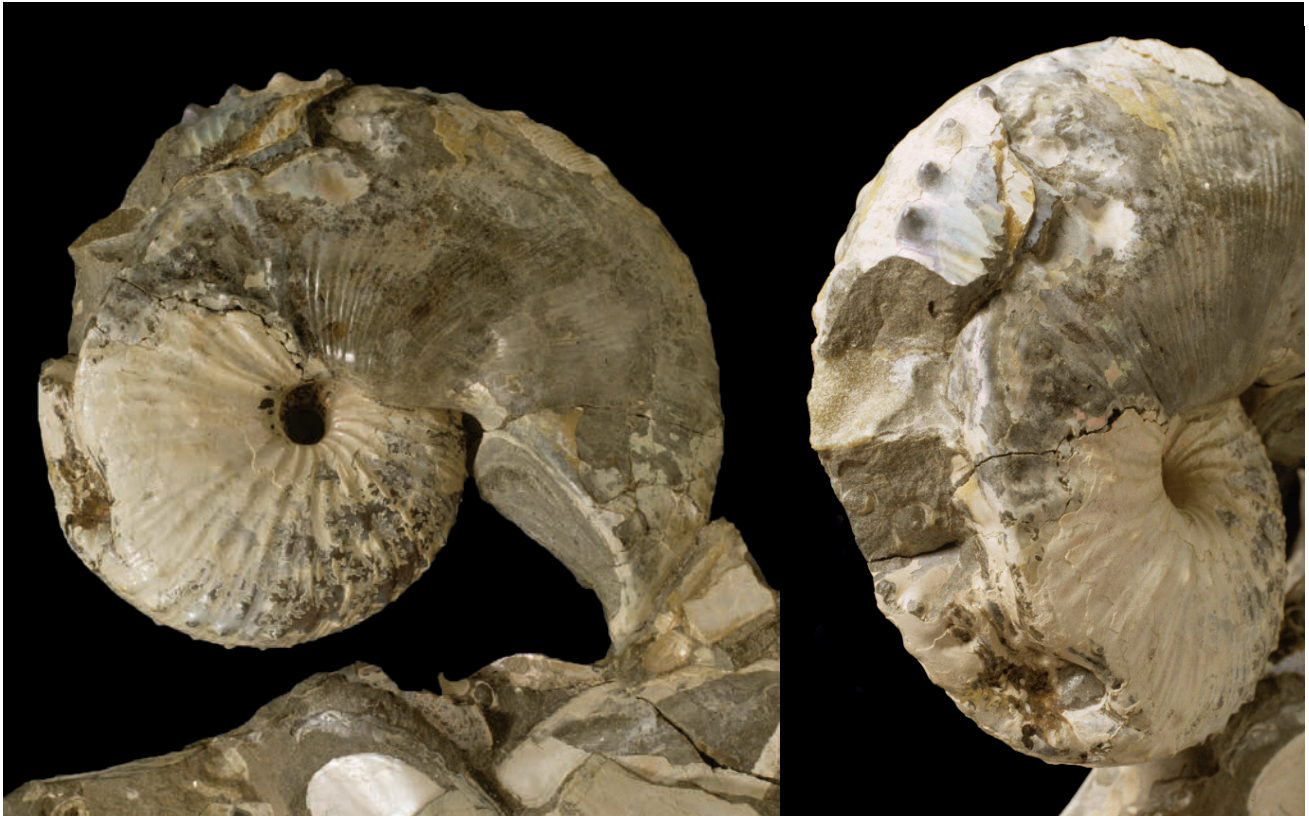


Abb. 195: *Jeletzkytes* sp. forma *aptycha* Keupp 1977 in Lateral- und Ventralansicht. Die innere Schalenlamelle, die durch das Aufbrechen des Gehäuses und Haftenbleiben der Schale im Negativ erst sichtbar geworden ist, zeigt eine unregelmäßig wellige Oberfläche und engt die Wohnkammer sehr stark ein. Don. J. Suchopar, Ø 11,5 cm, SHK PA-13089.

## 2) forma *intracarinata* Keupp 2007

Störungen der Muskelanheftung auf der Gehäuseinnenseite, die meist als Folge traumatisch ausgelöster Veränderungen im Gehäusebau, oft auch in Verbindung mit der forma *aptycha* auftreten können (Abb. 200 rechts), äußern sich oft in der anomalen Ausbildung von internen Schalenverdickungen, die sich bei der kontinuierlichen Verlagerung des Muskelansatzes im Zuge des Gehäusevorbaus zu einer internen Schalenleiste auswachsen.

Interne Ansatzstellen von Geweben, insbesondere des Retraktormuskelsystems, können auf sehr unterschiedliche Weise, als Farbflächen, Strukturdifferenzierungen der Schale, oder in Form eines positiven wie negativen Reliefs auf der Gehäuseinnenseite bzw. den Ammonoideen-Steinkernen überliefert sein (z.B.: Crick 1898, Jones 1961, Jordan 1968, Sharikadze et al. 1988, Kennedy et al. 2002, Richter 2002). Bevorzugt entlang des ventralen (bei mesodomen Gehäusen) bzw. dorsolateralen (bevorzugt bei longidomen Gehäusen) Muskelansatzes (vergl. Keupp 2000a: S.103) kam es beim kontinuierlichen Vorrücken der Muskelanheftung während des Gehäusewachstums bei verschiedenen Ammonoideen-Taxa der Goniatiten, Ceratiten und Ammoniten durch eine Verdickung der inneren Prismenschicht zur Ausbildung interner Schalenleisten. Auf den Steinkernen werden sie als Longitudinalrinnen abgebildet, die auf den Phragmokon und das hintere Wohnkammerdrittel beschränkt sind. Sie gehören zum fakultativen regulären Formeninventar dieser Ammoniten, das jedoch in seiner primären Ausprägung einer sehr starken individuellen Variabilität unterlag sowie in seiner Erhaltungsfähigkeit oft faziesabhängig erscheint. Interne Muskelleisten sind daher innerhalb eines Taxons oft nur bei einzelnen Populationen bzw. Individuen einer Population erkennbar (Abb. 196, 197; Dagens & Keupp 1998). Bayer (1977b) und Hengsbach (1986a) diskutieren, inwieweit das nur selektive Auftreten interner Ventralleisten, die bei Steinkern-Erhaltung entsprechende Ventralplastiken vortäuschen -und wiederholt auch zu taxonomischen Fehleinschätzungen führten (z.B.: *Ammonites dorsosulcatus* Quenstedt 1884: vergl. Hengsbach 1986a oder *Lenotropites ? tricarinatus* Tozer 1994: vergl. Dagens & Keupp 1998) möglicherweise Anomalien darstellen. Hengsbach (1986a) kommt zur Schlussfolgerung, dass die Medianrinnen „offensichtlich oder sehr wahrscheinlich „Abnormitäten“ darstellen“ und führt dafür die forma *aegra mediosulcata* ein. Diese Sichtweise hat sich aber nicht durchgesetzt.



Abb. 196: Bei dem morphologisch sehr variablen *Cekanowskites tumaefactus* Vavilov aus dem Unter-Anisium der Olenek-Mündung (Arktisches Sibirien) zeigen mehr als 14 % der Population die Ausbildung von symmetrischen, ventralen Muskelleisten (leg. A. Dagys). Sie lassen (nur) bei Steinkern-Erhaltung einen scheinbaren Mediankiel entstehen. Von links nach rechts: Ø 21 mm, SHK MAm-466; Ø 20 mm, SHK MAm-464; Ø 10 mm, SHK MAm-465 (nach Dagys & Keupp 1998).



Abb. 197: Auf den Steinkernen erkennbare Gewebe-Ansatzleisten werden oft nur vereinzelt überliefert und gehören grundsätzlich dem normalen morphologischen Inventar vieler Ammonoideen an. Die Bezeichnung „forma *mediosulcata* Hengsbach 1986a“ hat sich daher nicht durchgesetzt. Links: Nur ein von mehr als 8000 durchgesehenen Limonitsteinkernen von Cheiloceraten aus dem Ober-Devon Marokkos (Material L. Berwald) zeigte eine tiefe ventrale Muskelrinne; Ø 10 mm, SHK MAP-606. Rechts: Der Pyritsteinkern des *Hecticoceras* (*Lunuloceras*) sp. von Villers-sur-Mer/Normandie (leg. A. Ilg) lässt neben der ventralen als Furche überlieferten medianen Muskelleiste die Anheftung des Ventrolateralmuskels als helle, zungenförmige Verfärbung erkennen. Ø 1,5 cm, SHK MAn-1132 (aus Keupp 2000b).



Abb. 198: Pathologische interne Leistenbildung bei Perisphinctiden aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar, welche die präexistente Skulptur ohne randliche Verzerrung schneidet und auf eine anomale und asymmetrische Zugbeanspruchung des anhaftenden Gewebes zurückgeführt wird. Der Auslöser der Störung ist in beiden Fällen nicht erkennbar. Links: Einseitige Leiste entlang der Nabelkante im Bereich des dorsolateral-Reraktors, Ø 7 cm, SHK PA-15553. Rechts: Die interne Leiste des ventralen Muskelsystems wandert in ihrer Position zunehmend zur Seite und dokumentiert eine progressive Lageveränderung des Weichkörpers im Gehäuse. Ø 35 mm, SHK PA-14924. Beide don. L. Berwald.



Abb. 199: Anomale interne Muskelleisten als Folge vorausgegangener Mundrand-Verletzungen bei *Divisosphinctes* sp. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar (don. R. Schmode). Links: Die lokale Störung der Conothekwand infolge einer als *forma verticata* Hölder 1956 regenerierten Verletzung führte zu späteren Anheftungsproblemen des ventrolateralen Muskels in der Schale, die sich durch die Bildung einer internen Leiste äußert und sich bezogen auf die Verletzung nach vorne und hinten erstreckt, Ø 6,1 cm, SHK PA-14396. Rechts: Beginnend mit der Verletzungsstelle setzt sich einseitig die zarte interne Leiste des dorsolateralen Retraktormuskels etwa eine  $\frac{3}{4}$  Windung fort, Ø 5,4 cm, SHK PA-14356.



Abb. 200: Zwei Beispiele einer Koppelung der forma *intracarinata* mit der die Wohnkammer einengenden Bildung innerer Schalenlamellen (forma *aptycha* Keupp 1977). Links: Perisphinctide aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha/SW-Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 2,5 cm, SHK PA-15092. Rechts: *Strajevskya strajevskyi* (Ilovaisky) aus dem Tithon (Mittlere Wolga-Stufe) nahe Salekhard (Polarural), don. J. Wördemann, Ø 2,9 cm, SHK PA-9582 (aus Keupp 2000c).

Keupp (2000c) beschreibt erstmals bei verschiedenen Jura-Ammoniten das vorübergehende und asymmetrische Auftreten interner Muskelleisten, die teils als Folge von exogenen Störungen der Conothek, teils auch ohne erkennbaren äußeren Anlass durch endogene Wachstumsstörungen besonders die ventro- und dorsolateralen Muskelansätze betreffen (Abb. 198). Die dadurch (nur) auf den Steinkernen ausgelöste anomale rinnenförmige Unterbrechung der normalen Skulptur-Elemente ähnelt auf den ersten Blick den in ihrer Genese völlig unterschiedlichen anomalen Rippenscheiteln (→ forma *verticata* Hölder 1956). Da vergleichbare Phänomene auch bei Ceratiten und Goniatiten nachweisbar sind, reiht sich das beschriebene Phänomen in die Gruppe charakteristischer, „genormter“ Anomalie-Phänomene (Hölder 1956) ein. Für solche interne Muskelleisten, auf welche die Definition pathologischer Erscheinungen zutrifft (Lehmann 1976) und nur auf einzelne Individuen beschränkt und in ihrer Anlage auf Wachstumsstörungen (intern oder durch Verletzung) zurückführbar sind, wurde die Bezeichnung **forma aegra intracarinata** eingeführt (Keupp 2007d).

War der betroffene Muskel selbst in die vorausgegangene Verletzung einbezogen worden, kann sich durch seine anfangs gestörte Anheftung an mehreren Punkten der Schaleninnenseite ein in mehrere Äste aufgefüchertes System von Muskelleisten ausbilden, das im Zuge der progressiven Geweberegeneration schließlich, wie bei dem abgebildeten *Jelitzkytes* aus der Ober-Kreide von South Dakota, in eine Leiste zusammenläuft (Abb. 201).

Die Bildung der internen Schalenleisten kann man sich durch eine anomal hohe Zugbelastung der betroffenen Muskelansätze vorstellen, die durch eine verzerrte Anheftung der betroffenen Muskeln ausgelöst wurde. Als Ursachen, welche die Symmetrie des Körpers im Gehäuse beeinträchtigen konnten, lassen sich Gehäuseverletzungen, Parasitosen oder Gehäuseasymmetrien durch Epökie-Erscheinungen (Abb. 202) erkennen. Da ihre Anlage durch myoadhäsive innere Prismenschichten stets deutlich hinter der Gehäusemündung erfolgte, werden primäre Skulpturelemente durch die sekundären Schalenaufgaben von innen überlagert. Im Falle berippter Taxa werden auf dem Steinkern die Rippen abrupt und unvermittelt durch die Muskelleisten unterbrochen. Da die exakte Positionierung des Muskelansatzes im Gehäuseinnern durch episodische Änderungen des Gehäusequerschnitts beeinflusst und der störungsbedingte verzerrte Ansatz mit zunehmender Regeneration der Störung rückgängig gemacht wird, verändert sich im Wachstumsfortschritt die nach vorne verlagernde Muskelansatzleiste häufig in ihrer relativen Lage. Es resultiert ein schräger oder pendelnder Verlauf der internen Leisten, die beim Passieren einer etwaigen Gehäuse-Einschnürung (z.B. bei Perisphinctiden des Ober-Jura)

auch bogenartig erscheinen können. So zeigt z.B. der Verlauf der internen Schalenleiste bei einem *Kranaosphinctes* aus dem Oxfordium von Madagaskar bezüglich der relativen Lage zur Windungshöhe ein sinusförmiges Pendeln, dessen Absolutwerte durch den veränderten Gehäusequerschnitt nach Passieren der Verletzungsstelle von durchschnittlich 73,2 auf 64,2 % der Windungshöhe abnimmt. Dagegen lässt sich eine zunehmend ventrale Verlagerung der anomalen Muskelleiste bei dem *Dichotomosphinctes* von 65 % auf 80 % der Windungshöhe verfolgen (Abb. 203).



Abb. 201: Im Bereich regenerierter Gehäuse-Verletzungen treten die Ansatzstellen des Weichkörpers als Reaktion auf die veränderte Struktur der regenerativen Gehäusewand oft leistenartig, im Steinkern entsprechend rinnenartig hervor. Sie sind nur nach Verlust der äußeren Schalenschichten erkennbar und teilweise mit dem *aptycha*-Symptom verknüpft. Links: *Jeletzkytes spedeni* Landman & Waage aus der Ober-Kreide von den Fox Hills, South-Dakota mit dreifedrigem Gewebeansatz auf einer internen Schalenlamelle (forma *aptycha* Keupp 1977), welche eine subletale Gehäuseverletzung unterfängt. Don. J. Suchopar, Ø 10,2 cm, SHK PA-13691.



Abb. 202: Die kräftige laterale Muskelleiste (forma *intracarinata* Keupp 2007d) auf der linken Flanke (Bild rechts) ist eine Reaktion auf die deutliche Querschnittsveränderung der Conothek infolge des Überwachsens eines Epöken (Auster, Bild links). Steinkern von *Strajevskya* sp. aus dem Ober-Tithonium (mittlere Wolga-Stufe) des Polar-Urals bei Salekhard, Russland (don. J. Wördemann). Ø 6,5 cm, SHK PA-18271.

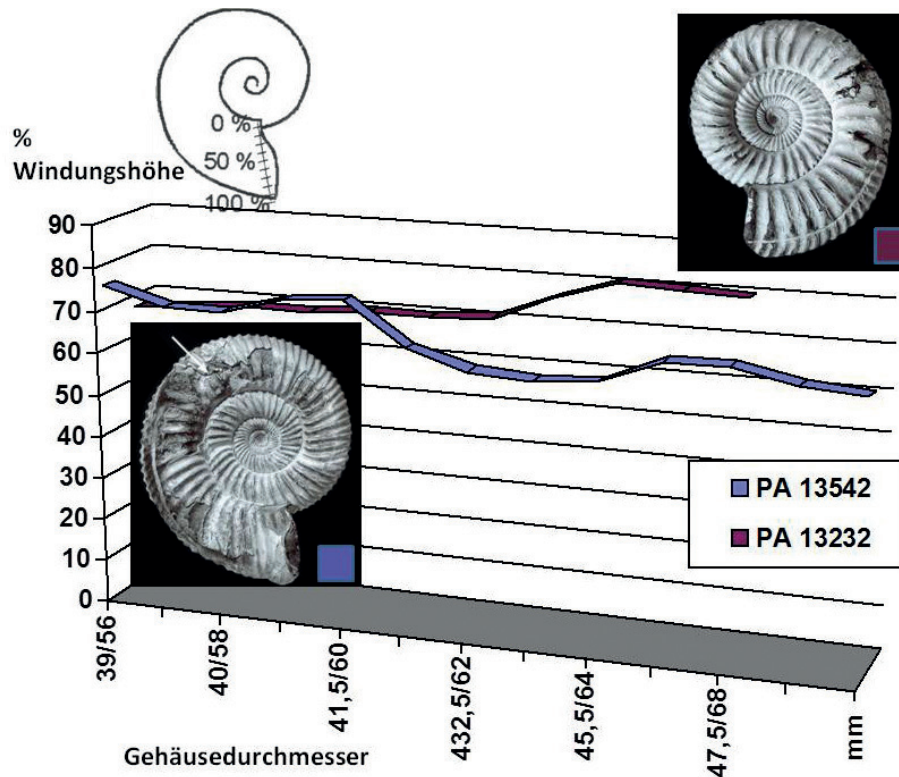


Abb. 203: Die relative Position in % der Windungshöhe anomaler Muskelleisten (forma intracarinata Keupp 2007) bei *Kranaosphinctes (Pachyplanulites) subevolutus* Waagen (PA-13542) und *Dichotomosphinctes germainii* Collignon (PA-13232) aus dem Oxfordium von Sakaraha/Madagaskar unterliegt deutlichen Schwankungen von ihrem Beginn bei 39 bzw. 56 mm Gehäusedurchmesser bis zum Ende bei 49 bzw. 66 mm Gehäusedurchmesser (vergl. Keupp 2000a).

Die wesentlichen Unterschiede zu den -bei Steinkernerhaltung- phänetisch ähnlichen Rippenscheiteln (vergl. Keupp, 2000a, d) sind in der folgenden Tabelle 6 zusammengefasst:

Merkmal	forma intracarinata Keupp 2007	forma verticata Hölder 1956
Anlage	Durch innere Prismenschicht nur an der Schaleninnenseite im hinteren Bereich der Wohnkammer.	Im Zuge der primären Schalenbildung an der Gehäusemündung durch punktuell verzögerte Sekretion.
Erkennbarkeit	Nur auf der Schalen-Innenseite bzw. dem Steinkern.	An der Schalen-Außen- und Innenseite (Schalenerhaltung + Steinkern).
Lage am Gehäuse	Nur im Bereich von Muskelansatzstellen.	Beliebig entlang des Peristoms.
Anomalie-Verlauf im Wachstumsfortschritt	Intensität teilweise zunehmend, in der relativen Lage am Gehäuse inkonstant und auf Querschnittsänderungen der Gehäuseröhre reagierend.	Intensität gleichbleibend oder abnehmend, niemals progressiv. In der relativen Lage am Gehäuse in der Regel beständig (Ausnahme: Abb. 141).
Ausgelöste Skulpturstörung (Rippenunterbrechung)	Abrupt, die Rippenäste stoßen verzerrungsfrei an die Leiste.	Scheitelartiges Zurückziehen der Rippenäste an der Narbenlinie.

Tabelle 6: Unterschiede zwischen echten Rippenscheiteln (= forma verticata Hölder 1956) und -nur auf dem Steinkern erkennbaren- anomalen Muskelleisten (forma intracarinata Keupp 2007).



Abb. 204: Pyrit-Steinkern von *Cheiloceras subpartitum* (Münster) aus dem Ober-Devon von Bergisch-Gladbach: Durch die an Intensität zunehmende Ausbildung und fehlendes Zurückziehen der Anwachslinien an der Steinkernfurche unterscheidet sich die nur einseitig ausgebildete Muskelleiste auf der Flankenmitte von einem zarten Anwachslinein-Scheitel. Ø 19 mm, Original Smlg. T. Becker, Abguss SHK PA-13585.

Im Zusammenhang mit Gewebeansatzleisten müssen wir auch zwei Phänome erwähnen, die aufgrund ihres nur sporadischen Auftretens insbesondere bei verschiedenen Ceratiten- Arten des Oberen Muschelkalks meist unter der Rubrik Anomalien beschrieben werden: die „**Medianrinne**“ (Sun 1928, Mundlos 1969, Rein 1988) bzw. der „**Mediane Fadenkiel**“ (v. Bülow 1918, Rein 1987). Exakt in der ventralen Medianen des vorderen Drittels der Wohnkammer treten teils schmale Rinnen, teils auch feine Leisten auf, die gelegentlich über die gesamte Wohnkammer hinweg bis auf den Phragmokon verfolgbar sind (Böttcher 1938). Nach Mundlos (1969) finden sich Fadenkiel im Germanischen Muschelkalk bei ca. 0,5 % der Populationen von Ceratitensteinkernen, wo sie bevorzugt bei den frühen Einwanderern erkennbar sind und im Verlauf der endemischen Entwicklung zunehmend seltener werden.

Die konstante Position der nur vereinzelt sichtbaren und in der Intensität der Ausprägung wechselnden Strukturen erinnern an Muskel- und Gewebeansatzstellen (vergl. Dags & Keupp 1998). Danach können beide Phänomene auf eine Gewebeansatzstelle auf der Schaleninnenseite zurückgeführt werden, die entweder als Vertiefung (Fadenkiel) oder durch verstärkte Schalensekretion der myoadhäsiven Zone leistenartig (Medianrinne) entwickelt sein kann. Die Interpretation als bauplanbedingte Gewebeansatz-Leiste weist die gelegentlich kräftigere Ausprägung der Struktur als Ausdruck einer innerartlichen Variabilität aus. Auch ihre konstante Medianposition schließt frühere Deutungen (Wenger 1957), es handle sich um Folgen kleinerer Verletzungen des Mundsaumes, also einem der forma *verticata* Hölder 1956 vergleichbaren Phänomen, aus. Die Medianelemente gehören somit nicht dem Formenspektrum „genormter Anomalien“ (Mundlos 1987) oder pathologischer Phänomene im weiteren Sinne an. Die von Rein (1987) geforderte Einbeziehung der Medianelemente als zusätzliches diagnostisches Merkmal der Gattung *Ceratites* de Haan muss jedoch zurückgewiesen werden, da das Phänomen auch bei anderen Ammonoideen-Gattungen im Jungpaläozoikum und der Trias auftritt (vergleiche die auf Abb. 205 abgebildeten Beispiele).

Die primäre Anlage der internen Medianstruktur im vorderen Wohnkammerabschnitt schließt einen Zusammenhang mit dem auf die hintere Wohnkammer beschränkten ventralen Retraktormuskel (vergl. Dags & Keupp 1998) aus. Die funktionale Bedeutung der ventralen Gewebeansatzstelle im Mündungsbereich, die möglicherweise in einem Zusammenhang mit dem Trichter-System gesehen werden könnte, muss, da wir bei rezenten Cephalopoden kein Pendant dafür kennen, spekulativ bleiben.

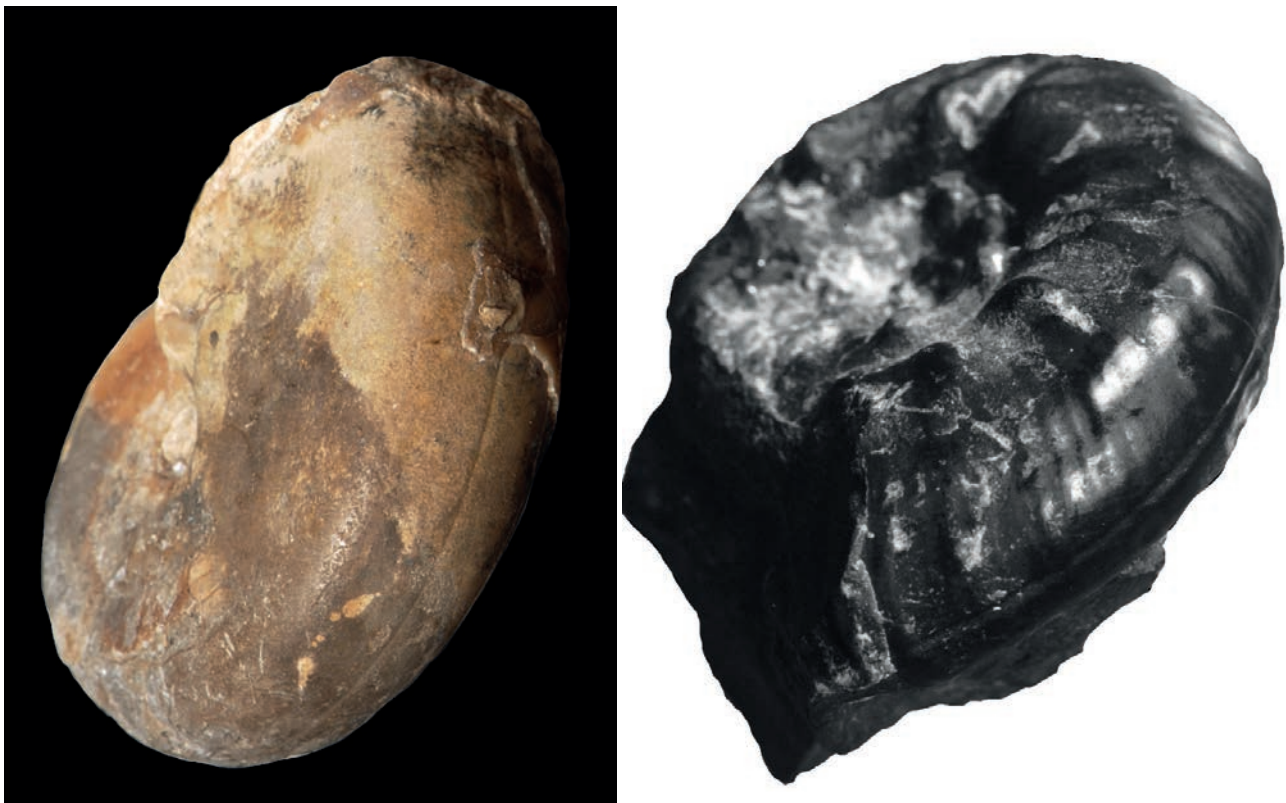


Abb. 205: Das Auftreten von Fadenkielen ist nicht nur auf die Ceratiten des Germanischen Muschelkalks beschränkt. Links: *Neopronorites* sp. aus dem Perm (Artinsk) von Aktubinskium, N-Kasachstan, Ø 3,8 cm, SHK MAP-652. Rechts: *Olenekoceras nikitini* (Mojsisovics) aus dem Ober-Skythium vom Olenek/Sibirien (leg. A. Dags), Ø 3,7 cm, SHK PA-11614.

### Traumatische Anomalien des Buccalapparates (Aptychen)

Fossil nachweisbare, regenerierte Verletzungen beschränken sich bei den ectocochleaten Cephalopoden nicht nur auf das Gehäuse, sondern betreffen gelegentlich auch den papageischnabelartigen Kieferapparat. So zeigen 68 % von 219 untersuchten Kieferapparaten moderner Nautiliden Wachstumsstörungen (nur) im Unterkiefer-Element, die überwiegend auf mechanische Verletzungen, untergeordnet auch auf Parasiten-Befall zurückgeführt werden (Kruta & Landman 2007). Da die Männchen signifikant höhere Verletzungsraten als die Weibchen aufweisen, gehen die Autoren davon aus, dass neben Räuber-Beute-Interaktionen -im wesentlichen mit Krebsen- auch sexuelle Aktivitäten sowohl während der Rivalitätskämpfe der Männchen untereinander, als auch während der Kopulation selbst als Verletzungsursachen in Frage kommen.

Bei den Ammoniten sind insbesondere die Aptychen des Monophylums *Aptychophora* (Engeser & Keupp 2002), die im Ober-Lias erstmals auftretende und bis zum Aussterben der Ammonoiten nahe der Kreide-Tertiär-Grenze dominierende Ammonitinen-Gruppe, durch ihr hohes Fossilisationspotential infolge ihrer sekundären Verkalkung zur Überlieferung von Wachstumsstörungen prädestiniert (Schindewolf 1958, Keupp et al. 1999, 2000b; Engeser & Keupp 2002).

Aptychen sind homolog mit dem Unterkiefer des für alle Cephalopoden charakteristischen Kieferapparates (Lehmann 1972, 1990). Die Vergrößerung des Unterkiefers und seine Verstärkung mit einer doppelklappigen Kalzit-Auflage gehen bei vielen Formen mit einer deutlichen Reduktion des stets unverkalkten Oberkiefers einher. Die beiden spiegelbildlich angeordneten Klappen sind entlang der Symphyse beweglich gelenkt. Das ontogenetische Wachstum der Aptychen ist polar nach hinten und zur Seite gerichtet. Entsprechend sind die bevorzugt auf der konkaven Innenseite erkennbaren Anwachsflächen einseitig konzentrisch um die Apikalkante, nahe dem Vorderende der Symphyse (Terminologie nach Trauth 1927) angeordnet. Auf der konvexen Außenseite können insbesondere bei den dickschaligen *Laevaptychen*, ähnlich wie bei den verkalkten Opercula der *Archaeogastropoden*-Gattung *Turbo* (vergl. Seilacher 1993), verstärkende, sekundäre Kalkauflagerungen das primäre Anwachsgefüge maskieren. Die funktionale Bedeutung des Aptychus ist umstritten. Während für Schindewolf (1958) die gute Passform des aufgestellten Aptychus in die Gehäusemündung keine Zweifel an der Deckelnatur ließen, hat der Nachweis, dass es sich um Derivate des Unterkiefers handelt, diese bis dahin weitgehend akzeptierte Meinung wieder ins Wanken gebracht (Morton 1981). Lehmann & Kulicki (1990) gingen schließlich von einer Doppelfunktion als Fresswerkzeug und Operkulum aus. Nachdem aber eine Transformation eines Organs ohne gleichzeitige Aufgabe der ursprünglichen Funktion phylogenetisch kaum vorstellbar ist (Seilacher 1993), sind die Meinungen bis heute in zwei Lager gespalten. Die einen gehen von einem spezialisierten Organ zur Nahrungsaufnahme aus (z.B. Morton 1981; Keupp & Veit 1996; Schweigert & Dietl 2001, Kruta et al. 2011), die anderen sehen sich teils aufgrund von Überlegungen zur Funktionsmöglichkeit des buccalen Muskelapparates (Keupp et al. 1999), teils dem umstrittenen Auftreten von Farbmustern in der dünnen Deckschicht eines *Lamellaptychus* (Keupp 2000b: S. 113) und nicht zuletzt auch durch die Existenz der regenerierten Verletzungen in der Deckelfunktion bestärkt (Engeser & Keupp 2002). Der hier vertretene, wahrscheinlichere funktionale Wechsel vom Unterkiefer zum Deckel war mit einer Einnischung der *Aptychophora* auf eine mikrophage Ernährung gekoppelt (Keupp & Veit 1996, Keupp 2000b, Kruta et al. 2011). Ungeachtet der sich daraus ergebenden Bedeutungslosigkeit des Oberkiefers für die Aufnahme und Zerkleinerung der Beute, war seine vollständige Rückbildung aus konstruktiven Zwängen nicht möglich, da er als Widerlager des dorsalen Astes des oberen Mandibularmuskels, der allein das vertikale Aufrichten des Aptychus zur Erreichung einer Verschlussposition bewerkstelligen konnte, unverzichtbar. Ausgehend vom noch schwach verkalkten *Cornaptychus* der *Hildocerataceae* erfolgt innerhalb einzelner Entwicklungslinien eine jeweils synapomorphe Differenzierung der Aptychen, die Engeser & Keupp (2002) veranlassten, die geltende Systematik der Ammonitinen kritisch unter die Lupe zu nehmen.

Die bisher bekannt gewordenen Verletzungen bei Aptychen beziehen sich vornehmlich auf die relativ häufig überlieferten, dickschaligen *Laev-* und *Lamellaptychen* des Oberjura, sind aber grundsätzlich bei allen anderen Formen zu erwarten. Folgende Phänomene sind zu beobachten:

**1. Radial angelegte Wachstumsstörungen:** Verletzungen des wachstumsaktiven Außen- und Seitenrandes einschließlich des ihn umschließenden Epithels, die während der subadulten Wachstumsphase erfolgten, hatten anhaltende, radial angeordnete Wachstumsstörungen zur Folge. Entsprechende

Anomalien, welche senkrecht zu den konzentrischen Anwachslinien verlaufen, beschreiben auch Kruta & Landman (2007) beim modernen *Nautilus* als Verletzungsfolge. Schweigert & Dietl (2001) machen darauf aufmerksam, dass ähnliche Narbenbildungen auch durch Parasiten, die sich im Aptychus-bildenden Gewebe einnisten, ausgelöst werden können. Die Symptome sind den Rippenscheiteln vergleichbar, die in unterschiedlicher Ausbildung das Gehäuse nach punktuellen Beschädigungen des Mundrandepithels modifizieren. Auch bei den Aptychen tritt in Abhängigkeit von der Verletzungsintensität eine große phänetische Variabilität dieses Symptoms auf:

- Trauth (1928, S. 156) interpretiert „verästelte Radialrippchen der Konkavseite“ eines kretazischen Striptychus als mögliche Gefäßeindrücke des Mantels, während Schindewolf (1958, S. 14) die sehr ähnlichen, radial angeordneten „Streifenbüschel“ auf der Innenseite von Laevaptychen als Zerrstrukturen, die „durch radiale Zugspannungen beim Größenwachstum in einer auflagernden Gewebeschicht“ angelegt worden seien, interpretiert. Die Deutung Schindewolfs trifft möglicherweise für die häufig auftretenden, in ihrer Position einheitlich fixierten Fiederstreifen parallel zur Symphysennaht zu, in deren Verlängerung Schweigert & Dietl (2001) bänderartige Fortsätze der die Aptychusinnenseite auskleidenden Conchin-Tapete nachweisen konnten. Daneben finden sich aber zahlreiche Anwachlinienscheitelungen, die in ihrer relativen Position und dem ontogenetischen Alter ihres Einsetzens beliebig erscheinen und auf beiden Klappenhälften nicht symmetrisch angeordnet sind (Keupp 2000b: S. 114; Schweigert & Dietl 2001: Taf. 2/1). Sie sind klare Hinweise auf die Regeneration punktförmiger Verletzungen des Aptychusrandes, die auch das ihn bildende Epithel betrafen. Bei dem hier abgebildeten Laevaptychus aus Nusplingen (Abb. 206) ist zu Beginn des parallelen Doppelscheitels auch die Verletzung des Aptychus-Randes selbst noch deutlich erkennbar, so dass an der traumatischen Ursache dieser Scheitel kaum Zweifel bestehen.
- Stärkere Verletzungen des Aptychus-Randes äußern sich in unregelmäßigen Schalenwucherungen, die entweder auf der konvexen Außenseite (Schindewolf 1958: Taf. 9/3a-c, Keupp 2000b: S. 114), oder entlang der konkaven Innenseite (Schindewolf 1958: Taf. 9/2; 5a, b) zur Bildung von leisten- bis keilartigen Wülsten führen (Abb. 207). Die im anomalen Bereich erkennbare Veränderung der Schalenstruktur (Schindewolf 1958: Taf. 9, Fig. 3c) belegt die traumatische Gewebestörung.

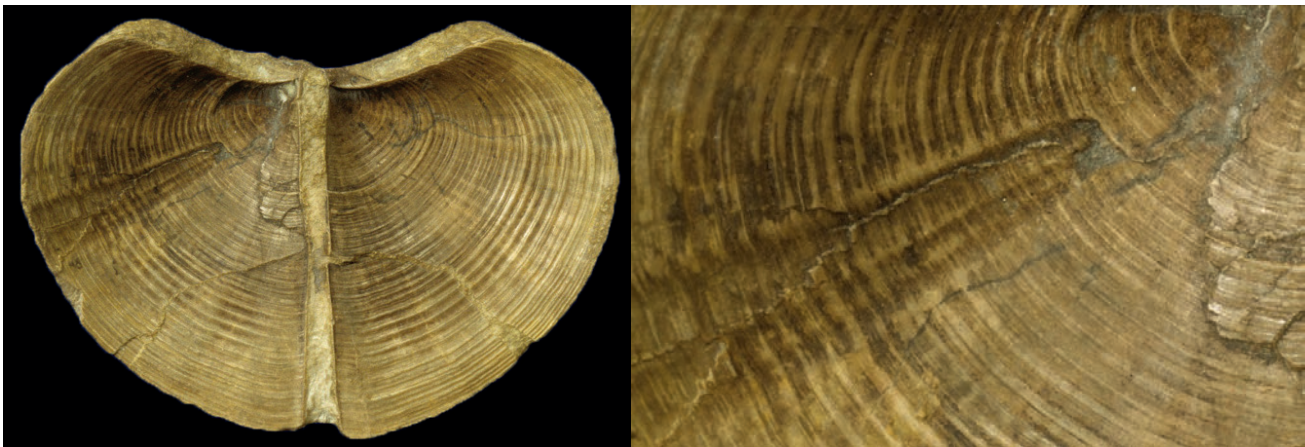


Abb. 206: Innenseite eines 8,4 cm breiten Laevaptychus aus dem Ober-Kimmeridgium von Nusplingen/Württemberg mit einem Doppelscheitel der Anwachslinien, die durch kleine, punktuelle Beschädigungen des juvenilen Hinterrandes ausgelöst wurden (Detail-Vergrößerung, rechts). SHK PA-9773 (aus Keupp 2000b).

- Die Lamellaptychen der oppeliden Ammonitinen sind durch ihre konzentrischen Rippen der Außenseite charakterisiert, deren Verlauf bei vielen Formen durch eine oder mehrere Flankendepressionen (Trauth 1938) modifiziert sein kann. Engeser & Keupp (2002: Fig. 2) bilden einen isolierten Lamellaptychus aus dem Solnhofener Plattenkalk ab, dessen Lamellen der rechten Klappe den typischen einfach konzentrischen Verlauf zeigen, die der linken Klappe durch einen deutlichen Knick der Lamellen eine Flankendepression vortäuschen (Abb. 208). Die Asymmetrie beider Klappen weist auf den pathologischen Charakter des Lamellenknicks als Folge einer frühen punktuellen Verletzung des Aptychusrandes hin. Trauth (1938: Taf. 12/5) bildet eine isolierte Klappe eines analogen Lamellaptychus („*L. inflexicosta*“) aus Niederösterreich ab und führt für

die „stumpfwinkelige Knickung“ der Lamellen die offene Nomenklatur „*var. fractocosta*“ ein, die im Sinne Hölders (1956) in eine forma aegra-Bezeichnung überführt werden könnte, zumal Trauth (1938, S. 197, 208) selbst diese Varietät im Rahmen seiner Aptychen-Parataxonomie, die alle Regeln der Nomenklatur missachtet, auch für entsprechende Phänomene anderer „Arten“ verwendet (z.B.: „*Lamellaptychus seranonis*“, „*L. angulocostatus* (Pet.)“).



Abb. 207: Leistenartige Wucherungen auf der Außenseite des Laevaptychus gehen nach Schindewolf (1958) auf regenerierte Verletzungen zurück. Laevaptychus in der Wohnkammer eines *Physodoceras altenense* (d'Orbigny), Unter-Kimmeridgium von Kirchheim/Ries, Ø des Ammoniten 5,3 cm, SHK PA-12934 (aus Keupp 2000a).



Abb. 208: Die linke Klappe des Lamellaptychus aus dem Unter-Tithonium des Solnhofener Plattenkalks zeigt entsprechend einem Rippenscheitel- eine deutliche Knicklinie in den Lamellen. Länge des Aptychus 2,8 cm, SHK PA-11482 (aus Engeser & Keupp 2000z).

**2. Klappen-Asymmetrien:** Die Grabungen des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart haben 1995 im Ober-Jura von Nusplingen einen doppelklappig erhaltenen Laevaptychus zu Tage gefördert, dessen rechte Klappe deutlich schmaler als die linke ist (Abb. 209). Als Ursache der Asymmetrie wird am Außenrand der Innenseite der abnormal schmäleren Klappe durch das Überschneiden der marginalen Anwachslineien eine breite, etwa die Hälfte des Hinterrandes einnehmende Verletzung sichtbar, deren Regeneration ein vermindertes Breitenwachstum bewirkt hat.



Abb. 209: Doppelklappiger Laevaptychus aus dem Ober-Kimmeridgium von Nusplingen (Smlg. Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Nr. 64205), dessen rechte Klappe aufgrund einer marginalen, annähernd parallel zu den Anwachslineien verlaufenden Verletzung des Hinterrandes deutlich schmaler als die normal entwickelte linke Klappe ist. Länge der Symphysennaht 5,4 cm, Breite der normalen Valve 4,4, der anomal schalen Valve 3,9 cm. (Foto G. Schweigert).

Die Tatsache, dass Aptychen häufig regenerierte Verletzungen aufweisen, unterstützte zunächst die Argumentation für deren Deckelfunktion (Keupp et al. 1999, Keupp 2000b). Bei einer etwaigen Nutzung als Mandibel müssen wir in Analogie zu allen anderen Cephalopoden-Kiefern von der horizontalen Normalstellung des Aptychus ausgehen, bei welcher der verletzungsanfällige Außenrand in die Buccalkapsel eingebettet in das Innere des Körpers gerichtet war. Bei der postulierten vertikalen Verschlussposition des nach außen exponierten Aptychus wäre gerade der Rand bevorzugte Angriffsstelle für solche Prädatoren gewesen, die über entsprechende Greifwerkzeuge verfügten (z.B. Krebschere) und damit versuchten, an der Naht zwischen stabilem Operculum und Gehäusewand einzudringen. Wie Kruta & Landman (2007) aber belegen, sind beim modernen *Nautilus* analoge Verletzungen des Unterkiefers als Auslöser teilweise anhaltenden Anomalien auch bei einem funktionalen Kiefeinsatz von Innen möglich, etwa durch das Beißen auf hartschalige Beutereste (vor allem Krebse).

### 3. Anomale Verwachsung beider Klappen

- Trauth (1930) macht auf ein *Laevaptychus*-Fragment aufmerksam, das im Naturhistorischen Museum Wien aufbewahrt wird, dessen Klappenhälften infolge einer mutmaßlichen Verletzung der Symphysen-Region miteinander verwachsen sind („pathologischer Anaptychus“) (Abb. 210). Die Anomalie musste zwangsläufig zu einer Versteifung beider Klappen führen und die Beweglichkeit des Weichkörpers im Gehäuse, insbesondere sein effektives Zurückziehen ins Gehäuse eingeschränkt haben. Bei späteren Ammonitinen, insbesondere der Oberkreide, scheinen sich bei einzelnen Taxa Symphysenverwachsungen möglicherweise als artspezifisches Merkmal (vergl. z.B. „*Pteraptychus numida* (Coquand)“ Trauth 1935“) durchgesetzt zu haben, die den zweiteiligen Aptychus sekundär wieder zu einer einheitlichen rigiden Platte verschmelzen ließen.

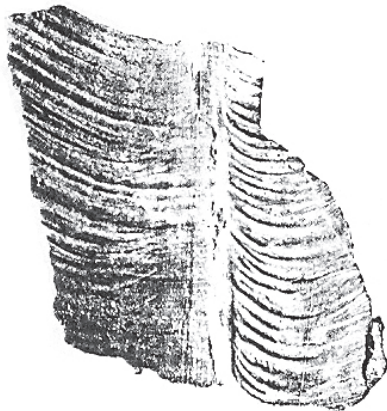


Abb. 210: Fragment eines „*Laevaptychus heteropora* (Voltz) Thurmann“ aus den Callovium-Oxfordium-Grenzschiefern von Authoison/Frankreich mit „anaptychusartiger“ Verwachsung der beiden Klappen. (Smlg. Naturhistorisches Museum Wien, Reproduktion aus Trauth 1930, Taf. 4, Fig. 19)



Abb.211: Auf der Außenseite der isolierten Klappe eines *Laevaptychus* ist der Seitenrand durch eine Furche wulstartig abgesetzt (= var. *uhlandi* Trauth 1931). Das Phänomen kann als Ausdruck eines phasenhaften subfinalen Wachstums des Aspidoceratiden interpretiert werden. Symphysenlänge 3,5 cm, Unterkimmeridgium von Ebermannstadt/Oberfranken (leg. J. Schobert), SHK PA-25442 .

#### 4. Marginalwülste („var. *uhlandi* Trauth 1931“)

Das gelegentliche Auftreten marginaler Schalenwülste bei verschiedenen Formarten der dickschaligen Laevaptychen hatte Trauth (1931) veranlasst, die „var. *uhlandi*“ einzuführen. Das Auftreten der tiefen Abschnürungen lässt keine vorausgehende mechanische Störung erkennen, ist also endogener Natur. Die Anwachslineien-parallele Furche markiert offensichtlich einen deutlichen Wachstumsstopp, der Randwulst eine finale Wachstumsphase. Da das Wachstumsende auch der Gehäuse selbst mit Einsetzen der Geschlechtsreife nicht abrupt endet, finden wir analoge subadulte Wachstumsschübe, die durch eingeleitete Final-Merkmale, wie beginnende Ausbildung von Apophysen (z.B. Perisphinctiden), oder dem Einbiegen von ventralen Kielvorsprüngen (z.B. Amaltheiden) begleitet werden und dort zu Apophysenreplikationen (Keupp 2000b: S.78) bzw. charakteristischen ventralen Eindellungen führen. Inwieweit das Auftreten eines Marginalwulstes im Zusammenhang mit pathologischen Erscheinungen steht oder Ausdruck eines potentiell phasenhaften, subfinalen Wachstums ist, bleibt somit Ermessenssache.

### DURCH EPÖKIE AUSGELÖSTE ANOMALIEN EKTOCOCHLIATER CEPHALOPODEN

Die Gehäuse ektocochliater Cephalopoden sind und waren ein beliebtes Hartsubstrat für eine Fülle unterschiedlicher Besiedler. Wir können dabei zwei Kategorien unterscheiden, zum einen sessile Strudler, die mit ihrem Körper auf dem Untergrund fixiert sind und teilweise pseudoplanktonisch als Trittbrettfahrer auf dem beweglichen Floß eine abwechslungsreiche Ernährung sicherstellen, zum anderen bewegliche Benthos-Organismen, welche die Gehäuse als vorübergehenden Weidegrund nutzen und von auf- und eingelagerten organischen Resten leben. Während die erste Gruppe häufig zu Lebzeiten der Cephalopoden aufsiedeln, untergeordnet auch leere, im Wasser triftende oder am Boden liegende Gehäuse als Substratinseln nutzen, attackieren die Weidegänger die Gehäuse überwiegend post mortem. Für Organismen, die auf der Oberfläche anderer Wirtstiere aufsiedeln, finden sich unterschiedliche, teilweise auch durch andere Begriffsinhalte besetzte Termini, welche insbesondere die Art der Wechselbeziehung zwischen den beiden Organismen typisieren (s.u.): „Epöken“, „Epizoen“, „Epibionten“, „Epifauna“. Linck (1956) unterschied je nachdem, ob ein lebender oder abgestorbener Organismus besiedelt wird, zwischen einer „echten“ bzw. „unechten Epökie“. In Anlehnung an Davies et al. (1999) wollen wir als Überbegriff eines aufsiedelnden Strudlers unabhängig davon, ob die Platznahme zu Lebzeiten des Wirtsorganismus oder nach seinem Tod erfolgte, als Epicolen zusammenfassen, während wir die darunter fallende Teilmenge der Epicolen, die sicher zu Lebzeiten des Wirtes aufgesiedelt waren, als Epizoen (= Epöken) bezeichnen.

Im Fossilrekord tauchen naturgemäß bevorzugt solche Epicolen in Erscheinung, die mit ihren mineralischen Hartteilen unmittelbar auf dem Substrat zementieren oder zumindest charakteristische Spuren ihrer Verankerung im Substrat hinterlassen (z.B. Anbohrungen von Cirripediern). Gelegentlich finden sich auch indirekte Nachweise fossil nicht erhaltungsfähiger bzw. erhaltener Epizoen (vgl. Taylor 1979, Kidwell & Jablonski 1983) durch charakteristische abnormale Reaktionen im Gehäusebau von Nautiliden und Ammonoideen (Keupp 1992b). Darüberhinaus kann durch das Überwachsen eines weitgehend skelettlosen Trittbrettfahrers dieser von der überdeckenden Gehäusewindung abgeformt werden (= „Bioimmuration“). Aus der großen Anzahl von publizierten Epicolen bei fossilen und rezenten Nautiliden, sowie von paläo- und mesozoischen Ammonoideen, von der hier nur ein Auszug wiedergegeben ist, lässt sich ein breites Spektrum relevanter Organismen zusammenstellen (Tab. 7).

## III.1.1 EKTOCOCHLIATE CEPHALOPODA - EXOGENE URSACHEN

Epicolen	Nautiliden/Zeit	Ammonoideen/ Zeit	Referenzen
<b>Algen*</b> und <b>Pilze</b> ( <i>Mycelites</i> )		Devon Jura Kreide	Schindewolf 1934 Schindewolf 1962, 1963, Wetzel 1964, Dullo 1981 Akpan et al. 1982
<b>Foraminifera*</b>	Rezent	Jura	Rakús & Zitt 1993 Ward 1987, Landmann et al. 1987
<b>Porifera:</b> <b>Stromatoporiden</b>	Ordovizium		Baird et al. 1989, Fritz 1925
<b>Demospongeae*</b>	Rezent		Landmann et al. 1987
<b>Coelenterata</b> <b>Tabulata*</b> (Auloporiden, Alveoliten, Favositiden)	Devon	Devon	Thayer 1964, Davis et al. 1999, Klug & Korn 2001, 2002, Baird et al. 1989
<b>Scleractinia*</b>	Rezent	Kreide	Landman et al. 1987 Luckeneder 2008
<b>Hydrozoa/Scyphozoa*</b>	Rezent		Landmann et al. 1987
<b>Bryozoa*</b>	Ordovizium, Devon  Ordovizium  Paläozoikum Recent + Kreide Jura Recent Silur	Devon, Karbon  Kreide	Davis et al. 1999; Klug & Korn 2001; Baird et al. 1989 Dunbar 1928, Cuffey 1990 Davis & Mapes 1996, Davis et al. 1999, Dunbar 1928, Frey 1988, 1989 James 1884 Landmann et al. 1987 Seilacher 1982 Hamada 1983, Ward 1987 Turek 1987
<b>Brachiopoda*</b>	Silur  Silur Ordovizium Jungpaläozoikum	Jura  Kreide	Cope 1959 Dumortier 1874, Seilacher 1982, 2004, Keupp 1984/1985 Turek 1987 Gabbott 1999, Davis & Mapes 1996 Lockley & Antia 1980 Schmid 1949, Frerichs 2011, Linck 1956
<b>Annelida (Serpuliden)*</b>	Silur Karbon  Paläozoikum Rezent + Kreide  Recent  Recent	Jura  Jura Jura Jura	Turek 1987 Klug & Korn 2001 Quenstedt 1858, 1886/87, Hyatt 1889; Wähner 1895, Fraaye & Jäger 1995, Keupp et al. 2012 Holland 1971 Landman et al. 1987 Lange 1932, Merkt 1966, Ehrenberg 1932, Nicosia 1986, Rakús & Zitt 1993, Schindewolf 1934, Seilacher 1982 Keupp 1992, 2000b Keupp et al. 1999, Checa et al. 2002, Jäger 1991, Hungerbühler 1992, Müller 1982 Miller 1932 Larson 2007, Wannenmacher 2007
<b>Cornuliten*</b>	Paläozoikum Ordovizium		Holland 1971 Gabbott 1999, Baird et al. 1989
<b>Arthropoda (Cirripedier)</b> <b>Lepadomorpha*</b>		Jura  Kreide	Zittel 1884, Barthel 1978, Röper et al. 1996, Keupp et al. 1999, 2012, Keupp 2000 b, Seilacher & Keupp 2000, Rakús & Zitt 1993, Keupp (hier), Drushchits & Zevina 1969 Oekentorp 1989, Hattin & Hirt 1991, Hauschke 1994, Wittler 1996, 1998, Wittler & Roth 2003, Hauschke et al. 2011, Ifrim et al. 2011, Zann 1985, Ward 1987 Landman et al. 1987, Seilacher 1982; Hamada 1983
<b>Balanomorpha*</b>	Rezent		Landman 1983, Ward 1987, Landmann et al. 1987

III.1.1 EKTOCOCHLIATE CEPHALOPODA - EXOGENE URSACHEN

Epicolen	Nautiliden/Zeit	Ammonoideen/Zeit	Referenzen
<b>Molluscen</b> <b>Gastropoda*</b> (Napfschnecken)	Jura	Kreide Kreide	Keupp & Richter 2010, Akpan et al. 1982 Kase et al. 1994, 1995, 1998, Seilacher 1998
<b>Pelecypoda*</b>	Rezent	Trias  Trias bis Kreide Jura   Kreide	Willey 1902: Taf. 79/1, Landmann et al. 1987 Philippi 1897, Linck 1956; Wenger 1957, Mayer 1975, Hagdorn & Simon 1985, Rein 1996, Suchopar 1997, Knoch 1989, Keupp 2000b, Meischner 1968, 2002 Seilacher 1960, 1982, 2004 Seilacher & Keupp 2000, Larson 2007, Keupp 1996, 2004, 2005, Seilacher 1982, Cope 1968, Donoavan 1989, Checa et al. 2002, Merkt 1966, Keupp 1996, Barthel 1978, Röper et al. 1996, Keupp et al. 1999, 2012, Dietl & Schweigert 2001, Fraaye & Jäger 1995, Kaplan 1996, Lewy 1972, Tanabe 1991 Frerichs 2011, Kennedy 1971, Heptonstall 1970, Lukeneder 2008, Schmid 1949, Lehmann & Wippich 1995
<b>Echinodermata</b> <b>Cystoidea</b>	Ordovizium	Devon	Ganss 1937 Klug & Korn 2001
<b>Crinoidea*?</b>	Devon  Ordovizium	Devon  Trias + Jura Jura	Keupp 2000b Klug & Korn 2001 Ganss 1937 Ganss 1935 Rakús & Zitt 1993, Kuss 1963

Tab. 7: Beispiele beschriebener Fälle von *syn vivo* Epökie und *post mortem* Epikolie auf Gehäusen ektocochliater Cephalopoden. (\*= Besiedlung zu Lebzeiten der Nautiliden/Ammonoideen nachgewiesen)

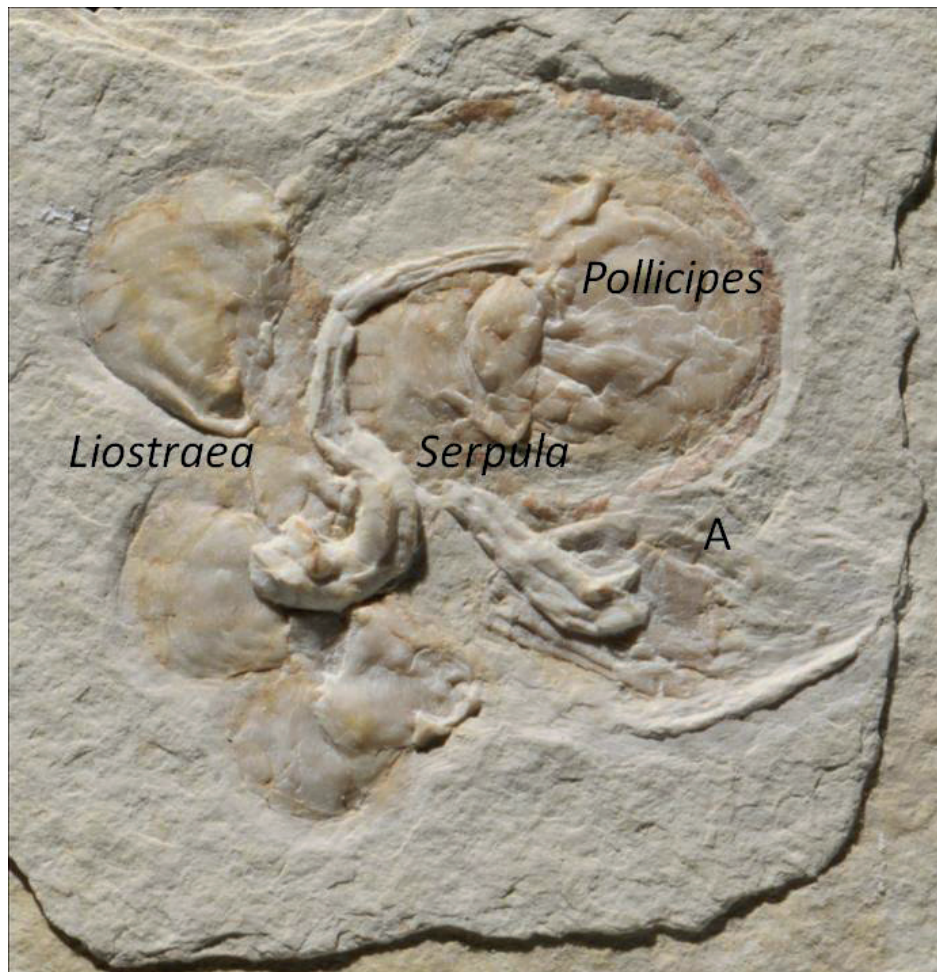


Abb. 212: Epökie unterschiedlicher Strudler auf einem *Physodoceras*-Gehäuse aus dem Ober-Kimmeridgium von Brunn/E-Bayern: Muscheln (*Liostraea*), Anneliden (*Serpula*) und Cirripedier (*Pollicipes*). A= *Laevaptychus* in situ, Ø 2,9 cm, Smlg. Museum Solnhofen (VFKO-M-9). Aus Keupp et al. 2012.

Als Auslöser möglicher Pathologien kommen vorrangig Epizoen in Betracht, deren Larven zu Lebzeiten der Cephalopoden ansiedeln und durch ihr Heranwachsen Reaktionen im Gehäusebau ihrer Wirte verursachen. Wie aber kann man an den fossilen Schalen Aufwuchs von Epizoen von postmortalen Epicolen unterscheiden? Dafür liefern

1. gerade die **gehäusemorphologischen Reaktionen** des Wirtes, auf die wir im Zusammenhang mit pathologischen Phänomenen besonderes Augenmerk richten werden, wesentliche Argumente (vergl. Lange 1932, Merkt 1966, Hölder 1970, Keupp 1984, 1992b, 1996; Davies et al. 1999; Klug & Korn 2001). Damit aber auffällige Reaktionen im Gehäusebau möglich sind, ist Voraussetzung, dass juvenile, noch wachstumsaktive Gehäuse besiedelt werden.
2. Der Nachweis einer *syn vivo*-Besiedlung von Gehäusen, die bereits ihre finale Gehäusegröße erreicht haben und infolge dessen nicht mehr gehäusemorphologisch reagieren können, lässt sich oft durch eine **strömungsgünstige Vorzugsorientierung** der Epizoen führen (Seilacher 1954, 1960, Baird et al. 1989, Keupp et al. 1999, Hauschke et al. 2011, Keupp et al. 2012).

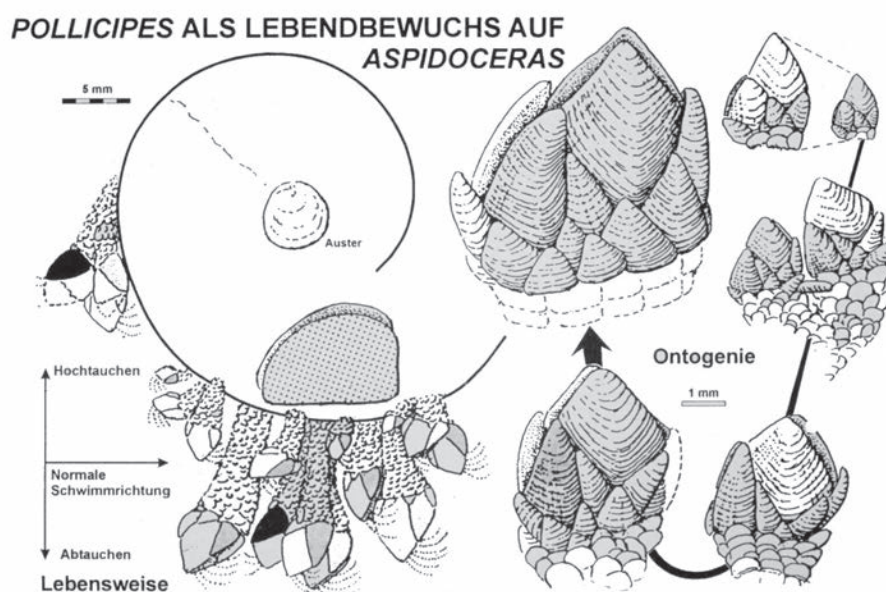


Abb. 213: Die Konzentration der Cirripedier-Kolonien (*Pollicipes*) im Schwerpunkt des aspidoceratiden Ammonitengehäuses (*Physodoceras*) aus dem Brunner Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium) und deren einheitliche Orientierung nach vorne belegen zusammen mit taphonomischen Argumenten (*Laevaptychus* in der Wohnkammer überliefert) eine echte Epökie. Sie beweist zugleich, dass die Ammoniten keinen unmittelbaren Bodenkontakt hatten, das Zusatzgewicht ihrer Epöken offensichtlich durch den hydrostatischen Apparat kompensieren konnten und macht wahrscheinlich, dass die Ammoniten sich bevorzugt vorwärts bewegten. Links: Ø 3,7 cm, Museum Solnhofen, VGKO-G 105 (aus Keupp et al. 1999).

Die ursprüngliche Positionierung von Besiedlungen, die auf präadulten, planspiral angelegten Gehäusen erfolgten, wird im Zuge des Spiralwachstums der Gehäuse aus ihrer ursprünglich strömungsgünstigen Ausrichtung rotiert (Meischner 1968, 2002; Rein 1996, Keupp et al. 2012). Nur Epizoen, die selbst ein bevorzugtes Längenwachstum aufweisen, wie etwa Röhrenwürmer (Annelida), sind in der Lage, mit der Rotation des Wirtsgehäuses Schritt zu halten, um auf diese Weise stets dieselbe relative Position beizubehalten (Abb. 214, 218).



Abb.214: Das gleichsinnig gerichtete Röhrenwachstum von *Serpula*-Epöken auf *Physodoceras* aus dem Ober-Kimmeridgium des Brunner Plattenkalks (Ostbayern) sichert den Siedlern trotz spiralgem Gehäusewachstums der Wirtstiere eine gleichbleibende relative Position nach vorne unten bezogen auf die Gehäusemündung des Ammoniten. Links: 3,5 cm großes Gehäuse mit Cirripedier-Epökie (*Pollicipes*) im ventralen Schwerpunkt und einer synchron mit dem Ammoniten gewachsenen *Serpula* sp. auf der linken Flanke. Sammlung Museum Solnhofen, VFKO-M 16. Rechts: Die gegenseitige Wachstumsbehinderung innerhalb einer Kolonie von aufsiedelnden Röhrenwürmern führt dazu, dass die hinteren Individuen im Laufe des Gehäusewachstums des Ammoniten trotz ihres ebenfalls spiralgigen Wachstums von der optimalen Position ihrer Mündung nach vorne unten zunehmend nach unten abgedrängt werden. Ø 4,5 cm, SHK PA-32400.

3. Bei zeitlich gestaffelten Mehrfachbesiedlungen präadulten Gehäuses werden sich die einzelnen Besiedlungsphasen in Abhängigkeit von dem zwischenzeitlichen Rotationsbetrag des wachsenden Gehäuses nicht nur in ihrer relativen Positionierung zueinander unterscheiden, sondern auch in einer abnehmenden Größenstaffelung der unterschiedlich alten Epizoen (Meischner 1968, 2002; Keupp et al. 1999).
4. Schließlich können auch taphonomische Argumente für eine syn-vivo-Epökie eingebracht werden. So wird beispielsweise aus der Überlieferung der intensiv mit Cirripedien, Muscheln und Serpuliden besiedelten *Physodoceras*-Gehäuse aus dem Brunner Plattenkalk (Röper et al. 1996; Keupp et al. 1999, 2012), bei denen teilweise mehrere Besiedlungsgenerationen erkennbar sind, deutlich, dass die Besiedlung(en) keinesfalls während einer passiven Drift der leeren Gehäuse erfolgt sein konnte. Ihre Überlieferung zusammen mit ihren Laevaptychen in der Wohnkammer und z.T. mit ihren annähernd *in situ* befindlichen -ursprünglich in den Nierenanhängen gebildeten- Nephrolithen wäre ohne rasche Einbettung der kompletten Leiche nicht denkbar (Abb. 215). Setzt man die Dauer der Entwicklung einer heutigen Entenmuschel vom Anheften der Larven (Cypris-Stadium) bis zum Abschluss der 2. Metamorphose, in der auch die Ausdifferenzierung der Kalkplatten erfolgt, von mindestens einem Monat zugrunde, ergibt sich für einen Bewuchs mit unterschiedlich großen Individuen ein Zeitraum von mindestens etlichen Wochen (Parks 1978). Während einer so langen Driftzeit wäre der Körper lange verwest und der sehr schwere Aptychus sowie die phosphatischen Nephrolithe aus der Wohnkammer herausgefallen. Entsprechend fehlt in den süddeutschen Plattenkalk-Vorkommen grundsätzlich den Ammonitengehäusen, die mit *Codites/Liostraea*-Flößen sicher längere Zeit im Wasser gedriftet waren (Abb. 216; Keupp 2002b), der Aptychus.

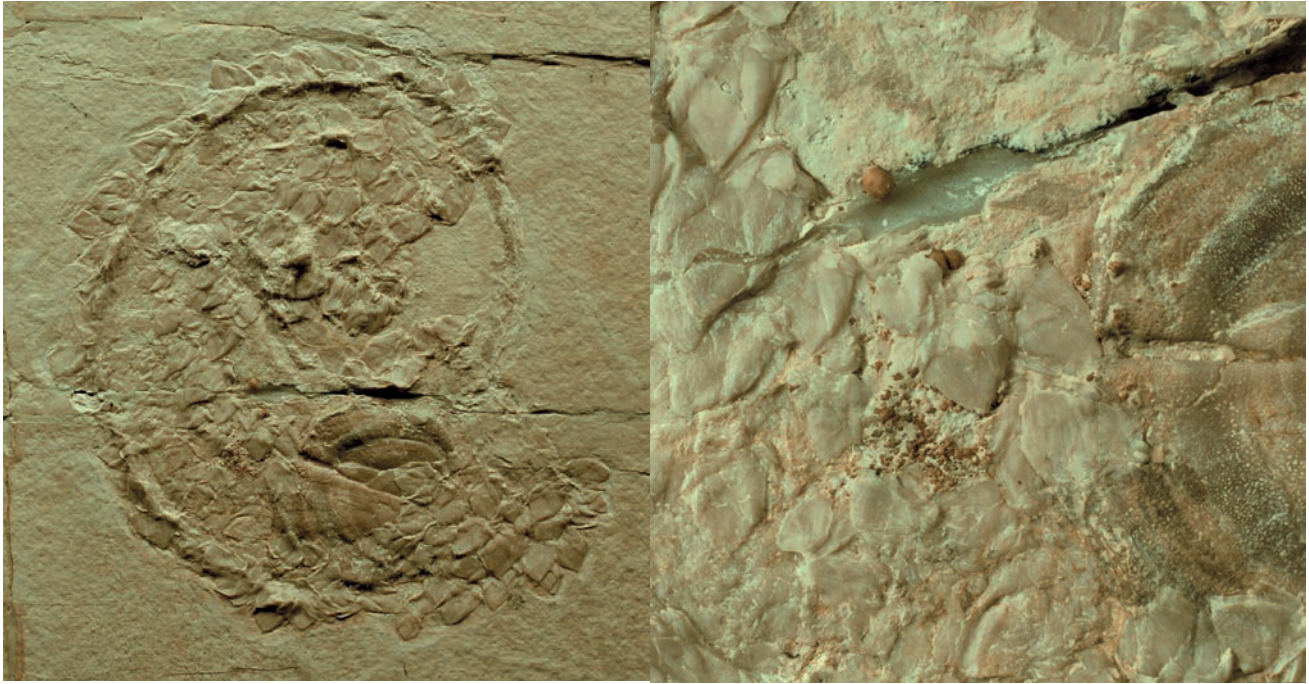


Abb. 215: *Physodoceras* sp. mit intensiver Cirripedier-Epökie (*Pollicipes*) aus dem Ober-Kimmeridgium des Brunner Plattenkalkes. Die Überlieferung des *Laevaptychus* in der Wohnkammer sowie der als braune Phosphat-Kügelchen (Ausschnitt rechts) überlieferten Nephrolithe im Bereich der ehemaligen Nierenanhänge schließen aus taphonomischen Gründen die Epizoen-Besiedlung nach dem Tod des Tieres auf dem möglicherweise driftenden Gehäuse aus. Ø 8,2 cm, SHK PA-11621 (aus Keupp et al. 1999, Keupp 2000a).



Abb. 216: *Codites* (= Weichschwämme)-Floß mit anhaftenden Austern (*Liostraea*), Belemniten (*Hibolithes*) und Ammoniten (*Neochetoceras*) aus dem Solnhofener Plattenkalk (Unter-Tithonium). Infolge der längeren Driftzeit im Wasser sind die Lamellaptychen aus den Ammoniten-Wohnkammern herausgefallen. Don. R. Albersdörfer, Ø des Floßes 25 cm, SHK MAn-1532. Aus Keupp 2002b.

### Organismische Beziehungen zwischen Epöken und Wirt

Die durch die Epökie bedingten synökologischen Beziehungen (= Biosysteme) zwischen den Siedlern und ihrem Substrat sind in ihrer gegenseitigen Beeinflussung je nach Organismengruppe unterschiedlich zu bewerten: Das eher zufälliger scheinende Aufsiedeln der meisten auf Cephalopoden-Gehäusen nachgewiesenen Epöken, die ebenso auf allen möglichen anderen Substraten zu finden sind, sowie die bisher nicht bekannte Spezialisierung bestimmter Arten auf ihren Cephalopoden-Wirt lassen echte **Symbiosen**, die zum Vorteil oder gar zur gegenseitigen Abhängigkeit beider Partner reichen, in keinem Falle sicher erkennen. Vielmehr müssen wir davon ausgehen, dass die Besiedlung der Gehäuse mindestens für die Cephalopoden eher nachteilig war, da sie deren Bewegungsfreiheit durch erhöhten Widerstand und ggf. Gewichtsbelastung eingeschränkt haben. Ein Strudler, der sich am Gehäuse dauerhaft in eine strömungsgünstige Position manövrieren kann, hat durch die pseudoplanktonische Lebensweise, die ihm gegenüber einem auf den Boden fixierten Pendant ein wesentlich vielseitigeres Nahrungspotential erschließt, sicher Vorteile. Sie erfüllen damit eher die Bedingungen einer Antibiose, in der eine Art „Mitessertum“ (= **Kommensalismus**) erkennbar wird. Solche Fälle sind gegeben, wenn die Besiedlung auf gestreckten oder adulten spiraligen Gehäuse erfolgte (vergl. z.B.: orientierte Bryozoen auf orthoconen Gehäusen: Baird et al. 1989; Austern auf *Buchiceras* (Seilacher 1960) oder die einheitlich gegen die Strömung orientierten Cirripedier *Pollicipes*, die auf der ventralen Unterseite von *Physodoceras* bzw. *Sciponoceras* hingen (Keupp et al. 1999, 2012; Seilacher & Keupp 2000, Hauschke et al. 2011). Unter den bekannt gewordenen Epizoen haben vor allem einige Serpuliden (Polychaeten) einen strategischen Vorteil. Besonders bei weitnabeligen Ammoniten des Unter-Lias kann man häufig beobachten, dass sich die Larven von *Serpula rariocostata* Quenstedt seitlich auf dem Nabel juveniler Gehäuse angesiedelt hatten, um von dort auf dem kürzesten Weg ihre Wohnröhre auf die strömungsexponierte ventrale Oberseite des Gehäuses zu bauen. In dieser Position konnte der Röhrenwurm auch beim Weiterwachsen des Gehäuses verharren, da er den dadurch bedingten Rotationsbetrag durch ein gleichsinnig gerichtetes Längenwachstum ausgleichen konnte. Ihn störte dabei sicher nicht, dass die älteren Anteile seiner Gehäuseröhre schließlich zwischen den Windungen des Ammonitengehäuses eingeschlossen wurden und so zwei ineinander verwachsene Spiralgehäuse resultierten (Lange 1932; Schindewolf 1934; Merkt 1966; Müller 1982, Jäger 1991, Hungerbühler 1992; Keupp 1992b, 2000b). Der z.T. regelmäßige Parallelverlauf der aufsiedelnden Röhrenwürmer ließ Wähner (1894) sogar an ein zusätzliches Stützorgan des Gehäuses denken, das vom Ammoniten selbst ausgeschieden worden sei. Derartige Fälle eines regelhaften Kommensalismus, bei dem der aufwachsende Organismus durch die Fähigkeit eines nahezu unbeschränkten Längenwachstums die sonst nachteilige wachstumsbedingte Rotation des Gehäuses kompensiert, konzentrieren sich auf Ammonitentaxa des tieferen Lias (*Psiloceras*, *Schlotheimia*, *Gagaticeras*, *Arnioceras*, *Ophioceras*). In stratigraphisch jüngeren Schichten sind bis heute nur fagliche Einzelfunde bekannt (z.B.: Lange 1932: Stephanoceratide, mittlerer Dogger). So zeigen die epizoischen *Serpula*-Röhren z.B. bei Harpoceratiden des Toarciums (Seilacher 1982), Quenstedtoceraten im Callovium von Saratov an der Wolga (Abb. 217), bei Perisphinctiden aus dem Oxfordium von Madagaskar oder bei Pavlovien aus dem Tithonium des Polarural (Keupp 1996) eine unregelmäßige Anordnung auf dem ventralen Gehäusepartien. Das eingeschränkte stratigraphische Vorkommen des einzigen offensichtlichen Kommensalismus im Unter-Lias weist auf eine einmalige, artspezifische Spezialisierung von *Serpula rariocostata* Quenstedt als Trittbrettfahrer auf Ammonoideen hin.

Die meisten übrigen Epizoen, die ihre relative Position nach der Fixierung auf dem Substrat nicht mehr ändern können bzw. in ihrem Längenwachstum eingeschränkt sind, kamen jedoch durch die Rotation des wachsenden Gehäuses schnell ins Hintertreffen, da sie nicht nur zunehmend in den Strömungsschatten gerieten, sondern, wenn sie im ventralen Überlappungsbereich der Gehäusewindung angesiedelt waren, durch die vorbauenden Gehäuseröhre überwachsen wurden. Für Bryozoen, Brachiopoden, Muscheln und Cirripedier war diese Einschließung letal. Wir verdanken der Einmauerung z.B. von *Stramentum*, einem kretazischen Cirripedier, der nach dem Tod normalerweise in seine einzelnen Kalkplatten zerfällt, öfter seine komplette Fossilüberlieferung (Abb. 221). Jedoch hatten die befallenen Ammoniten oft große Mühen, ihr Gehäuse über die Störenfriede bzw. um sie herum planmäßig weiterzubauen. Darüber hinaus mussten sie -abgesehen von der zusätzlichen Gewichtsbelastung- Beeinträchtigungen ihrer Gleichgewichtshaltung und gegebenenfalls vorübergehende Veränderungen ihrer Mündungsorientierung in Kauf nehmen (Keupp 1992b, 1996; Checa et al. 2002). Diese häufigen Fälle zeigen, dass Epökien auf Cephalopoden-Gehäusen in der Regel für beide Partner nachteilig waren. Meischner (1968) prägte deshalb den Begriff „**perniciöse Epökie**“, die einer überwiegend vom Zufall gesteuerten Zwangsehe nahe kommt und für keinen der Betroffenen erstrebenswert ist.



Abb. 217: Ungeregt bzw. nicht mit dem Wachstum des Wirtsgehäuses koordiniert erscheinender *syn-vivo* Aufwuchs eines Serpuliden auf *Quenstedters*, Ober-Callovium von Dubki bei Saratov/Russland (don. V. Karchevsky). Links: Ø 3,9 cm, SHK PA-14466. Rechts: Ø 4,7 cm, SHK PA-20117.



Abb. 218: Die häufig im Unter-Jura wiederkehrende Strategie der *Serpula varicostata* Quenstedt, ihre Röhre nach der lateralen Anselung rasch in die mediane Position weitnabeliger Ammoniten zu orientieren und dann synchron mit dem Gehäusewachstum des Ammoniten weiter zu wachsen, lässt in diesem Fall möglicherweise an eine symbiontische, zumindest aber kommensalistische Beziehung beider Partner denken. *Schlotheimia angulosa* Lange aus dem Hettangium von Holzen am Ith (leg. W. Janzen), Ø 3,4 cm, SHK PA-10587 (aus Keupp 2000b).

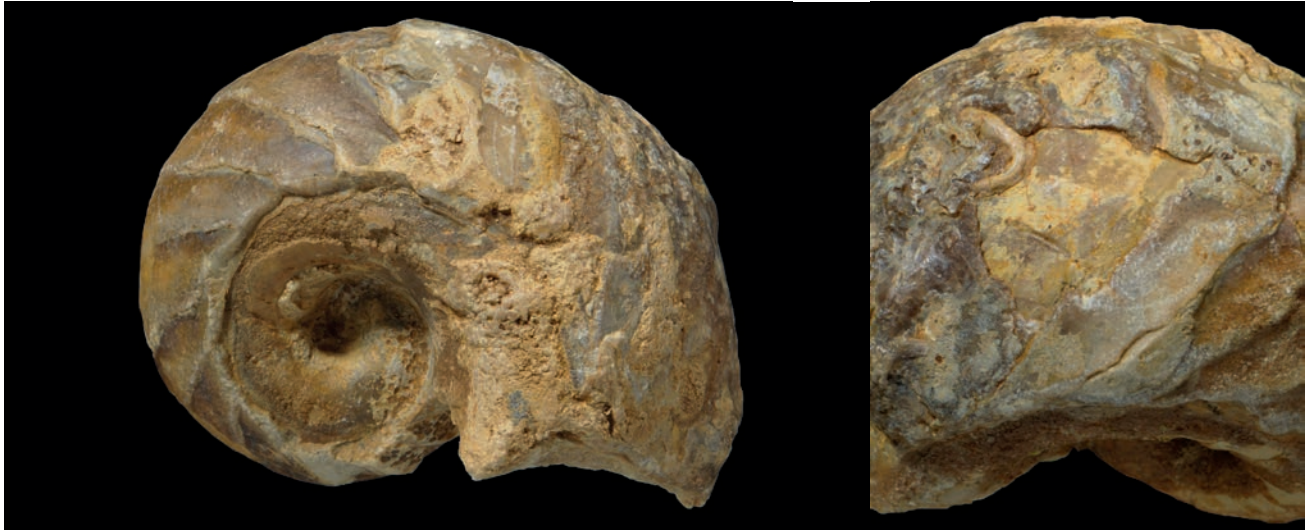


Abb. 219: *Cenoceras* sp. aus dem Bajocium von Evrecy, Normandie, dessen äußere Phragmokonwindung mechanisch so weit entfernt ist, dass der Innenwindung nur noch die Dorsalschale mit den Ansatzleisten der Septen aufliegt (links). Zwischen Innenwindung und Dorsalschale sind der Ventralseite aufsiedelnde *Serpula*-Röhren eingewachsen (rechts). Don.R. Schmode, Ø 6,5 cm, SHK PN-2.



Abb. 220: Links: Zwischen den Gehäusewindungen eingewachsene sessile Muscheln bei *Cenoceras* sp. aus dem Bajocium von Evrecy, Normandie (don. R. Schmode), Ø 5,5 cm, SHK PN-3. Rechts: Die Ansiedlung einer Auster auf dem juvenilen Gehäuse eines *Arctohungarites triformis* (Mojsisovics) aus dem Anisium der Olenek-Mündung/Arktisches Sibirien (leg. A. Dagys) war für beide Partner ohne Vorteil (= „perniciöse Epökie“ sensu Meischner 1968). Für die Muschel war sie tödlich, da sie im Wachstumsfortschritt des Ammoniten-Gehäuses von der Conothek überwachsen wurde, für das Wirtstier zumindest lästig. Ø 3,6 cm, SHK PA-12518 (nach Keupp 2000b).

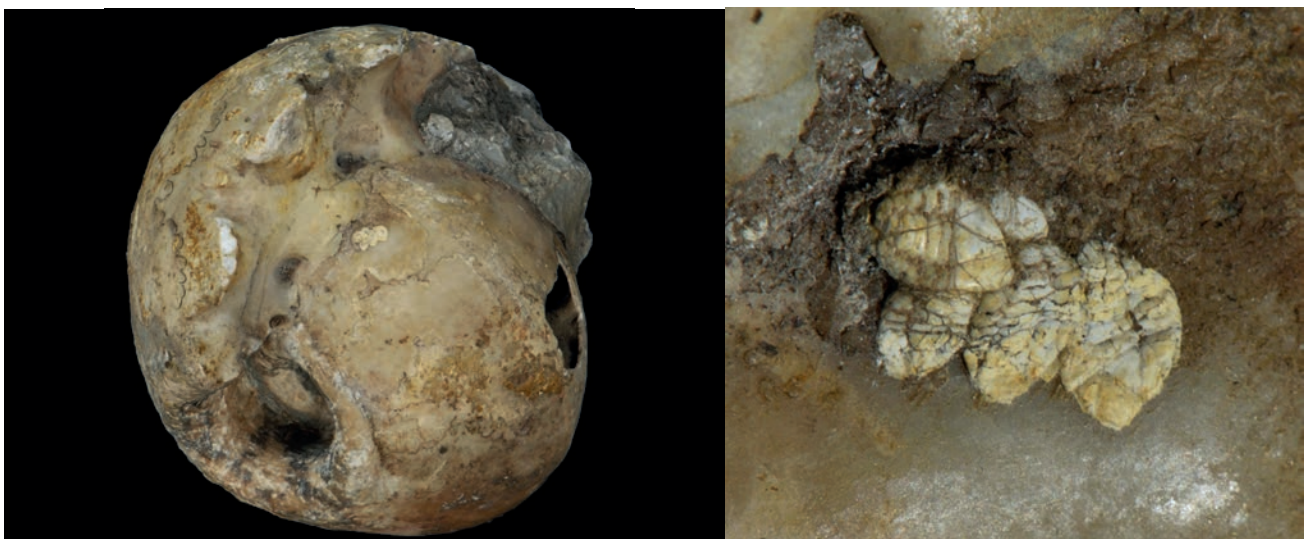


Abb. 221: Perniciöse Epökie einer kleinen Kolonie von *Stramentum pulchellum* (Sowerby) auf *Paravascoceras carteri* Barber aus dem Unter-Turon von D'Ashaka, Nigeria (don. J. Wördemann). Ihre vollständige Erhaltung (Detailfoto rechts, Bildbreite 8 mm) ist durch das letale Überwachsen der Kolonie durch die Conothek des Ammoniten begünstigt worden. Ø des Ammoniten 8 cm, SHK, PA-11702.

Die mehrfach geäußerte Vermutung, dass der Befall von Gehäusen durch Pilze, die beim Anbohren der Schalen die darin enthaltenen organischen Anteile für ihre Ernährung nutzen, zu Lebzeiten der Cephalopoden erfolgte (Schindewolf 1962; Wetzel 1964), erfüllte den Tatbestand eines echten **Parasitismus** zum Nachteil der Cephalopoden. Jedoch gibt es keine schlüssigen Belege für einen solchen *syn vivo*-Befall, da aktive Gegenmaßnahmen seitens der betroffenen Tiere nicht bekannt sind. Vielmehr scheinen die Bohrgeflechte, die in nahezu allen fossilen, noch aragonitisch erhaltenen Schalen nachweisbar sind (vergl. z. B. Dullo 1981), eher ein taphonomisches Phänomen zu sein, das die leeren Gehäuse befallen hat (Abb. 222, 223).

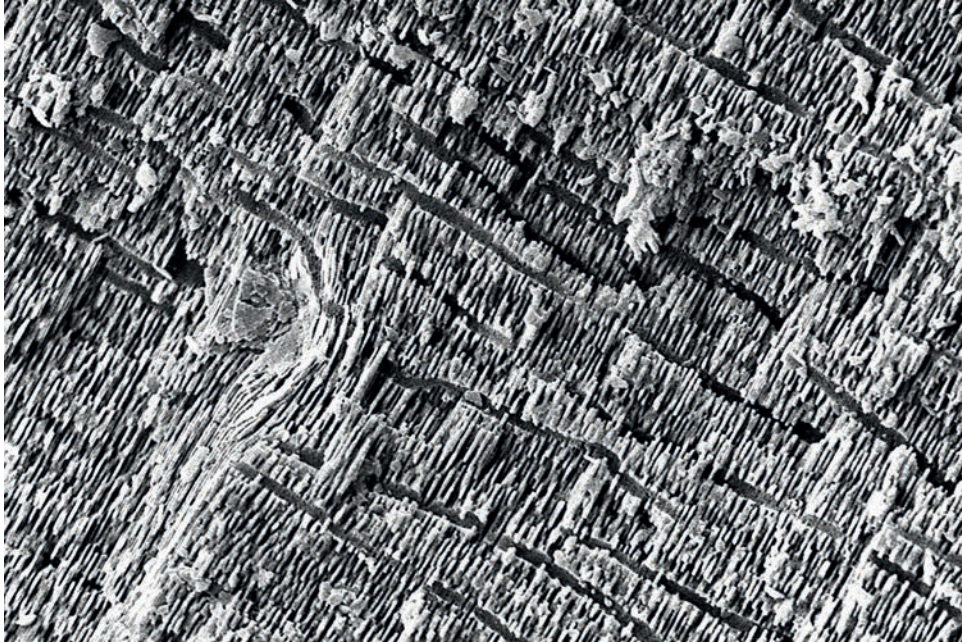


Abb. 222: Querbruch durch die Perlmutterdecke einer *Cadochamousetia surense* (Nikitin) aus dem Callovium von Isad, Nizhny Novgorod, Russland (SHK PA-7030) mit zahlreichen postmortalen Anbohrungen, mutmaßlich von Pilzen. REM-Foto, Bildbreite ca. 55 µm.

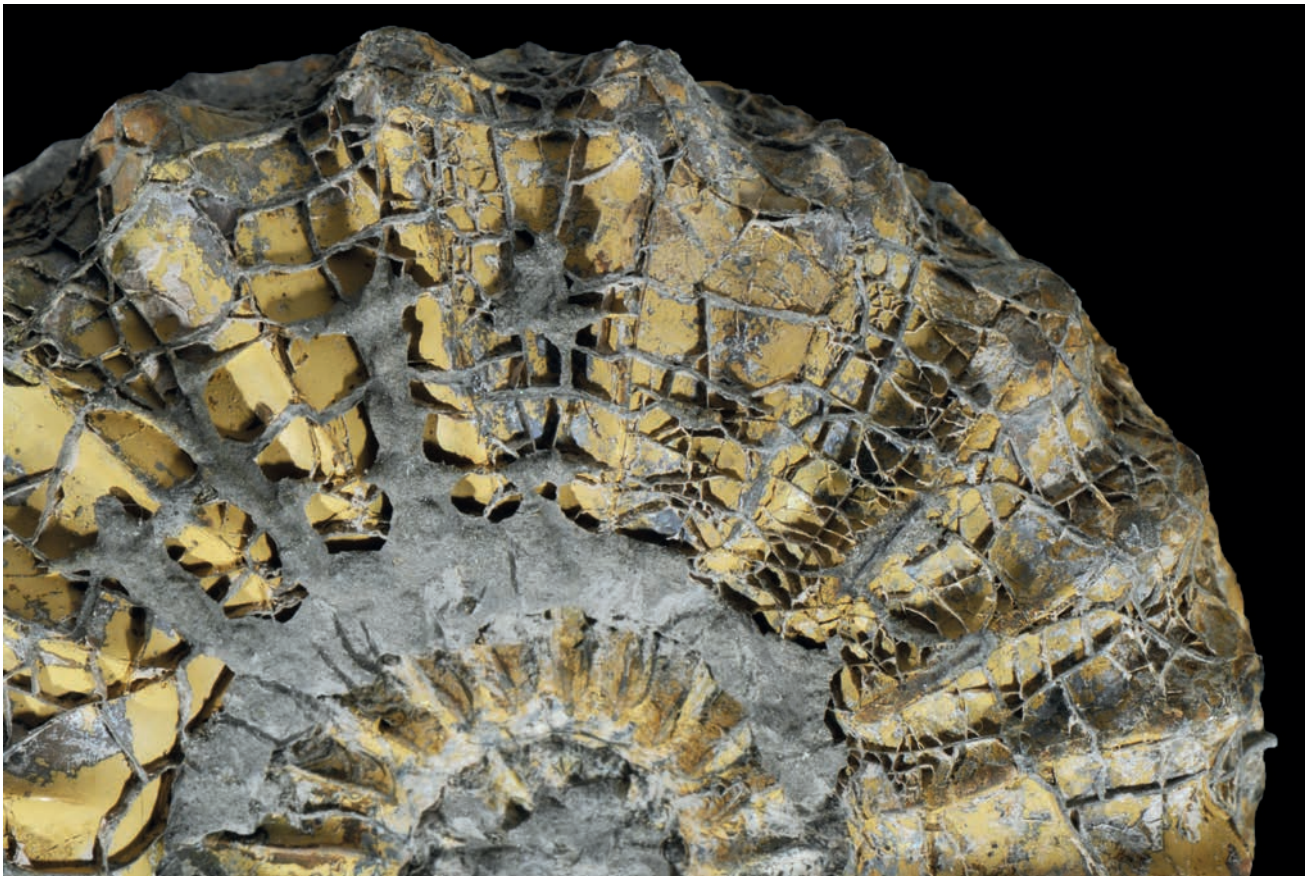


Abb. 223: Steinkern eines *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken (leg. J. Schobert). Die mutmaßlich durch Pilzmycelien verursachten Bohrspur-Systeme in der bereits am Boden liegenden Schale waren durch Pyrit verfüllt und sind beim Weglösen der Aragonitschale durch Verwitterungsvorgänge in ihrer dreidimensionalen Konfiguration freigelegt worden. Ø 5,7 cm, SHK MAn-3774.

**Postmortale Epicolen-Besiedlung** von im Wasser driftenden oder am Boden liegenden Gehäusen und Gehäusefragmenten ist ein häufiges Phänomen (Maeda & Seilcher 1996), das nicht nur auf die Außenseite des Gehäuses beschränkt bleibt, sondern den Mündungsrand und die Wohnkammerinnenseite einschließt. Die dabei beteiligten Organismengruppen unterschieden sich nicht grundsätzlich von den syn-vivo Epizoen, so dass die Zufälligkeit der organismischen Wechselbeziehungen zwischen den meisten Epicolen und den Cephalopoden ersichtlich wird.

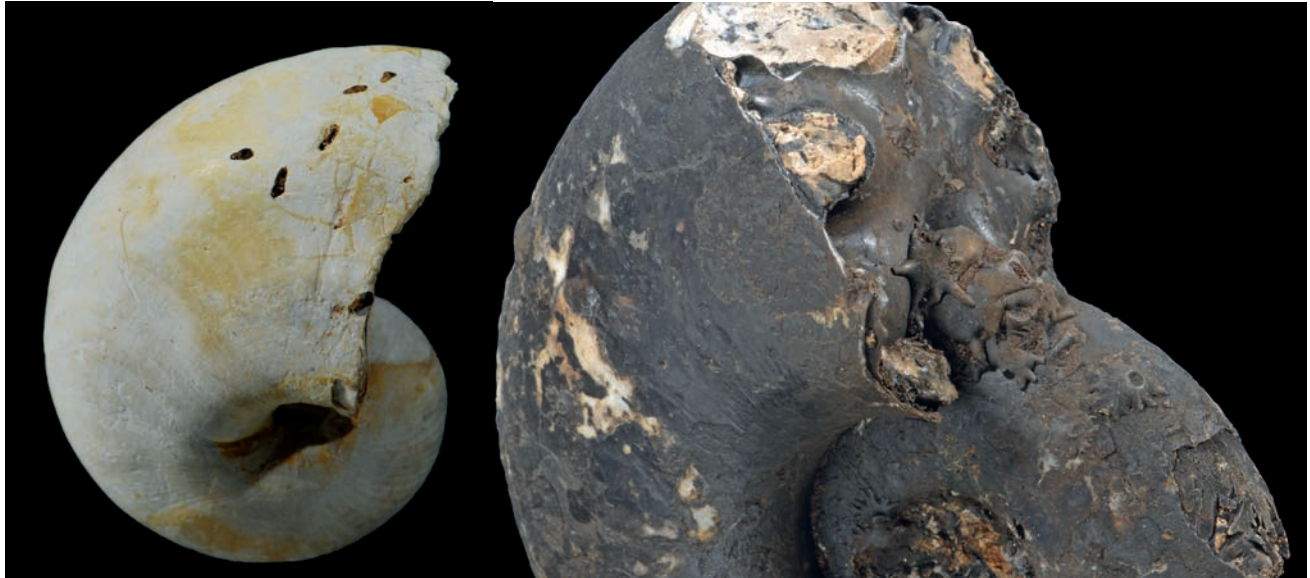


Abb. 224: Links: Charakteristische Bohrspuren im Gehäuse eines *Paracenoceras* aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha/SW-Madagaskar (don. L. Berwald) belegen eine Cirripedier-Besiedlung. Die unterschiedliche Orientierung der Bohrlöcher spricht für einen unregelmäßigen Aufwuchs, bei dem die Entenmuscheln das am Meeresboden liegende Gehäuse als Festsubstratinsel genutzt haben. Ø 2,8 cm, SHK, PN-67. Rechts: Die Position der Wurzelplatten von Crinoiden z.T. auf den Septen belegt, dass das leere, am Boden liegende und bereits zerbrochene Gehäuse von *Rhagophyllites neojurensis* (Quenstedt) besiedelt wurde. Ober-Trias (Norium) vom Bihati bei Baun/SW-Timor (leg. H. Keupp), Ø 11 cm, SHK MAM-1453.

Während die Besiedlung driftender Gehäuse allseitig erfolgen kann (Seilacher 1982, Ganss 1935), sind am Boden liegende Gehäuse bzw. Gehäusefragmente meist nur einseitig, auf der exponierten Oberseite, bewachsen. Hier dienen die Cephalopodengehäuse gerne als Hartsubstrat-Inseln (Kaufmann 1978). Als eindrucksvolles Beispiel einer *post-mortem* Besiedlung eines auf dem Substrat liegenden *Quenstedtoceras*-Gehäuses durch eine (nur) in der Jugend fixosessile *Gryphaea dilatata* Sowerby aus dem Mittel-Jura von Saratov/Russland gibt die Abb. 225 (unten rechts) wieder (Keupp 2004). Die juvenile Muschel hatte durch das Aufwachsen mit der linken Schalenklappe ihr Substrat minutiös abgeformt („Bioimmuration“: Vialov 1961, Voigt 1966). Da die rechte Schalenklappe aber lückenlos auf den Rand des am Untergrund zementiertes Pendants passen muss, um ein dichtes Schließen zu ermöglichen, wurde das Relief des unterlagernden Ammonitengehäuses kontaktfrei, ähnlich einem Storchschnabelsystem, so exakt als Positivrelief von der freien Schalenklappe nachgezeichnet, dass danach eine taxonomische Bestimmung des ehemaligen, selbst nicht erhaltenen Substratammoniten möglich ist. Die Schale wuchs nach Ablösung vom Untergrund und dem freien Aufliegen mit der breiten convexen (rechten) Klappe auf dem Sediment ohne xenomorphe Beeinflussung weiter (vergl. Lewy 1972, 1976).

Besonders in älterer Literatur finden sich immer wieder **Fehldeutungen** scheinbarer Epicolen. Prädestiniert dafür sind insbesondere die **Conellen**, kalzitische Sphärolithsektoren, die in Hohlräumen der Aragonitschale ektocochliater Cephalopoden auftreten können (Erben 1972; Erben & Reid 1971; Hölder 1973a; Erben et al. 1969).

Sie wurden irrtümlich als aufsitzende Napfschnecken (Quenstedt 1881-84; Busse 1976) oder als Seepocken-verwandte Cirripedier „*Pyramidobalanites*“ (Maubeuge 1949b) angesehen.



Abb. 225: Xenomorphie epitaktisch aufsiedelnder Muscheln, die das Relief ihres Substrates in die freie Schalenklappe storchschnabelartig übertragen. Oben: *Cenoceras* sp. aus dem Unter-Pliensbachium von Fresnes-le-Puceux, Normandie (don. R. Schmode), Ø des Nautiliden 6 cm, Länge der Auster 2,8 cm, SHK PN-1. Mitte: Zwei Exemplare von *Plicatula spinosa* (Sowerby) deren linke Klappe auf einem *Pleuroceras*-Fragment aufwuchs und ihr Substrat in der freien rechten Schale deutlich gespiegelt hat. Länge 13 mm, Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken (leg. J. Schobert). Unten links: *Plicatula* sp. auf einer *Parkinsonia parkinsoni* (Sowerby) des Ober-Bajocium von Sengenthal (leg. H. Lehmann), 3 cm, SHK MAn-4158. Unten rechts: Die juvenile *Gryphaea dilatata* aus dem Callovium von Saratov an der Wolga/Russland hat das auf dem Sediment liegende Gehäuse eines kleinen *Quenstedtoceras*, das ihr als Hartgrundinsel diente, perfekt in der freien Schale nachgeformt. Bildbreite 6 cm, SHK (aus Keupp 2004).

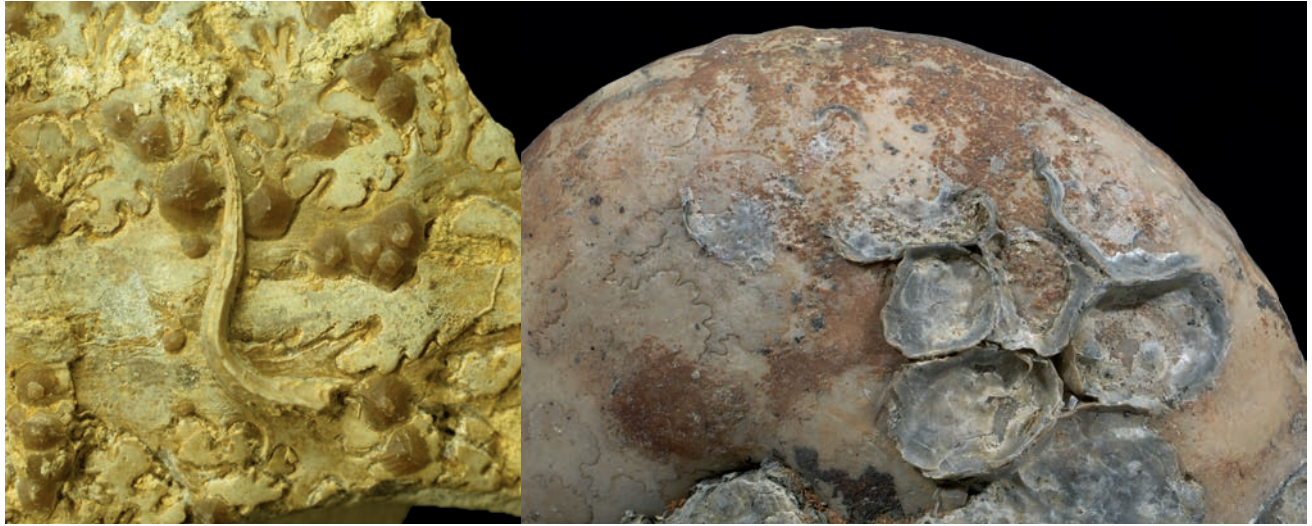


Abb. 226: Conellen sind als primär kalzitische Schalelemente selektiv erhalten, während das aragonitische Schalenmaterial diagenetisch weggelöst wurde. Dadurch bleiben sie wie kalzitische Epicolen auf den Steinkernen erhalten. Links: *Liparoceras*-Steinkern mit Conellen und einer *Serpula* aus dem Unter-Pliensbachium von Burghann, S Nürnberg, Bildbreite 3 cm, SHK, MAn-1158 (aus Keupp 2000b). Rechts: Baryt-Steinkern von *Thomasites gongilensis* (Woods) aus dem Unter-Turon von d'Ashaka, Nigeria (don. J. Wördemann), mit einseitiger Austern-Epikolie und einem dünnen „Teppich“ brauner Conellen. Bildbreite 10 cm, SHK MAO-237.

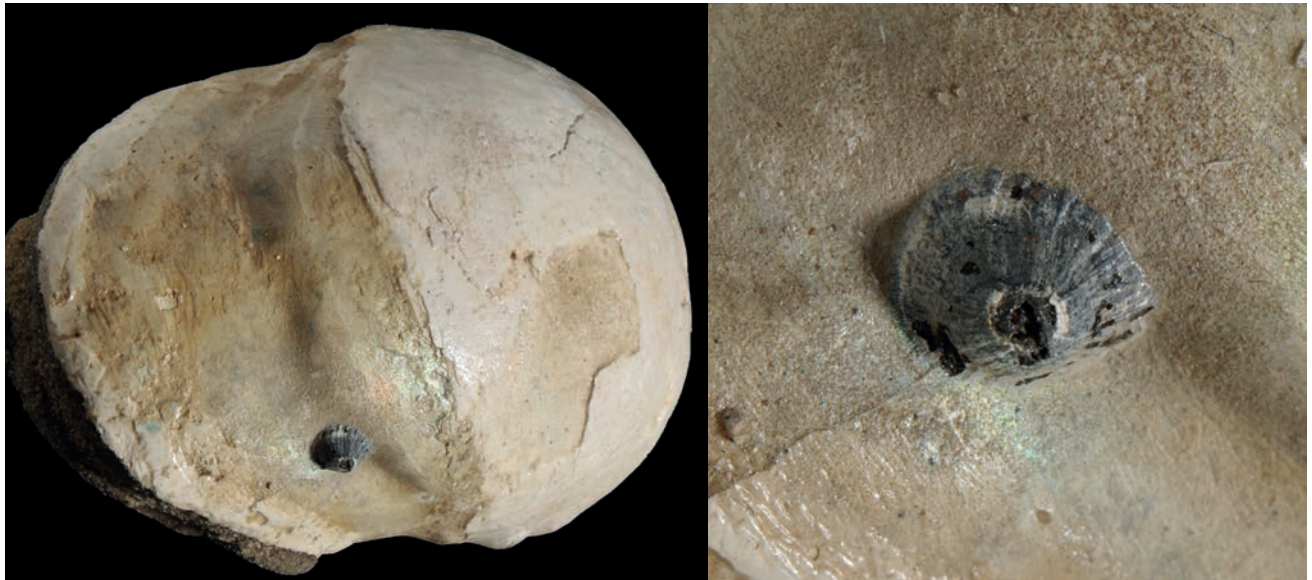


Abb. 227: Eine einzelne, mit 6 mm Durchmesser ungewöhnlich große Conelle auf der Mündungseinengung eines *Cadoceras elatmae* (Nikitin) aus dem Callovium von der Unzha, Russland (leg. A. Stupachenko) verleitet leicht zu einer möglichen Verwechslung mit Seepocken-ähnlichen Epicolen. SHK MAn-3990.

Die qualitative, **taxonomische Zusammensetzung** der *syn vivo*-Epöken auf Cephalopodengehäusen wird inter- und intraspezifisch in starkem Maße vom jeweiligen Lebensraum der Wirtstiere gesteuert, da er für die potentielle Verfügbarkeit der Larven bestimmter sessiler Organismengruppen verantwortlich ist. So können Landman et al. (1987) deutlich machen, dass Individuen des rezenten *Nautilus pompilius*, die im tieferen Becken und äußeren Riffhang leben, u.a. mit Bryozoen besiedelt sind, während Individuen des flacheren Küsten- bzw. Vorriffbereiches frei von Bryozoen sind, dafür aber in stärkerem Umfang mit Cirripediern besiedelt werden. Serpuliden treten in beiden Habitaten auf. Entsprechend des bevorzugten tieferen Lebensraumes der modernen Nautiliden spielen sessile Muscheln, die bei den überwiegend in die epikontinentalen Schelfmeere eingemischten Ammonoideen häufig sind, keine Rolle. Die Tabelle 8 gibt eine zusammengefasste Gegenüberstellung der Epöken-Erfassung auf Gehäusen von drei Arten lebender Nautiliden nach Landman et al. (1987: S. 167) wieder.

Für das **quantitative Ausmaß** der möglichen Trittbrettfahrer müssen neben dem Lebensraum auch physiologische Mechanismen der Wirte in Betracht gezogen werden. Dies sind zum einen gezielte Abwehrmechanismen, zum anderen spezifische Toleranzgrenzen der Belastbarkeit sowohl hinsichtlich Gewicht, als auch der Beeinflussung des Strömungswiderstandes. Betrachten wir zunächst nur die Daten der jeweiligen Anteile verschiedener Organismengruppen an der inkrustierten

Gehäuseoberfläche der rezenten Nautiliden-Arten untereinander (nach Landman et al 1987: S. 168), so fallen zwei Fakten auf:

1) nur in Ausnahmefällen tritt eine Besiedlung der Gehäuseoberfläche von mehr als 3 % (maximal 16 %) auf (vgl. auch Zann 1985). Rechnet man diese Epizoenmenge in (Trocken-) Gewicht an Land um, ergibt sich ein Betrag von weniger als 1 % des Gehäusegewichtes. Die Epizoenmenge in dieser Größenordnung scheint also eine offensichtliche Toleranzgrenze darzustellen.

2) die räumliche Verteilung der Epizoen (Tab. 9) betrifft bei den beiden engnabeligen Vertretern (*N. pompilius* und *N. belauensis*) das ganze Gehäuse, und nur etwa die Hälfte der genutzten Fläche entfallen auf die Nabelregionen, während bei dem weitnabeligen *A. scrobiculatus* 93 % der Epöken die Nabelregion besiedeln. Ursache für das spezifische Verteilungsmuster kann in einer artspezifischen Schutzstrategie gesehen werden: *A. scrobiculatus* stößt nämlich im Gegensatz zu den beiden anderen Arten sein kräftiges Periostrakum auch im adulten Zustand auf den ventralen Gehäuspartien nicht ab. Es wirkt offensichtlich hemmend auf die Ansiedlung von Larven (Landman et al. 1987).

Taxon	Lebensraum	Bevorzugte Epizoen-Assoziation (ohne Foraminiferen)	% inkrustierter Gehäuse
<i>Nautilus pompilius</i>	Oberer Rifffhang + Flußdelta	Cirripedier Serpuliden	10-22 %
<i>Nautilus pompilius</i>	Tiefer Vorriffhang + Becken	Serpuliden Cirripedier Bryozoen	63 %
<i>Nautilus belauensis</i>	Tiefer Vorriffhang	Serpuliden Bryozoen Cirripedier	68 %
<i>Allonautilus scrobiculatus</i>	Tiefer Vorriffhang	Serpuliden Scyphozoen Cirripedier	92 %

Tabelle 8: Epöken auf rezenten Nautiliden-Gehäusen (nach Landman et al. 1987).

Taxon	Flächenanteil der Epöken	Inkrustierte Gehäusefläche (durchschnittlich)	Inkrustierte Gehäusefläche (maximal)	Anteil der Nabelregion an inkrustierter Gehäusefläche
<i>N. pompilius</i>	Serpuliden 50 % Foraminiferen 36 % Cirripedier 14 %	0,5 %	2,2 %	59 %
<i>N. belauensis</i>	Bryozoen 56 % Serpuliden 31 % Foraminiferen 12 % Sonstiges 1 %	2,6 %	16 %	47 %
<i>A. scrobiculatus</i>	Polychaeten 79 % Foraminiferen 12 % Scyphozoen 4 % Bryozoen 2 % Sonstiges 3 %	0,9 %	2,9 %	93 %

Tab. 9: Quantitative Verteilung von Epöken bei rezenten Nautiliden (nach Landman et al. 1987).

Bei dem Vergleich des Epökie-Verhaltens der rezenten Nautiliden mit fossilen Vertretern wird ersichtlich, dass die vornehmlich paläozoischen Formen mit orthoconen Gehäusen oft eine sehr viel flächendeckendere Besiedlung zuließen (Baird et al. 1989; Davis & Mapes 1996), als die klassisch planspiralen Formen des Meso- und Känozoikums. Landman et al. (1987) zeigen, dass beispielsweise das oberkretazische *Eutrephoceras dekayi* aus dem Pierre Shale in ähnlicher Weise wie die modernen Vertreter mit Bryozoen und Serpuliden besiedelt war.

Bei den Ammonoideen scheint die Anzahl der gesichert zu Lebzeiten besiedelten Gehäuse im Normalfall, auch wenn nur wenige zuverlässige statistische Auswertungen vorliegen, deutlich geringer als bei den modernen Nautiliden gewesen zu sein (Tab. 10).

Taxon	Stratigraphie/Fundort	Individuen	Epökiefälle	%-Anteil
Fauna Crittenden Springs <sup>1</sup>	Skyth/Nevada	$\Sigma = 3601$	4	0,11 %
<i>Dinoceras</i>		911	-	-
<i>Wyomingites</i>		255	-	-
<i>Prospingites</i>		301	-	-
<i>Parannites</i>		226	-	-
<i>Owenites</i>		648	3	0,46 %
<i>Juvenites</i>		403	1	0,25 %
<i>Meekoceras</i>		434	-	-
<i>Arctoceras</i>		135	-	-
<i>Preflorianites</i>		288	-	-
<i>Boreoceras lenaense</i>	Skyth/Akt. Sibirien	582	9	1,55 %
<i>Arctohungarites</i> div.sp.	Anis/Arkt. Sibirien	2177	2	0,09 %
<i>Eugassiceras resupianatum</i> <sup>6</sup>	Sinemurium/Ringelheim	1700	2	0,12 %
<i>Pleuroceras spinatum</i> <sup>2</sup>	Pliensbachium/Unterstürmig, Oberfranken	ca. 80 000	19	0,02 %
<i>Dactylioceras athleticum</i> <sup>3</sup>	Toarcium/Schlaifhausen	5876	1	< 0,02 %
<i>Hildoceras bifrons + semipolium</i>	Toarcium/S-Frankreich	1909	1	0,05 %
<i>Pleydellia</i> div.sp.	Toarcium/Mistelgau	3220	5	0,15 %
<i>Dumortieria</i> sp.	Toarcium/Neumarkt	2520	2	0,08 %
Fauna von Villers-s-Mer <sup>4</sup> :	Callovium/Normandie	$\Sigma = 9103$	2	0,02 %
<i>Quenstedtoceras</i>		4905	1	0,02 %
<i>Kosmoceras</i>		965	-	-
<i>Hectioceras</i>		1899	-	-
<i>Grossouvria</i>		948	-	-
<i>Distichoceras</i>		174	-	-
<i>Peltoceras</i>		73	-	-
Aspidoceratiden		139	1	0,7 %
Perisphinctidae div.sp.	Oxford/Madagaskar	ca. 28 000	19	0,07 %
<i>Pavlovia + Strajevskya</i> <sup>5</sup>	Tithon/W-Sibirien	2140	27	1,26 %
<i>Desmoceras latidorsatum</i>	Alb/NW-Madagaskar	> 5000	1	< 0,02 %
<i>Cleoniceras</i> sp.	Alb/NW-Madagaskar	ca. 4400	2	0,045 %
Vascoceratidae div.sp.	Turon/Ashaka, Nigeria	1280	1	0,08 %

Tab. 10: Der Anteil von durch Epöken besiedelten Ammonoideen-Gehäusen bei unterschiedlichen Populationen war offensichtlich deutlich geringer als beim modernen *Nautilus*. <sup>1</sup>Mat. R.Mapes, J.Jenks + W.Weitschat; <sup>2</sup>aus Keupp 1992b; <sup>3</sup>aus Keupp 1997b; <sup>4</sup>aus Keupp & Ilg 1992, 1994; <sup>5</sup>aus Keupp 1996; <sup>6</sup>aus Merkt 1966).

Die Daten liefern selbst für solche Vorkommen, wie z.B die Pavloviolen aus dem Tithon am Rand des russischen Polarurals (SW Salekhard), die für ihre besonders auffällige Epökie-Häufigkeit in die Literatur eingegangen sind (Keupp 1996, Checa et al. 2002), gegenüber den modernen Nautiliden eine verschwindend geringe Epökie-Rate. Eine offensichtliche Ausnahme stellt der Brunner Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium) in E-Bayern dar, bei dem in einzelnen Schichten mehr als 40 % aller Ammoniten Epöken aufweisen (Tab. 11, vergl. Keupp et al. 1999, 2012).

Wir müssen daher davon ausgehen, dass das Gros der Ammonoideen sehr viel effektivere Schutzstrategien entwickelt hatte als die heutigen Nautiliden. Neben der nicht mehr nachweisbaren Möglichkeit einer chemotaktischen Abwehr diskutieren Landman et al. (1987) für die Scaphiten des Pierre Shale, die im Gegensatz zu den Nautiliden (*Eutrephoceras*) derselben Schichten praktisch keine Epökien aufweisen, auch einen möglicherweise permanenten Schutz der Schale durch ein zeitlebens aufliegendes Periostrakum. Auch eine effektive Abwehr von Epöken mit Hilfe der Tentakel wäre allein aufgrund der offensichtlich gezielteren Beweglichkeit der Ammoniten im Gehäuse denkbar, auch wenn wir über die Konfiguration der Fangarme selbst bei Ammoniten keine Kenntnis haben.

Bei dem gelegentlichen Versagen der Abwehrmechanismen einzelner Individuen oder auch einzelner Populationen konnten aber die besiedelten Ammoniten gegenüber den modernen Nautiliden deutlich

höhere Belastungen tolerieren. Dies wird zum einen aus dem fast die gesamte Gehäuseoberfläche (> 80 %) bedeckenden Teppich aus gesichert zu Lebzeiten erfolgtem Aufwuchs von Cirripediern und Austern deutlich, die beispielsweise ein *Physodoceras* aus dem Ober-Jura Plattenkalk von Brunn toleriert hat (vergl. z.B.: Keupp et al. 1999: Taf. 3/1). Trotz dieser Belastung lebte der Ammonit ohne Bodenkontakt in Schwebelage, weil sonst die büschelartig auf der ventralen Gehäuse-Unterseite hängenden Cirripedier kaum hätten überleben können. Zum anderen konnten beispielsweise die genannten Pavlovien mit epizoischen Austern auskommen, die ähnliche Dimensionen erreichten wie ihre Wirtstiere selbst. Ein hydrostatischer Ausgleich solcher Zusatzgewichte war nur möglich, da die Ammoniten gegenüber dem modernen *Nautilus* etwa das vier- bis fünffache an jonglierfähiger Flüssigkeit in den Gehäusekammern zur Verfügung hatten (Heptonstall 1970, Kröger 2000, Keupp 2000b). Spekulationen, dass manche Ceratiten mit einer vergleichsweise geringen Anzahl aufsiedelnder Placunopsiden aufgrund des zusätzlichen Gewichtes auf Grund gelaufen seien (Hagdorn & Simon 1985: S.49; Knoch, 1989), fehlt daher die Evidenz.

Die Besiedlungsintensität und das taxonomische Spektrum der Epöken sind in erster Linie vom jeweiligen Lebensraum der Wirtstiere abhängig. Scheinbar art- oder gattungsspezifische Präferenzen für Epizoen aufwuchs einzelner Taxa einer Thanatozönose, spiegeln lediglich lokale Verbreitungsmuster dieser Arten wider und können keinesfalls verallgemeinert werden.

Drei Beispiele von jurassischen Ammonoideen, die jeweils eine regional größere und weitgehend faziesunabhängige Verbreitung haben, sollen das verdeutlichen:

1. *Quenstedtoceras* ist eine typisch boreale Gattung der Stephanocerataceen und im oberen Callovium vom Kaukasus bis Spitzbergen sowie in ganz Europa verbreitet. Wir finden sie in Sedimenten des offenen Beckens ebenso wie in küstennahen Ablagerungsräumen. Unter knapp 5000 gut erhaltenen Pyritsterinkernen aus der Beckenentwicklung der Normandieküste (Mat. A.Ilg, Düsseldorf) konnte ein einziger Epökie-Nachweis geführt werden, dagegen ist die Besiedlung der Gehäuse oft mit einem ganzen Konsortium von Epizoen (Serpuliden und Muscheln) ein häufiges Phänomen der flachmarinen Ablagerungen von Dubki bei Saratov an der Wolga. Der Sedimentationstrog von Uljanowsk-Saratov wird erst mit dem globalen Meeresspiegelanstieg im Callovium von der von Süden auf die Russische Plattform vorstoßenden Meerestransgression erfasst. Leider liegen keine verlässlichen Daten über die Epökierate der Quenstedtoceraten von Saratov vor, doch verfügt der Autor derzeit allein über 115 eindeutige Individuen mit syn vivo Epizoen von dieser Lokalität (vergl. auch Larson 2007).
2. *Physodoceras* ist ein Vertreter der Aspidoceratinen, der im Ober-Jura eine pantethische Verbreitung vom Himalaja bis Mexico und von Europa bis Madagaskar aufweist. Er ist auch ein typischer Ammonit der süddeutschen Plattenkalke, wo er gerne zusammen mit seinem kräftig verkalkten Unterkiefer (*Laevaptychus*) und den schmalen, unverkalkten Oberkiefer gefunden wird (Schweigert & Dietl 1999, Keupp, 2007a). Im östlichen Randgebiet der Plattenkalkvorkommen von Brunn bei Regensburg, einer zur Ablagerungszeit wohl nur wenige Meter tiefen Lagune nahe dem damaligen Festland der Böhmisches Masse, dominiert in einzelnen Lagen *Physodoceras* die Ammonitenfauna (Röper et al. 1996). Von insgesamt 272 flach gedrückten Gehäusen, die bei Flächengrabungen unter Leitung von Frau M.Rothgaenger und Herrn Dr.M.Röper aus zwei Schichtpaketen geborgen wurden, sind 115 (= 42,3 %) mit Austern (*Liostraea*, *Exogyra*) und vor allem den überwiegend in Küstennähe lebenden Cirripediern *Pollicipes* bewachsen (Tab. 11; Keupp et al. 1999).

	Erfasste Zahl <i>Physodoceras</i>	Mit Epizoen (Anzahl/%)			
		Cirripedier	Muscheln	Cirripedier + Muscheln	total
Schicht 6	65	21 = 32,3 %	3 = 4,6 %	2 = 3,1 %	26 = 40 %
Schicht 1	272	49 = 18 %	58 = 21,3 %	8 = 2,9 %	115 = 42,3 %

Tab. 11: Quantitative Erfassung von *Physodoceras* aus zwei Schichten des Ober-Kimmeridgiums des Plattenkalkprofils von Brunn in Ostbayern (vergl. Keupp et al. 1999). Daten aus dem unveröffentlichten Grabungsprotokoll von Monika Rothgaenger.

Die taphonomischen Fakten, Erhaltung mit den Aptychen und teilweise mit Nierensteinen in der Wohnkammer (s.o.), sowie die einheitliche Orientierung der Epöken gegen die Strömung belegen zweifelsfrei die dichte Besiedlung der Gehäuse zu Lebzeiten der Ammoniten. Dagegen sind die in diesen Lagen selteneren Gehäuse der spaltrippigen Perisphinctiden, die dort meistens ohne Aptychen überliefert sind, nur mit juvenilen Cirripediern ohne eine erkennbare Vorzugsorientierung besiedelt. Ihr Aufwuchs entspricht den weitgehend ungeordneten Clustern moderner Lepadiden, die auf treibenden *Spirula*-Gehäusen aufsiedeln (Donavan 1989; Keupp et al.1999) und belegt, dass diese Perisphinctiden-Gehäuse als leere Schalen in die Brunner Plattenkalkwanne eingedrifft wurden. Entfernen wir uns von der damaligen Küste nach Westen in die offenen und landferneren Anteile des Plattenkalkgebietes nach Eichstätt, Solnhofen und schließlich Nusplingen, finden wir zwar weiterhin häufig Physodocerasen mit ihren Aptychen, jedoch ohne den Epizoenbewuchs. Nachweise von entsprechenden Cirripedier-Epökien sind in diesen Gebieten an den Fingern einer Hand abzählbar. Auch in diesem Beispiel bestimmt der küstennahe Lebensraum der Ammoniten-Population die lokale Anfälligkeit für Epizoen.



Abb. 228: Ammoniten von küstennahen Ablagerungsräumen wurden im Jura bevorzugt mit Epöken besiedelt, während dieselben Taxa in zeitgleichen küstenferneren Ablagerungen nur sehr selten *syn vivo* bewachsen wurden. Zwei Beispiele küstennaher Vorkommen. Links: *Quenstedtoceras* sp. mit zwei durch die äußere Windung überwachsenen Austern aus dem Ober-Callovium von Dubki bei Saratov, Russland (don. V. Karchevsky), Ø 4 cm, SHK PA-14444. Rechts: Dichte Mischbesiedlung eines *Physodoceras* sp. aus dem Ober-Kimmeridgium der landnahen Plattenkalkwanne von Brunn (Ostbayern) durch Serpuliden, Austern (*Liostraea*) und Cirripedier (*Pollicipes*), don. M. Rothgaenger, Ø 6 cm, SHK PA-32392.

3. Die Perisphinctiden stellten im Oberjura weltweit die dominante Ammonitengruppe der flachen Schelfmeere. Die Gegenüberstellung von zwei „Populationen“ demonstriert erneut die Abhängigkeit der Epizoen-Besiedlung vom jeweiligen Lebensraum. Die quantitative Durchsicht von ca. 28 000 Perisphinctiden (*Kranaosphinctes*, *Dichotomosphinctes*, *Pachyplanulites* u.a.) aus dem Oxfordium des südlichen Morondava-Beckens in SW-Madagaskar (Material L. Berwald, Selent) hat insgesamt 19 Epökie-Fälle (Serpuliden, Muscheln) erbracht, das entspricht einer Rate von etwa 0,07 %. Dagegen fanden sich bei 2140 Pavloviern (*Pavlovia*, *Strajevskya*) aus dem Tithon des östlichen Polarurals, SW Salekhard (Mat. J. Wördemann, Hamburg, vergl. Keupp 1996) insgesamt 27 Fälle mit Austern- und *Serpula*-Epökie. Das entspricht gegenüber den Oxford-Perisphinctiden einer fast 20-fach erhöhten Epökierate (1,26 %). Aufgrund des dort relativ häufigen Auftretens von Epizoen hat bereits Ilovaisky (1917) im Zusammenhang mit der klassischen taxonomischen Beschreibung der Ammonitenfauna epizoenbedingte Wachstumsanomalien abgebildet. Die Charakterisierung des jeweiligen Lebens- und Ablagerungsraumes gibt eine mögliche Erklärung: Die im oberen Lias einsetzende Öffnung des Indischen Ozeans führt im Zuge eines Riftsystems, das die Ablösung Madagaskars vom großen Gondwanakontinent eingeleitet hat,

zur großflächigen marinen Überflutung des Morondava-Beckens. Während sich im Mittleren Dogger eine küstennahe und differenzierte Karbonatplattform mit landwärtigen Lagunen etablierte, führt der globale Meeresspiegelanstieg im Callovium zur Entwicklung einer offenen, küstenfernen Schelfsituation in der unter teilweise kondensierten Sedimentationsbedingungen die ammonitenreichen Fe-Oolithe zur Ablagerung kamen (Geiger 2004). Der Außenschelfsituation entspricht auch der hohe Anteil an der Ammonitenvergesellschaftung von Phylloceraten und Lytoceraten. Dagegen lassen sich die glaukonitischen Sande der mittleren Wolga-Stufe am Rande des Polarurals als gut durchlüftete Flachmeersedimente charakterisieren, deren Ablagerung am Ostrand des subpolaren Urals erfolgte, von wo aus sich ein ausgedehntes Epikontinentalmeer über die östlich anschließende Sibirische Plattform erstreckte (Krymholts et al. 1982). Der Randfazies entspricht eine monotone Ammoniten-Assoziation (nur Perisphinctiden) und eine flachmarine Bergleitfauna (z.B. die Muschel *Buchia*).

Bei der vergleichenden Analyse der seltenen Epökiefälle innerhalb einer sehr diversen Thannatozönose aus der Untertrias von Nevada (Crittenden Springs, siehe Tabelle 10, Abb. 229) zeigt *Owenites koeneni* (Hyatt & Smith) mit etwa 0,5 % gegenüber den übrigen Taxa eine deutlich erhöhte Epökierate. Möglicherweise spiegelt sich für diese longidome Art, deren Wohnkammer um 360° lang ist, eine Präferenz für eine Lebensweise im bewegteren Flachwasser wider.



Abb. 229: Innerhalb der Ammonoideen-Vergesellschaftung des Ober-Skythiums von Crittenden Springs, Nevada (leg. R. Mapes) zeigen die Vertreter von *Owenites koeneni* (Hyatt & Smith) eine erhöhte Anfälligkeit für Epöken. Ø 2,9 cm, SHK PA-10843.

Die lebensraumabhängige Verbreitung wird insbesondere bei den photoautotrophen Aufsiedlern, den Thallophyten, deutlich. Sie sind nur auf solche Gehäuse beschränkt, die sich überwiegend in der photischen Flachwasserzone aufhalten. Die Photische Zone repräsentiert dabei keine einheitliche Tiefenlage, sondern wird zum einen durch die regional wirksamen physikalischen Parameter Einstrahlwinkel der Sonne und Klarheit des Wassers gesteuert, zum anderen durch die unterschiedliche Eindringtiefe der einzelnen Spektralfarben des Lichtes. Die verschiedenen photoautotropen Organismengruppen nutzen unterschiedliche Energieniveaus des sichtbaren Lichtes. So können z. B. Rotalgen, die bevorzugt mit dem kurzwelligen blauen und violetten Lichtspektrum Photosynthese betreiben, sehr viel tiefer in die Wassersäule vordringen (im optimalen Fall mehr als 200 m), als etwa Cyanobakterien, die ihre Photosynthese im wesentlichen auf dem langwelligen Rotlicht basieren und deshalb kaum unterhalb von 30 m zu finden sind. In der freien Wildbahn treten bei den rezenten Nautiliden Epiphyten kaum

in Erscheinung, da sie sich tagsüber meist in größeren Tiefen aufhalten, während sie bei Tieren, die im Aquarium gehalten werden, oft eine grünliche Färbung des Gehäuses hervorrufen. Der Nachweis von *syn vivo*-Bewuchs mit Algen kann bei bestimmten Ammonoideen-Taxa indirekt über die Aktivität weidender Napfschnecken geführt werden. Sie hinterlassen auf den Gehäusen von Pachydisciden der Oberkreide bis zu 2 cm große subzirkulare Vertiefungen, die auch als Löcher die Schale vollständig durchteufen können (Kase et al. 1994). Dass die Abweidung des Gehäuses in diesen Fällen zu Lebzeiten der Ammoniten erfolgte, wird an den teilweise von Innen wieder regenerierten Öffnungen erkennbar. Andererseits befanden Napfschnecken auch leere Gehäuse, wie Seilacher (1998) und Keupp & Richter (2010) bei Oberkreide- und Oberjura-Ammoniten zeigen konnten.

### Pathologische Phänomene des Epökie-Syndroms

*Syn vivo*-Epökien lösen dann pathologische Phänomene aus, wenn Reaktionen auf die Epökie im Gehäusebau erfolgen. Wir können bei den bisher beobachteten Reaktionen vier Kategorien unterscheiden:

1. Einfache Schalenregeneration nach Attacken endolithischer Bohrer. Eng lokalisierte Schalenöffnungen, die z.B. durch die Abweidung durch Napfschnecken entstehen können (Kase et al. 1984, Maeda & Seilacher 1996) werden analog einer traumatischen Gehäuseverletzung je nach Lage am Gehäuse durch den Mundsaum bzw. die Manteloberfläche hinter dem Peristom mit einer regenerativen Schalenbildung unterfangen und plombiert. Ihr Auftreten ist unabhängig vom ontogenetischen Alter des befallenen Cephalopoden, während die beiden folgenden Symptome an den Epizoenaufwuchs präadulten Gehäuse gebunden sind.

2. Das Überwachsen eines ventral bis ventrolateral aufsiedelnden Epöken durch die nachfolgende Gehäusewindung führt zu charakteristisch „geknickten Windungen“ (Hölder 1970; Abb. 229-231), wenn der Störenfried ein eng lokalisiertes Areal einnimmt, zu scheinbar gyroconen Gehäusen, wenn der Epöke parallel zum Spiralwachstum des Cephalopodengehäuses auf der Außenseite mitwächst, wie wir es am Beispiel des Röhrenwurmes *Serpula raricostata* Quenstedt bereits geschildert haben. **Windungsknicke** sind ein schon vielfach beschriebenes Phänomen (Philippi 1897, Ilovaisky 1917; Sornay 1955, Hölder 1970; Keupp 1984/85, 1992b, 1996, 1997b, 2000b; Klug & Korn 2002; Checa et al. 2002).

Ammoniten mit anomalen Windungsknicke, deren auslösende Epöken nicht sichtbar bzw. durch fossildiagenetische Karbonatlösung nicht überliefert waren, führten noch bis in die jüngste Vergangenheit aufgrund der morphologischen Ähnlichkeit mit Arten, deren Wohnkammer planmäßig hakenförmig angelegt wird (z.B. Scaphitiden der Oberkreide), zu taxonomischen und paläoökologischen Fehlinterpretationen. So wurden beispielsweise Craspediten aus dem Ober-Tithon Russlands als eigenständige „scaphitoide“ Arten eingeführt und ihre „heteromorphe“ Gehäuseform mit einer planktophagen Einnischung der neuen Arten erläutert (Mitta et al. 1999). Die dort durch das pathologische Phänomen definierten Arten *Craspedites ermilovi* und *Kachpurites sautenkovi* sind somit obsolet (vergl. Abb. 8 rechts).

Ammoniten-Steinkerne, deren zwischen die Windungen des Gehäuses eingeschlossene, parallel zur Gehäusespirale mit gewachsenen Serpuliden im Zuge der diagenetischen Karbonatlösung verlorengegangen sind, ähneln Heteromorphen, deren Gehäusewindungen einander primär nicht berühren. Solche Beispiele **scheinbar gyroconer Gehäuse** sind mehrfach publiziert (Quenstedt 1858, 1886/87; Hyatt 1889; Vadász 1908; Lange 1932; Schindewolf 1934; Tasnadi-Kubacska 1962; Keupp 1992b, Keupp & Schweigert 2009, Wannemacher 2010, Frerichs 2011). Auch für solche Fälle haben sich Fehldeutungen in die Literatur eingeschlichen. So führt Vadász (1908) die Ablösung der Außenwindung eines großwüchsigen, 38 cm messenden *Lytocerat* aus dem Ober-Lias für eine individuelle Abnormität, die ihre Ursache in einer altersbedingten Degeneration des Individuums gehabt hätte.

3. Besonders größere, asymmetrisch zur Medianebene der Ammoniten siedelnde Epizoen waren oft Ursache für gegensteuernde Ausgleichsreaktionen der Gehäuse. Die Ammoniten wurden dabei offensichtlich von zwei unterschiedlichen Bedürfnissen geleitet, zum einen der für ein gezieltes Manövrieren im Wasser erforderlichen vertikalen Gleichgewichtshaltung des Gehäuses (Merkt 1936), zum anderen zur Sicherstellung einer möglichst stabilen Position der Gehäusemündung (Checa et al. 2002).



Abb. 230: Perniciöse Epökie bei Jura- und Kreide-Ammoniten: Oben links: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig (don. A.E. Richter) mit überwachsenem Epöken auf einer Innenwindung, 2,5 cm, SHK PA-3990 (aus Keupp 1992). Oben rechts: *Catacoeloceras* sp. aus dem Toarcium von Ruffiac, S-Frankreich (leg. J. Geiling), Ø 2 cm, SHK PA-1334. Unten links: *Pavlovia* sp. aus dem Tithonium des westlichen Polar-Urals, Russland (don. J. Wördemann), Ø 4,8 cm, SHK PA-9597. Unten rechts: *Desmoceras latidorsatum* Michelin aus dem Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 3,8 cm, SHK PA-15906.

Die gegensteuernde Reaktion eines *Euagassiceras* (Unter-Lias) auf das Heranwachsen einer einseitig auf der rechten Flanke aufsiedelnden Auster (*Liostraea*) schildert Merkt (1966) sehr anschaulich. Die äußere Gehäusewindung wächst kontinuierlich nach links aus der Medianebene heraus. Die trochospirale Gehäuseanlage (= „Schüsselwachstum“) kompensiert die ansonsten zunehmende Schiefelage des Gehäuses und ermöglicht, dessen vertikale Position einzuhalten. Einen analogen Fall beschreibt Keupp (1984) bei einem Dogger-Perisphinctiden (Abb. 233). Im rechten Nabel des Gehäuses ist der zementierte Rand einer ehemals aufgewachsenen Muschel (*Plicatula*) erkennbar (ursprünglich als *Serpula*-Röhre fehlgedeutet). Auch hier gleicht die Gehäusewindung das seitliche Gewicht durch ein zunehmendes Abweichen von der Medianebene zur Gegenseite hin aus. Das einsetzende trochospirale Wachstum wird hier durch eine zusätzliche Deformation des Windungsquerschnitts verstärkt.



Abb. 231: Zwei Quenstedteroceras aus dem Ober-Callovium von Dubki bei Saratov an der Wolga, Russland (don. V. Karchevsky), mit perniziöser Bivalven-Epökie. Ø 3,2 bzw. 4,6 cm, SHK PA-14488 (links), PA-14457 (rechts).



Abb. 232: Scheinbar gyrocone bzw. ancylocone Gehäuse bei Jura-Ammoniten als Folge einer selektiven diagenetischen Erhaltung von Wirtsgehäuse und weggelösten Epöken. Links: *Gagaticeras neglectum* (Simpson) aus dem Sinemurium von Whitby, Yorkshire, GB, Ø 3,5 cm (don. W. Riegraf), SHK PA-7904 (aus Keupp 2000b). Mitte: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium vom Aubächle bei Blumberg-Aselfingen, Ø 4,5 cm, Smlg. + Foto F. J. Fischer (aus Keupp & Schweigert 2009). Rechts: *Aspidoceras binodum* (Oppel) aus dem Unterkimmeridgium von Ebermannstadt, Oberfranken (leg. J. Schobert), Ø 8 cm, SHK PA-15927 (aus Keupp & Schweigert 2009).

Hölder (1956) hat für primär planspiral gebaute Ammonitengehäuse, deren Wachstum anomal die Windungsebene verlässt, die Bezeichnung **forma excentrica** eingeführt. Die kausale Deutung solcher trochospiralen Gehäuse, die keine Hinweise auf Epöken erkennen lassen (vergl. z.B. Fraas 1863: Taf. 1/3; Quenstedt 1885-1888: Taf.1/8, 13/2, 13/4, 22/25, 22/27, 52/5, 53/1), bleibt spekulativ. Teils können sie auf nicht erhaltene Epöken zurückgeführt werden (vergl. Checa et al. 2002: Fig. 3), teils können sie aber auch durch andere Ursachen, die jeweils Asymmetrien des Gehäuses oder des Weichkörpers erzeugen (z.B.: Vorgänge der skulpturellen Kompensation: S. 133, innere Störungen des Weichkörpers einschließlich Parasitenbefall: S. 203 ff), ausgelöst worden sein. In älterer Literatur sind solche Fälle als „*Turrilites*“ planmäßig heteromorphen Taxa zugeordnet worden (vgl. *Vermiceras* aus dem unteren Lias bei Quenstedt 1885-88: Taf. 13/4).



Abb. 233: Exzentrisches, links orientiertes „Schüssel-Wachstum“ bei einem Perisphinctiden aus dem Ober-Bajocium von Sengenthal, Oberpfalz (leg. A. Strasser), das als Balance-Reaktion auf die Ansiedlung eines Epöken im rechten Nabel (von der mutmaßlichen Auster ist nur der Anwachssaum erhalten: Pfeile im linken Bild) angesehen werden. Ø 5,3 cm, SHK PA-769 (aus Keupp 1984).

Bei den modernen *Nautilus*-Arten *N. pompilius* und *N. belauensis* finden sich gelegentlich Gehäuse, die ihren typischen Nabelpfropf nur einseitig ausbilden. Die anomale Gehäusesseite mit offenem Nabel ähnelt in seiner Morphologie einem *N. stenomphalus*. Diese Gehäuse mit nur einseitigem Nabelpfropf repräsentieren einen scheinbaren „Bastard“ beider Arten. Der Nabelpfropf wird durch das Überlappen des dorsalen Mantels über den Nabel des juvenilen Gehäuses mit Hilfe sekundärer, von außen aufgetragener Kalkschichten („Callus“: Willey 1902) gebildet, die Bestandteil der dorsalen Schale sind (vergl. Keupp 2000b). Die Ansiedlung eines größeren Epizoen, z.B. eines Cnidarier-Polypen, im anfangs noch offenen Nabel des frühen Jugendstadiums verhindert einseitig das Auflagern des dorsalen Mantels und somit die Pfropf-Mineralisation. Auf dem auf Abb. 338 abgebildeten Gehäuse von *Nautilus pompilius* (Wildfang) wird durch die schräge Auflage der *Black Layer* deutlich, dass der nicht mehr erhaltene Trittbrettfahrer im rechten Nabel eine Schiefelage des gesamten Weichkörpers im Gehäuse ausgelöst hatte. Dem Autor liegt ein ähnlicher *N. pompilius* aus dem Aquarium des Tierparks Hagenbeck in Hamburg vor (Abb. 234), dessen Epöke, vermutlich ein Scyphopolyp, bereits vor der Gefangenschaft des Tieres im Nabel des juvenilen Gehäuses mit Teilen seiner Haftbasis zwischen die Windungen eingewachsen war. Er verhinderte durch die geringfügige Verlagerung der Pfropfausscheidung nach ventral zum einen die Schließung des linken Nabels, zum anderen wurde in der Gehäusemündung eine Aussparung für den falsch positionierten Pfropf notwendig, die zur Ausbildung eines anomal rückspringenden dorsalen Sinus des Peristoms geführt hat.

Das Umwachsen eines ventrolateral angesiedelten sowie das Überwachsen eines größeren ventralen Epöken durch die vorbauende Gehäusewindung leiten oft einen um die Medianebene pendelnden Windungsverlauf ein. Keupp & Ilg (1992) haben für das vor allem bei Ammonoideen bekannte Symptom eines anomal pendelnden Windungsverlaufes, das auch andere Ursachen haben kann, die Bezeichnung **forma undatispirata** (= „f. undaticoncha“ Hengsbach 1996) eingeführt. Der durch das Hindernis ausgelösten, temporären Unwucht des Gehäuses wird auf diese Weise immer wieder gegengesteuert, bis ein Ausgleich erfolgt ist. Das allmähliche Einpendeln in die Symmetrie wird durch ein Abebben der Amplitude erkennbar. Weitnabelige Gehäuse, deren Führung beim Bau der Gehäusspirale infolge der geringen Überlappung der Windungen herabgesetzt ist, sind auch bei kleineren Störungen anfälliger für pendelnde Anlage ihrer Windungen als hochmündige, engnabelige Gehäuse. So haben z.B. in der Trias *Rudolfruemyceras* und *Columbites* (Ober-Skyth) oder *Tropigastrites* (Anis von Nevada), im Jura die Gattungen *Vermiceras*, *Gagaticeras*, *Asteroceras*, *Pleuroceras* sowie Vertreter der Dactylioceraten, Stephanoceraten und Perisphinctiden eine deutliche Präferenz für die überwiegend durch Epizoen ausgelöste Anlage pendelnder Windungen. In extremen Fällen kann sich die Windungsebene des Gehäuses im Verlauf der Ontogenese um mehr als 45° verstellen (Abb. 235 rechts), so dass die Innenwindungen in einem schrägen Winkel zu den Außenwindungen verlaufen (vergl. *Pleuroceras* (Mittel-Lias) bei Keupp (1992b: Taf.1/2)).



Abb. 234: *Nautilus pompilius* L. aus dem Zoo-Aquarium Hagenbeck, Hamburg (gestorben 24.2.1992, don. Chr. Spaeth), mit leichter Asymmetrie des Weichkörpers im Gehäuse infolge der Ansiedlung eines nicht mineralisierten Epizoen am linken Nabel. Durch die Schrägstellung blieb der Nabel auf der linken Seite offen, während auf der rechten Seite der Nabelpfopf normal positioniert ist (forma *heterumbilicata* Keupp 2007c). Ø 11,3 cm. SHK PN-16.



Abb. 235: Das ventrale Aufwachsen von fossil nicht überlieferungsfähigen Epöken führt beim Umwachsen des Hindernisses oft zur pendelnden Windungsanlage (= forma *undatispirata* Keupp & Ilg 1992). Links: *Miosphinctes* sp., Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar, Ø 4,4 cm, SHK PA2,5-13354. Rechts: *Douvillerias albense* Spath aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar, Ø 16,5 cm, SHK PA-24079. Beide don. L. Berwald.

Die numerische Modellierung des pendelnden Windungsverlaufs bei Pavlovien aus dem Tithon des sibirischen Polarurals, die häufig von großen Austern und von Serpuliden bewachsen waren (s.o.), haben klar gezeigt, dass er nicht nur eine hydrostatische Ausgleichsfunktion erfüllt, sondern zugleich die Gehäusemündung in seiner relativen, nach oben weisenden Position stabilisiert (Abb. 6, 236; Checa et al. 2002).

4. Verkürzung der Wohnkammer: Statistische Messungen an Ceratiten des Germanischen Muschelkalks haben ergeben, dass die Länge ihrer Wohnkammern normalerweise konstant bei einer halben Windung, zwischen 150 und 190° liegt (vergl. auch Wenger 1957), was auf eine stabile Orientierung der Mündung nach oben (60-90° Abweichung von der Vertikalposition) hinweist. Nur bei den durchschnittlich 21 % der Ceratiten-Gehäusen, die *syn vivo* mit Placunopsiden besiedelt wurden (Wenger 1957: S. 68), treten als hydrostatische Reaktion signifikante Verkürzungen der Wohnkammern mit Längen unter 150° auf (bis 120°: Klug et al., 2005).



Abb. 236: Durch den pendelnden Windungsverlauf infolge einer gemischten *Serpula*-Austern-Epökie auf *Pavlovia* cf. *iatriensis* Ilovaisky, Tithonium, Polarural, hielt der Ammonit zu jeder Phase seines Gehäusewachstums die Position der Gehäusemündung stabil, don. J. Wördemann, Ø 5,3 cm, SHK PA-7929 (nach Keupp 2000b, Checa et al. 2002).

## Epöken - ein Schlüssel zur Paläobiologie der Cephalopoden Wachstumsgeschwindigkeit und Lebenszeit

Die Frage nach der Lebenserwartung mittelgroßer Ammonoideen gewinnt durch deren systematische Zuordnung zu den Neocephalopoden besondere Bedeutung und kann nicht unmittelbar aus dem Vergleich mit den modernen Nautiliden abgeleitet werden. Für *N. pompilius* und *N. belauensis* wird eine Zeitspanne vom Schlüpfen aus dem Ei bis zum Einsetzen der Geschlechtsreife zwischen 5 und 11 Jahren kalkuliert (Landman & Cochran 1987). Die modernen Coleoiden zeichnen sich dagegen mehrheitlich durch einen raschen, meist einjährigen Entwicklungszyklus aus (Norman & Reid 2000). Für die im tiefsten Paläozän ausgestorbenen Ammonoideen (Surlyk & Nielsen 1999) wurden verschiedene Methoden, das Individualalter zu ermitteln, angewandt, die vor allem auf saisonalen Rhythmen des Gehäusebaus basieren. So weisen übereinstimmend die Einbaurhythmen der Septen ( $\delta^{16}\text{O}/^{18}\text{O}$ ), das Auszählen von Anwachslineien sowie die allometrischen Wachstumsänderungen der Spiralkrümmung und des Windungsquerschnitts (Jordan & Stahl 1970, Kulicki 1974, Doghushaeva 1982, Trueman 1941, Raup 1967, Raup & Chamberlain 1967) auf ein mehrjähriges Gehäusewachstum hin. Einen zusätzlichen Daten-Pool stellt die indirekte Abschätzung des Wachstumsalters über die Wachstumsraten der Epizoen zur Verfügung. Die meisten Epizoen zumindest der mesozoischen Ammonoiden gehören zu heute noch existenten Organismengruppen. Aus dem Vergleich der Wachstums- bzw. Besiedlungsraten ihrer modernen Verwandten wurden folgende Kalkulationen zur Dauer des Gehäusewachstums bzw. dem anschließenden Adultalter der befallenen Ammonoideen postuliert (Tab. 12). Die Ergebnisse bestätigen übereinstimmend ein mehrjähriges Gehäusewachstum.

Taxon	Durchmesser	Stratigraphie	Epizoen	Wachstumsgeschwindigkeit	Autor
<i>Ceratites semipartitus</i>	40 cm	Ober-Trias	<i>Placunopsis</i>	4 Jahre für letzte Windung	Meischner 1968, 2002
„Arietites“	ca. 3 cm	Unter-Lias	<i>Serpula</i>	4 Monate bis 3 Jahre pro Umgang (Gehäuse: 1-12 Jahre)	Schindewolf 1934
<i>Euagassicerias</i>	16 cm	Unter-Lias	<i>Liostraea</i>	2-3 Jahre für die letzten 1 ½ Windungen	Merkt 1966
<i>Buchiceras</i>	11 cm	Ober-Kreide	Austern	Lebensdauer des adulten Ammoniten bis zu 3 Jahren	Seilacher 1960

Tab. 12: Kalkulierte Wachstumsalter verschiedener Ammonoideen aufgrund von Epöken.

Da jedoch Wachstumsraten moderner Serpuliden und Muscheln art- und environmentabhängig großen Schwankungen unterliegen, vermitteln die daraus abgeleiteten Wachstumsraten der Ammoniengehäuse bestenfalls eine vage Größenordnung.

### Lebensweise und Bewegungssinn

Der lineare Aufwuchs von Bryozoen und tabulaten Korallen auf orthoconen Nautiloiden des Ordoviziums belegen ein lineares Strömungsregime ihres Habitats und damit eine schwimmende Lebensweise der Orthoceren (Baird et al. 1989). Diese Beobachtung steht auch im Einklang mit den endosiphonalen Kalkeinlagerungen dieser Gehäuse, die als Tariergewicht ein Einkippen in eine horizontale Schwimmposition bewirkten (Flower 1955). Die regelmäßige Ausrichtung der Zoecien aufsiedelnder Bryozoenkolonien zur Gehäusemündung hin, weist unter der Prämisse, dass sie sich wie alle Suspensionsfresser zur Optimierung ihrer Ernährung gegen die Strömung orientiert haben, auf eine bevorzugte Vorwärtsbewegung der Orthoceren.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen führt die Auswertung der *Pollicipes*-Besiedlungen auf *Physodoceras*-Gehäusen des Brunner Plattenkalkes (Ober-Jura). Die hängende Lebensweise der Entenmuscheln, bevorzugt auf der ventralen Unterseite der Gehäuse, belegt die permanent flotierende, nicht grundberührende Lebensweise dieser Ammoniten. Aus der Position der Cirripedierbüschel wird eine stabile, nach oben in die Wassersäule orientierte Position der Gehäusemündung ersichtlich. Diese Lebendstellung steht im Einklang mit Gleichgewichtskalkulationen von mesodomen Gehäusen (vergl. Trueman 1941). Die einheitliche Ausrichtung der Cirripedier, deren Fangkörbe zu fast 90 % nach vorne, in Richtung der Ammonitenmündung weisen, spricht für eine bevorzugte Bewegungsrichtung der Ammoniten nach vorne. Eine Vorstellung, die H. Schmidt (1930) bestenfalls für Heteromorphe der Kreide (*Crioceras*, *Ancyloceras*) diskutiert. Wir müssen daher davon ausgehen, dass der trichtergesteuerte Rückstoßantrieb auch der normal planspiral eingerollten Ammoniten nicht die dominante Fortbewegungsart gewesen ist (Keupp et al. 1999, Seilacher & Keupp 2000). Selbst bei einer möglichen Fluchtreaktion hatte der Jet-Antrieb bei den dicht bewachsenen Gehäusen, die zu ihrer bauplanbedingten Schwerfälligkeit noch zusätzlichen Widerstand im Wasser boten, wohl kaum eine nennenswerte Effizienz. Hinsichtlich der Lebendstellung orthoconer Heteromorphen erlangt die Beobachtung von Hauschke et al. (2011) besondere Relevanz. Der ebenfalls im Zentrum der Ventralseite eines gestreckten *Sciponoceras* aus der Ober-Kreide angeheftete Cirripedier *Stramentum pulchellum* (Sowerby) zeigt, dass der Ammonit mit bevorzugter Bewegungsrichtung nach vorne horizontal im Wasser orientiert war (Abb. 237). Die Autoren gehen davon aus, dass die notwendige Beschwerung des Phragmokons zur Einkippung des Tieres in die Horizontale durch Kammerflüssigkeit erfolgte, analog zu den kalkigen Endosiphonal- und Endocameraleinlagerungen der paläozoischen orthoconen Nautiloideen (Endoceraten, Actinoceraten). Experimente von Westermann (1977), wonach vereinfachte orthocone Nautilidengehäuse durch teilweises Fluten des Phragmokons eine annähernd horizontale Position erlangen, stützen diese Vorstellung.

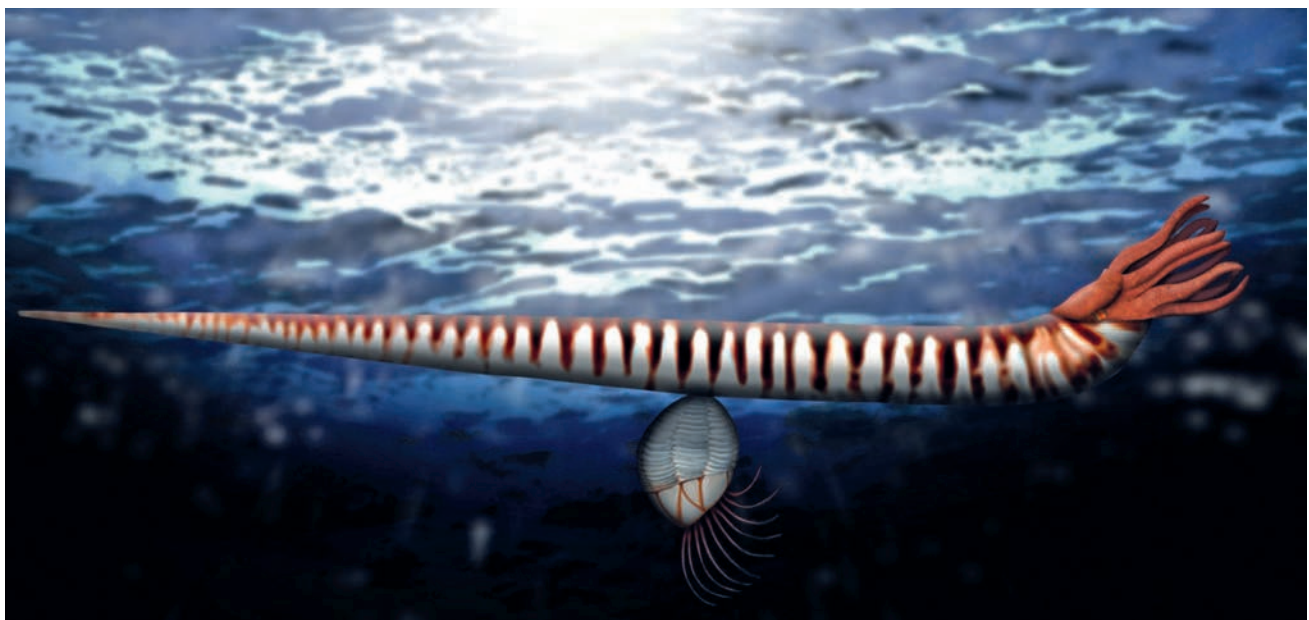


Abb. 237: Die nach vorne gerichtete Orientierung des Cirripediers *Stramentum pulchellum* (Sowerby 1843) im ventralen Schwerpunkt eines heteromorphen Ammoniten *Sciponoceras* sp. aus dem Ober-Cenomanium von Lengerich/NW-Deutschland macht in Analogie zu den ebenfalls in Richtung der Ammoniten-Mündung orientierten *Pollicipes* des Brunner Ober-Juras, eine *syn vivo*-Besiedlung wahrscheinlich (aus Hauschke et al. 2011).

### Einfluß der Epöken auf die fakultative Ausbildung einer primären Dorsalschale

Ektokochliate Cephalopoden verfolgen bei der Anlage ihrer spiralförmigen Gehäuse grundsätzlich zwei unterschiedliche Bauweisen. Die einen bilden eine komplette Gehäuseöhre, die sie mit unterschiedlichem Überlappungsbetrag jeweils der vorhergehenden Gehäusewindung anlagern („Röhrenbauer“), die anderen setzen den Innenwindungen lediglich eine Halbröhre auf und nutzen gemäß dem ökonomischen Prinzip der Energie- und Materialeinsparung jeweils die Ventralseite der vorhergehenden Windung als dorsale Schale („Tunnelbauer“). Unabhängig davon, welche der beiden Bauprinzipien, die auch im Verlauf der Ontogenese wechseln kann, angewandt wird, wird von der dorsalen Mantelfalte eine Runzelschicht gebildet, die reich an Conchin ist („Blacklayer“ bei *Nautilus*) und bei Ammonoideen auch mit Aragoniteinlagerungen verstärkt sein kann. Sie dient der besseren Haftung des Weichkörpers („Ratschen-Funktion“: Lehmann 1990). Im Zuge des weiteren Gehäusebaus kann die Runzelschicht bei Nautiliden und Ammoniten durch successive Kalkauflagen zu einer sekundären Dorsalschale verstärkt werden (Keupp 2000b, Kulicki et al. 2001). Das Bauprinzip, ob Tunnel- oder Röhrenbauer scheint für bestimmte taxonomische Gruppen festgelegt zu sein. So sind beispielsweise in Jura und Kreide die Lytoceraten/Tetragoniten, Aspidoceraten und Douvelleiceraten, zumindest im fortgeschrittenen Alter, typische Röhrenbauer, während viele Stephanoceratiden, Perisphinctiden und Deshayesiten, wie auch die modernen Nautiliden typische Tunnelbauer repräsentieren. Im Falle der Überwachsung eines Epöken, bei der die Gehäusewindung vorübergehend den Kontakt zur vorhergehenden Windung verliert, waren aber auch die Tunnelbauer in der Lage, eine vollständige Gehäuseöhre auszubilden. Bei der Entwicklung zum Tunnelmodus ist somit die fakultative Potenz zur Bildung einer kompletten Gehäuseöhre nicht verloren gegangen.

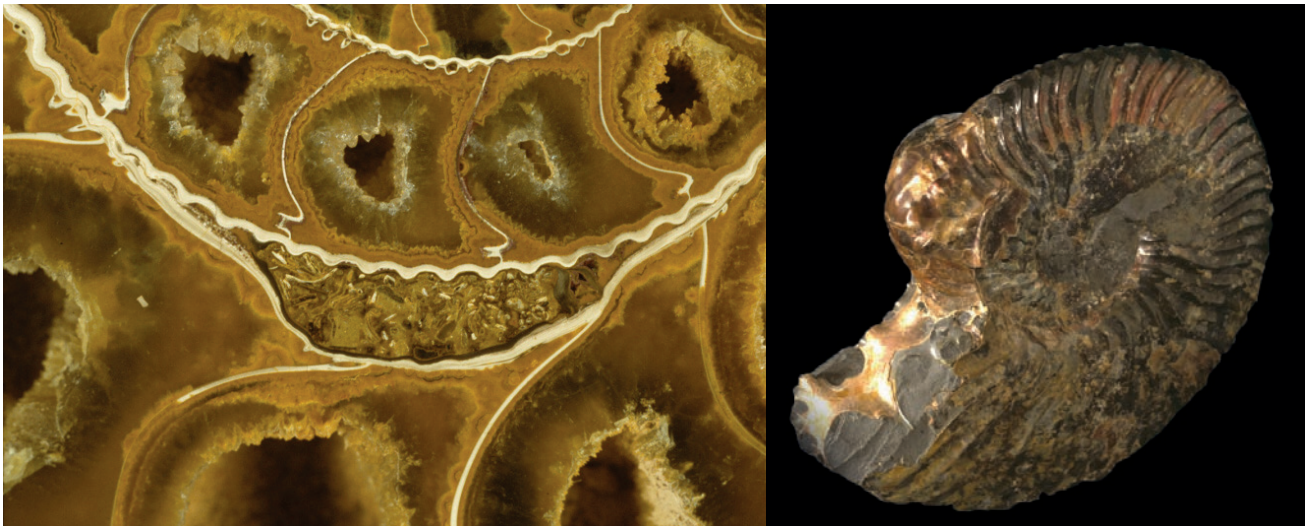


Abb. 238: Die Ausbildung einer kräftigen dorsalen Schale beim Überwachsen eines ventral aufsitzenden Epöken zeigt, dass auch solche Taxa, die normalerweise keine vollständige Dorsalschale ausbilden, die Potenz dazu hatten. Links: Medianschnitt durch einen Perisphinctiden aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. R. Schmode), Bildbreite: 2,5 cm, SHK PA-10151. Die partiell angelegte Dorsalschale des *Deshayesites* sp. kapselt eine aufsiedelnde Auster ab. Ober-Aptium von U'ljanowsk an der Wolga, Russland (don. F. Baatz), Ø 8,5 cm, SHK PA-7429.

### III.1.2 ENDOGENE URSACHEN FÜR GEHÄUSE-ANOMALIEN

Anomalien, die ohne exogen gesteuerte Ursachen durch offensichtliche Störungen des Weichkörpers ausgelöst werden, sind in ihrer kausalen Deutung meist sehr spekulativ. Im Gegensatz zu traumatischen Anomalien, die mit der Verletzung abrupt einsetzen und im Zuge der fortschreitenden Regeneration sich in der Deutlichkeit der Symptome abschwächen, ist die Symptomatik endogen verursachter Anomalien häufig progressiv. Folgende endogene Ursachen können wirksam werden:

#### „Genetische Defekte“

Auch wenn in der Vergangenheit zahlreiche Anomalien auf genetische Defekte zurückgeführt wurden, Engel (1894) sprach von „Ammonitenkrüppel ab ovo“, ist der wirkliche Nachweis einer solchen Störung in keinem Fall gelungen. So haben sich für phylogenetisch relevante Erklärungsversuche anomaler Gehäuse, sei es als individuelle Atavismen (z.B. Kolb 1955, Maubeuge 1949a, 1957) oder gar als genetische Vorwegnahme von stammesgeschichtlich erst später üblich werdenden Merkmalen, so genannten „Prologismen“ (Müller 1976), im Nachhinein stets plausiblere auf juvenile Traumata zurückgehende Ursachen gefunden (vergl. Keupp & Freitag 1993). Auch die Vorstellungen Tintants (1969, 1980) und Willmanns (1985), dass die unterschiedliche Skulpturausbildung eines *Kosmoceras*, dem einseitig eine Knotenreihe fehlt, Ausdruck einer diskontinuierlichen Variation sei und die artliche Zusammenfassung der zeitgleichen Untergattungen *Kosmoceras* und *Zugokosmoceras* rechtfertige, basieren auf einer nicht haltbaren Überinterpretation einer durch eine Verletzung ausgelösten Spätfolge im Gehäusebau. Mit der Aufstellung zahlreicher eigenständiger „Arten“ und übergeordneten Taxa aufgrund anomaler Einzelfunde (z.B.: *Ceratites fastigatus* Credner 1875, *Ceratites brunsvicensis* Blankenhorn 1887, *Ammonites circumdatus* Martin 1858, *Ammonites calcar* Zieten 1831-33, *Androgynoceras kolbi* und *Oistoceras posterior* Maubeuge 1957; *Craspedites ermilovi* und *Kashpurites sautenkoi* Mitter et al. 1999, *Monestieria* Cossmann 1922; Monestierinae Sapunov 1965, und viele andere) werden die pathologischen Phänomene nicht nur als genetisch veranlagte Merkmale überinterpretiert, sondern ihnen als Populationsmerkmal der anomale Charakter insgesamt abgesprochen.

Hengsbach (1996) geht bei seiner Auflistung von forma-Typen bei Ammonoideen zwar auch von den vier möglichen kausalen Kategorien (mechanischer Ursprung, Parasitosen, genetische und environmentbedingte Störungen) aus, schlägt aber wohl gerade wegen der pragmatischen Schwierigkeiten bei der Differenzierung endogener Ursachen vor, nur zwischen verletzungsbedingten Anomalien und solchen, die in keinem Zusammenhang mit einer erkennbaren Verletzung stehen, zu unterscheiden.

#### Parasitosen

Parasitosen sind organismische Wechselbeziehungen, bei denen sich ein Schmarotzer in oder an einem Organismus zeitweise oder permanent festsetzt und seinen Wirt nachhaltig schädigt. Fossil werden solche Antibiosen in der Regel nur dann nachweisbar, wenn die Parasiten einen modifizierenden Einfluss auf die Bildung von Hartteilen/Schalen nahmen. In nahezu allen Populationen moderner Nautiliden finden sich die ektoparasitär auf dem Mantel lebenden Copepoden *Anchicaligus nautili* (Willey 1897, Haven 1972, Ho 1980, Carlson 1987, Ward 1987), die jedoch keine Auswirkungen auf die Schalenbildung und daher auch keine paläopathologische Relevanz haben. Berichte über weitere Parasitosen bei Nautiliden scheint es nicht zu geben, obwohl bei coleoiden Tintenfischen in der Literatur zahlreiche Hinweise auf pathogene Infektionen mit Viren, Bakterien, Pilzen, verschiedenen Einzellern und Metazoen (Nematoden, Polychaeten, Hirudineen, unterschiedliche Arthropoden) zu finden sind (Kerr 1931, Hanlon & Forsythe 1990, Hochberg 1990). Eine Reihe von offensichtlich durch endogene Ursachen ausgelösten Gehäuseanomalien bei Ammonoideen werden auf Störungen des Weichkörpers durch mutmaßlichen Parasitenbefall zurückgeführt oder für sie zumindest die Möglichkeit diskutiert (z.B.: Rieber 1963, Keupp 1976, 1979, 1984/85, 1995, 1997b; Hengsbach 1990, 1991, 1996, Kröger 2000, Larson 2007, De Baets et al. 2011). Mutmaßlich parasitär ausgelöste Störungen lassen sich in fünf Kategorien unterteilen:

- partielle Volumenzunahmen,
- Symmetriepathien von Conothek und Phragmokon,
- lokale Störungen in der Schalenproduktion
- anomaler Riesenwuchs,
- Perlenbildung.

**- Volumenvergrößernde Anomalien infolge von Parasitosen**

Keupp (1976, 2000b) bildet ein 2 cm großes *Amoeboceras* aus dem süddeutschen Oxfordium ab, dessen arttypischer, krenulierter Mediankiel bei einem Durchmesser von 12 mm unter leichtem Undulieren zunächst abschwächt und schließlich ganz aussetzt. An seiner Stelle etabliert sich eine Folge von vier medianen Höckern, deren Größe zunächst zu- und ab dem 3. Höcker wieder abnimmt. Die vollständige Wiederherstellung der normalen Skulptur ist auf dem überlieferten Steinkern nicht mehr ausgebildet. Die zweite Hälfte der Außenwindung ähnelt durch die medianen Höcker einem *Creniceras* (Abb. 239). Keupp (1976) deutet das längere Zeit anhaltende Phänomen durch das temporäre Einnisten eines Parasiten im ventralen Mundsaumepithel. Das Heranwachsen des Parasiten und die dadurch ausgelöste Schwellung des Gewebes sei in der Schale durch eine entsprechend progressive Dehnung der ventralen Skulptur abgebildet worden. Ein analoges *Dactylioceras* aus dem Unter-Toarcium Süddeutschlands vergrößert zunehmend seine über den Gehäuseventer übersetzende Berippung schaufelartig. Nach Erreichen der maximalen Symptomausbildung ermöglicht die wieder rückläufige Tendenz schließlich eine annähernd normale Berippung (Abb. 314; Keupp 1984, 1997b, 2000b). Ähnliche Anomalien können auch nach Mundrandverletzungen auftreten, wenn das regenerierende Epithel infolge der Verletzung infiziert und „geschwollen“ war (Abb. 240). Für das ursprünglich der forma *inflata* Keupp 1976 (s.u.) zugewiesene Phänomen hat Kröger (2000) die neue Bezeichnung forma *augata* eingeführt.



Abb. 239: *Amoeboceras alternans* (v. Buch), Oxfordium von Kucha bei Hersbruck (leg. R. Heißler) mit progressiver Vergrößerung der Ventralskulptur (forma *augata* Kröger 2000). Phänotypisch erinnert das Individuum an ein *Creniceras renggeri* Oppel. Ø 1,2 cm, PA-785 (nach Keupp 1976, 2000b).

Nur offensichtlich kurzzeitige Volumenzunahmen des Weichkörpers führen zu Phänomenen, die dem Symptom der forma *augata* grundsätzlich sehr ähnlich sind, jedoch auf einzelne Auswüchse beschränkt bleiben. Hier einige Beispiele aus dem Mesozoikum mit kurzfristig ausgebildeten ventralen Auswüchsen der Wohnkammern, die ohne vorausgegangene Verletzung vom Mundsaumepithel angelegt wurden bei *Arcestes*: Ober-Trias (Abb. 241 links); *Pleuroceras*: Lias (Abb. 242); *Quenstedtoceras*: Dogger (Abb. 243, 244); *Orthosphinctes*: Malm (Abb. 241 rechts). Im Unterschied zu den drei geschilderten Fällen der durch ein länger anhaltendes Anomalie-Phänomen gekennzeichneten forma *augata* erfolgte die vorübergehende Volumenzunahme ohne eine nennenswerte Verzerrung etwaiger Skulpturelemente. Die sonst normale Skulpturenentwicklung weist darauf hin, dass in diesen Fällen das unmittelbar schalenbildende Mundsaumepithel selbst nicht von dem mutmaßlichen Parasiten befallen war.



Abb. 240: Isolierte Wohnkammer eines *Pleuroceras* sp. aus dem Ober-Domerium von Salzgitter (don. R. Jordan). Nach einer Mundrandverletzung, die im Zuge skulptureller Kompensation zu einem seitlich verlagerten Narbenkiel (forma *cicatricocarinata* Heller 1958-*juxtacarinata* Hölder 1956) geführt hatte, tritt im späteren Verlauf des gestörten Gehäusebaues eine progressive Vergrößerung der Ventrialskulptur auf, die schließlich schaufelartige Ringrippen entstehen lässt (forma *augata* Kröger 2000). Länge 9 cm, SHK PA-3135.



Abb. 241: Links: *Arcestes* sp. mit ventralem „Auswuchs“ (= forma *augata* Kröger 2000) aus der Ober-Trias vom Oe Batok, SW-Timor (don. R. Veit), Ø 3,5 cm, SHK PA 14285. Rechts: *Orthosphinctes* sp. aus dem Unter-Kimmeridgium von Bischberg/Oberpfalz (leg. U. Fröhlich) mit ventraler Protuberanz (forma *augata* Kröger 2000) und unabhängig davon einer späteren regenerierten Mundsaum-Verletzung (forma *substructa* Hölder 1973a), Ø 5,5 cm, SHK PA-11138.



Abb. 242: Juveniles *Pleuroceras* sp. forma *augata* Kröger 2000 aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken (don. J. Schobert), Ø 14 mm, SHK PA-24000



Abb. 243: In der Quenstedtoceraten-Fauna von Dubki bei Saratov (Ober-Callovium), hier *Quenstedtoceras leachi* (Sowerby), treten verstärkt mutmaßliche Parasitosen auf, die zu prominenten ventralen Auswüchsen des Gehäuses führen können. Oben links: Ø 4,4 cm, SHK PA-19723. Oben rechts: Ø 2,7 cm, SHK PA-19681. Unten: Lateral- und Ventrolateralansicht eines Extremfalles (aus Keupp 2005a): Ø 5,8 cm, SHK PA-20114 (don. V. Karchevsky).



Abb. 244: Die ventralen, mutmaßlich durch Parasiten ausgelösten Protuberanzen (forma *augata* Kröger 2000) der Quenstedtoceraten von Dubki bei Saratov, Russland, können in Einzelfällen auch schlaufenförmige, an die forma *complicata* Keupp & Riedel 1995 (s.u.) erinnernde Gestalten annehmen. Links: Ø 3 cm, SHK PA-19682, Rechts: Windungsfragment, Breite 4 cm, SHK PA-18380 (don. V. Karchevsky).

Keupp (1995) stellt ein *Pleuroceras*-Gehäuse aus dem mittleren Lias vor, dessen einseitige Verdickung, die auf eine entsprechende Volumenvergrößerung (? Parasit, ? Tumor) des ehemaligen Weichkörpers hinweist, eine deutliche rechts-links-Asymmetrie hervorruft (Abb. 245). Die Anomalie scheint schon in früherer Jugend angelegt worden zu sein. Die Schwellung der rechten Nabelkante erfolgte nämlich anfangs nur langsam, um im letzten Viertel der Außenwindung zunehmend rascher ihr Maximum zu erreichen. Die einseitige Aufblähung des inneren Flankendrittels erhöht den Windungsquerschnitts um bis zu 40 %, verringert die relative Nabelweite (auf 35 % gegenüber 42 % auf der linken Seite) und führt zur einseitig retrocostaten Berippung.



Abb. 245: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig (leg. U. Fröhlich) mit endogen verursachter, einseitiger Aufblähung der Wohnkammer im inneren Flankendrittels. Ø 4,1 cm, SHK PA-5170 (aus Keupp 1995).

Eine vergleichbare einseitige Ausbauchung der Wohnkammer bei dem hier abgebildeten macroconchen *Jeletzkytes* aus der Oberkreide Süd-Dakotas (Abb. 246) lässt sich aufgrund der kontinuierlichen Entwicklung und dem Fehlen einer vorausgehenden Gehäuse-Verletzung auf intrinsische Ursachen zurückführen.



Abb. 246: *Jeletzkytes* sp. (Makroconch) aus der Oberkreide Süd-Dakotas mit einseitiger Verdickung der Wohnkammer, Ø 12,8 cm, SHK PA-13687 (don. J. Suchopar).

Auffällige blasenartige Schalenauswüchse, die im Zusammenhang mit der Regeneration von größeren Gehäuseverletzungen hinter dem Mundsaum, vereinzelt auch des Mundsaumes selbst auftreten, hat erstmals Lehmann (1975) bei einem *Dactylioceras* von Whitby beschrieben. Die skulpturlose „Blasenbildung“, wird von einer hinter der Gehäusemündung entstandenen Schalenfraktur entsprechend einer forma *fenestra* Keupp 2006a allseitig begrenzt. Lehmann deutet die Protuberanz als Folge des unkontrolliert aus der künstlichen Schalenöffnung herausquellenden Mantels, der seines natürlichen Widerlagers beraubt war. Anhand ähnlicher Fälle bei Perisphinctiden des Ober-Jura (Abb. 247, 339 oben links) und Reineckeien des Mittel-Jura (Abb. 249, 339 oben rechts) kommt Keupp (1976, 1995) aber zu einer abweichenden Erklärung für die als genormte Anomalie eingeführte forma *inflata* Keupp 1976. Durch die Gehäuseverletzung sei der partiell freiliegende Mantel, dessen muskulöse Konsistenz nach den Ausführungen von Jacobs & Landman (1993) wohl kaum zu unkontrolliertem Herausquellen neigte, besonders infektionsanfällig gewesen. Die Tatsache, dass bei modernen Cephalopoden keine natürlich ausgelösten Tumorbildungen bekannt sind (Sparks 1972: S. 355), macht auch für die fossilen Vertreter krebsartige Gewebewuchungen als Ursache des Phänomens unwahrscheinlich. Die Vorstellung eines „parasitären“ Auslösers wird auch durch die Beobachtungen gestützt, dass die blasenartige Aufwölbung nicht immer unmittelbar an der Verletzungsstelle einsetzt, sondern gelegentlich erst mit Verzögerung im Verlauf des Regenerationsfortschrittes (Abb. 251; Keupp, 1995: Abb. 2 unten, 2000b: S. 129). Wir können daraus schließen, dass in diesen Fällen für die Schwellung eine bestimmte Inkubationszeit notwendig war. Die blasenartigen Schalenaufwölbungen sind als mutmaßliche Ausscheidungen der Manteloberfläche in den meisten Fällen skulpturlos. Befiel nach einer Verletzung der Gehäusemündung die Infektion das Mundsaumepithel selbst, konnten beim weiteren Gehäusebau Skulptur-Symptome der forma *augata* Kröger 2000 ausgelöst werden.

Einen entsprechenden *Amaltheus* mit vergrößerter und verzerrter Skulptur ist bei Hengsbach wiedergegeben (1979: Fig. 6).



Abb.247: Zwei Beispiele der forma *inflata* Keupp 1976 bei *Orthosphinctes* sp. aus dem Unter-Kimmeridgium. Links: von Hartmannshof (leg. A. Neumann), Ø 6 cm, SHK PA-1871. Mitte + rechts: von Bischberg/Oberpfalz (don. A. Richter), Ansichten von beiden Seiten, Ø 7,6 cm, SHK PA-3988.



Abb. 248: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) mit seitlich vorquellender „Blase“ als Folge einer Gehäuse-Verletzung. Ober-Pliensbachium von Unterstürmig, Oberfranken (leg. M. Plückerbaum), Ø 4 cm, SHK PA-1746 (vergl. Keupp 1995, 2006a).



Abb. 249: *Rehmannia* sp. forma *inflata* Keupp 1976 aus dem Callovium von St. Laon, Frankreich (don. A.E. Richter), Ø 6,5 cm, SHK PA-3980.



Abb. 250: Mikroconch von *Jelietzkytes spendeni* Landmann & Waage aus dem Pierre Shale (Ober-Kreide) von den Fox Hills, S-Dakota mit seitlicher forma *inflata* Keupp 1976. Die blasenartige Struktur entstand im Zusammenhang mit der Regeneration einer Wohnkammer-Verletzung hinter der Mündung. Ø 7 cm, SHK PA-13681 (don. J. Suchopar).



Abb. 251: Die blasenartige Verdickung (forma *inflata* Keupp 1976) tritt hier im Zuge des Regenerationsprozesses einer kleinflächigen Verletzung des Mundsaumepithels nahe der Nabelkante (forma *semiverticata* Hölder 1977) erst mit deutlicher zeitlicher Verzögerung auf und belegt, dass die Blasenbildung ein prinzipiell von der Verletzung unabhängiges, Symptom ist, das jedoch durch erhöhte Anfälligkeit für eine Parasitose durch die Verletzung begünstigt wurde. *Divisosphinctes besairiei* Collignon aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 7,2 cm, SHK PA-24845.

### - Polygonale Gehäuse

Die Gehäuseeinrollung der planspiralen, nicht heteromorphen Ammonoideen folgt einer logarithmischen Spirale und wird in ihrer Gestalt im Wesentlichen durch die jeweilige Spiralkonstante bestimmt (Haarländer 1952, Raup 1967, Keupp 2000b). Das genetische Programm sieht jedoch artspezifisch unterschiedliche Wachstumsmodi vor. Teils bleiben die Spiralwerte annähernd gleich, so dass eine regelmäßige Gehäusespirale resultiert, teils ändern sich im Verlauf der Ontogenese allmählich die Spiralwerte, so dass in der juvenilen Phase engnabelige Gehäuse weitnabelig werden oder umgekehrt. Besonderes Augenmerk haben die Ammonoideen auf sich gezogen, deren Spiralkonstanten episodischen, abrupten Änderungen unterliegen. Es resultieren daraus zum Beispiel die dreieckigen Gehäuse der oberdevonischen Gattung *Soliclymenia* Schindewolf und der Wocklumerien sowie die drei- bzw. viereckigen Innenwindungen der karbonischen Gattungen *Diaboloceras* Miller & Furnish bzw. *Entogonites* Kittl (Abb. 252).



Abb. 252: Die Spiralparameter der planspiralen Ammonoideen sind artspezifisch unterschiedlich. Links: Annähernd konstante Parameter bedingen eine gleichmäßig gekrümmte Gehäusespirale: *Psiloceras (Paraphylloceras) strongulum* Lange, Hettangium vom Fonsjoch, Österreich (don. R. Veit), Ø 5,2 cm, SHK MAn-2988. Mitte: *Amarassites simplicatus* (v. Hauer) aus der Ober-Trias (Norium) vom Oe Bihati, SW-Timor mit ontogenetisch zunehmender Nabelweite, Ø 8,4 cm, SHK MAm-1241 (leg. H. Keupp). Rechts: *Entogonites grimmeri* Kittl aus dem Unter-Karbon von Henkhausen bei Hohenlimburg/Westfalen mit quadratischen Innenwindungen durch eine diskontinuierliche Spiralkrümmung in der juvenilen Wachstumsphase. Ø 0,9 cm, SHK MAp-484.



Abb. 253: Die Reihe der Quenstedtoceraten von einem zu zwei typischen ventralen Höckern (*forma augata* Kröger 2000) (oben) zum typischen polygonalen Umriss (*forma polygonia* Hüne & Hüne 2006, unten) ist gleitend und lässt eine analoge parasitäre Ursache für die Polygonie vermuten. Oben links: Ø 2,8 cm, SHK PA-17350, Oben Mitte: Ø 7,5 cm, PA-19998. Oben rechts: Ø 2,6 cm, SHK PA-20134. Unten: Ø 4,2 cm, SHK PA-19715 (don. V. Karchevsky).

Deutlich diskontinuierliche Veränderungen der Spiralkonstanten bei normalerweise kontinuierlich spiralisierten Gehäusen führen zu einem polygonalen Gehäuseumriss. Soweit sie nicht durch überwachsene Epöken hervorgerufen wurden, sind sie mutmaßlich endogen ausgelöst und entsprechen pathologischen Wachstumsstörungen. Hüne und Hüne (2006) haben anhand von Quenstedteraten aus dem Ober-Callovium der Normandie für solche anomal polygonalen Gehäuse Umrisse die Bezeichnung *forma aegra polygonia* eingeführt. Die Ätiologien der beschriebenen Fälle einer *forma polygonia* sind uneinheitlich und belegen erneut, dass sehr ähnliche Phänomene unterschiedliche Ursachen haben können.

So belegt eine Reihe unterschiedlich stark ausgebildeter ventraler Protuberanzen (*forma augata* Kröger 2000), dass sich die Polygonie analog als Folge einer Parasitose erklären lässt (Abb. 253). Da in diesen Fällen die Polygonie durch ausschließlich ventrale Höckerbildungen verursacht wird, zeigt die Nabelkante der Außenwindung eine völlig intakte, gleichmäßige Spiralkrümmung. Ein entsprechendes Beispiel ist bei Branger et al. (1995: Taf. 21, Fig.7) bei einem *Dichotomoceras* aus dem Oxfordium von Poitou abgebildet. Dagegen geht bei dem juvenilen *Orthosphinctes* (Abb. 254) aus dem Unter-Kimmeridgium von Gräfenberg der polygonale Umriss auf eine echte Störung der Spiralkrümmung zurück, bei der episodische Richtungsänderungen der gesamten Conothek in dichter Folge auftreten. Die Nabelkante zeigt bei diesem Exemplar einen entsprechenden polygonalen Spiralverlauf.



Abb. 254: Innenwindungen eines *Orthosphinctes* sp. *forma polygonia* Huene & Huene 2006 aus dem Unter-Kimmeridgium von Gräfenberg (Steinbruch Endress, leg. E. Wagner), Oberfranken. Die Anomalie ist durch einen diskontinuierlichen Verlauf der Spiralkrümmung der gesamten Conothek bedingt. Ø 3 cm, SHK PA-31736.

### - Symmetriestörungen der Conothek

Symmetriestörungen planspiraler Gehäuse haben wir in Verbindung mit der skulpturellen Kompensation nach kräftigen Mundrandverletzungen bereits kennen gelernt. Die genetische Fixierung der einzelnen Abschnitte des Mundsaumepithels auf den jeweils örtlich begrenzten Skulpturplan führt bei der Übernahme der schalenbildenden Funktion in geschädigten Nachbarabschnitten zu Verlagerungen von Skulpturelementen und zu asymmetrischen Verzerrungen des Windungsquerschnitts. Ähnliche Effekte sind durch partielle „Schwellungen“, wie sie am ehesten durch Parasiten ausgelöst werden, zu erzielen. Ein zunehmend asymmetrischer Weichkörper bildet seine veränderten Proportionen im Gehäusebau ab. Im Gegensatz zu traumatisch ausgelösten Symmetriestörungen, die abrupt mit der Verletzung einsetzen und in ihrer Symptomatik durch fortschreitende Regeneration im weiteren Gehäusebau abnehmen, sind endogen gesteuerte Symmetriestörungen durch ihr allmähliches Einsetzen und eine (zunächst) progressive Entwicklung des anomalen Phänomens gekennzeichnet. So hat als Erster Rieber (1963) das kontinuierliche, seitliche Auswandern des Mediankiesels (= *forma juxtacarinata* Hölder 1956) auf eine mögliche Parasitose zurückgeführt. Verschiedene spätere Autoren schlossen sich dieser Erklärung an (z.B.: Bayer 1970, Hölder 1970, Hengsbach 1991):



Abb. 255: Das Fehlen einer traumatischen Störung zu Beginn der Anomalie und die progressive Entwicklung des zunehmend stärker auf die Flanke ziehenden Mediankiesels bei Amaltheiden aus dem Ober-Pliensbachium machen für die Entstehung der forma *juxtacarinata* Hölder 1956 endogene Ursachen wahrscheinlich. Oben *Pleuroceras spinatum* (Bruguière aus Unterstürmig/Oberfranken, Ansicht ) von beiden Seiten, Ø 2,3 cm, SHK PA-3043 (leg. H. Keupp). Unten links: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) von Unterstürmig/Oberfranken Ø 6 cm, SHK PA-10572 (don. W. Janzen). Unten rechts: Isolierte Wohnkammer von *Pleuroceras* sp. aus Buttenheim (leg. J. Schobert), Länge 8,4 cm, SHK PA-17274.

1.) Heller (1958) beschreibt ein 55 mm großes *Pleuroceras*, dessen medianer Zopfkiel bei einem Durchmesser von 27 mm ohne äußere Störung auf der abgeflachten Ventralseite ein schwaches Einknicken nach links erkennen lässt. Das Einknicken verstärkt sich allmählich, um bei 40 mm Durchmesser sein erstes Maximum zu erreichen. Es löst ein mehrfaches Pendeln des Kiesels um die Medianebene aus, dessen Amplitude und Wellenlänge sich bis zu einem Durchmesser von 52 mm steigert, um sich kurz vor dem Ende der Wohnkammer rasch wieder annähernd zu normalisieren. Heller nannte dieses Phänomen, das durch einen temporären Parasitenbefall des ventralen Mantelepithels am besten zu erklären ist, forma *undaticarinata* (Abb. 361). Mit dem Pendeln kann auch -wie bei der einseitigen Verlagerung des Mediankiesels- eine Deformation der Ventralstruktur selbst gekoppelt sein. So finden sich Beispiele, bei denen

- der Zopfkiel selbst abgeflacht und in seiner Krenulation asymmetrisch ausgebildet wird. In seiner Erscheinungsform erinnert die Kielausbildung an Verletzungsfolgen des ventralen Mundsaumepithels, die Heller (1964) bei *Pleuroceraten* als forma *cicatricocarinata* beschrieben hat (Abb. 146, 147).
- die den Kiel normalerweise beidseitig begleitenden Ventralfurchen einseitig unterdrückt werden (Abb. 260).

Das Syndrom der forma *undaticarinata* ist jedoch keineswegs auf die Amaltheiden beschränkt, sondern findet sich analog -wenn auch seltener- bei Harpoceraten und Hildoceraten (Toarcium) und anderen Taxa mit Kiel oder zugespitztem Venter (Abb.259).

Verstreute Einzelbeobachtungen des Phänomens bei gleichen Taxa unterschiedlicher Fundorte lassen bisher keine regionalen Präferenzen für diese Anomalie erkennen. Vergleichen wir aber anhand der wenigen vorliegenden quantitativen Daten die Häufigkeit des Phänomens innerhalb einzelner Arten, ergeben sich deutliche Unterschiede:

Taxon	Stratigraphie/Herkunft	Zahl der Individuen	forma <i>undaticarinata</i> Anzahl/%
<i>Pleuroceras spinatum</i>	Mittel-Lias, Unterstürmig/Ofr.	1564	11/0,7 %
<i>Pleuroceras ex gr. apyrenum</i>	Mittel-Lias Buttenheim,/Ofr.	1103	10/0,9 %
<i>Hildoceras bifrons + semipolatum</i>	Ober-Lias, Süd-Frankreich	1909	1/0,05 %

Tab. 13: Die Anfälligkeit für endogen verursachte Anomalien der forma *undaticarinata* Heller 1958 scheint bei Kiel tragenden Ammoniten-Taxa unterschiedlich hoch gewesen zu sein.

So zeigt der Vergleich der beiden Gattungen *Pleuroceras* und *Hildoceras*, dass die *Pleuroceraten* eine um eine Zehnerpotenz höhere Anfälligkeit für eine pendelnde Kielausbildung hatten.



Abb. 256: Leichtes Kielpendeln (forma *undaticarinata* Heller 1958) bei *Amaltheus margaritatus* Montfort (links: Ø 6,9 cm, PA-20532), *Pleuroceras salebrosum* (Hyatt) (Mitte: Ø 5,8 cm, SHK PA-14282) und *Pleuroceras solare* (Phillips) (rechts: Ø 4,5 cm, SHK PA-31160 aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken (leg. J. Schobert).

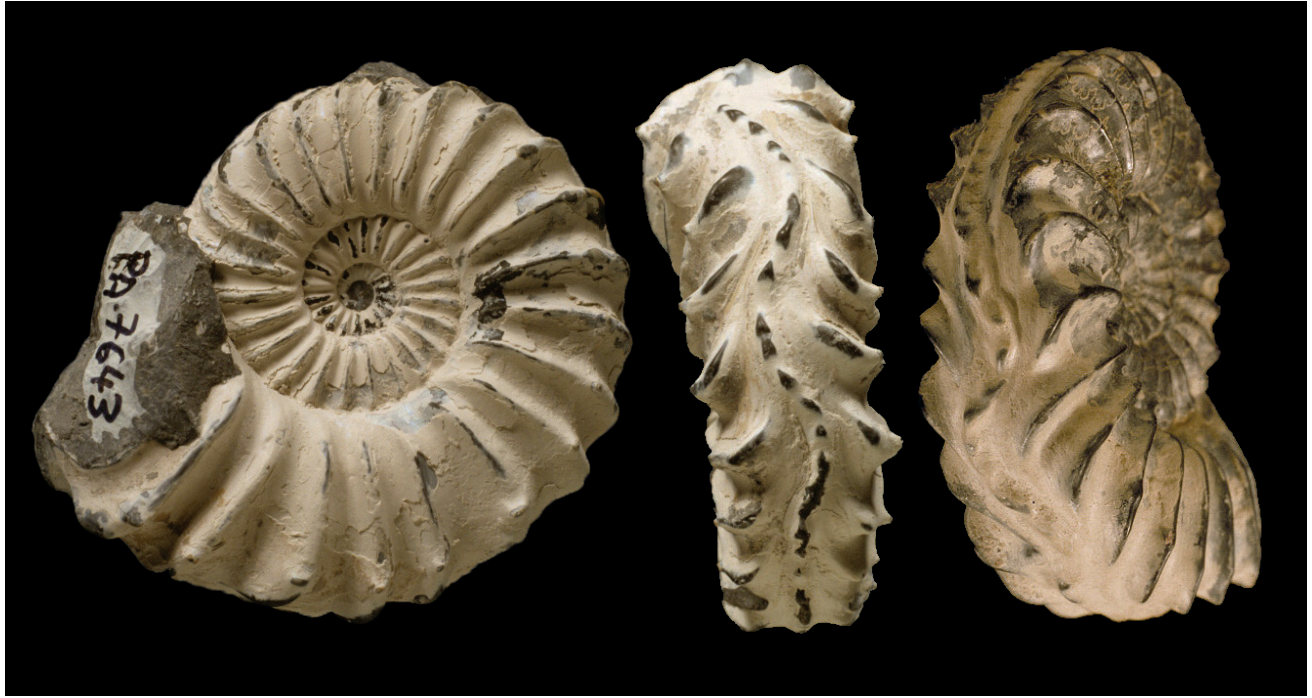


Abb. 257: Stärkeres Kielpendeln ohne vorausgegangene erkennbare Gehäuse-Verletzung bei *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken. Links und Mitte (Lateral- und Ventralansicht): Ø 4,6 cm, SHK PA-7643 (don. M. Kaiser). Rechts: Ventrolateralansicht, Ø 3,2 cm, SHK PA-3829 (leg. E. Voss).



Abb. 258: Bei stärkerer Ausbildung der Anomalie knickt auch der Kiel von *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus Unterstürmig/Oberfranken einseitig ein. Links Einknicken der rechten Kielfurche, Ø 7 cm, SHK PA-6740 (don. R. Albersdörfer). Rechts: Wechselseitiges Einknicken des pendelnden Kiels, Ø 5,7 cm, SHK PA-5392 (don. W. Schrickel).

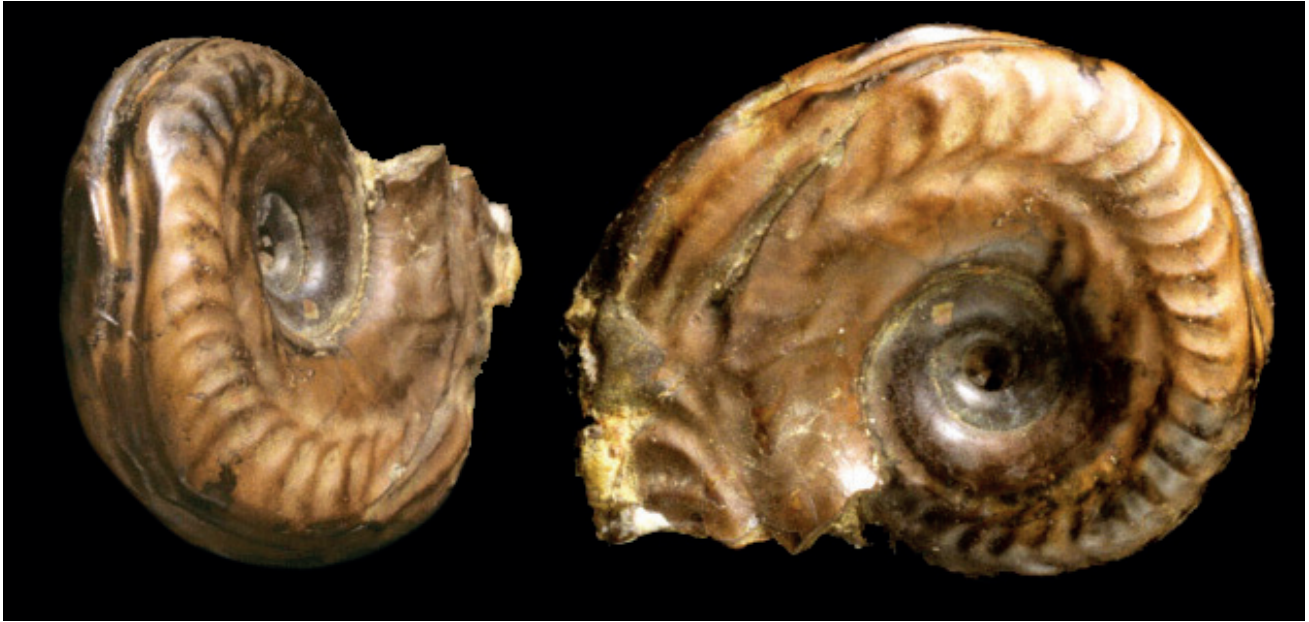


Abb. 259: Endogen verursachtes Kiel-Pendeln bei *Hildoceras bifrons* (Bruguière) aus dem Unter-Toarcium der Grand Causses, Südfrankreich (don. A. E. Richter), Ø 2,3 cm, SHK PA-6245.



Abb. 260: Das anhaltende, einseitige Vertiefen der rechten Kiefurche kann als intermediäres Phänomen zwischen den formae *juxtacarinata* Hölder 1956 und *undaticarinata* Heller 1958 aufgefasst werden. *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig, Oberfranken (leg. Frau Völkl), Ø 4,8 cm, SHK PA-1331.

2) Die Ablenkung des Kielverlaufs von der Planspirale kann bis annähernd 90° erreichen, so dass der Kiel von der ventralen Medianen einseitig auf die Nabelkante zuwächst. Erreicht die Ablenkung ihren artabhängigen maximal tolerierbaren Betrag (vergl. Abb. 171), kommt es durch ein- oder mehrfaches Neueinsetzen des Kieles zu sägezahnartigen (= chaotischen) Skulpturanomalien (= *forma chaotica* Keupp 1977: Abb. 261-263).



Abb. 261: Zwei Exemplare von *Cleviceras exaratum* (Young & Bird) aus dem Unter-Toarcium von Altdorf bei Nürnberg mit mehrfach neu einsetzender Kielposition (= *forma chaotica* Keupp 1977). Oben: Juveniles Gehäuse (leg. W. Kraus, mit MgO bedampft, Ø 38 mm, SHK PA-588 (aus Keupp 2000c). Unten: 11 cm großes Individuum (don. R. Schmode), SHK PA-30771.



Abb. 262: Beispiele der forma *chaotica* Keupp 1977 bei *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig bzw. der ICE-Baustelle am Kulch bei Lichtenfels (unten rechts). Oben links: An der Toleranzgrenze einseitiger Kielverlagerungen (forma *juxtacarinata*) steuert der zweimalige Neuansatz des Kieles einer zu großen Symmetriestörung entgegen, Ø 4,9 cm, PA-3991 (don. A.E. Richter). Oben rechts: Nach Erreichen der Flankenmitte des abgelenkten Zopfkiels erfolgt der Neueinsatz, Ø 4,8 cm, PA-10299 (leg. R. Kernwein). Unten links + Mitte: Einseitiges Ausbrechen der Kielskulptur mit starkem Hervortreten auf der rechten Flanke, Lateral- und Ventralansicht, Ø 4,5 cm, PA-3210 (don. W. Schrickel). Unten rechts: Wiederholter Neuansatz des Kieles nach jeweils auf die rechte Flanke verlagertes Ventral-skulptur, Ø 4,5 cm, PA-32829 (leg. R. Lösch).



Abb. 263: Alternierende Anlage der forma *chaotica* Keupp 1977 bei *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium. Links: Nach der Ablenkung des Zopfkiels auf die linke Flanke ermöglicht der Neuansatz eine gegensteuernde Abweichung der Kielposition auf die rechte Flanke. Reichenschwand bei Lauf/Pegnitz (leg. D. Weise), Ø 5,4 cm, PA-18641. Mitte + rechts: Dem nebenstehenden Fall analoge Ausbildung der Anomalie von Unterstürmig, Ø 4,2 cm, SHK PA-6744 (don. A.E. Richter).

Das „**Morton-Syndrom**“ (Landman & Waage 1986): Morton (1983) beschreibt bei einer auffällig hohen Zahl mikro- und makroconcher Grammoceraten aus dem Dogger der Insel Sky auffällige Symmetriestörungen, die durch einseitige Deformationen des Windungsquerschnitts und einer exzentrischen Abweichung von der planen Spiralebene ausgelöst wurden. Im Gegensatz zu ähnlichen Symptomen nach einseitigem Aufwuchs von Epöken (s.o.), wurde das „Morton-Syndrom“ ohne erkennbare Beeinflussung durch äußere Faktoren ausgelöst. Es resultiert ein analoges schüsselförmiges Wachstum, das mit dem deskriptiven Begriff der „forma *excentrica* Hölder 1956“ beschrieben werden kann (Abb. 265 unten rechts, 266). Nur in einzelnen Fällen lässt sich auch ein gegensteuerndes Pendeln von Skulpturelementen und der ganzen Windung beobachten (= forma *undaticarinata*, forma *undatispirata* Keupp & Ilg 1992, Abb. 265 oben und unten links), so dass das „Morton-Syndrom“ in den meisten Fällen die Lage der betroffenen Tiere im Wasser deutlich beeinflusst haben musste. Insgesamt waren 8,1 % der Individuen der Population von Sky betroffen.

Vergleichbare Symmetrieabweichungen der ventralen Gehäusepartien treten vereinzelt bei überwiegend planulaten bis scheibenförmigen Gehäusen zahlreicher Taxa auf (z.B. in Unter- und Mitteltrias: *Pseudosageceras* (Abb. 264 unten), *Columbites*, *Tropigastrites*; Lias: Amaltheiden, diverse Harpoceraten inklusive *Dumortieria*, *Pleydellia* (Abb. 264 oben, 265), Dogger: *Quenstedtoceras*; Unter-Kreide: *Deshayesites*; Doguzhaeva et al. 1990 u.a.), erreichen jedoch selten eine den Graphoceraten von Sky vergleichbare relative Häufigkeit. So fand sich nach eigenen Erhebungen das „Morton-Syndrom“ beispielsweise bei 38 von 2520 Dumortierien aus dem Süddeutschen Ober-Toracium (= 1,5 %). Dagegen berichten Landman & Waage (1986), dass bei den Scaphiten aus der Fox Hills Formation der nordamerikanischen Ober-Kreide das „Morton Syndrom“, das sich in einem vorübergehenden Auswandern der abgeplatteten Ventralseite aus der Medianen äußert (= forma *juxtasulcata* Geczy 1965; vergl. Abb. 344), bei einzelnen Arten wieder häufiger auftritt und z.B. bei *Hoploscaphites nebrascensis* bis zu 5,42 % der Population befallen hatte.



Abb. 264: Beispiele für ausgeprägte Fälle des endogen ausgelösten „Morton-Syndroms“: Oben: *Cleviceras elegans* (Sowerby) aus dem Unter-Toarcium von Altdorf bei Nürnberg, (leg. J. Schüssel), Ø 5,5 cm, SHK PA-543. Unten: *Pseudosageceras multilobatum* Noetling aus dem Ober-Skythium von Vikinghøgda südlich Sassendalen, Spitzbergen (don. R. Veit), Ø 3,4 cm, SHK PA-9204.



Abb. 265: Das „Morton-Syndrom“ ist durch eine Palette unterschiedlicher, meist pendelnder Symmetriopathien des Gehäuses gekennzeichnet. Oben: *Pleydellia* sp. aus dem Ober-Toarcium von Pölling bei Neumarkt/Oberpfalz in Lateral- und schräger Ventralansicht. Ø 2,1 cm, PA-2885 (leg. K. Weiß). Unten links: *Pleydellia distans* (Buckman) vom Blumenhof nördlich Neumarkt, Oberpfalz, Ø 3 cm, PA-4164 (leg. H. Pietsch). Unten rechts: *Grammoceras thouarsense* (d'Orbigny) aus dem Ober-Toarcium von Camplong bei Cornus, Südfrankreich (don. R. Schmode), Ø 3,8 cm, PA-19802.



Abb. 266: Typisches „Schüsselwachstum“ durch Abplattung der einen Flanke und konvexe Wölbung der anderen Flanke. *Amaltheus margaritatus* Montfort, Ober-Pliensbachium von Gustedt, Niedersachsen in drei Ansichten (rechte Seite, ventral und linke Seite), Ø 3,4 cm, SHK PA-3172 (don. R. Jordan).

Als Ursache des „Morton-Syndroms“ werden übereinstimmend endogene Störungen vermutet, die durch Parasiten oder vergleichbare Infektionen ausgelöst wurden. Das gehäufte Auftreten des Syndroms in einzelnen Populationen, etwa im Bajocium der Insel Sky (Morton 1983), deutet auf lokale „Verseuchungen“ mit dem Erreger hin (vergl. Tab. 14).

Taxon	Stratigraphie Herkunft	Zahl der Individuen	„Morton Syndrom“ Anzahl/%	Autor
<i>Graphoceras</i>	Bajocium Ile of Sky	397	32/8,1 %	Morton, 1983
<i>Dumortieria</i>	Toarcium S-Deutschland	2520	38/1,5 %	Keupp, hier
<i>Discoscaphites conradi</i>	Maastricht Fox Hills	345	6/1,75 %	Landman & Waage, 1986
<i>Hoploscaphites div. sp.</i>	Maastricht Fox Hills	1281	43/3,35 %	Landman & Waage, 1986
<i>Hoploscaphites nebrascensis</i>	Maastricht Fox Hills	129	7/5,42 %	Landman & Waage, 1986

Tab. 14: Das „Morton-Syndrom“ tritt bei verschiedenen mesozoischen Ammonitengruppen in unterschiedlicher Häufigkeit auf.

### - Symmetropathien des Phragmocons

Der Einbau der Kammerscheidewände in das Gehäuse durch den rückwärtigen Mantel erfolgt bei den ektocochliaten Cephalopoden grundsätzlich zeitlich und räumlich unabhängig vom peristomalen Vorbau der Gehäuseröhre und der Skulpturanlage. Er leitet eine vollständige Funktionsänderung des abgeschnürten Gehäuseabschnittes ein. Erfüllte es zuvor als hinterer Teil der Wohnkammer die Aufgaben als Außenskelett (Widerlager der Retraktormuskulatur) und als Schutzröhre, ist es nun Bestandteil des hydrostatischen Apparates. Unter den vielfältigen Störungsmöglichkeiten des Septeneinbaues, denen ein eigenes Kapitel dieses Buches gewidmet ist (s. u.), werden vor allem für die asymmetrische Anlage von Externlobus und Siphon auch parasitäre Ursachen diskutiert (Hengsbach 1979, 1986a, 1986b, 1996). Bei einigen Ammonoideen-Taxa war die Lage des Siphons nicht streng kontrolliert, weshalb seine Position im Rahmen der individuellen Variabilität häufig von der ventralen Medianen der Gehäuseröhre abweichen kann (z.B.: *Psiloceraten*: Lange 1941, 1951; Hengsbach 1977b), bei einigen Taxa war eine ventrale Asymmetrie der Lobenlinie sogar artspezifisch fixiert (z.B.: *Anahoplites*, *Placenticeras*). Das Gros der Ammonoideen ist jedoch durch eine konstante Medianlage von Siphon und Externlobus gekennzeichnet. Abweichungen davon sind pathologisch und betreffen lediglich Einzelindividuen einer Population. Hölder (1956) hat

für solche Fälle bei *Harpoceras* (Toarcium) und *Taramelliceras* (Malm) die Bezeichnung **forma juxtalobata** eingeführt. Es zeigt sich übereinstimmend bei verschiedenen Taxa, [z.B.: Cheiloceraten (Ober-Devon), Arnioceraten (Sinemurium), *Cymbites* (Pliensbachium), *Hecticoceras* (Callovium), *Physodoceras* (Ober-Jura)], dass die Symmetrie-Abweichung betroffener Individuen schon in der frühen Ontogenese nach dem Ammonitella-Stadium angelegt wurde (Lange 1929, 1941, Hölder 1956, Schindewolf 1961, Hengsbach 1976, 1977a,b, 1980, 1986a). Der Ablenkungsbetrag kann ohne Vorzugsrichtung nach rechts oder links von gering bis sehr deutlich variieren. Da bei den betroffenen Individuen der dorsale Internlobus symmetrisch in seiner Mittelposition bleibt, war offensichtlich nur der ventrale Mantelsack von der Symmetriestörung betroffen. Als mögliche Ursachen des Phänomens bieten sich verschiedene, fossil nicht nachweisbare Wachstumsstörungen des hinteren ventralen Weichkörperabschnitts an, die zu einseitigen tumorartigen Schwellungen bzw. der einseitigen Vergrößerung paariger Organe führten. Parasitosen sind daher nicht auszuschließen.

### - Störungen der Schalenbildung

Nematoden (Fadenwürmer) und Trematoden (Plattwürmer) sind bei modernen Mollusken häufige Parasiten (Sparks 1972). Insbesondere die Trematoden unterliegen einem komplexen Lebenszyklus, dessen einzelne Stufen sich zum Teil temporär in unterschiedlichen Zwischenwirten einnisten. Am bekanntesten sind wohl in tropischen Süßwassergebieten die Erreger der „Bilharziose“: Die aus dem Ei geschlüpften Mirazidium-Larven befallen innere Organe oder das Mantelgewebe von Schnecken (erster Zwischenwirt), wachsen dort zu Sporozysten heran, in denen sie sich vermehren und schließlich als Zerkarien ihren Wirt wieder verlassen. Als zweiter Zwischenwirt dient in der Regel ein Säugetier. Wird ein Mensch befallen erkrankt er an der Bilharziose durch das Heranwachsen des Parasiten, die ihren Wirt als Metazerkarie verlässt, um als adulter Saugwurm frei im Wasser zu leben. Erfolgt die Sporozystenbildung im Mantelgewebe des ersten Zwischenwirts, kann dies zu lokalen Störungen der Schalenbildung führen. Bei dem abgebildeten Gehäuse der ägyptischen Süßwasserschnecke *Pila* (Abb. 267 links) führte die Einnistung eines Trematoden in das Mantelgewebe zu einer schlitzförmigen Aussparung der Gehäusemündung, die sich mit dem Heranwachsen des Parasiten zunehmend verbreitert hat.



Abb. 267: Links: Rezentere Süßwasser-Gastropode *Pila* sp. aus Ägypten (Höhe 3 cm, leg. F. Riedel). Seine Schalenmündung hält durch den Befall einer Plattwurmlarve (Trematoden) einen Schlitz offen, dessen Anlage einer breiten Scheitelfurche (forma *verticata* Hölder 1956) bei Ammonoideen ähnelt. Rechts: *Epivirgatites* sp. aus dem Tithonium von Moskau, Russland (leg. V. Mitta) mit einem breiten Rippenscheitel, dessen allmählicher Beginn ohne Mundsaumverletzung auf einen ähnlichen parasitären Auslöser der Anomalie hinweist. Ø 3,6 cm, SHK PA-32431.

Keupp (1979) beschreibt ein ganz ähnliches Phänomen bei Dactyloceraten aus dem Unter-Toarcium von Altdorf bei Nürnberg, bei dem ohne vorausgehende Mundrandverletzung die Schalenbildung entlang der Nabelkante verzögert wird. Die radialen Rippen ziehen wie bei einem Halbscheitel an der Nabelkante anomal zurück. Im weiteren Gehäusebau nimmt das Ausmaß der Anomalie oft deutlich zu, indem die normalerweise gerundete Nabelkante anomal abgeschrägt wird. An der Gehäusemündung wird ersichtlich, dass die Schalenbildung im Bereich der anomalen Nabelkante verzögert erfolgte

und eine deutliche Ausbuchtung des sonst geraden Mundrandes bewirkte (vergl. Keupp 2000b). Die Nabelkanten-Anomalie, für die Kröger (2000) die Bezeichnung **forma umbilicata** vorschlägt, erinnert in ihren Symptomen an die geschilderte Gehäusestörung infolge einer Trematoden-Parasitose bei der Schnecke *Pila* und scheint durch die gezielte Einnistung eines Trematoden-ähnlichen Parasiten in den geschützten Zwickel des Mundsaumepithels an der Nabelkante bedingt worden zu sein. Die Nabelkanten-Anomalie lässt sich in unterschiedlicher Intensität bei etwa 5 % der Dactylioceraten-Population im Raum Altdorf nachweisen, ist aber bei dieser Gruppe bisher außerhalb des beschriebenen Fundgebietes nur äußerst sporadisch gefunden worden (Abb. 268, 358). Auch innerhalb der artenreichen Ammonitenvergesellschaftung des Fundgebietes, die neben den Dactylioceratiden verschiedene Harpoceraten, Hildoceraten, Phylloceraten und Lytoceraten enthält, scheint das Phänomen auf die Dactylioceraten beschränkt zu sein. Es liegt demnach die Vermutung nahe, dass das Phänomen auf eine regionale Verseuchung mit einem gruppenspezifisch eingemischten Parasiten zurückgeht.



Abb. 268: Zwei Beispiele der „Nabelkanten-Anomalie“ (= forma *umbilicata* Kröger 2000) bei Dactylioceraten aus dem Unter-Toarcium der klassischen Fundstelle Altdorf bei Nürnberg, wo 5 % der *Dactylioceras*-Population mit dem mutmaßlich verursachenden Parasiten befallen waren. Links: Ø 5,6 cm, SHK PA-600 (leg. E. Schäfer). Rechts: Ø 3,7 cm, SHK PA-13740 (leg. H. Gradl).



Abb. 269: Leicht zu verwechseln mit der pathologischen forma *umbilicata* Kröger ist das gelegentliche Auftreten kräftiger (im Gegensatz zur forma *umbilicata* Kröger 2000 nur auf dem Steinkern erkennbarer), interner Muskelleisten, insbesondere bei longidomen Ammoniten-Taxa. Ihr Auftreten ist jedoch auf den Phragmokon und hinteren Wohnkammer-Bereich beschränkt. Da die Abplattung der Nabelkante durch eine sekundär gebildete innere Leiste erfolgt, wird die ursprüngliche Rippenskulptur senkrecht überlagert, es kommt nicht zur Ausbildung eines Halbscheitels. Links: *Dactylioceras* sp. aus dem Unter-Toarcium von Feugueroles, Normandie, Ø 2,5 cm, MAn-1172a, Mitte und rechts: *Perisphinctidae* indet. aus dem mittleren Oxfordium von Pamproux, Frankreich. Ø 3,4 bzw. 4,5 cm, MAn-2184, 3277.

Ein der forma *umbilicata* entsprechendes Phänomen außerhalb der Dactylioceraten sei hier bei einem *Epivirgatites* aus dem Tithon Moskaus (Abb. 267 rechts) und bei *Quenstedtoceras* aus dem Ober-Callovium von Saratov an der Wolga (Russland) vorgestellt (Abb. 270), wo das Phänomen jedoch in seiner Position nicht auf die Nabelkante allein beschränkt ist. Der *Epivirgatites* bildet bei einem Gehäusedurchmesser von ca. 25 mm zunächst nahe der linken Nabelkante ohne vorausgegangene Verletzung eine haarfeine

Leiste mit rückwärts geknickten Anwachslineien aus, die einer forma *pseudocarinata* Fernández-López 1987 ähnlich ist. Verbunden mit einer vorübergehenden Rippenverflachung der gesamten Windung („stretch zone“ sensu Landmann & Waage 1986) geht der feine Rippenscheitel in eine V-förmige, sich auf 4 mm verbreiternde und rückwärts gerichtete Einbuchtung der Nabelkante über, in der die Anwachslineien gestaucht erscheinen und eng aufeinanderfolgen. Der breite, offene Nabelkantenschlitz wird erst nachträglich mit einem breiten Band aus unregelmäßigem Schalenmaterial geschlossen. Die lateralen Rippen sind entlang des Spiralbandes deutlich retrocostat. Bei den Quenstedtoceraten sind analoge Schalenschlitze teils in der Nabelregion angesiedelt (Abb. 270 links), teils aber auch im äußeren Flankendrittel (Abb. 270 rechts). Letzteres Exemplar entwickelt bei 2 cm Gehäusedurchmesser ohne erkennbare Verletzung ein breites Spiralband, in dem die Berippung aussetzt und durch unregelmäßige, nach hinten gebogene Anwachslineien ersetzt wird. Die sich verstärkende lokale Beeinträchtigung des Mundsaumepithels wird durch ein progressives Auslenken von Spiralband und Ventralkiel in Richtung auf die linke Nabelkante dokumentiert.

Während bei den modernen Nautiliden vergleichbare Parasiten nicht bekannt sind, werden Coleoiden häufig von parasitären Faden- und Plattwürmern, darunter auch marinen Saugwürmern befallen. Sie dienen bevorzugt als zweite Zwischenwirte (Hanlon & Forsythe 1990). Die Zerkarien werden dabei zusammen mit der Beute aufgenommen. Dagegen dienen heute im Meer als erste Zwischenwirte besonders Plankton fressende Mollusken (vor allem verschiedene Schnecken). Möglicherweise lässt sich das Auftreten der forma *umbilicata* bei mesozoischen Ammonoideen, deren Symptome wahrscheinlich analog zu modernen Counterparts durch Sporozystenbildung von Trematoden im Mantelgewebe des Mundsaumes ausgelöst wurden, mit ihrer mikrophagen, meist planktonischen Ernährungsweise erklären (Keupp 2000b). Sie begünstigt die Aufnahme der kleinen Mirazidium-Larven.



Abb. 270: Eine dem Rippenscheitel ähnliche Erscheinungsform, die entsprechend der forma *umbilicata* Kröger 2000 nicht durch eine Gehäuseverletzung, sondern einen mutmaßlichen Parasitenbefall ausgelöst wurde, ist bei den Quenstedtoceraten aus dem Ober-Callovium von Dubki bei Saratov/Wolga nicht nur auf die Nabelkanten-Position beschränkt (don. V. Karchevsky). Links: Ø 3,9 cm, SHK PA-18400. Rechts: Ø 2,2 cm, SHK PA-19660.

### - Riesenwuchs

Die größten bisher bekannten Ammoniten der Welt stammen aus der Oberkreide (Campan) des westfälischen Münsterlandes. Während lange Zeit das 1,7 m messende Exemplar von *Parapuzosia seppenradensis* (Landois), das im Westfälischen Museum für Naturkunde, Münster, und als Abguß in den meisten großen naturkundlichen Museen der Welt ausgestellt ist (Krüger 1984), als größtes Exemplar galt, konnte A. Heinrich in den gleichen Fundschichten bei Bottrop Fragmente derselben Art bergen, deren größtes Individuum bei einem Durchmesser von 2,03 m noch gekammert ist. Eine Rekonstruktion dieses Exemplares lässt auf einen tatsächlichen Durchmesser des vollständigen Gehäuses von annähernd 3 m schließen (Stevens 1988). Riesenwuchs (= Gigantismus) bei Ammonoideen ist aber keinesfalls auf die Oberkreide beschränkt, sondern tritt in der Erdgeschichte wiederholt, besonders in transgressiven

Zeiten, bei unterschiedlichsten Gruppen auf (Wiedmann 1973; Johnson 1984; Stevens 1988; Klug 1999). So erreichen die oberdevonischen Manticoceraten und die permischen Metalegoceraten Durchmesser von bis zu 60 cm, *Pinacoceras metternichi* (Hauer) in der nordalpinen Obertrias von mehr als 1 Meter (Lenzenwenger 1995). Mit Beginn des Jura finden sich großwüchsige Taxa in immer kürzeren episodischen Abständen (Stevens 1985). Exemplarisch seien etwa die 1,5 m großen Lytoceraten Neuseelands (Stevens 1979) und die wagenradgroßen Perisphinctiden des Oberjura (*Titanites*) genannt (Arkell et al. 1957). Die geschilderten Fälle von Gigantismus sind aber artspezifisch und betrafen komplette Populationen bevorzugt solcher Taxa, die sich in flachen Schelfarealen ausgebreitet haben. Sie wurden im Zuge phylogenetischer Prozesse vermutlich durch eine genetisch gesteuerte Verzögerung bzw. Aufhebung des Wachstumsstopps ermöglicht, der bei klein- bis mittelgroßen Taxa normalerweise mit dem Einsetzen der Geschlechtsreife gekoppelt war.

Innerhalb einzelner Ammonoideen-Taxa können weitere Fälle einer genetisch planmäßigen Größendifferenzierung durch einen ausgeprägten Sexualdimorphismus hervorgerufen werden (Callomon 1963; Makowski 1963, Lehmann 1990, Keupp 2000b). Eine Analogie dazu beobachten wir bei verschiedenen Arten moderner Coleoideen, deren Geschlechter unterschiedliche Reifezeiten aufweisen und dadurch zu einer Verzweigung der Männchen führen kann, während die Weibchen infolge ihrer längeren wachstumsaktiven Präadultphase deutlich größer werden. Bei *Argonauta* beispielsweise können die Weibchen bis zu 20-fach größer werden, als ihre Männchen. Mutmaßlich dimorphe Paare von Ammonitengehäusen, die insbesondere seit dem Jura jeweils in denselben Schichten vorkommen, unterscheiden sich nicht nur in ihren Dimensionen (Mikro- und Makroconche), sondern können durch zusätzliche Wachstumsmodifikationen der männlichen Mikroconche ein völlig eigenständiges morphologisches Gepräge erhalten, so dass bis heute die Vertreter beider Dimorphen als taxonomisch eigenständige Arten oft unter verschiedenen Gattungen geführt werden. Bei Nautiliden sind bisher keine signifikanten Größenunterschiede der Gehäuse beider Geschlechter bekannt.

Für pathologische Fälle von Gigantismus, die nur einzelne Individuen sonst kleinwüchsiger Arten kennzeichnen, hat Ivanov (1975) den Begriff **Megaconche** eingeführt. Sie sind im Zusammenhang mit einer pathologischen Aufhebung der bei diesen Arten sonst üblichen Wachstumslimitierung zu sehen. Bei Gehäusen megaconcher Individuen treten daher grundsätzlich keine Anzeichen einer Wachstumslimitierung auf, wie Septendrängung oder deterministische Mündungsdifferenzierungen. Manger et al. (1999) listen bei einer größeren Zahl von jungpaläozoischen Taxa Fälle von pathologischem Gigantismus auf, die zeigen, dass die betroffenen Individuen gegenüber ihren normalen Artgenossen, mit denen sie in denselben Schichten vergesellschaftet sind, den 2- bis mehr als 4-fachen Gehäusedurchmesser erreichten (vergl. auch Stephen 1997). Eine Auswahl davon ist in Tab. 15 wiedergegeben.

Taxon	Stratigraphie	Lokalität	D <sub>normal</sub>	D <sub>Megaconch</sub>	Referenz
<i>Anthracoceras</i>	Ob. Mississippian	Arkansas	20 mm	80 mm	Saunders 1973
<i>Endolobus</i>	Ob. Mississippian	Arkansas	120 mm	420 mm	Gordon 1965
<i>Paracravenoceras</i>	Ob. Mississippian	Arkansas	35 mm	80 mm	Manger et al. 1999
<i>Rayonoceras</i>	Ob. Mississippian	Arkansas	750 mm	2800 mm	Manger et al. 1999
<i>Branneroceras</i>	Unt. Pennsylvanian	Arkansas	35 mm	107 mm	McCaleb 1968
<i>Gastrioceras</i>	Unt. Pennsylvanian	Oklahoma	50 mm	130 mm	Manger et al. 1999
<i>Syngastrioceras</i>	Unt. Pennsylvanian	Oklahoma	40 mm	120 mm	Manger et al. 1999
<i>Diaboloceras</i>	M.-Pennsylvanian	Texas	60 mm	272,7 mm	Manger et al. 1999
<i>Phaneroceras</i>	M.-Pennsylvanian	Arkansas	61 mm	115 mm	McCaleb 1968

Tab.15: Megaconche aus dem Jungpaläozoikum erreichen zum Teil mehr als den vierfachen Durchmesser gegenüber ihren normalen Artgenossen derselben Schichten.

Als Ursache für pathologischen Gigantismus diskutieren Manger et al. (1999) einen möglichen Befall der Gonaden mit Trematoden-Larven, die analog zu den modernen Fällen von Riesenwuchs bei terrestrischen Gastropoden der Tropen das Einsetzen der Geschlechtsreife und mit ihm des hormongesteuerten Wachstumsstopps verhindert hätten (Hölder 1956, 1960; Bucher et al. 1996; Davis et al. 1996).

### - Perlenbildung

In seiner Genese nimmt die Perlenbildung eine intermediäre Stellung zwischen exogener und endogen-parasitärer Ursache ein. Unter Perlen versteht man Schalenwucherungen, die zur Abkapselung von Fremdkörpern angelegt werden. Wir kennen sie bei nahezu allen modernen Großgruppen der schalentragenden Mollusken (Muscheln, Schnecken, Scaphopoden: Götting 1974). Gesicherte Nachweise einer sehr seltenen Perlenbildung beim rezenten *Nautilus* gehen auf Willey (1902: S.746) zurück. Nach der Erscheinungsform der Perlen unterscheidet man drei Typen:

- Schalenkonkretionen (= Blisters)
- Freie Perlen
- Haftperlen (=Schalenperlen)

Der Bildungsvorgang ist in allen drei Fällen ähnlich. Eine **Schalenkonkretion** überwächst einen zwischen dem schalenbildenden Mantel und der Schaleninnenseite eingedrungenen Fremdkörper mit neuen Schalenschichten. Das Resultat sind warzenartige Auswüchse auf der Schaleninnenseite. Vielfach werden durch Anbohrungen der Schale parasitäre Fremdkörper eingebracht (Zimniok 1984). Zur Bildung **einer freien Perle** ist Voraussetzung, dass ein Teil des Mantelepithels beim Eindringen des Fremdkörpers verletzt und aus seinem ursprünglichen Verband gelöst worden ist. Das isolierte Epithelfragment schließt sich dann um den Fremdkörper und bildet den Perlsack, in dem die Sekretion konzentrischer Schalenschichten erfolgt. Von einer **Haftperle** spricht man, wenn eine ursprünglich freie Perle an der Innenseite des Gehäuses wieder anwächst.



Abb. 271: Haftperlen und Blister (= Schalenkonkretionen) in der rezenten Süßwasser-Perlmuschel *Cristaria plicata* (Leach) aus China. Außen- und Innenseite einer linken, 16 cm breiten Klappe. SHK (ohne Nummer).

Beschreibungen fossiler Perlen konzentrieren sich seit ihrer ersten Erwähnung bei Woodward (1723) vor allem auf Muscheln (Zilch 1936, Tasnadi-Kubacska 1962). Den ersten Bericht über eine fossile Perlenbildung bei einem Nautiliden (*Pleuronautilus*, Trias) lieferte Kieslinger (1926). Viele als Perlen interpretierte Hohlformen in Steinkernen paläozoischer und triadischer Ammonoideen (House 1960: Goniatiten; Kirchner 1927: *Ceratites compressus*) bleiben jedoch zweifelhaft, da erhaltungsbedingt die Beweisführung versagt bleibt (Keupp 1987) und oft alternative Erklärungsmöglichkeiten existieren. So beschreibt zum Beispiel Miller (1938) den Steinkern eines *Manticoceras* (Ober-Devon), dessen Oberfläche runde Vertiefungen aufweist, die durch eine postmortale Besiedlung der Wohnkammerinnenseite durch orbitoide Brachiopoden hervorgerufen wurden. Wenn auch wiederholt Eindellungen (= pits) auf Steinkernen paläozoischer Ammonoideen beschrieben und plausibel als Perlbildungen interpretiert wurden (House 1960; Hengsbach 1991, 1996; De Baets et al. 2011), gelingt der erste gesicherte Nachweis von Schalenkonkretionen bei Ammonoideen Keupp (1987) am Beispiel von zwei Dactylioceraten aus dem süddeutschen Unter-Jura (Abb. 272). In beiden Fällen liegt zu den 4,5 bis 9 mm großen rundlichen Eindellungen des Steinkerns die in Kalzit umgewandelte Schale vor. Schnitte durch die Schalenkonkretionen zeigen, dass zwischen der Primärschale und der sekundären inneren Schalenauskleidung der Wohnkammer, die das wellblechartige Rippenmuster intern glättet (Howarth 1975), jeweils ein 1,5 bis 3 mm großer, eiförmiger Einschluss abgekapselt wurde.



Abb. 272: Blister-Bildung bei zwei *Dactylioceras* aus dem Unter-Toarcium von Altdorf bei Nürnberg (leg. J. Schüssel). Oben links: Steinkern von *Dactylioceras anguinum* (Reinecke) mit den Hohlformen von zwei Blistern,  $\varnothing$  5,9 cm, PA-643. Oben rechts:  $\varnothing$  6 cm, PA-1696. Unten: Die im Abdruck der Kalkkonkretion haften gebliebene (in Kalzit umgewandelte) Schale zeigt im Dünn- bzw. Anschliff den durch die Schalenschichten umschlossenen Hohlraum, in dem der ursprüngliche parasitäre Fremdkörper war. Links: Anschliff eines Blisters des darüber abgebildeten Exemplares PA-643. Der durch Zement gefüllte, umschlossene Hohlraum ist 1,5 mm groß. Rechts: Dünnschliff durch einen 3 mm messenden, Zement gefüllten Hohlraum eines Blister des darüber abgebildeten Exemplares (PA-1696) (nach Keupp 1987).

Analog zu ähnlichen Schalenkonkretionen bei modernen Miesmuscheln (Götting 1979) können die beobachteten Perlbildungen der *Dactylioceras* auf nicht näher zuordenbare Parasiten zurückgeführt werden. Hengsbach (1996) schlägt für das Phänomen der Schalenkonkretionen die Bezeichnung **forma concreta** vor.

### „Housean pits“

Erstmals stellt House (1960) bei verschiedenen Taxa von devonischen Ammonoideen-Steinkernen aus unterschiedlichen Lokalitäten (Cornwall, Algerien, Deutschland) charakteristische Muster von winzigen, 0,3 bis 0,9 mm großen Eindellungen vor, die teilweise in radialen und spiralgigen Reihen angeordnet sind. Die Reihen verlaufen weder exakt kongruent zu den Anwachslineien, noch korrespondieren sie mit dem Suturen-Verlauf. Ihre Anlage erfolgte im vorderen Wohnkammer-Abschnitt. House deutet die „Pits“ als Perlbildungen, die durch Fremdkörper zwischen Mantel und Gehäuseinnenwand eingedrungen seien und durch die Anheftung des Weichkörpers in der Schale in ihrer rückwärtigen Ausbreitung limitiert wurden. Davis & Mapes (1999) führten für diese mutmaßlichen Schalenkonkretionen den Namen „Housean pits“ ein.

Vergleichbare Pits, die auch einzeln vorkommen können (Abb. 273), sind seitdem mehrfach erwähnt worden (Chlupáč & Turek 1983, Becker & House 1994, Klug 2002a,b, 2007; Bockwinkel et al. 2009, Rakociński 2012).

Ausführlich setzen sich De Baets et al. (2011) mit dem Phänomen auseinander. Sie erkennen, dass das Auftreten solcher Pits im untersuchten Zeitabschnitt Emsium/Givetium auf bestimmte Taxa konzentriert ist. So treten sie zu dieser Zeit häufig bei verschiedenen Gattungen der Anarcestaceae, seltener bei Pharciceraceae auf, fehlen aber offensichtlich bei den Mimagoniatitaceae und Agoniatitaceae. Die Autoren differenzieren insgesamt fünf verschiedene Pit-Typen, zwischen denen es vereinzelt auch intermediäre Formen gibt:

- Typ 1: Relativ große, ovale Pits, die überwiegend in spiralförmigen Reihen angeordnet sind (Abb. 274 oben). Weit verbreitet bei Anarcestiden und Sellanarcestiden.
- Typ 2: Kleine, meist rundliche Pits, die in großer Zahl auftreten. Ihre Anordnung erscheint chaotisch oder erfolgt in mehr oder weniger deutlichen radialen Reihen (Abb. 274 unten). Häufigste Form der Pits.
- Typ 3: Bisher auf seltene Nachweise bei der Art *Sobolewia nuciformis* (Whidborne) einer algerischen Lokalität beschränkt: große ringförmige pits mit zentraler Vertiefung.
- Typ 4: Flache, paarig angeordnete Mulden in radialer Anordnung. Bisher sind diese nur bei *Ivoites* aus dem Unter-Emsium, des Hunsrückschiefers nachgewiesen.
- Typ 5: Nierenförmige bis ovale Pits nur auf der Ventralseite im medianen Maximum der Trichterbucht angelegt. Sie finden sich bei verschiedenen Gattungen des Unter-Emsiums (vergl. Becker & House 1994, Klug 2001, Korn & Klug 2002, Klug et al. 2008a,b).



Abb. 273: Kleine, einzelne Eindellung (Pfeil) auf dem limonitisierten Steinkern eines oberdevonischen Cheiloceraten aus Nehden/Sauerland (leg. W. Schrickel). Ø 18 mm, SHK PA-4088.

Als Ursache der unterschiedlichen Pits diskutieren De Baets et al. (2011) sechs mögliche Hypothesen: 1) Normale Bestandteile der Schaleninnenseite, 2) Vom Mantel regenerierte Anbohrungen, 3) Eindringen anorganischer Partikel, 4) Überwachsene Relikte von Weichkörperanhaftungen, 5) Überwachsene Parasiten, 6) Kommensalistisch lebende Epöken. Sie kommen zum Schluss, dass Parasitosen die höchste Wahrscheinlichkeit haben und vergleichen die Pits mit den Bildungen von modernen Trematoden in Muschelschalen. Die offensichtliche Beschränkung des Auftretens der Pits auf bestimmte Taxa gibt den Autoren Anlass, über coevolutive Prozesse im frühen Devon zu spekulieren.



Abb. 274: Mutmaßliche Parasitosen von Saugwürmern (Trematoden) aus dem frühen Devon vom Jebel Ouauoufilat, Tafilalt, Marokko. Oben: *Sellanarcestes* cf. *ebbighauseni* Klug in Lateral- und Ventralansicht mit spiralig angeordneten, ovalen „Housean pits“ (= Typus 1 nach De Baets et al. 2011), Emsium, Ø 5 cm, Sammlung Nationalmuseum Prag, Nr.25582. Unten: *Crispoceras tureki* Klug mit kleinen, chaotisch angeordneten „Housean pits“ (Typ 2 nach De Baets et al. 2011), Ø 6,5 cm, Sammlung Nationalmuseum Prag, Nr.25591. Beide aus De Baets et al. 2011, mit freundlicher Genehmigung von C. Klug).

### III.1.3 PHYSIOLOGISCHE FEHLFUNKTIONEN

Über physiologische Fehlfunktionen infolge von Krankheiten (z.B. viröse Tumore), die bei Mollusken, insbesondere bei Bivalven, zwar relativ häufig sind (Sparks 1972), liegen von rezenten Cephalopoden nur wenige Beschreibungen vom nicht schalentragenden *Octopus* vor (Hanlon & Forsythe 1990, Rungger et al. 1971). Dagegen werden mehrfach Störungen der Schalenbildung infolge **ökologischen Stresses** vor allem bei in Gefangenschaft gehälteren Nautiliden beschrieben (Carlson 1987):

- vermehrter Einbau schwarzer Linien (Saunders & Landman 1987),
- trompetenartige Ausstülpung des Mündungsrandes und Faltenwurf im Schalenbau (Arnold 1985; Keupp & Riedel 1995);
- Septenstörungen (Keupp & Riedel 1995; Boscheinen 1992).

#### Stress-Schalen

Wild lebende, ausgewachsene Nautiliden haben den Rand ihrer verdickten Gehäusemündung mit einem individuell unterschiedlich dicken Band aus schwarzen Conchin-Material ausgekleidet (Ward 1987). Nahezu alle in Gefangenschaft unter Niederdruck-Verhältnissen und künstlich erzeugtem Meerwasser im Aquarium gehaltene Nautiliden zeigen eine typische Stress-Reaktion im Schalenbau, indem der Wachstumsfortschritt der Conothek deutlich gehemmt wird. Die verlangsamte Wachstumsfront, die in kurzen Episoden immer wieder einen finalen Wachstumsstopp vortäuscht, führt zu einer engen Sequenz präadultler „black bands“, die beim nächsten Wachstumsschub in das Gehäuse eingebaut werden. Es resultiert eine Schale, deren enge Abfolge kräftiger Anwachslien einen hohen Anteil an schwarzen polymeren Eiweißen integriert hat (Abb. 275; Saunders & Landman 1987).



Abb. 275: *Nautilus pompilius* L. mit typischer Stress-Schale der Aquariumshälterung, in der die enge Abfolge von kräftigen Anwachslien immer wieder präadult gebildete „black bands“ integriert. Links: Im Zoo-Aquarium Berlin (aufgenommen im August 2011). Der letzte Abschnitt der in Gefangenschaft gebildeten Wohnkammer zeigt die typische Stress-Schale. Rechts: 16 cm großes Gehäuse eines im Oktober 2001 im Aquarium des Jura-Museums in Eichstätt gestorbenen Tieres. SHK PN-10.

#### „Stretch-Zonen“ (sensu Landman & Waage 1986):

Ausgelöst durch einen Wachstumsstress bei der morphologischen Umgestaltung der finalen, hakenförmigen Wohnkammer der Scaphiten (Ober-Kreide) beschreiben Landman & Waage (1986) so genannte „Stretch-Zonen“. Sie sind im hinteren Wohnkammer-Abschnitt durch eine abnormale ventrale Eindellung gekennzeichnet, in der die Skulptur auf dicht stehende Anwachsstreifen reduziert ist. Den Stretch-Zonen vergleichbare, vorübergehende Wachstumshemmungen finden sich aber auch bei vielen anderen Ammoniten-Taxa ohne entsprechende morphologische Veränderungen ihres Gehäusebauplans. So zeigt z.B. der auf Abb. 276 wiedergegebene *Kranaosphinctes* im Zusammenhang mit der Ausbildung einer Parabelrippe (= interimistische Mündung) eine ausgeprägte Stretch-Zone.



Abb. 276: Im Zusammenhang mit der morphogenetischen Veränderung bei der Anlage einer interimistischen Mündung (Parabelrippe) entstandene Stretch-Zone sensu Landmann & Waage (1986) bei einem *Kranaosphinctes rabei* Collignon aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar (don. L. Berwald). Ø 4 cm, PA-21697.

### „Senil“-Skulpturen

Im Zuge der ontogenetischen Merkmalsdifferenzierung an einem Gehäuse, in deren Entwicklung unterschiedliche Skulptur-Stadien nacheinander realisiert werden können, treten gelegentlich auch an Stretch-Zonen erinnernde Phänomene auf. Viele Ammonoideen-Taxa schwächen mit zunehmender Größe ihre Gehäuseskulpturen ab. Keupp (2000b) sieht darin eine Ökonomisierung des Wachstums, da mit wachsender Körpergröße Defensivskulpturen (Ward 1981) sukzessive verzichtbar werden. Besonders bei Amaltheiden aus dem mittleren Unter-Jura tritt eine ausgeprägte ontogenetische Merkmalsabfolge auf (Frentzen 1937). So ist die finale Wachstumsphase mancher Pleuroceraten durch das „Stadium senile“ Frentzen 1937 gekennzeichnet, in dem die kräftigen einfachen Sichelrippen verflachen, sich z.T. in Sichelstreifen auflösen und die Ausbildung von Marginalknoten eingestellt wird. Mit Einsetzen des Stadiums senile sind auch oft temporäre Wachstumsunterbrechungen verbunden, bei denen der mediane Zopfkiel beginnt, dorsal einzuknicken. Beim nächsten Wachstumsschub entstehen dadurch charakteristische Eindellungen des Kieles. Erfolgt der Übergang vom normal kräftigen „Stadium costatum“ Frentzen 1937 in das finale Skulpturstadium unvermittelt (Abb. 277), ist die Entscheidung, ob eine „normale“ oder eine durch endogene beziehungsweise umweltbedingte Ursachen bedingte Wachstumsstörung vorliegt, eher Ermessenssache. Im Falle des auf Abb. 278 wiedergegebenen *Pleuroceras* aus Kalchreuth bei Erlangen belegt die mit dem Auftreten der Senilskulptur gekoppelte abnormale Ausbildung des Zopfkiels für diesen Einzelfall eine pathologische, endogen ausgelöste Wachstumsstörung.

### Faltenwurf der Schale (= forma *complicata* Keupp & Riedel 1995)

Extreme stress-Reaktionen, die auf eine veränderte Wasserchemie im Aquarium zurückgeführt werden, beschreiben Keupp & Riedel (1995). Die beiden Exemplare von *Nautilus pompilius* der Abb. 279 und 280 wurden im September 1990 in das Meerwasser-Aquarium des Jura-Museums Eichstätt eingesetzt und beide lebten dort 3 Jahre (bis September 1993). Während des ersten Jahres wurde das Wasser über mehrere Monate mit Ca-Hydroxid angereichert in der Absicht, das Schalenwachstum der Nautiliden zu fördern. Jedoch erhöht das Ca-Hydroxid den pH-Wert und vermindert durch Kalkfällung eher die Verfügbarkeit des Karbonats für die Schalenbildung. Die dadurch nur sehr langsame und unvollständige Mineralisierung an der Schalenmündung ließ durch den von Innen drückenden Weichkörper den

Mundsaum nach außen biegen. Durch die wulstartige Faltenbildung der Schalen fehlte partiell das Widerlager des Mantels. Dadurch wurde ein Reparatur-Mechanismus eingeleitet, der versucht, durch Unterfangen mit neuem Schalen-Material die scheinbare Gehäuseöffnung zu schließen (→ forma *substructa* Hölder 1973). Im einen Fall der Eichstätter Nautiliden hat erst der neunte Versuch, kurz vor dem Ableben des Tieres zum Erfolg geführt, im zweiten Fall deutlich früher. Während der Bildung des Schalenwulstes selbst und den anschließenden Versuchen, den Wulst intern mit regenerativer Schale zu überbrücken erfolgte trotz permanenter Schalensekretion am Mundsaum kein Vorbau der Wohnkammer. Da die Tiere in der präadulten Phase offensichtlich nicht in der Lage sind, den programmierten Einbau neuer Kammern zu stoppen, wurden in dieser Zeit 9 bzw. 10 Septen mit verkürztem Abstand eingebaut. Die Wohnkammern wurden dadurch zunehmend verkürzt, im ersten Fall auf weniger als 6 cm, entsprechend einem Winkelmaß von 40° (anstelle von ca. 120°).

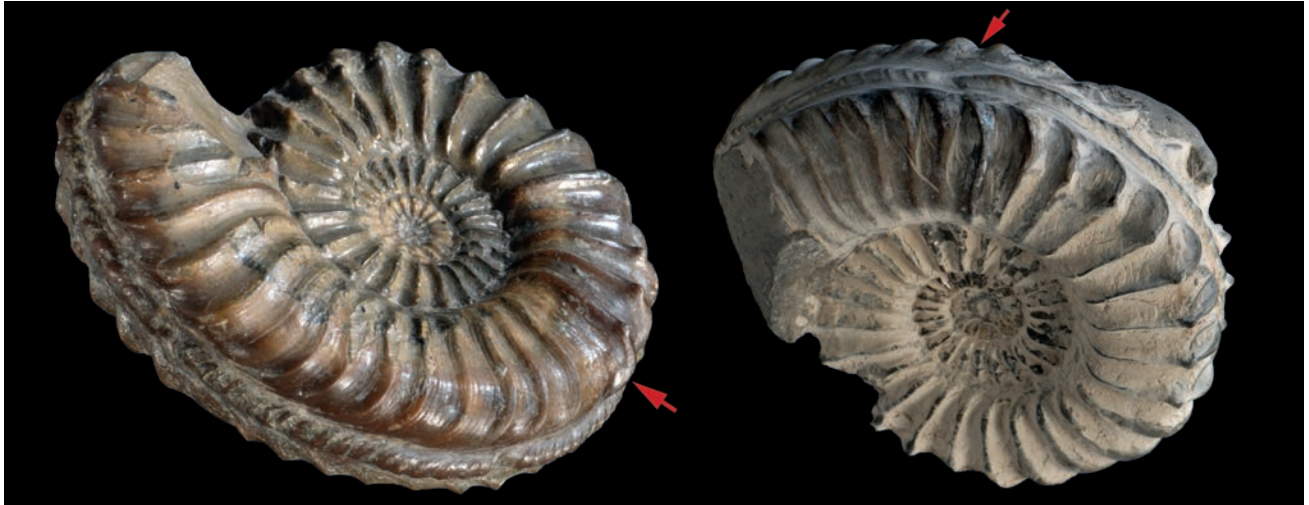


Abb. 277: Das unvermittelte Einsetzen der finalen, durch Rippenverflachung und Fehlen der Marginalknoten gekennzeichneten Skulpturausbildung (= „Stadium senile Frenzen 1937“) bei *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium täuscht eine den Stretch-Zonen sensu Landman & Waage (1986) ähnliche Wachstumsstörung vor (Pfeile), kann aber der normalen ontogenetischen Skulpturentwicklung zugerechnet werden. Links: Altfund aus Schnaittach bei Lauf/Pegnitz, Ø 6,4 cm, SHK MAn-145 (leg. P. Haberkorn). Rechts: Mit zusätzlicher subadulter Eindellung des ventralen Zopfkiels, Fundort: Baggersee bei Staffelstein, Oberfranken, Ø 5,3 cm, SHK MAn-1062 (leg. W. Backert).



Abb. 278: *Pleuroceras cf. apyrenum* (Buckman) aus dem Ober-Pliensbachium von Kalchreuth bei Erlangen in Ventrolateral- und Ventralansicht, dessen abgeschwächte Final- Skulptur mit einer auffällig tiefen ventralen Kiel-Eindellung und anschließender anomaler Kielausbildung (forma *cicatricocarinata* Heller 1964) gekoppelt ist. In diesem Fall scheint das abrupte Einsetzen des „Stadiums senile“ (Frenzen 1937) durch eine endogene Wachstumsstörung ausgelöst worden zu sein. Ø 4,6 cm, SHK PA-20475 (leg. A. Speckbacher).

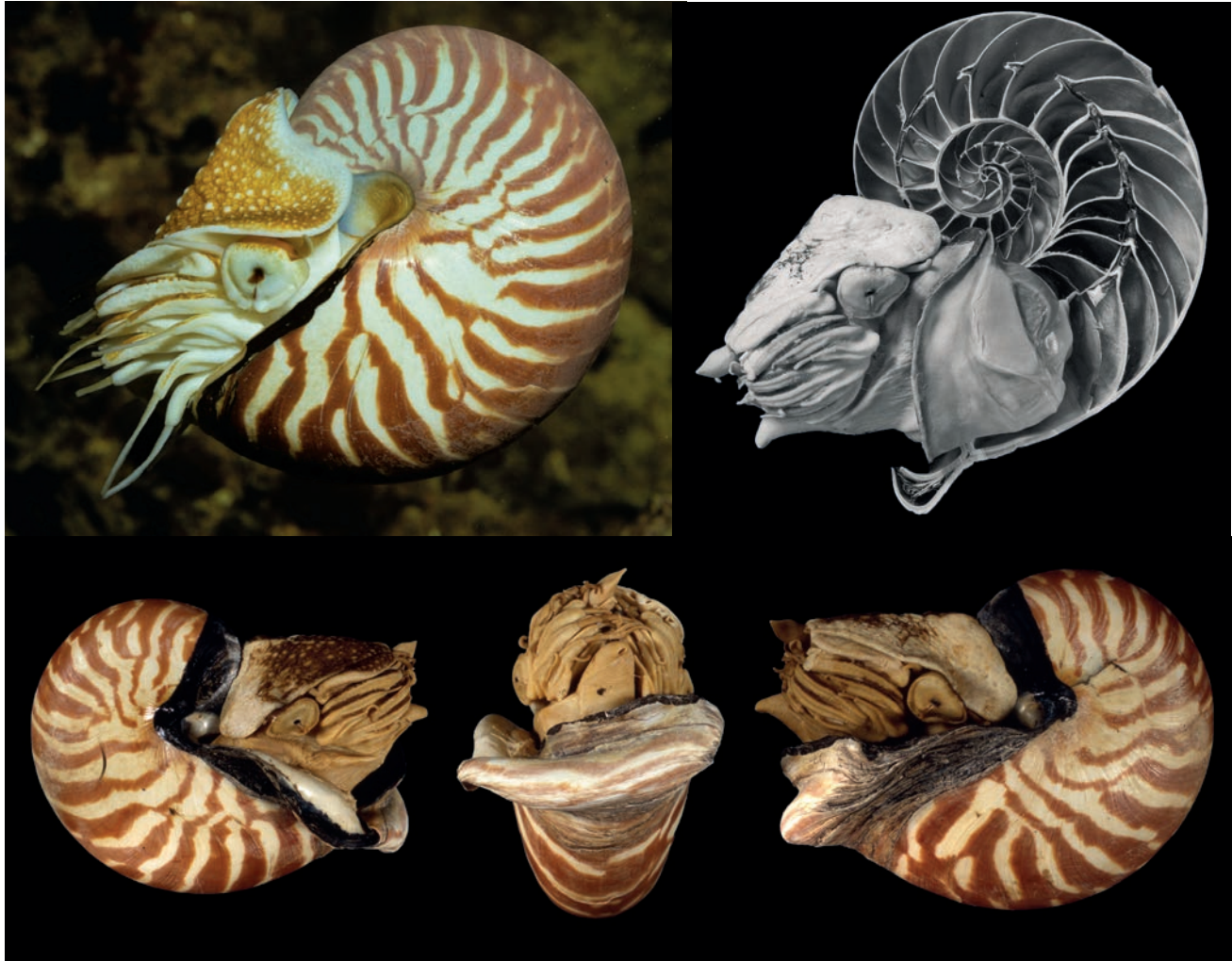


Abb. 279: Das Exemplar Nr. 1 von *Nautilus pompilius* L. lebte 3 Jahre (09/1990-09/1993) im Aquarium des Jura-Museums Eichstätt. Das Lebend-Bild (oben links) entstand 6 Monate nach Ankunft in Eichstätt im März 1991 (Foto W. Balling) und zeigt, dass der schwarz gesäumte Mündungsrand des Gehäuses beginnt, nach außen umzubiegen. Oben rechts: Das gestorbene Tier im Medianschnitt zweieinhalb Jahre später: Aus der Mundsaumumbiegung ist ein kräftiger Faltenwulst entstanden (Abbildungen unten). Da trotz mehrfachen Versuchs die anomale Mündungsfalte lange Zeit nicht intern überbrückt werden konnte, unterblieb ein Längenzuwachs der Conothek (Enddurchmesser 10,9 cm). Infolge aber des nicht gestoppten Einbaus der anomal dicht gedrängten Septen wurde die Wohnkammer zunehmend verkürzt, so dass sich das Tier selbst aus ihr heraus geschoben hatte. SHK PN-11 (aus Keupp & Riedel 1995).



Abb. 280: Gehäuse des Exemplares Nr. 2 von *Nautilus pompilius* L., das zur selben Zeit wie das Exemplar 1 in Abb. 279 im Aquarium des Jura-Museums Eichstätt gelebt hatte (1990-1993), von beiden Seiten und im Medianschnitt. Das Tier hat den anomalen Mündungswulst durch eine interne Schalenlage erfolgreich überbrückt und konnte danach die Wohnkammer noch ein kleines Stück vorbauen. Dennoch resultiert auch hier durch den ungebremsten Einbau dicht gedrängter Septen eine starke Verkürzung der Wohnkammer und eine anomale Konfiguration der Gehäusemündung. Ø 11 cm, SHK PN-12.

Ein mögliches Analogon einer durch eine endogene, möglicherweise physiologische Störung ausgelösten Anomalie bildet Schairer (1989) aus dem Bathonium von Sengenthal/Oberpfalz ab. Das *Morrisiceras skriptum* (Buckman), dessen Wohnkammer nicht erhalten ist, entwickelt im Zusammenhang mit einem progressiven Symptom-Verlauf eine einseitige Schalenfalte (Abb. 281). Während deren Bildung war die Wachstumsfront des Peristoms zeitweise- wie bei den geschilderten Eichstätter Nautiliden- rückwärts gerichtet. Keupp & Riedel (1995) führten für solche endogen ausgelösten Wachstumsanomalien den Begriff „*forma complicata*“ ein. In diesem Einzelfall ist als mögliche Ursache der Wachstumsstörung eine temporäre Veränderung der Wasserchemie wenig wahrscheinlich, vielmehr könnte eine individuelle Stoffwechselstörung verantwortlich gewesen sein. Erstaunlich ist, dass unabhängig von der extremen Modifikation des Windungsquerschnitts das Tier in der Lage war, im anomalen Gehäuseabschnitt Septen einzupassen.

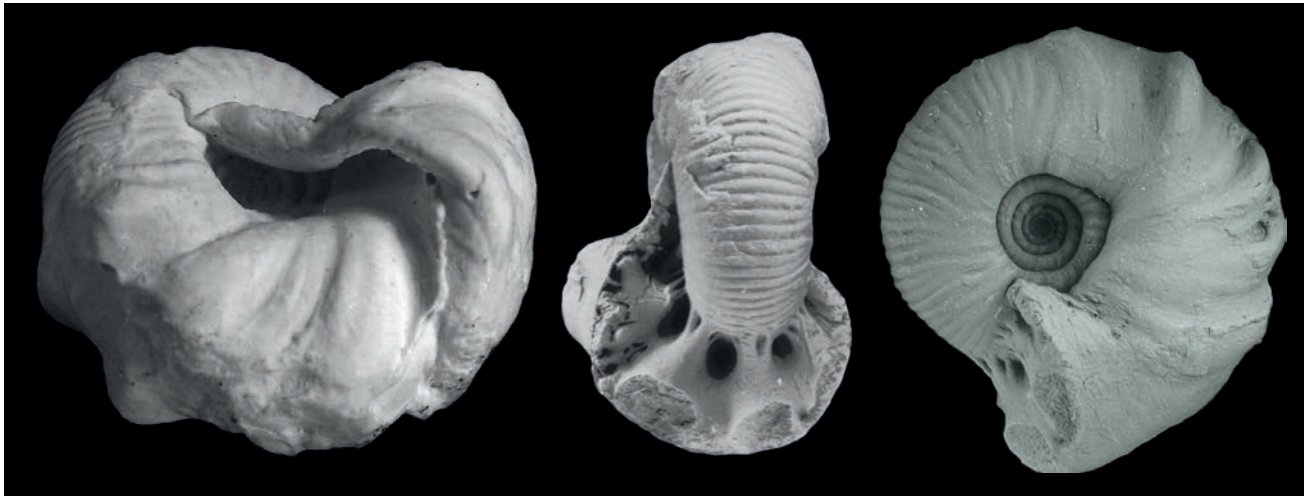


Abb. 281: *Morrisiceras skriptum* (Buckman 1921) *forma complicata* Keupp & Riedel 1995 in lateral- und Ventrolateralansicht aus dem Bathonium von Sengenthal. Original Bayerische Staatssammlung für Paläontologie, München. Abguß: SHK PA-6016, Ø 3,5 cm (aus Keupp & Riedel 1995).

### Kümmer- und Zwergenwuchs: Ökophänotypen versus Pathologie

Der Begriff Zwergenwuchs („dwarfism“) für kleinwüchsige Ammoniten geht auf Tasch (1953) zurück. Ager (1963) unterscheidet dabei zwischen genetisch fixiertem Zwergenwuchs und ökologisch bedingtem Kümmerwuchs („stunting“).

In den verschiedensten Entwicklungsreihen der Ammonoideen treten oft in Verbindung mit neotenen Evolutionsprozessen kleinwüchsige Taxa mit reduziertem Merkmalspektrum auf. Typische Beispiele dafür sind etwa *Cymbites laevigatus* (Sowerby) im Pliensbachium oder *Trochleiceras magneti* Collignon in der Unter-Kreide (Abb. 282 oben). Solche genetisch programmierten, meist nur 1 bis 2 cm groß werdenden Zwerge sind ebenso wenig Gegenstand pathologischer Betrachtungen, wie verzweigte Männchen eines ausgeprägten Sexualdimorphismus‘ (Makowski 1963, Callomon 1963), wie er vor allem bei vielen mesozoischen Ammonoideen zu beobachten ist. Der absolute Größenunterschied zwischen Mikro- und Makroconchen beträgt zum Beispiel bei *Elegantoceras* aus dem Toarcium 5:1 (Lehmann 1990), bei dem dimorphen Paar *Phlyticeras-Oecoptychius* aus dem Callovium sogar bis zu 15:1 (Abb. 282 unten; Schweigert & Dietze 1999, Schweigert et al. 2003).

Aber auch verkümmerte Standortvarianten, bei denen bestimmte Umweltparameter ganze Populationen und Artenvergesellschaftungen betreffen, sind Ökophänotypen und streng genommen nicht pathologisch, eröffnen aber eine nur schwer fassbare intermediäre Grauzone zu echten pathologischen Reaktionen.

Kleinwüchsige Ammoniten-Faunen, bei denen diagonal zu den Taxa alle Vertreter kleiner als in anderen Fundkomplexen erscheinen, sind mehrfach beschrieben worden. Sie können ihre Ursachen in spezifischen Umweltsituationen haben, die möglicherweise, sei es durch Nahrungsknappheit, Sauerstoffdefizit, Schadstoffe oder durch räumliche Restriktion des Lebensraumes, das Größenwachstum der Ammoniten beeinflusst haben (vgl. auch Tasch 1953, Hallam 1965, Clausen 1968, Wagenplast 1972):

- So mutmaßt Vogel (1959) als Ursache für das nur lokal und zeitlich begrenzte Vorkommen zwergwüchsiger Polyptychiten im Valanginium von Bückeberg, eine wachstumshemmende Schadstoffbelastung (Schwefeldioxid) des Meeres.



Abb.282: Phylogenetisch durch neotene Vorgänge verzweigter Arten oder im Zuge eines Sexualdimorphismus größenreduzierte Männchen sind reguläre, nicht pathologische Phänomene. Sie entsprechen der artlichen Norm und sind keine individuellen Ausnahmen innerhalb großwüchsigerer Taxa. Oben links: *Cymbites laevigatus* (Sowerby) aus dem Unter-Pliensbachium von San Pedro de Muel, Portugal (leg.G. Kühne), Ø 1,3 cm, SHK PA-5239. Oben rechts: *Trochleiceras magneti* Collignon (mit regenerierter Mundrand-Verletzung annähernd parallel zu den Anwachslinien), Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 1,8 cm, SHK PA-26866. Unten: Makroconch *Phlycticeras polygonium* (Zieten) (links) und Mikroconch *Oecoptychius refractus* (Reinecke) (rechts) bilden ein sexualdimorphes Paar. Aufgrund ihrer morphologischen Unterschiede werden beide jedoch unter verschiedenen Gattungen geführt. Callovium vom Pas-de-Jeu bei Poitou, Frankreich. Ø 5,5 cm SHK MAn-1519 bzw. 2,2 cm SHK MAn-1010.

- Die überwiegend kleinwüchsige Ammonitenfauna der Lochen-Fazies im Randbereich von Mikroben-Kieselschwamm-Riffen des schwäbischen Oxfordiums führt Lehmann (1990) auf gelegentlichen Sauerstoffmangel in diesem Biotop zurück (vergl. Leinfelder et al. 1994).
- So führen auch Besnosov & Mitta (1996) Massenvorkommen überwiegend juveniler pyritisierter Ammoniten einer diversen Vergesellschaftung aus Phylloceraten, Lytoceraten, Oppeliden, Sphaeroceratiden, Kosmoceraten, Cardioceraten und Perisphinctiden im Callovium von Turkmenistan auf Eutrophierung der Flachwassergebiete zurück, die zu episodischen Sauerstoffdefiziten in den bodennahen Wässern der unteren Djabelata Formation geführt hätten.
- Eine pyritisierte Ammonitenvergesellschaftung aus Mergeln des Unter-Oxfordiums, die durch das häufige Auftreten von „Mikromorphen“ gekennzeichnet ist, beschreiben Marchand et al. (2002). Sie verstehen unter „Mikromorphen“ solche Formen, die im kleinwüchsigen ontogenetischen Stadium, in dem vielfach die art- und gattungsspezifischen Merkmale noch nicht entwickelt sind, adult geworden sind. Die Autoren interpretieren das gehäufte Auftreten von solchen mikromorphen Arten - ähnlich wie Besnov & Mitta (1996)- als eine Anpassung an ein offenes, eutrophiertes Schelfenvironment.
- Der Wechsel von einem ausgedehnten Flachwasserbiotop im mediterranen Jura zu einem durch Bruchschollen kleinräumig gegliederten Lebensraum der tektonisch zerbrechenden und ertrinkenden Karbonatplattform war nach Wendt (1971) für die lokale Verzweigung der Ammoniten-Vergesellschaftung verantwortlich. Die Ammoniten hatten sich seiner Vorstellung nach in den zunehmend kryptischen, durch offene Spalten- und Höhlensysteme modifizierten Lebensraum eingemischt (vergl. auch Krystyn et al. 1971).
- Mignot (1993) und Mignot et al. (1993) weisen bei Hildoceraten aus dem Toarcium unterschiedlicher mediterraner Vorkommen kleinwüchsige Exemplare mit primärer Septendrückung nach, deren Kümmerwuchs sie auf das Leben in schmalen und übertieften Becken zurückführen.

Der Eindruck einer Zwergenfauna wird insbesondere bei pyritisierten Ammoniten-Vergesellschaftungen (vergl. Hudson & Palframan 1969) oft durch taphonomische Effekte verstärkt (Keupp & Ilg 1992, Keupp 1994b). Innerhalb des mehr oder weniger abgeschlossenen Mikromilieus der Ammonitenkammern, die mit der organischen Pellicula ausgekleidet waren, konnte sich in feinkörnigen Sedimenten schnell ein anoxisches Milieu etablieren, in dem durch bakterielle Sulfatreduktion über die Bildung von  $H_2S$  frühdiagenetisch Eisensulfide gefällt wurden (Hudson & Palframan 1969; Fisher & Hudson 1987, Keupp 1994b, 2000b). In den offenen Wohnkammern herrschten in den meisten Fällen mehr oder weniger oxische Bedingungen, so dass von der initialen Bildung eines Pyrit-Steinkerns bevorzugt die Phragmokone betroffen waren. Im Zuge der Kompaktion sind die Wohnkammern deshalb häufig kollabiert. Pyritisierte Ammonoideen-Faunen werden daher von isolierten Phragmokonen dominiert, die gegenüber den vollständig überlieferten Gehäusen kalkiger Sedimente naturgemäß kleiner erscheinen (Abb. 283 oben).

Auch die durch auffällig kleine Mollusken- und Brachiopoden-Faunen gekennzeichnete Vergesellschaftung der Cassianer Schichten in der Ober-Trias Südtirols (Abb. 283 unten), deren Ursache Richthofen (1860) und Laube (1869) in ungünstigen Lebensbedingungen im Cassianer Becken, Fürsich & Wendt (1977) als Relikte ehemaliger Seegrasswiesen sahen, wird durch primär kleinwüchsige Ammonoideen Arten (z.B. *Lobites*) und die häufige Überlieferung juveniler Formen (Fuchs 1871) sowie durch taphonomische Phänomene zum Teil nur vorgetäuscht. In der Mergelfazies sind häufig nur gekammerte Innenwindungen und juvenile Exemplare überliefert (Urlichs 2001, 2004). Vergleichende Untersuchungen der Septenabstände ergaben, dass bei Trachyceraten, Proarcesten, Lecantiten und Megaphylliten der Cassianer Mergelfazies gegenüber zeitgleichen Vorkommen aus den Hallstätter Kalken keine Septendrückung auftritt, also kein wirklicher Zwergen- oder Kümmerwuchs nachweisbar ist. Auch für *Lobites* scheint der in einzelnen Fundkomplexen ersichtliche Anteil an besonders kleinen „Kümmerformen“ eher auf artifizielle Selektion durch das intensive Absammeln der Fundorte bedingt zu sein (Urlichs 1994).

Möglicherweise sind die so genannten „**Miniconche**“, die Mathyja (1986) bei Quenstedtoceraten aus dem Callovium beschreibt, Ausdruck eines hormonell gesteuerten, vorzeitigen Einsetzens der

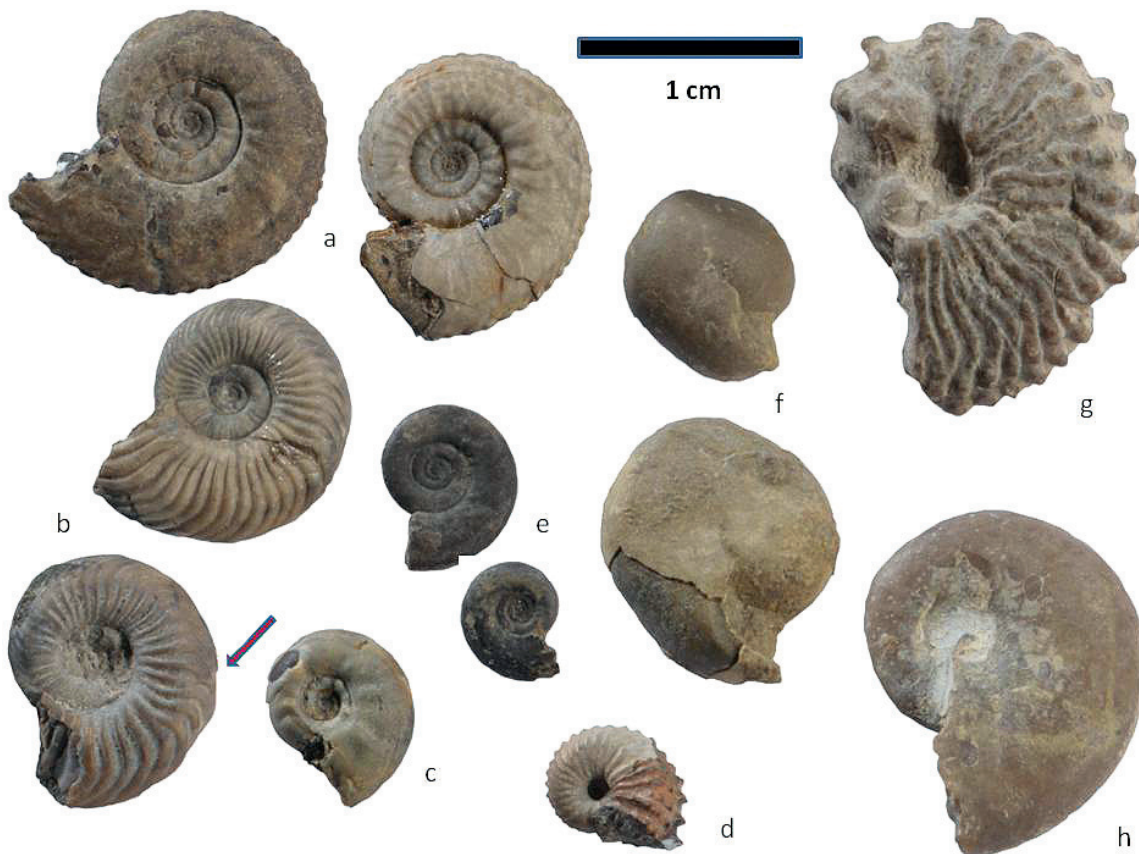


Abb. 283: Oben: Pyritisierte Ammonitenfaunen erscheinen durch die selektive dreidimensionale Erhaltung der Phragmokone oft kleinwüchsiger als ihre Pendanten aus karbonatischen Schichten, deren Wohnkammererhaltung durch die Bildung sedimentärer Steinkerne begünstigt ist. *Qyenstedtoceras* (mit regenerierter, zungenartiger Mundsaumverletzung) aus dem Ober-Callovium von Dubki bei Saratov, Russland (leg. V. Mitta), dessen Wohnkammer kollabiert ist und beim Isolieren des Ammoniten aus dem Sediment in der Regel ignoriert wird. Ø des durch Pyrit dreidimensional erhaltenen Phragmokons 4,5 cm, SHK PA-23847. Unten: Die scheinbare Zwergenfauna der Beckenfazies von St. Cassian/Südtirol (Ober-Trias, Karnium), wird teils durch kleinwüchsige Taxa, teils durch die bevorzugte Erhaltung von gekammerten Innenwindungen der Gehäuse vorgetäuscht, teils aber auch durch selektives Absammeln der Fundstellen. a) zwei Exemplare von *Sirenites basileus* (Münster), SHK MAm-35a,b; b) Zwei Exemplare von *Badiolites eryx* (Münster), der untere mit regenerierter Schalenverletzung (Pfeil), SHK PA-6626, 6627; c) *Carnites* sp., SHK MAm-897; d) *Trachyceras aon* (Münster), SHK MAm-147; e) zwei Exemplare von *Lecanites glaucus* (Münster) SHK MAm-177, 901a; f) zwei Exemplare von *Lobites pisum* (Münster), SHK MAm-877a,b; g) *Trachyceras (Brotheotrachyceras) brotheus* (Münster), SHK MAm-36; h) *Megaphyllites jarbas* (Münster), SHK MAm-895a.

Geschlechtsreife (= „Mikrogerontie“: Schmidt 1926). In der polymorphen Population treten unter den ausgewachsenen Individuen (finale Septendrängung!) neben den Makro- und Mikroconchen die extrem kleinwüchsigen Miniconchen auf, die nur  $\frac{1}{3}$  des Gehäusedurchmessers der normalen Mikroconchen bzw.  $\frac{1}{8}$  des Makroconchen-Durchmessers erreichen. Obwohl bei den Amaltheidae, der im mittleren Unterjura des borealen Ablagerungsraumes dominanten Ammoniten-Familie, bisher keine gesicherten Hinweise auf einen Sexualdimorphismus existieren, finden sich bei der Formgruppe des *Pleuroceras apyrenum* (Buckman) gelegentlich deutlich größendifferenzierte Paare (Abb. 284). Lobendrängung und vor allem die Realisierung weitere typischer Adultmerkmale dieser Art, wie Einsenkung des Zopfkiels auf dem verbreiterten Venter und Verflachung der kräftigen Lateralrippen, weisen die Zwergenformen eindeutig als ausgewachsene Individuen aus (vergl. Keupp 2000b). Sie erreichen mit Durchmessern zwischen 2 und 3 cm in der Regel nur etwa  $\frac{1}{3}$  der normalen Größe. Auch hier liegt möglicherweise eine hormonell gesteuerte Frühreife einzelner Individuen vor.



Abb. 284: Zwei adulte Exemplare von *Pleuroceras apyrenum* (Buckman) im selben Größenmaßstab aus dem Ober-Pliensbachium. Links: Normalform aus Marloffstein bei Erlangen (legit H. Keupp), Ø 5,3 cm, MAN-147. Rechts: Zwergenform („Miniconch“) von Buttenheim, Oberfranken (leg. J. Schobert), Ø 2,3 cm, MAN-2207.

### III.1.4 ANOMALIEN DES PHRAGMOKONS

Die Kammer-Bildung erfolgt durch den hinteren Mantelsack und ist zeitlich, räumlich und funktionell unabhängig von der Bildung der Gehäuseröhre. Bei präadulten Kopffüßer-Gehäusen stellt sie ein regelmäßig und episodisch auftretendes Phänomen dar, das die Gleichgewichtsregulierung des wachsenden und zunehmend schwerer werdenden Tieres sicherstellt. Die Septenbildung unterliegt insbesondere bei den Ammonoideen einer hohen Flexibilität in ihrer artspezifischen, aber auch in ihrer individuellen Ausgestaltung (Keupp 1995). So unterliegen Orientierung und Symmetrie der Septen in der Conothek sowie der relative Abstand zueinander einer deutlichen individuellen Variabilität. Vor allem bei den Ammonoideen war die reaktive Flexibilität auch auf spontane Veränderungen in der Geometrie der Gehäuseröhre, die den natürlichen Rahmen für das Aufspannen des Septums bildet, unabhängig von der phylogenetisch und ontogenetisch gesteuerten Komplexität der jeweiligen Septen und Suturen beachtlich. Die möglicherweise nur punktförmige Anheftung der organisch präformierten Septen in der Gehäuseröhre (Seilacher 1985) hat diese Flexibilität gegebenenfalls begünstigt. So waren skulptierte Ammonoideen mit einem wellblechartigen Schalenbau in der Lage, ihre Septen den pulsierenden Conothek-Querschnitten zwischen eingengten Intercostal- und erweiterten Costal-Abschnitten anzupassen. Darüber hinaus konnten die Ammonoideen aber auch extreme, durch pathologische Prozesse bedingte Querschnittsveränderungen der Gehäuseröhre beim Einbau von Septen meistern (Keupp 1994a, 1995, 2000b). Die Flexibilität des Septeneinbaus führt häufig zu morphologischen Modifikationen der Septalwand (Bayer 1977b). Bayer (1977 b) und Checa & Sandoval (1989) zeigen, dass zum Beispiel das auffällige Zurückziehen der Suturlinien im Bereich der Nabelkante bei vielen Perisphinctiden und Stephanoceraten des Jura eine morphogenetische Reaktion auf den ontogenetisch kleiner werdenden Windungsquerschnitt darstellt.

Die hohe Anpassungsfähigkeit bei der Realisierung des Septalapparates kann zur Sicherstellung seiner hydrostatischen Funktion als eine essentielle Überlebensstrategie gewertet werden.

Trotz der generellen Flexibilität im Septeneinbau scheint die durch pathologische Phänomene bedingte Veränderung des Conothekquerschnitts bei Ammonoideen im Einzelfall doch eine Überlebenshürde dargestellt zu haben. Dies mag eine quantitative Analyse einer größeren *Pleuroceras*-„Population“ aus dem Mittel-Lias von Unterstürmig in Oberfranken verdeutlichen. Von 243 *Pleuroceraten*, mit querschnittsverändernden Anomalien, deren Beginn durch normale Größenzunahme des Gehäuses in den Bereich des Phragmokon gewandert ist, liegt bei 91 (= 37,5 %) das letzte Septum exakt am Beginn der Anomalie (Abb. 285). Sie hatten also nur so lange überlebt, bis sie im Zuge des Gehäusewachstums in dem veränderten Wohnkammerabschnitt Septen hätten einziehen müssen. 152 (= 62,5 %) Exemplare hatten damit jedoch keine Probleme (Keupp 1984).



Abb. 285: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) mit querschnittsverändernder Wachstumsstörung (*forma chaotica* Keupp 1977). Der Kammereinbau endet unmittelbar zu Beginn der Anomalie (letzte Lobenlinie). Ober-Pliensbachium von Unterstürmig, Oberfranken, Ø 4 cm, PA-1460 (don. W. Kraus).

Aufgrund der Flexibilität der Septalwände und der daraus resultierenden morphologischen Variabilität erscheint im Einzelfall oft eine -teilweise subjektive- Abgrenzung zwischen normaler, reaktiver Varianz und echten, anomalen Bildungen sinnvoll und notwendig.

Die ersten Hinweise auf pathologisch verursachte Störungen des Septalapparates bei fossilen Ektocochlia gehen auf Kieslinger (1926) zurück, der bei mesozoischen Nautiliden unvollständig überlieferte Septen beschreibt (Abb. 331). Jedoch bleibt die Natur des Phänomens bei den Kieslinger'schen Beispielen als primär unvollständige Anlage zu Lebzeiten oder möglicherweise durch partielle diagenetische Lösung hervorgerufen, umstritten (Hölder 1956). Gestützt auf zahlreiche Belege lassen sich eine Reihe unterschiedlicher Phänomene anomaler Septen-Bildungen unterscheiden. Folgende pathologische Phänomene im Septen- und Suturenverlauf, von denen einzelne schon in anderem Zusammenhang dargestellt wurden, sind geläufig:

#### **Anomale Septenabstände**

#### **Anomale Septenstellungen**

#### **Symmetrie-Störungen** der Lobenlinie

Externlobus-Asymmetrie

Rechts-Links-Asymmetrien

#### **Störungen der Septenmorphologie**

#### **Suturen-Inversion**

#### **Pneumoseptum**

#### **Vereinfachte Septen-Geometrie**

### **Septenabstand**

Die Septenabstände erscheinen bei Medianschnitten durch die gekammerten Gehäuse auf den ersten Blick meist regelmäßig, das heißt, dass vom Ammonitella-Stadium an die Abstände der Septen mit dem größer werdenden Gehäuse  $\pm$  linear zunehmen. Erst mit Einsetzen der Geschlechtsreife wird durch einen eintretenden Wachstumsstopp des Gehäuses die Anlage neuer Kammern zunächst verlangsamt und schließlich ganz eingestellt. Durch diesen allmählichen Prozess verkürzt sich der Abstand der letzten Kammerscheidewände zunehmend. Bei adulten Gehäusen resultiert eine typische Septen- (= Loben-) drängung (vergl. Müller 1970b). In Extremfällen, wie etwa bei Blind & Jordan (1979) am Beispiel einer *Dorsetensia* aus dem Mitteljura Nordwestdeutschlands beschrieben, kann in der finalen Lobendrängung der Abstand zwischen den Septen extrem reduziert sein. Beim erwähnten Beispiel entsteht der Eindruck einer „Septen- bzw. Lobenliniengabelung“, indem das letzte (zusätzlich verdickte) Septum so dicht an das vorhergehende anschließt, dass sich beide im dorsalen Abschnitt berühren und ventral nur einen Spalt von 0,6 mm öffnen.

Wenn auch die Abfolge der Kammern eines aufgeschnittenen Nautiliden oder Ammoniten auf den ersten Blick sehr regelmäßig erscheint, zeigt die genauere Vermessung der Septen-Abstände einzelner Ammoniten jedoch, dass kleinere Abweichungen von der linearen Zunahme des Septenabstandes an der Tagesordnung sind. Sie sind offensichtlich Ausdruck geringfügig schwankender Wachstumsgeschwindigkeiten (Abb. 287 links, 288). Die Ursachen dafür lassen sich meist nicht mehr erkennen, können aber zum Einen durch vorübergehende Störungen der Stoffwechselprozesse ausgelöst worden sein, die teils umweltbedingt, teils auf intrinsische Ursachen zurückgehen können. Zum Anderen können temporäre Wachstumsverzögerungen aber auch traumatische Ursachen haben und durch Verletzungen am Mundsaum des Gehäuses ausgelöst worden sein.

Keupp & Riedel (1995) beschreiben zwei Exemplare von *Nautilus pompilius*, die durch eine temporäre künstliche Zugabe von Ca-Hydroxid im Aquarium des Jura Museums Eichstätt unter Mangel an verfügbarem Ca-Karbonat zur Schalenbildung abnormal gewachsen sind (s.o.). Durch eine verzögerte Verkalkung des Periostrakums kam es zunächst zur trichterartigen Ausweitung der Mündung und



Abb. 286: Orthoceratide indet. mit präadulter, temporärer Drängung der Kammerscheidewände (Pfeil), Ordovizium (Grauer Orthocerenkalk), Glazialgeschiebe von Berlin, Länge 14 cm, SHK PN-93

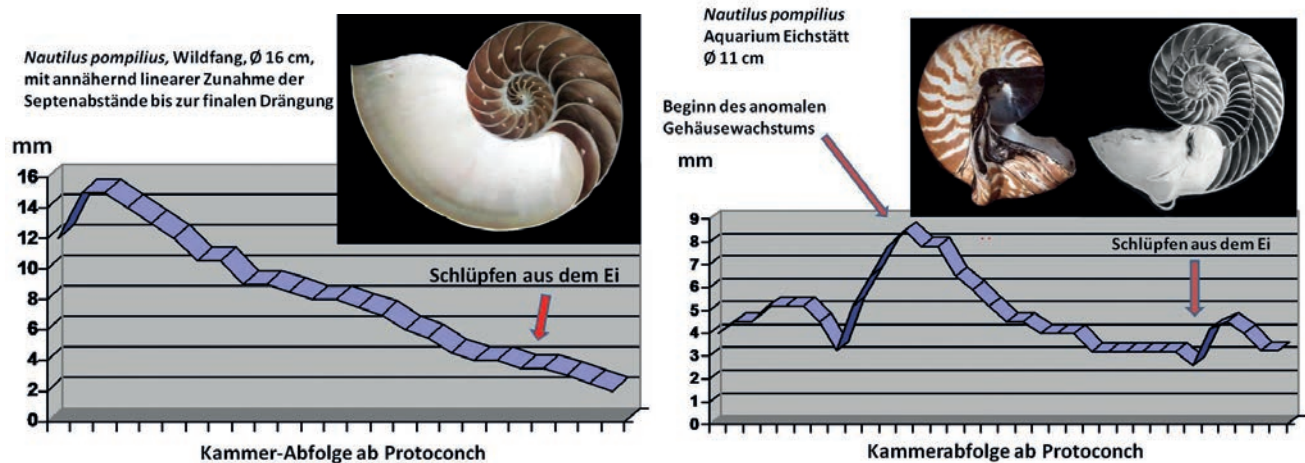


Abb. 287: Links: Die Kammer-Abstände beim modernen *Nautilus pompilius* L. nehmen in freier Wildbahn bis zum Einsetzen des Wachstumsstopps (finale Septendrängung) normalerweise annähernd linear mit dem Größenwachstum zu. Rechts: Durch abweichenden Wasser-Chemismus bei der Aquarienhälterung kann es zu auffälligen Drängung oft verdickter Septen und zu Gehäuse-Missbildungen kommen: 11 cm großer *Nautilus* aus dem Jura-Museum Eichstätt (vergl. Abb. 279, 280; Keupp & Riedel 1995, Taf. 1/5-6, Taf. 2/1).

zur Faltenbildung der Gehäusewand (= *forma complicata* Keupp & Riedel 1995), die einen effektiven Vorbau der Conothek weitgehend verhindert hat. Die dennoch in dieser Phase eingebauten, zum Teil verdickten Septen zeigen eine anhaltende Septendrängung. Die normalerweise zwischen 130 und 160° langen Wohnkammern wurden durch den offensichtlich nicht anhaltbaren Septeneinbau zunehmend verkürzt und auf Längen von 65° (= ventral 7,5 cm) bzw. 40° (= ventral 5,9 cm), reduziert. Die Weichkörper schoben sich damit zunehmend aus dem eigenen Gehäuse.

Einzelne Ammoniten-Taxa zeigen eine Präferenz für -zumindest phasenweise- regelmäßig rhythmische Septenabstände, bei denen jeweils ein Paar gedrängter Loben von einem breiteren Septenabstand abgelöst wird. Bayer (1977b) beschreibt dieses Phänomen am Beispiel von *Sutneria platynota* (Unter-Kimmeridgium) und *Horioceras* (Callovium).

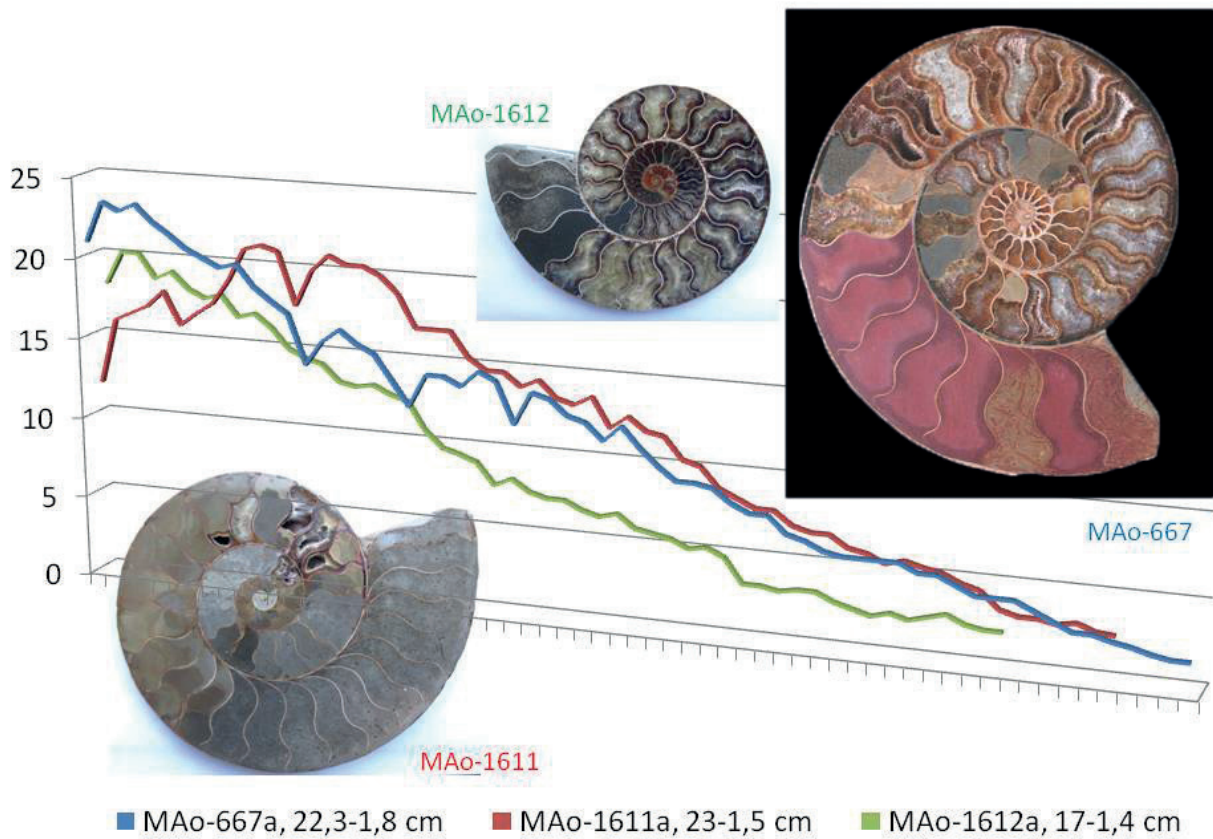
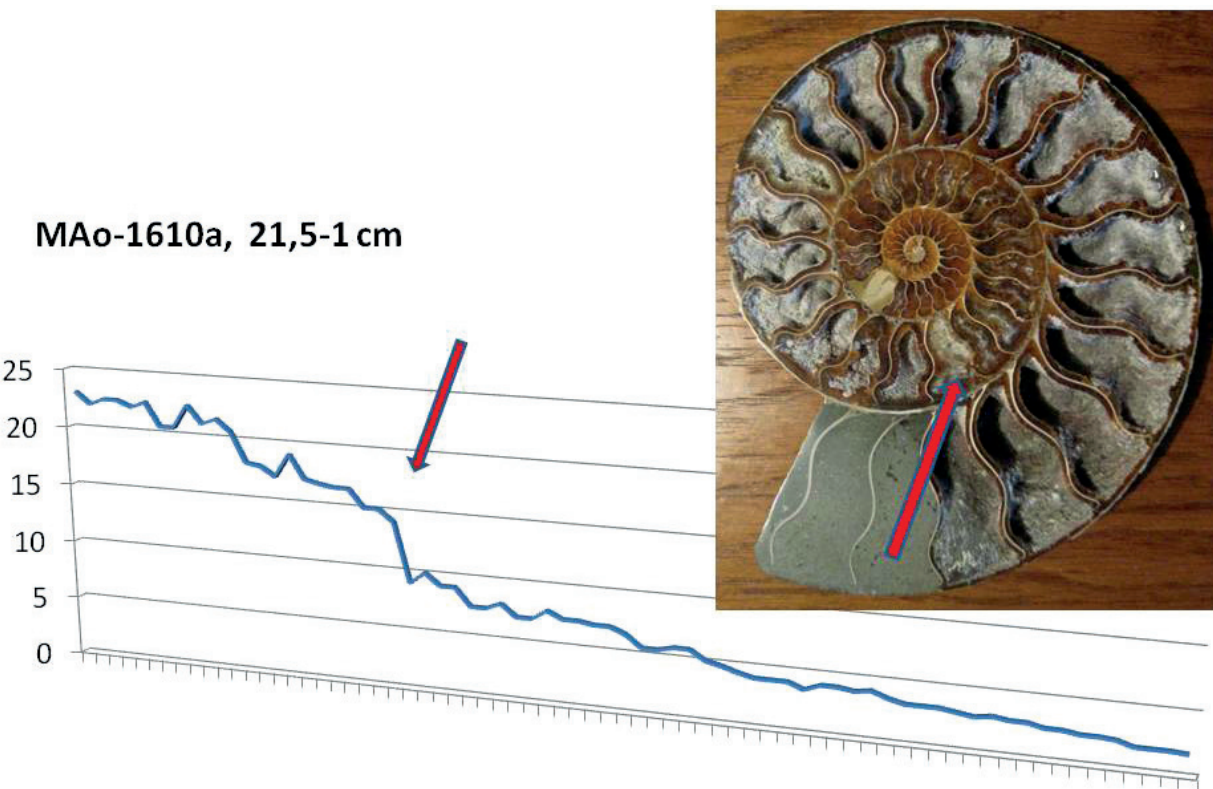


Abb. 288: Millimeter-Abstände der Septen (gemessen im „Lateralsattel“ vom letzten erhaltenen Septalabstand ausgehend (in Graphik links) bis in das frühontogenetische Stadium (in Graphik rechts) bei Medianschnitten von *Cleoniceras besairiei* Collignon aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar. Drei Individuen mit annähernd linearer Zunahme der Septenabstände bis zur finalen Septendrängung. Einzelne Kammern mit verringertem Abstand (Peaks nach unten) werden der individuellen Variabilität zugerechnet.



**Abrupte ontogenetische Zunahme des Septenabstandes bei *Cleoniceras besairiei* Collignon**

Abb. 289: Eine abrupte Zunahme der Kammerabstände während der Ontogenese weist auf eine individuelle Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit des Gehäuses. Medianschnitt von *Cleoniceras besairiei* Collignon aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar (SHK MAo-1610).

Bei diesen Taxa steht die regelmäßig auftretende paarweise Septendrängung im klaren Zusammenhang mit entsprechenden Wachstumsverzögerungen am Mundsaum durch die episodische Anlage kräftiger Skulpturelemente während der subfinalen Ontogenese und ist Bestandteil des normalen morphologischen Inventars (Abb. 290). Treten solche rhythmischen Wachstumsmuster jedoch bei Taxa auf, deren Population normalerweise eine mehr oder weniger kontinuierliche Skulptur-Entwicklung und damit eine kontinuierliche Zunahme der Septenabstände aufweisen, müssen wir von pathologischen Ursachen ausgehen (Abb. 291).

Auffällige präadulte Septendrängungen, die in der Regel temporär auftreten und nur einzelne Kammern betreffen, sind häufig Ausdruck einer pathologischen Wachstumshemmung. Eichler & Ristedt (1966) haben anhand der stabilen Sauerstoffisotope beim rezenten *Nautilus* gezeigt, dass vor allem Umweltfaktoren, insbesondere auch Temperatur-Schwankungen, für eine präadulte Septendrängung verantwortlich sein können.



Abb. 290: Regelmäßig rhythmische Septen-Drängungen als Ausdruck einer im normalen Bauplan begründeten Wachstumsverzögerung während der episodischen Anlage von Marginaldornen am Mundsaum. Links: *Horioceras bidentatus* (Quenstedt), Ø 12 mm, MAN-616. Rechts: *Distichoceras bicostatum* (Stahl), Ø 12 mm, MAN-1496. Beide aus dem Ober-Callovium von Villers-sur-Mer, Normandie (leg. A. Ilg).

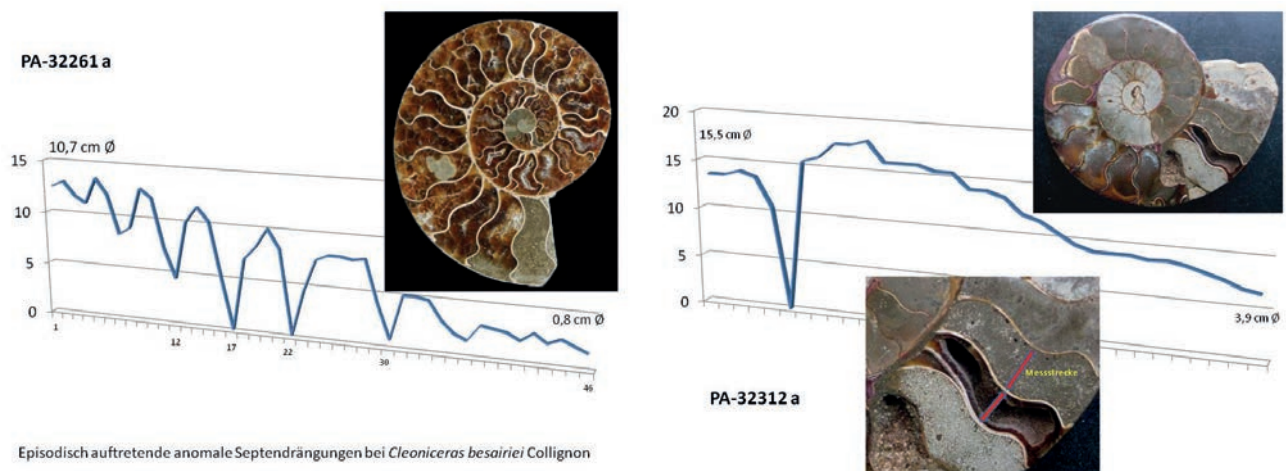


Abb. 291: Links: Einzelne, episodisch auftretende, starke Schwankungen in den Septen-Abständen von *Cleoniceras besairiei*, das in den Populationen des Mahajanga-Beckens (Unter-Albium) durch einen ± regelmäßigen Wachstumsfortschritt gekennzeichnet ist, sind pathologischer Natur. Rechts: Auch kurzfristige, extreme Drängungen einzelner Septen bei *Cleoniceras besairiei* Collignon (Unter-Albium, Mahajanga-Becken, Madagaskar) belegen einen temporären Wachstumsstopp und werden auf pathologische Ursachen zurückgeführt.

Störungen im Vorbau der Conothek durch größere Mundsaum-Verletzungen können ebenfalls zu vorübergehenden Septendrängungen führen (vergl. Bayer 1977b), vor allem dann, wenn auch das Mundsaumepithel beschädigt war und die Regenerationsphase dadurch einen längeren Zeitraum in Anspruch nahm. So zeigen etwa die beiden Perisphinctiden aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha/SW-Madagaskar (Abb. 292) etwa eine  $\frac{3}{4}$  Windung (= Länge der Wohnkammer) vor einer ehemaligen Mundsaum-Verletzung (forma aegra *verticata* Hölder 1956) eine auffällige Verkürzung der Kammerabstände. Verletzungen nur des Gehäuses ohne Einbeziehung des Mundsaumepithels wurden in der Regel so schnell repariert, dass keine nennenswerte Beeinflussung der Septenabfolge erkennbar wird.

Selbst die Regeneration großflächiger Schalenverluste bei intaktem Mundsaumgewebe scheint so schnell erfolgt zu sein, dass der Wachstumsfortschritt der Conothek nicht nennenswert verzögert wurde und der Septenabstand unbeeinträchtigt blieb. Die Graphik der Abb. 293 zeigt das Phänomen bei einem Lytoceratiden aus der Unterkreide Madagaskars.

Rein (1995) beschreibt präadulte Drängungen von Septen bei Ceratiten des Oberen Muschelkalks, deren schwarze Farbe auf einen primär hohen Anteil an organischer Substanz bzw. eine reduzierte Verkalkung hinweist. Er deutet diese als organische intracamerale Lamellen, wie sie von verschiedenen mesozoischen Ammonoideen-Taxa bekannt geworden sind (Hagdorn & Mundlos 1983, Weitschat & Bandel 1991, Keupp 1992c, 2000b). Die von ihm vorgenommene Homologisierung der beschriebenen Phänomene mit den senkrecht bis diagonal zu den Septen angeordneten intracamerale Phragmen erscheint aber aufgrund des Verlaufs mehr oder weniger parallel zu den normalen Septen und des Vorkommens stets im Zusammenhang mit anderen pathologischen Phänomenen sehr fragwürdig. Völlig absurd ist die Spekulation, dass organische Lamellen aller intracamerale Phragmen im Dienste der Atmung stünden

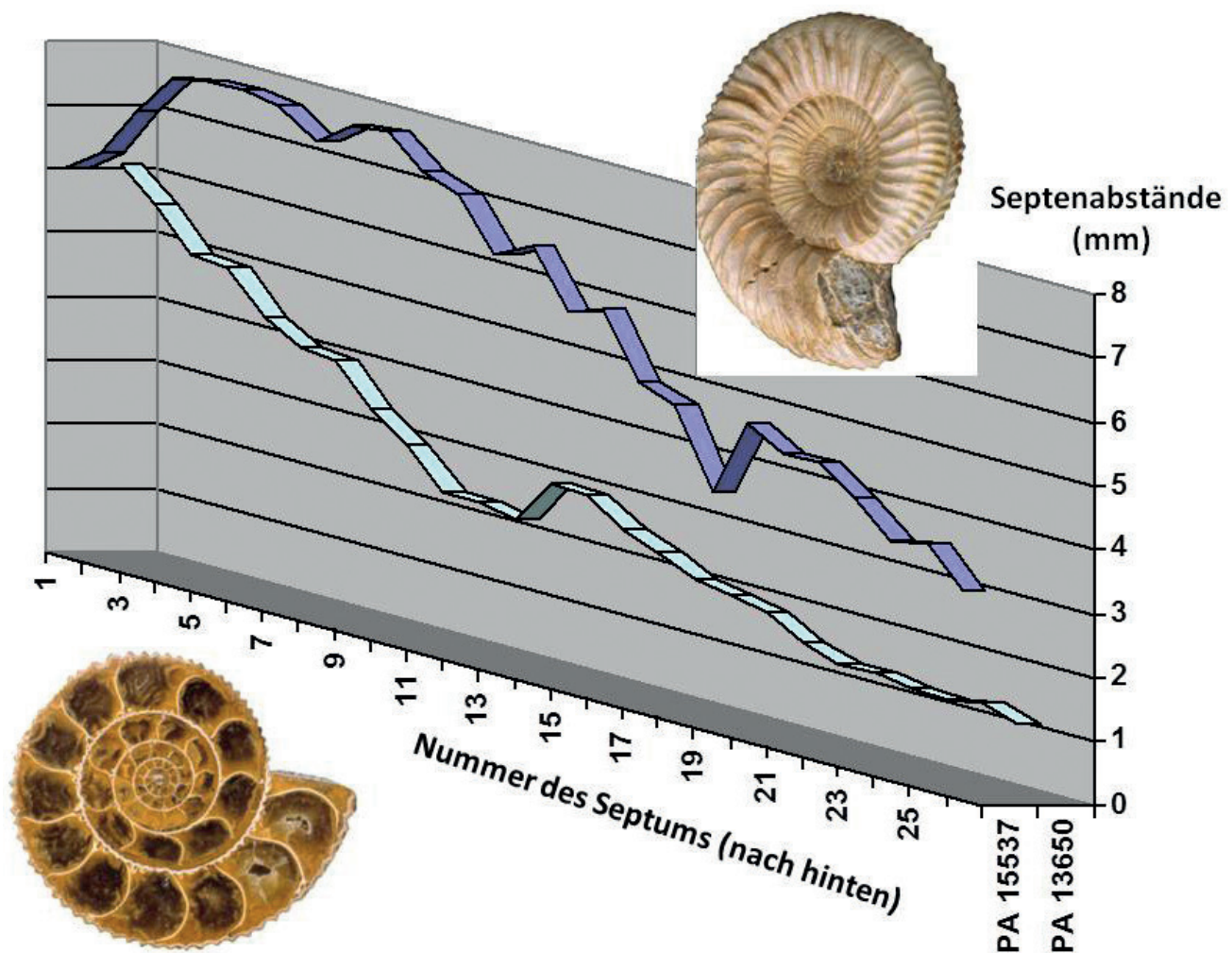


Abb. 292: Die vorübergehende Verringerung der Septenabstände bei zwei Perisphinctiden aus dem Ober-Oxfordium von SW-Madagaskar (beim 19. Septum: PA-15537) bzw. zwischen 10. und 12. Septum (PA-13650) korrespondiert jeweils mit der Wachstumsverzögerung infolge einer punktuellen Verletzung des Mundsaumepithels, die eine Rippenscheitelung (= forma aegra *verticata* Hölder 1956) ausgelöst hatte.

und durch eine zusätzliche Sauerstoff-Aufnahme Kreislauf und Stoffwechsel des Tieres stabilisiert hätten. Woher sollte der Sauerstoff in dem abgeschlossenen Kammer-Siphonalsystem, das keinerlei Kontakt mit der Kiemenhöhle hat und somit gar nicht mit frischem Meerwasser in Kontakt kommen kann, herkommen?

Das Gegenteil der pathologischen Septendrängung ist eine starke Vergrößerung des Abstandes zweier Septen, welche den Eindruck eines Septenausfalls vermitteln kann. Hölder (1956) führt im Zusammenhang mit der Neubeschreibung der oben erwähnten Trias-Nautiliden Kieslinger's -für den Fall, dass die Septenausfälle primär seien- die Bezeichnung „forma aegra *dissepta*“ ein. Zwischenzeitlich wurden eine Reihe von echten Septenausfällen insbesondere bei Goniatiten, Ceratiten und *Germanonutilus* aus dem Muschelkalk bekannt (Becker et al. 2000, Müller 1978, Rein 1990, 1997), so dass die prophylaktisch eingeführte Forma-Bezeichnung mit reellen Beispielen belegt werden kann. Dennoch scheinen viele der insbesondere bei den Ceratiten des Germanischen Muschelkalks häufiger auftretenden Septenlücken taphonomisch begründet zu sein und auf das Ergebnis selektiver Lösung einzelner Septen zurückzugehen.

Der auf Abb. 294 wiedergegebene *Germanonutilus* aus dem Thüringischen Oberen Muschelkalk zeigt im Medianschnitt zunächst eine extreme präadulte Septendrängung, bei der durch Berührung der benachbarten Septen zwei scheinbare Septen-Gabelungen resultieren. Der dadurch reduzierte Phragmokonzuwachs wird, da der Conothek-Vorbau am Mundsaum offensichtlich nicht nennenswert beeinträchtigt war, durch eine überdimensionierte Kammer, welche etwa der Größe von drei normalen Kammern entspricht (entlang des Siphos 2,7 cm), wieder ausgeglichen. Die Störung klingt nach kurzzeitig noch anhaltender Septendrängung im folgenden Wachstumsprozess allmählich wieder aus. Ein unmittelbarer kausaler Zusammenhang der Septenstörung mit dem Überwachsen von Epöken (*Placunopsis*), wie Rein (1997) beschreibt, erscheint jedoch wenig plausibel und bleibt umstritten.

***Argonauticeras besairiei* Collignon  
forma *substructa* Hölder, 1973**

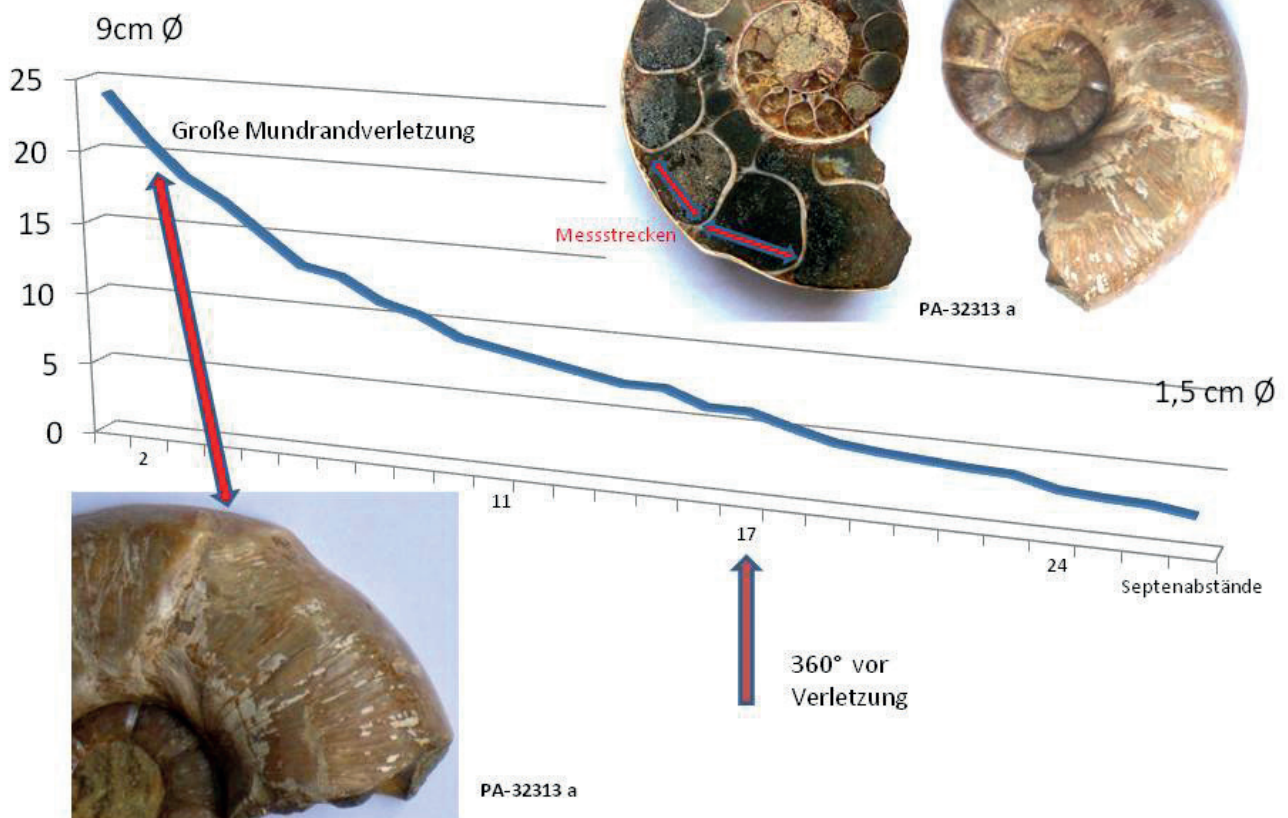


Abb. 293: *Argonauticeras besairiei* Collignon aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar, dessen großflächige Mundsaumverletzung -ohne Beschädigung des Epithels- keinen Einfluss auf den Septeneinbau hatte. SHK PA-32313.

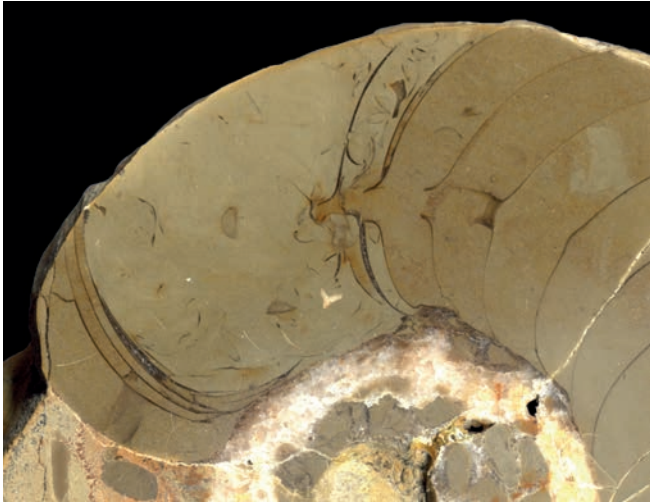


Abb. 294: *Germanonautilus bidorsatus* Schlotheim aus dem Oberen Muschelkalk vom Bechstedter Wald/Thüringen mit Verzicht auf Septeneinbau (= forma *dissepta* Hölder 1956) auf einer Strecke von etwa 3 normalen Kammerabständen. Die extreme Drängung von 4 Septen zuvor und die langsam nachlassende Drängung der nachfolgenden Septen belegen die vorübergehende Wachstumsstörung. Ø 15,3 cm (vergl. Rein 1997, Abb. 5). Foto S. Rein, Slg. Museum f. Naturkunde Erfurt, Nr. 93032.

Müller (1978) und Rein (1990, 1993, 2000) beschreiben Ceratiten des Germanischen Muschelkalks, deren Phragmokone über die Distanz von normalerweise 2-8 Kammern keine Septen erkennen lassen. Die nach der Lücke meist deutliche Schrägstellung der wieder einsetzenden Septen (überwiegend nach vorne geneigt (= „procliv“ Müller 1970b) machen zumindest für diese Fälle den pathologischen Charakter der Septenlücke wahrscheinlich (Abb. 295 links + Mitte) und schließen eine frühdiagenetische Auslösung einzelner Septen nach postmortalen Beschädigungen des Gehäuses, wie Urlichs & Mundlos (1987) beschreiben (vergl. Abb. 295 rechts), aus. In fast allen dieser Fälle zeigen die Steinkerne im Bereich der Septenlücke eine verringerte Windungshöhe, die auf eine dem Septeneinbau vorausgegangene ventrale Einengung der Conothek durch eine sekundäre Schalenlamelle (→ forma *aptycha* Keupp 1977 (= forma *conclusa* Rein 1989) zurückgeht. In diesem eingengten Gehäuseabschnitt waren die Ceratiten offensichtlich nicht immer in der Lage, entsprechend deformierte Septen einzupassen (cf. Keupp 1994). Vielmehr wurde die verengte Stelle durch ein verstärktes Vorziehen des Weichkörpers im ventralen Abschnitt überbrückt und die nachfolgenden Septen entsprechend geneigt (= forma *septadeformata* Rein 1990). Eine temporäre Abkoppelung des Phragmokons vom Weichkörper/Siphonalsystem jedoch, wie das Rein (2000) postuliert und als Beleg für eine benthische Lebensweise der Ceratiten interpretiert, ist weder plausibel, noch evident.

Aber auch mechanische Beschädigungen der Gehäuse konnten eine entsprechende Septenlücke auslösen (Müller 1978). Rein (1989, 1990, 1993, 2000) bildet einen *Ceratites sublaevigatus* ab, dessen septenfreier Phragmokonabschnitt nicht verengt ist. Dafür ziehen die der Störung nachfolgenden Rippen infolge eines Rippenscheitels fastigat über den Venter (Abb. 295 Mitte).

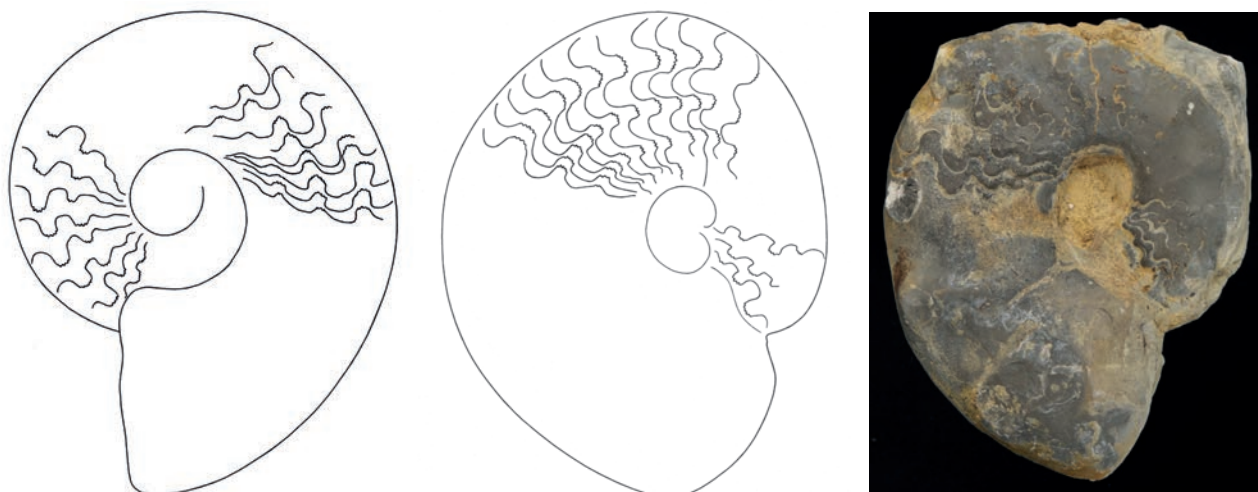


Abb. 295: Links + Mitte: Zwei Beispiele von Ceratiten forma *septadeformata* Rein (1990) aus dem Germanischen Oberen Muschelkalk mit deutlicher Septenlücke und anschließend anomal schräg gestellten (procliven) Septalwänden. Links: *Ceratites postlaevis* Rothe aus Hopfenberg bei Erfurt, Ø 8,2 cm (Naturkundemuseum Erfurt Inv.-Nr. 253-1927). Mitte: *Ceratites sublaevigatus* Wenger von Riechtheim bei Erfurt, Ø 9,8 cm, (Smlg. S. Rein Nr. 86006), (Zeichnungen von M. Bulang-Lörcher nach Fotos aus R. Rein, 2000, Abb. 10, 7). Rechts: Dagegen ist die Septenlücke des *Ceratites sublaevigatus* Wenger aus dem Oberen Muschelkalk von Lindach/Mainfranken (don. H. Klein) durch selektive Lösung einzelner Septen diagenetisch bedingt. Ø 9 cm, SHK MAM-1455.



Abb. 296: *Kranaosphinctes (Pachyplanulites) subevolutus* Waagen aus dem Ober- Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar zeigt ein deutliches Zurückziehen der Lobenlinie entlang der Nabelkante, jedoch scheint bei gleicher Gehäusegröße die Reichweite des Zurückziehens variabel. Oben:  $\varnothing$  4,8 cm (Bildbreite 3 cm), PA-16399. Unten: Inwieweit das extreme Zurückziehen bis  $14^\circ$  hinter das Niveau des Laterallobus eine Folge der abrupten Volumenvergrößerung der Conothek durch eine regenerierte Mundsaumverletzung (Pfeil) ausgelöst wurde, können nur -noch ausstehende- statistische Untersuchungen klären.  $\varnothing$  4,7 cm, PA-26472 (don. L. Berwald).

### Anomale Septenstellung

Wie Bayer (1977b) und Checa & Sandoval (1989) bereits gezeigt haben, reagieren verschiedene Ammoniten-Taxa auf eine ontogenetisch bedingte Verringerung des Mündungsquerschnitts mit einer zunehmenden Schrägstellung des Septums, indem die Lobenlinie entlang der Nabelkante deutlich zurückzieht.

Bei einigen Perisphinctiden (z.B. *Arisphinctes*, *Dichotomosphinctes*, *Perisphinctes*, *Liosphinctes*) gehört das dorsale Zurückbiegen der Lobenlinie im Bereich der Nabelkante zum normalen morphologischen Inventar. Dies führt dazu, dass die Umbilikalloben von einer rückwärts gerichteten in eine schräg nach außen orientierte Position gelangen. Bei *Kranaosphinctes subevolutus* Waagen aus dem Ober-Oxfordium von SW-Madagaskar schwankt das Ausmaß des umbilikalen Zurückziehens der Lobenlinie deutlich, bewegt sich aber normalerweise im gleichen Rahmen wie das aborale Auslenken des Laterallobus (Abb. 296 oben). Keupp (2007b) diskutiert die Möglichkeit, dass das beidseitig symmetrische extrem weite



Abb. 297: *Eutrephoceras* sp. aus der Ober-Kreide Nordamerikas mit einer asymmetrischen Conothek, in welche ein entsprechend asymmetrisches Septum mit ebenfalls exzentrischer Lage des Siphos eingezogen wurde. Ø 3,4 cm, SHK PN-97.



Abb. 298: Hinterer Abschnitt einer isolierten Wohnkammer von *Pleuroceras salebrosum* (Hyatt) aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken mit anomal schräger Anordnung der letzten beiden Septen im Bereich einer durch Kielpendeln (= forma *undaticarinata* Heller 1958) symmetriestörten Conothek (leg. R. Hoffmann). Länge 4,5 cm, SHK PA-21023.

Zurückziehen der umbilikalen Lobenlinie um etwa  $14^\circ$  hinter die Spitzen des Laterallobus bei dem Individuum der Abb. 296 (unten) durch den abrupten Querschnittszuwachs der Conothek bei einem Gehäusedurchmesser von 3,5 cm infolge einer vorausgegangenen Mundsäumverletzung ausgelöst worden sein könnte. Möglicherweise hatte der plötzliche Querschnittszuwachs zu einer stärkeren dorsalen Ablenkung der Kammerscheidewand geführt. Dafür spräche, dass die Lobenlinien vor dem regenerierten Verletzungsbereich eine normale retrograde Auslenkung im Rahmen der Laterallobus-Amplitude aufweist. Eine Klärung brächte eine noch ausstehende quantitative Variationsanalyse.

Aber auch volumenvermindernde Störungen im Bau der Conothek, wie die oben erwähnten inneren Schalenlamellen der forma *aptycha* Keupp 1977/*conclusa* Rein 1989, können beim späteren Einbau der Septen im Zusammenhang mit der Überbrückung der Engstelle starke Verzerrungen hervorrufen (Abb. 187, 193, 194). Zieht der ventrale Teil des Körpers nach vorne, entstehen so genannte „proclive Septen“, zieht der dorsale Teil des Weichkörpers stärker vor, „retroclive Septen“ (Müller 1970b).

Die Ursachen der **Septen-Schrägstellungen** können unterschiedlicher Natur sein und werden auf unterschiedliche Weise realisiert. Das hier wiedergegebene *Eutrephoceras* aus der Oberkreide der USA (Abb. 297) hat ein leicht schräges, asymmetrisches Septum eingebaut als Reaktion auf eine vorgegebene Asymmetrie der Conothek. In ähnlicher Weise hat das *Pleuroceras salebrosum* aus dem Pliensbachium von Buttenheim (Abb. 298) auf einen anomalen Conothek-Querschnitt, der durch ein Pendeln des ventralen Zopfkiels (forma *undaticarinata* Heller 1958) entstanden war, reagiert. So erhielten (mindestens) die letzten beiden Septen vor der Wohnkammer eine deutliche Schräglage. Der übrige Phragmokon ist leider nicht erhalten, so dass in diesem Fall über Beginn und Dauer der Septenanomalie keine Informationen verfügbar sind.

Bei dem oberdevonischen *Cheiloceras* der Abb. 299 lag dagegen eine offensichtliche rechts-links-Verzerrung des septenbildenden hinteren Mantelepithels vor. Daher sind die Septen regelmäßig schräg in die symmetrische Conothek eingezogen worden. Durch die Schrägstellung des aboralen Körperabschnitts resultiert auch eine deutliche Rechts-Links-Asymmetrie der Lobenlinie.



Abb. 299: *Cheiloceras (Reymondiceras) undulosum* (Münster), Ober-Devon nahe Fezzou/Marokko (leg. V. Ebbinghausen) mit asymmetrischen, schräg gestellten Septen.  $\varnothing$  7 mm, PA-12470a.

### Störungen der Septen-Morphologie

Die grundsätzliche Flexibilität des Septeneinbaus wird bei Gehäusen deutlich, die im Zuge ihrer Conothek-Bildung plan- und regelmäßige Querschnitts-Änderungen programmiert hatten. So schwankt beispielsweise der Windungsquerschnitt bei Ammoniten, untergeordnet auch bei Nautiliden, mit kräftigen Rippen zwischen den erweiterten Abschnitten im Bereich der Rippen und den eingezogenen Partien im nachfolgenden Rippental. Trotz dieser Schwankungen und unabhängig von der zufälligen Costal- oder Intercoastalposition waren die Tiere in der Lage, regelmäßig ihre Septen einzuziehen (Bayer 1977b). Diese Flexibilität ermöglichte vielen Individuen selbst bei pathologisch veränderten Windungsquerschnitten, wie Umrissverzerrungen, Volumenvergrößerungen oder auch Volumenverringern (Keupp 1994a, 1995), ihre Septen entsprechend anzupassen (= **adaptive Septen-Missbildung**) (Abb. 300, 301).



Abb. 300: Das Programm zum Septeneinbau ermöglichte den Ammoniten einen großen Flexibilitätsspielraum. Links: Infolge einer Symmetropathie mit versetzten Rippen auf der rechten und linken Gehäusesseite, musste das *Pleuroceras salebrosum* (Hyatt) von Buttenheim sein Septum auf der rechten Seite in einer Rippenausbuchtung, auf der linken Seite in einem Rippental befestigen. Als Folge entstand ein verlängerter und ein verkürzter Laterallobus. Ober-Pliensbachium, SHK MAn-2010. Mitte und rechts: Infolge eines Epöken ist die Anlage der Gehäuseröhre bei den beiden Quenstedtoceraten SHK PA-19649, PA-19724 schräg und im Umriss verzerrt angelegt worden. Dennoch konnten die Ammoniten jeweils ein entsprechend asymmetrisches Septum einpassen. Ober-Callovium von Dubki bei Saratov, Russland (don. V. Karchevsky), Ø 3,6 cm bzw. 4 cm.



Abb. 301: Auch deutliche anomale Volumen-Veränderungen der Conothek waren teilweise kein Hindernis zum Einbau eines entsprechend angepassten Septums: Links: Die Lobenlinien belegen den Einbau komplexer Septen in die forma *inflata* Keupp 1976, *Orthosphinctes* sp., Unter-Kimmeridgium von Bischberg/Oberpfälz (don. A. E. Richter), Ø 9 cm, SHK PA-24873. Rechts Einbau verkürzter Septen im eingengten Gehäuseabschnitt einer forma *aptycha* Keupp 1977 bei *Cleoniceras* sp. aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 12 cm, SHK PA-29533.

### Symmetropathien des Septalapparates (inkl. Lobenlinie)

Aufgrund der voneinander unabhängigen Bildungsmechanismen und funktionalen Bedeutungen von Cono- und Phragmothek zieht eine Symmetropathie der Wohnkammer in der Regel keine entsprechende Asymmetrie des Phragmokons nach sich (vergl. dagegen: Nicolesco 1921: S.49). Es gibt daher nur wenige Einzelbeobachtungen einer gekoppelten Asymmetrie von Cono- und Phragmothek (z.B.: Fraas 1863, Taf. 1/1,3; Rieber 1963).

Bei einer einseitigen Deformation nur des hinteren Weichkörpers, die seine asymmetrische Lage im Gehäuse bewirkte, ermöglichte die geschilderte Flexibilität bei der Anheftung des Septums einen modifizierten Septenbau, der die ursprüngliche Schräglage durch die Asymmetrie der Lobenlinie abbildet. Lobenasymmetrien können sich grundsätzlich auf zweierlei Weise darstellen:

1. Einseitige Verlagerung von Externlobus und Siphon aus der Medianebene, jedoch in der Regel bei konstanter Medianlage des Internlobus (Hölder 1956, Keupp 2000b).
2. Unterschiedliche Ausdifferenzierung der Suture auf beiden Flanken (Hengsbach 1976, Schindewolf 1961).

Beim modernen *Nautilus* gehört eine Asymmetrie des Weichkörpers zum normalen Inventar ausgewachsener Männchen und wird durch die Entwicklung des unpaaren Spadix ausgelöst. Dieser Effekt wird oft in einer schwach asymmetrisch ausgebildeten finalen Gehäuse-Mündung erkennbar (Ward 1987), wirkt sich aber nicht auf den Einbau der letzten Septen aus.

Ein bei Ammonoideen seit dem Paläozoikum häufig auftretendes Phänomen ist unter Beibehaltung der bilateral symmetrischen Conothek die Verlagerung des Siphons aus der Medianen, die eine entsprechende Verschiebung des Externlobus in Richtung der rechten oder linken Flanke zur Folge hat. Die restliche Suture, einschließlich des Internlobus, ist von der Asymmetrie in der Regel nicht betroffen (Hölder 1956, Wiedmann 1972, Hengsbach 1986a). Jedoch zeigen auch die ventrolateralen Ansatzstellen der Retraktormuskulatur eine analoge Asymmetrie (Landman & Waage 1986).

Innerhalb der Ammonoideen können wir hinsichtlich der Präferenz für die Lagekonstanz des Externlobus drei grundsätzliche Gruppierungen unterscheiden:

- Eine artspezifisch konstante exzentrische Lage von Siphon und Externlobus kennzeichnet beispielsweise in der Unter-Kreide Platylenticeraten (bevorzugt im Boreal: Kemper 1961) und *Anahoplites* (Hölder 1956, Hengsbach 1978).
- Bei einigen Taxa [z.B.: Cheiloceraten und Armatiten (Ober-Devon), Psiloceraten (Blind 1963) und Schlotheimien (Hettangium), Arnioceraten (Sinemurium), *Cymbites* (Pliensbachium), *Hecticoceras* (Callovium), Glochiceraten (Ziegler 1958), *Physodoceras* (Ober-Jura), verschiedene Hoplitiden-Taxa sowie vielen Scaphiten (Ober-Kreide)] führt eine nach dem Ammonitella-Stadium einsetzende labile Positionierung des Externlobus zu einer häufigen, größeren Anteile der Population betreffenden Symmetrie-Abweichung (Lange 1929, 1941, Hölder 1956, Schindewolf 1961, Hengsbach 1976, 1977a,b, 1980, 1986b), deren Ablenkungsbetrag ohne Vorzugsrichtung nach rechts oder links von gering bis sehr deutlich variiert. Für *Hoploscaphites nicoletti* aus der Oberkreide zeigen Landman & Waage (1986), dass die Symmetrieabweichung bevorzugt im finalen Wachstumsstadium macroconcher Gehäuse auftritt, wobei 86 % der betroffenen Individuen eine Abweichung nach rechts erkennen lassen.
- Die meisten mesozoischen Ammonoideen-Taxa sind durch eine konstante Medianlage von Siphon und Externlobus gekennzeichnet. Abweichungen davon sind pathologisch und betreffen lediglich Einzelindividuen einer Population. Hölder (1956) hat für solche Fälle auf der Grundlage einzelner Exemplare von *Harpoceras* (Toarcium) und *Taramelliceras* (Ober-Jura) die Bezeichnung **forma juxtalobata** eingeführt.



Abb. 302: Exzentrische Lage des Externlobus (= forma *juxtalobata* Hölder 1956) bei *Latanarcestes noeggerathi* (v. Buch) aus dem Unter-Devon (Ober-Emsium) vom Tafilalt, Marokko, Ø 2,7 cm, SHK PA-8889 (mit MgO geweißt).

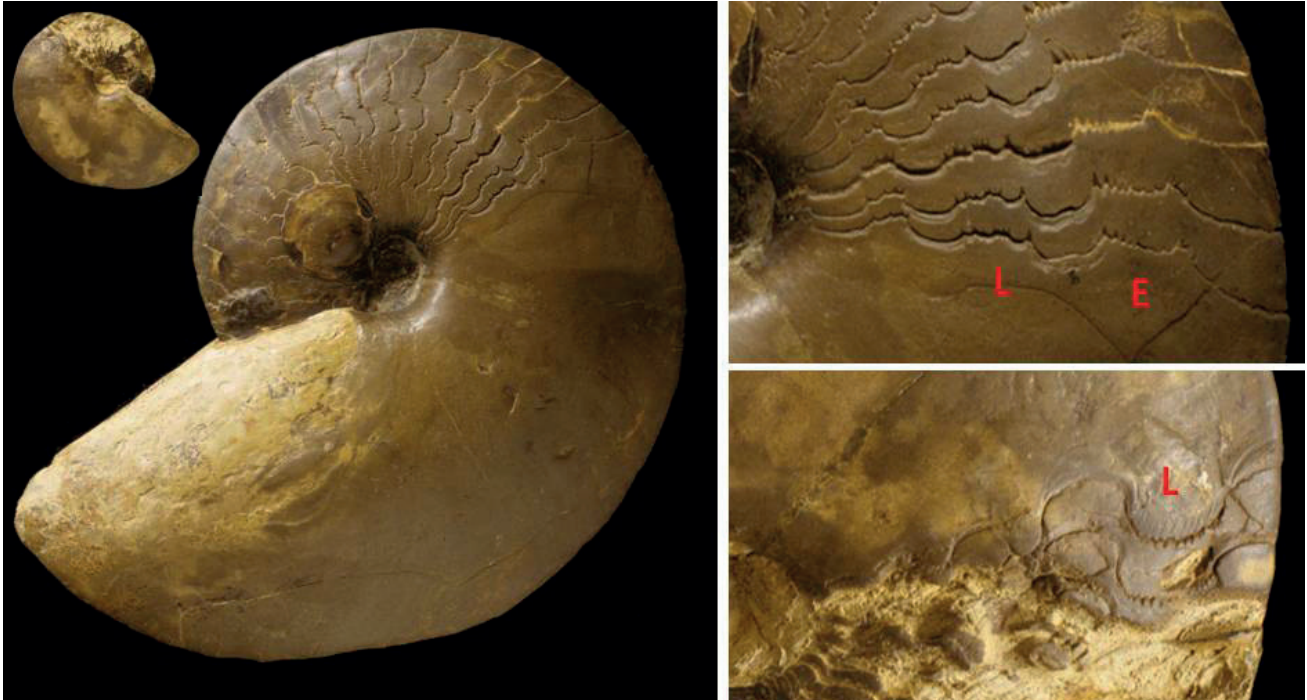


Abb. 303: *Discoceratites semipartitus* (Montfort) aus dem Oberen Muschelkalk von Pfersdorf/Unterfranken. Gekoppelt mit einer extremen Verlagerung des Externsattels (= E) auf die linke Seite und einer entsprechenden ventralen Verlagerung des Lateralsattels (= L) auf der gegenüber liegenden Seite ist eine anomale einseitige Abflachung der Sutura-Amplitude. Zur Lage des Siphos liegen leider keine Informationen vor. (leg + Slg. J. Suchopar), Ø 17,5 cm, (Gipsabguss SHK PA-15926).

Die Tabelle 16 soll anhand einiger quantifizierter Beispiele aus der Literatur die unterschiedliche Häufigkeit von exzentrischer Lage des Externlobus und die kaum fassbare Grenze zwischen “normal” und “abnormal” dieses Merkmals verdeutlichen.

Neuere Berechnungen zur Gleichgewichtslage bei *Badouxia columbiae* (Frebald) aus dem Sinemurium (Unter-Jura) durch Longridge et al. (2009) haben jedoch gezeigt, dass der Effekt der exzentrischen Lage des Siphos für die Position des Gehäuses im Wasser und das Gleichgewicht der Ammoniten vernachlässigbar ist, da er gegenüber der Masse des Tieres viel zu gering ist.

Die sehr unterschiedliche Häufigkeit des weitgehend auf Taxa mit relativ einfachen Suturlinien beschränkten Phänomens (Hengsbach 1986b) und die Tatsache, dass bei einzelnen Taxa (z.B. innerhalb der unterkretazischen Anahopliten) diese Asymmetrie zum regulären Bauplan gehört, hat die kausale und funktionale Diskussion dieses Phänomens belebt. Während Diener (1912) noch über die nach heutigem physikalischem Verständnis absurde Idee spekulierte, dass die Verlagerung des Siphos ein Hinweis auf eine Seitenlage des Gehäuses auf dem Boden sei, können folgende Vorstellungen zur möglichen Kausalität der Externloben-Asymmetrie diskutiert werden:

- Phylogenetische Ursachen: Die Präferenz einzelner Taxa zur asymmetrischen Suturausbildung tritt in verschiedenen Entwicklungslinien konvergent auf. So vermuten Lange (1951: bei Schlotheimien) und Hengsbach (1977b: bei Psiloceraten) -zwei Taxa, bei denen das Merkmal regelmäßig und häufig auftritt- an eine genetisch verankerte Präferenz. Venturi & Bilotta (2001) sehen in der Asymmetrie des Externlobus, die nicht bei allen Arten, aber doch den entsprechenden Gattungen ihrer neu etablierten Lytoceraten-Subfamilie auftritt, ein morphologisches Charakteristikum der Peltolytoceratinae. Quenstedt (1884) etablierte sogar für zwei Einzelexemplare von *Cymbites globulus* (Zieten) mit seitlich versetzter Anordnung des leicht schräg gestellten Externlobus die eigenständige Art „*obliquedorsalis*“, deren Berechtigung bereits von Schindewolf (1961) angezweifelt wurde.
- Konstruktionsmorphologische Gründe: Insbesondere im Zusammenhang mit hochmündigen Gehäusen der Gattungen *Platylenticeras* (Kemper 1961, Hengsbach 1977c, 1978, 1986a) wurde ein Auswandern des Siphos aus der Medianen aus Platznot bzw. infolge seiner veränderten Anheftung an ebenen Gehäusewand-Partien diskutiert. Für die regelhafte Verlagerung des Siphos bei *Anahoplites* spekuliert Hengsbach (1979) mit einer Optimierung des Septeneinbaus.

## III.1.4 EKTOCOCHLIATE CEPHALOPODA - ENDOGENE URSACHEN

Taxon	Stratigraphie Herkunft	Häufigkeit der Sutur-Asymmetrie	Referenz
<i>Cheiloceras</i> sp.	Ober-Devon von Nehden/Sauerland	16 % (n = 360)	Hengsbach 1977a (cf. auch Lange 1929)
<i>Psiloceras</i> ssp.	Hettangium, SW-Deutschland	66 % (n = 70)	Hengsbach 1977b, 1979 (cf.: Blind 1963, Hölder 1956, Lange 1941, 1952)
<i>Hecticoceras</i>	Callovium, Kandern/Baden	79 % (n = 43)	Hengsbach 1980
<i>Cymbites laevigatus</i>	Pliensbachium, San Pedro de Muel, Portugal	3,8 % (n = 80)	Hengsbach 1976
<i>Platylenticeras</i> ssp. + <i>Tolyloceras</i> ssp.	Valanginium, NW-Deutschland	100 % (n = 100)	Kemper 1961, Hengsbach 1977c, 1979
<i>Anahoplites splendens</i> + <i>planus</i>	Albium, Wissant + Folkstone, Kanalküste	80 % (n = 42)	Hengsbach 1979
<i>Kosmoceras jason</i> + <i>gulielmii</i>	Callovium, SW-Deutschland	4,5 % (n = 50)	Hengsbach 1979
<i>Taramelliceras</i> div. ssp.	Ob.-Jura, Süddeutschland	ca. 30 % (n = 200)	Hengsbach 1979 (cf. Hölder 1955, Berckheimer & Hölder 1959)
<i>Glochiceras</i> div. sp.	Ob.-Jura, Süddeutschland (Mat. B. Ziegler 1958)	26 % (n = 165)	Hengsbach 1986
<i>Glochiceras canale, crenosum,</i> <i>modestum, microdomum</i>	Ob.-Jura, Süddeutschland	0 %	Ziegler 1958
<i>G. tectum, lingulatum</i>		26,5 % bzw. 28 %	
<i>G. modestiforme</i>		43 %	
<i>G. subclausum</i>		70 %	
<i>G. parcevali, crassum,</i> <i>planulatum</i>		100 %	
<i>Bifericeras bifer</i> + <i>curvicosta</i>	Sinemurium, SW-Deutschland	46 % (n = 106)	Hengsbach 1986
<i>Amaltheus</i> sp.	Pliensbachium, ohne Fundortangabe	? 1 % (n = 100)	Hengsbach 1979
<i>Quenstedtoceras lamberti</i>	Callovium	0 % (n = 50)	Hengsbach 1979
“ <i>Harpoceras</i> ” <i>bicarinatum</i>	Toarcium, S-Frankreich	0 % (n >100)	Hengsbach 1979
<i>Hildoceras bifrons</i> + <i>semipolatum</i>	Toarcium, S-Frankreich	1 % (n = 80)	Hengsbach 1979
<i>Catacoeloceras crassum</i> + <i>raquinianum</i>	Toarcium, S-Frankreich	0 % (n = 80)	Hengsbach 1979
<i>Discoscaphites</i>	Maastrichtium, Fox Hills/USA	4,9 % (345)	Landman & Waage 1986
<i>Hoploscaphites</i>	Maastrichtium, Fox Hills/USA	4,8 % (1281)	Landman & Waage 1986

Tab. 16: Die sehr unterschiedlichen Häufigkeiten der exzentrischen Position des Externlobus bei unterschiedlichen Ammonoideen-Taxa lässt die Grenze dieses Merkmals zwischen normal und abnormal gleitend erscheinen. Rote Schrift: Taxa mit regelhafter Asymmetrie, blaue Schrift: pathologische Asymmetrie (= forma *juxtalobata* Hölder 1956), schwarze Schrift: erhöhte Häufigkeit unklarer Natur.

- Drehung des Weichkörpers im Gehäuse: Eine etwaige Drehung des Weichkörpers in der Wohnkammer, wie das bei Kemper (1961) diskutiert wird, weist Hengsbach (1979) zu Recht zurück, da in solchen Fällen die Asymmetrie auf die übrigen Gehäusemerkmale übertragen werden sollte.
- Epitheliale Erkrankungen: Für pathologische Einzelfälle, für die Hölder (1956) die forma *juxtalobata* eingeführt hat, geht er von nicht näher differenzierten „epithelialen Erkrankungen“ als Ursache aus. Dazu gehört auch die Möglichkeit, dass paarige innere Organe oft unterschiedlich groß entwickelt werden. Besonders können davon die Gonaden betroffen sein (Swinerton & Trueman 1917). Landman & Waage (1986) führen bei Scaphiten das vereinzelt auftretende Auswandern des Externlobus aus der Medianen, das dort vor allem in der finalen Phase des Gehäusewachstums bei den letzten Kammerscheidewänden zu beobachten ist, auf eine asymmetrische Schwellung der Gonaden im Zusammenhang mit der langsam einsetzenden Geschlechtsreife zurück. Für das Gros der Suturasymmetrien, die in der Regel schon in der juvenilen Phase auftreten, scheidet diese Interpretationsmöglichkeit jedoch aus, da eine Vergrößerung der Gonaden erst mit dem Einsetzen der Fertilität zu erwarten ist.
- Parasitosen: Hengsbach (1979, 1980, 1986a) führt die Verlagerung des Externlobus bei Psiloceraten, Arnioceraten, Hectioceraten und Glochiceraten auf das Einnisten eines Parasiten, der im hinteren Mantelsack entsprechend asymmetrische Wucherungen erzeugte, zurück. Angesichts der Tatsache, dass gerade bei diesen Taxa die Verlagerung des Siphos standortunabhängig sehr häufig bis regelhaft vorkommt (vergl. Tab. 16), lässt diese Interpretation aber eher fragwürdig erscheinen, da Parasitosen als typisch pathologische Syndrome nur einzelne Individuen einer Population bzw. bei Epidemien einzelne Populationen befallen.
- Umwelteinflüsse: Die Möglichkeit, durch Wasserturbulenzen ausgelöste unpräzise Anheftungen des Siphos als Auslöser insbesondere pendelnder Suturasymmetrien zu erzeugen, wie das Hengsbach (1986a) erwägt, erscheinen wenig plausibel.

### Inversion der Lobenlinie

Bis heute ist die Frage umstritten, inwieweit die unterschiedliche Orientierung der Septenwölbung zwischen Nautiliden und Ammonoideen Ausdruck unterschiedlicher Druckbeanspruchungen während der Septenbildung ist. Für den modernen *Nautilus* zeigt Ward (1987), dass sich der Unterdruck in den Kammern, der eine aboral orientierte Zugspannung auf das entsprechend konkav gewölbte Septum ausübt, erst nach der Mineralisierung des durch ein organisches Phragma vorgeformten Septums aufbaut. Während der Septenbildung ist die letzte Kammer noch mit Flüssigkeit gefüllt, so dass ein allseitig gleichmäßiger Druck herrscht und das Septum selbst ohne gerichteten Druckstress gebildet wird. Für Ammonoideen, deren Septen aber generell konvex, nach vorne gewölbt sind, haben verschiedene Autoren (Westermann 1975, Bayer 1977a,b, Checa & Garcia-Ruiz (1996) eine Bildung der Kammerscheidewände unter Überdruckbedingungen bzw. unter Stress, der durch muskuläre Zugspannung ausgelöst wurde (Seilacher 1975, Seilacher & LaBarbera 1995) postuliert. Bayer (1978) geht sogar davon aus, dass die Überdruck-Bedingungen in den Ammonoideen-Kammern für die Morphogenese der punktförmig in der Conothek aufgehängten Kammerscheidewände, insbesondere der Lobenlinie, eine unerlässliche Voraussetzung sei („Pneu-Modell“). Nach dieser Vorstellung ist die Konfiguration der Lobenlinie, deren Sattelenden grundsätzlich gerundet, die Lobenenden dagegen zugespitzt sind, Ausdruck dieser Zugbeanspruchung. Eine etwaige Umkehr der Lobenlinien-Morphologie, das heißt, die Ausbildung spitzer Sättel und gerundeter Loben, schließt er daher kategorisch aus. Ward & Westerman (1976) und Henderson et al. (2002) stellen aber gerade eine solche Lobenlinien-Inversionen bei den heteromorphen Gehäusen von *Glyptoxoceras* und *Baculites* vor (Abb. 304 rechts). Bei ersterem tritt eine Lobeninversion mit spitzen Sattel- und stumpfen Loben-Enden nur vorübergehend im juvenilen Stadium (Septen 2-6) auf. In der späteren Wachstumsphase sind die Verhältnisse wieder normal. Bei dem *Baculites* aus dem Santonium der Western Interior sind bei normalem Septenabstand und einer den Artgenossen analogen Ausgestaltung der einzelnen Lobenelemente die Enden der modifizierten Sättel zugespitzt, die Enden der nach hinten weisenden Loben aber gerundet. Die Autoren schlussfolgern aus dem -wenn auch extrem seltenen- Auftreten

einer Lobeninversion, dass die Ausgestaltung und Bildung der Ammoniten-Septen wie beim heutigen *Nautilus* unter gleichmäßigem hydrostatischem Druck erfolgte. Als Ursache für die Suture-Inversion bei *Baculites* machen die Autoren einen genetischen Defekt verantwortlich, durch den die hintere Visceralmasse einschließlich des sie umgebenden Mantels individuell anormal geformt wurde. Andererseits ist der Unterschied zwischen zugespitzten Loben- und gerundeten Sattellenden gerade bei *Baculites* grundsätzlich wenig signifikant ausgeprägt, so dass nach dem Pneumodell die Zugspannung und damit der postulierte Überdruck in der letzten Kammer ohnehin nur gering gewesen wäre. Die Vermutung, dass die gestreckten Gehäuse zur Sicherstellung einer annähernd horizontalen Schwimmlage einen großen Anteil ihres Phragmokons mit Wasser geflutet hatten (Hauschke et al. 2011), stützt die Vorstellung einer  $\pm$  gleichmäßigen Druckbeanspruchung auf dem sich bildenden Septum. Daher spricht gerade die Beschränkung von bisher beobachteten Lobeninversionen auf gestreckte Heteromorphe eher für die Pneu-Theorie bei der Septenbildung normal eingerollter Ammonoideengehäuse.

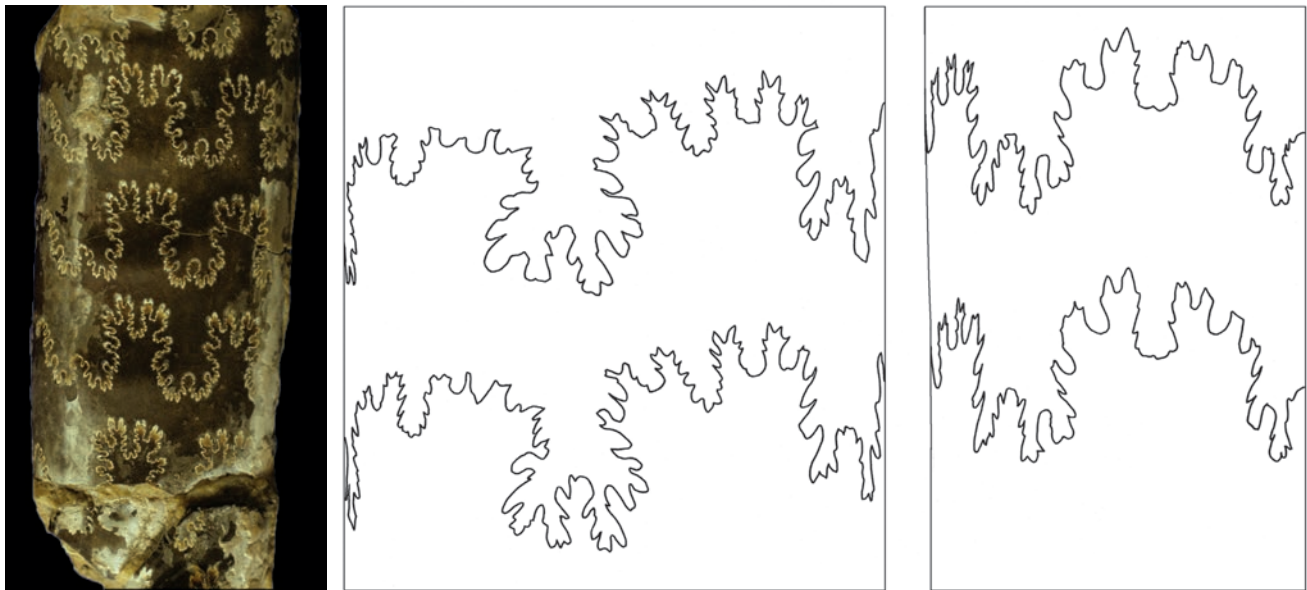


Abb. 304: Suture-Umkehr bei *Baculites*. Links Phragmokon-Fragment eines *Baculites* sp. aus der Ober-Kreide von South Dakota mit normal entwickelten adoral gerundeten Sätteln und aboral zugespitzten Elementen Loben in Lateralansicht. Länge 5 cm, SHK MAo-335. Rechts: Die letzten beiden Suturen vor der Wohnkammer (oben) von *Baculites codyensis* Reeside aus dem Santonium (Marias River Shale) der Western Interior, USA, mit inverser Orientierung der Lobenelemente in lateraler und ventraler Ansicht. Maximaler Ø 2,8 cm (Zeichnung M. Bulang-Lörcher nach Fotos bei Henderson et al. 2002, Fig. 7B,C).

### Pneumoseptum

Das Auftreten des so genannten „Pneumosepten-Syndroms“ bei planspiralen Ammoniten-Gehäusen, das Keupp & Mitta (2004) bei einem *Quenstedtoceras* aus dem Ober-Callovium von Dubki bei Saratov/Wolga beschreiben, stütze ebenfalls die Vorstellung des „Pneu-Modells“ der Kammerbildung. Das anomal nach vorne aufgewölbte Septum zeigt, dass während seiner Bildung ein hoher Überdruck herrschte, der bereits das organische Präseptum deformiert hatte. Als Ursache lässt sich im Computertomogramm der offensichtliche Abriss des Siphos von seiner ventralen Halterung erkennen. Dadurch ist auch die Durchtrittsstelle des Siphos durch das anomal aufgeblähte Septum in Dorsalrichtung verlagert (Abb. 305). Das Beispiel zeigt, dass -zumindest im Einzelfall- eine Kammerbildung und Ausgestaltung der Lobenlinie auch unter adoral gerichteter Zugspannung erfolgen konnte. Somit wäre auch im Normalfall im Gegensatz zum modernen *Nautilus* eine Kammerbildung unter mäßigem Überdruck denkbar.

Einen zweiten Fall einer Septenbildung unter deutlichen Überdruck stellt das hier erstmals abgebildete *Douvilleiceras* aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens (Madagaskar) dar (Abb. 306). Durch das Aufblähen des noch nicht mineralisierten Präseptums ist die sonst wellblechartige Septalfläche einheitlich, ballonartig vorgewölbt. Eine analoge Dislozierung des Siphos, wie bei dem *Quenstedtoceras*, ist nicht erkennbar, so dass in diesem Fall eine ätiologische Deutung der endogenen Störung versagt bleibt.

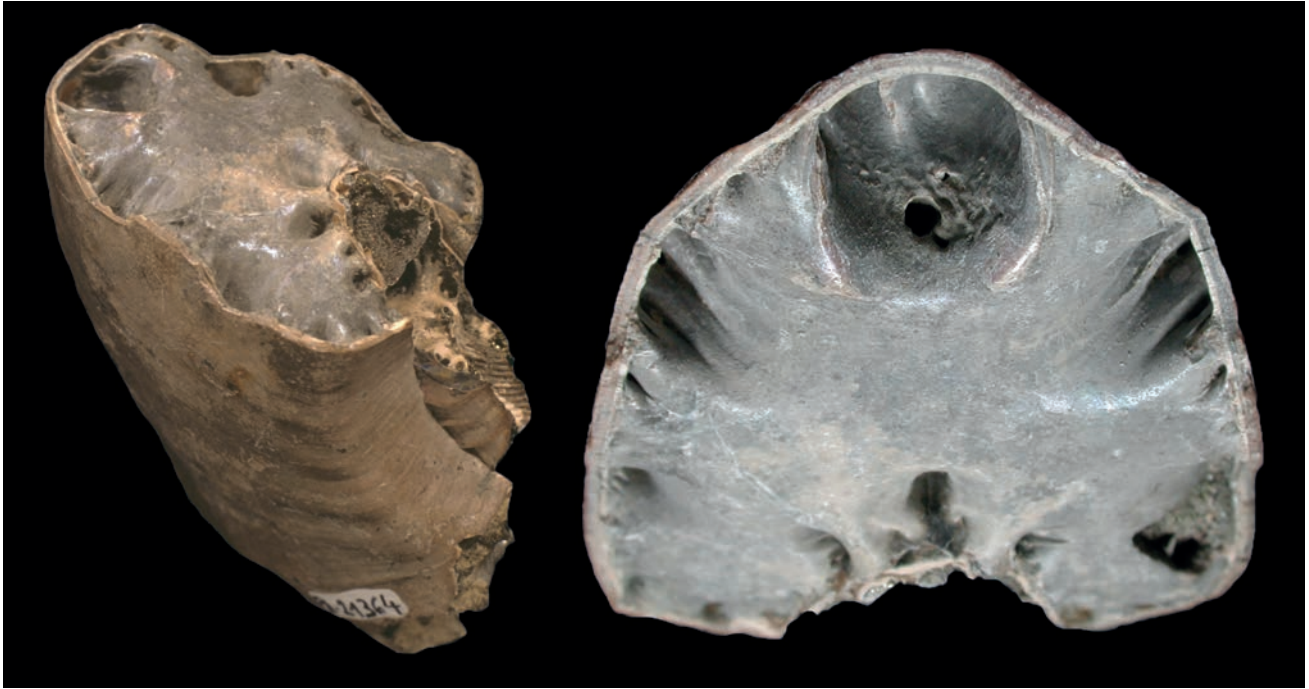


Abb. 305: Fragment eines makroconchen *Quenstedtoceras* sp. mit aufgeblähtem letzten Septum (= „Pneumoseptum-Syndrom“). Der während der Bildung des Septums herrschende Überdruck wurde durch eine mutmaßliche Funktionsstörung des Siphos, der in der letzten Kammer von seiner ventralen Halterung abgelöst war, verursacht. In der Aufsicht (rechts) ist die deutlich in dorsaler Richtung verlagerte Durchtrittsstelle des Siphos erkennbar. Länge des Fragments 7,2 cm, SHK PA-21364 (aus Keupp & Mitta 2004).



Abb. 306: *Douvilleiceras mammillatum* (Schlotheim) mit Pneumoseptum aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar (don. L. Berwald). Ø 4,1 cm, SHK PA-39687.

### Suturvereinfachung

Die grundsätzlich genetisch fixierte Ausgestaltung der Suturlinie unterliegt bei den Ammonoideen häufig einer planmäßigen, zum normalen Forminventar gehörenden ontogenetischen Veränderung, die in der Regel von einfach zu komplex tendiert. Teilweise lassen sich in der Ausgestaltung der Suture Wechselbeziehungen zur jeweiligen Gehäusegestalt, insbesondere dem Windungsquerschnitt erkennen (Checa 1987, Olóriz et al. 1999). Aber auch im Zuge der Phylogenie zeigt sich bei vielen Entwicklungsreihen immer wieder der Trend zu komplexeren Lobenlinien. Dennoch finden sich auch entgegengesetzte

Trends zur Vereinfachung der Suturen, zum Beispiel innerhalb neotener Entwicklungsreihen oder im Zusammenhang mit der Ausbildung heteromorpher Gehäusegestalten (Keupp 2000b). Die regionalen Verbreitungsmuster von vielen Ammonitentaxa zeigen, dass solche Entwicklungsreihen zu komplexeren bzw. vereinfachten Lobenlinien teilweise Abhängigkeiten von den bathymetrischen Rahmenbedingungen widerspiegeln und als adaptive Strategien bei sich änderndem Meeresspiegel aufgefasst werden können (vergl. Bayer & McGhee 1984, Batt 1991). Die Bildung der einzelnen Septen erfolgt durch den hinteren Mantel zunächst in Form einer nicht mineralisierten Vorstufe, deren endgültige Anheftung an der Innenwand der Conothek oft im Zuge des stückweisen Vorrückens des Weichkörpers zur Öffnung der neuen Kammer etappenweise erfolgt. Bei guter Erhaltung können die Vorstufen der sich öffnenden Kammer als Pseudosepten nachgewiesen werden (Bayer 1977b, Seilacher 1988, Keupp 2000b). Die noch nicht ausdifferenzierten Vorstufen des neuen Septums zeigen oft einen vereinfachten Linienverlauf (Abb. 307).

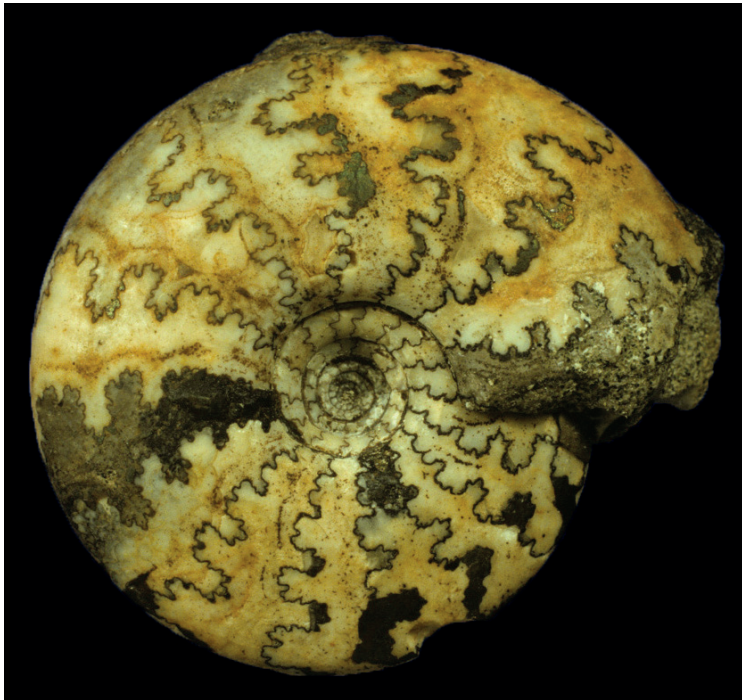


Abb. 307: Der vereinfachte Linienverlauf der nicht mineralisierten Pseudosuturen ist normal. *Craspedites okensis* (d'Orbigny) aus dem Ober-Tithonium von Makarjew, Russland. Ø 3,5 cm, SHK MAn-1004 (aus Keupp 2000b).

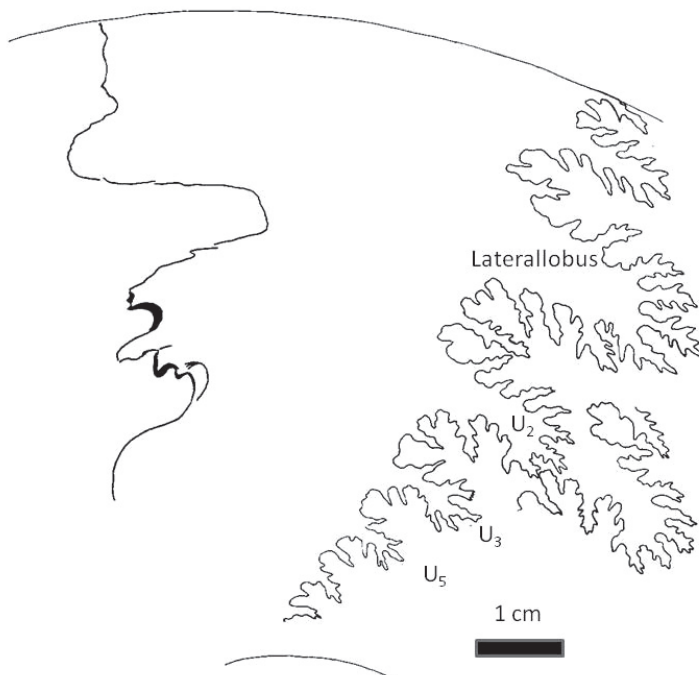


Abb. 308: Anomal vereinfachte Lobenlinie bei einer *Brasilia decipiens* (Buckman) aus dem Mittel-Jura (Inferior Oolite) von Horn Park bei Beaminster, Dorset, Ø 17,7 cm. (Zeichnung M. Bulang-Lörcher, verändert nach Rieber 1979: Abb. 2).

Eine deutliche, pathologische Vereinfachung einer Lobenlinie, die durch eine individuelle intrinsische Störung ausgelöst wurde, beschreibt Rieber (1979) bei einer *Brasilia* aus dem Mittel-Jura von Dorset (Abb. 308). Das Stück zeigt ein einseitiges Teilseptum in ungewöhnlich weitem Abstand vor dem letzten normal ausgebildeten Septum. Seine Konfiguration zeichnet die Sattel- und Lobenstrukturen stark vereinfacht nach, wobei der nicht weiter zerschlitzte Laterallobus breit gerundet erscheint, während der Bereich der rudimentären Umbilikalsättel eher zugespitzte Protuberanzen aufweist. Der Autor deutet die Anomalie durch ein asymmetrisches Ablösen der hinteren Subepithel-Muskulatur und dadurch einer Verlagerung der „Muralleiste“ sensu Blind (1975), die als formgebendes Organ für die Septalwand nicht mehr den gewohnten Verlauf nahm. Eine alternative Deutungsmöglichkeit wäre durch die offensichtlich einhergehende Inversion der extrem vereinfachten Sutura auch ein durch das Ablösen des aboralen Körperabschnitts ausgelöster anomaler Unterdruck, der zu einem Kollaps der letzten (zu groß angelegten) Kammer führte.

## III.1.5 PATHOLOGISCHE PHÄNOMENE HETEROMORPHER AMMONOIDEEN



Abb. 309: Regenerierte Mundrandverletzungen bei Kreide-Heteromorphen: Oben: *Audouliceras renauxianum* (d'Orbigny) aus dem Unter-Aptium von Uljanowsk an der Wolga, Russland (don. F. Baatz), links mit typischem Rippenscheitel (forma *verticata* Hölder 1956), rechts einer einfachen Mundrandverletzung des Gehäuses (forma *substructa* Hölder 1973); Ø 23 bzw. 21 cm, SHK PA-9123 und PA-8001.

Unten: Rippenscheitel bei *Nostoceras hyatti* Stephensen aus dem Unter-Maastrichtium von Mahabubuka, Madagaskar (leg. J. Porombka), Höhe 8,5 cm, SHK PA-26164.

Ammonoideen, die beim Gehäusebau keine geschlossene Planspirale realisieren, sondern die Windungen ihrer Conothek teilweise oder vollständig vom Kontakt mit den früheren Gehäuseabschnitten entkoppeln, werden deskriptiv als Heteromorphe zusammengefasst. Innerhalb unterschiedlicher Entwicklungsreihen werden heteromorphe Formen jeweils zu erdgeschichtlichen Zeiten mit relativ hohem Meeresspiegelstand in der obersten Trias, dem mittleren Jura und vor allem der Kreide realisiert (Keupp 2000b). Wiedman (1963, 1966) hat aufgrund der mit der Heteromorphie gekoppelten Vereinfachung der Primärsutur (von fünf auf vier Elemente) für die Kreide-Heteromorphen die eigenständige Ammonoideen-Ordnung „Ancyloceratida“ etabliert. Unterschiedliche Kiefer-Ausprägungen, teils Anptychen, teils Aptychen, lassen die „Ancyloceratida“ aber eher als ein Polyphylum erscheinen (Engeser & Keupp 2002). Auch lassen sich frühere Vorstellungen, die vor allem Schindewolf (1950) entwickelt hat, dass die Heteromorphen Ausdruck der Typolyse, das heißt einer kollektiven Agonie der dem Aussterben geweihten Ammonoideen sei, nicht halten. Die Heteromorphen scheinen eher Nahrungsspezialisten gewesen zu sein. Ancylocone und turricone Gehäusegestalten stellten eine stabile Lage im Wasser mit zum Teil streng nach oben orientierter Gehäusemündung sicher und haben eine planktotrophe Ernährung optimiert (Keupp 2000b). Gerade turricone Gehäuse gewährleisteten dabei durch eine Entkoppelung des Siphos von der Kammerflüssigkeit über die gesamte Länge des Phragmokons (Klinger 1980, Ward 1983) eine effiziente hydrostatische Kontrolle. Pathologische Phänomene bei Heteromorphen sind vielfach beschrieben (z.B.: Birkelund 1965, Haggart 1984, Landmann & Waage 1986, Doguzhaeva & Mutvei 1989, Ward & Kennedy 1993, Krause 1997, Monks 2000, Henderson et al. 2002, Frerichs 2003, Metzdorf &

Sowiak 2003). Grundsätzlich unterscheiden sich die erkennbaren pathologischen Phänomene nicht von denen bei planspiral angelegten Gehäusen (vergl. Abb. 309). Davon ausgenommen scheinen folgende nur auf Heteromorphe beschränkte Phänomene:

1. Die gerade dargestellte **Suturinversion**, die bisher nur bei gestreckten Gehäusen heteromorpher Kreide-Ammoniten nachgewiesen wurde.
2. Anomale **Knickbildung** der Conothek, die analog zu pathologischen Gehäusen altpaläozoischer, orthoconer Nautiloideen (Barrande 1868: *Plagiostomoceras*)

auch bei gestreckten Ammonoideen-Gehäusen auftreten (Abb. 310). Teichert (1964: Fig. 42) deutet den knieförmigen Wachstumsknick des bei Barrande abgebildeten silurischen *Plagiostomoceras*, das keine äußerlich erkennbare Verletzung aufweist, als eine endogen verursachte, krankhafte Wachstumsstörung. Auch bei dem hier abgebildeten ammonitischen Analogon (*Baculites*) finden sich keine Hinweise auf eine äußere Verletzung.



Abb. 310: Knickartige Wachstumsstörungen orthoconer Gehäuse: Links: *Plagiostomoceras* sp. aus dem Silur Böhmens, Länge 21 cm (aus Barrande 1868: Taf. 299). Rechts: *Baculites* sp., Maastrichtium (Vaalser Grünsand) vom Lousberg/nördlich Aachen (leg. H. J. Albers, don. H.-J. Lierl), Länge 7,5 cm, SHK PA-8346 mit Wachstumsknick ohne erkennbare vorausgehende Gehäuseverletzung.

3. Der **Windungssinn** trochoconer Gehäuse kann entweder im oder gegen den Uhrzeigersinn verlaufen. Bei den Gastropoden ist aufgrund der Torsion und der nachfolgenden Spiralisierung des Körpers die Windungsrichtung genetisch festgelegt (Keupp 2006b). In den meisten Fällen wird dort die dextrale Gehäusespirale realisiert. Nur einige Taxa sind konsequent linksgedreht (Abb. 311 links, Mitte). Individuen mit jeweils entgegengesetztem Windungssinn, die extrem selten auftreten, sind Ausdruck einer genetischen Panne und somit eindeutig pathologisch (Abb. 311 rechts).

Dagegen hat der Körper der Cephalopoden weder Torsion, noch Spiralisierung erfahren, so dass das Tier unabhängig vom Spiralsinn seines trochoconen Gehäuses bilateral organisiert in der Gehäuseröhre lebt. Theoretisch sollte der Drehsinn des Gehäuses daher für die trochospiralen Ammonoideen keine selektive Rolle spielen. Die quantitative Erfassung einiger Oberkreide-Taxa hat jedoch gezeigt, dass das Mengenverhältnis rechts- und linksgewundener Gehäuse nur teilweise dem Verhältnis 1:1 nahekommt, wobei die leichten Verschiebungen teils zu rechts-, teils zu linksgewundenen Formen tendieren.

Dagegen scheint bei Eubostriocheraten die Tendenz zu Bevorzugung rechtsgewundener Gehäuse vorzuliegen (Tab. 17). Eine funktionale Erklärung solcher Fälle fällt schwer. Möglicherweise spielt die Populationsgröße bzw. die Isolation kleinerer Populationen eine Rolle bei der (regionalen ?) Etablierung von Vorzugsorientierungen. Auch bei solchen Taxa, die eine Dominanz für rechts- oder linksgedrehte Gehäuse zeigen, werden Abweichler nicht dem pathologischen Formenschatz, sondern der individuellen Variabilität zugeordnet.



Abb. 311: Bei Gastropoden ist der Drehsinn des Gehäuses infolge der Spiralisierung des Körpers auf Art- oder Gattungsebene genetisch fixiert, meistens im Uhrzeigersinn. Nur wenige Taxa sind konsequent links gedreht (z.B.: *Contraconus* sp. aus dem Plio-Pleistozän von Florida (links, Höhe 4,2 cm, SHK) oder *Neptunea contraria* (Linnaeus), Pliozän von Walton-on-the-Naze, England (Mitte, Höhe 6,7 cm, SHK). Das Auftreten jeweils entgegengesetzt aufgewundener Gehäuse ist extrem selten und Folge einer genetischen Störung. Rechts: Eine normal rechtsgewundene rezente Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.), Höhe 46 mm, daneben ein „Schneckenkönig“ (Sammlung Dr. M. Weiss), Höhe 38 mm.

Taxon	rechtsgewunden	linksgewunden	Verhältnis rechts-/linksgewunden
<i>Hyphantoceras reussianum</i> (d'Orbigny)	48	73	40:60
<i>Nostoceras euskadiense</i> (Küchler)	5	7	40:60
<i>Didymoceras stevensoni</i> (Whitfield)	9	6	60:40
<i>Didymoceras nebrascense</i> (Meek & Hayden)	7	4	64:36
<i>Eubostriocheras</i> sp.	24	5	80:20

Tab. 17: Mengenverhältnisse rechts- und links gewundener turriconer Ammonoideen aus der Ober-Kreide (nach Keupp 2006b).



Abb. 312: Stufe mit zwei mikroconchen *Hyphantoceras reussianum* (d'Orbigny) aus dem Ober-Turonium von Halle/Westfalen, von denen der linke links- und der rechte rechtsgewunden ist. Höhe der Ammoniten jeweils 6,5 cm, SHK MAO-674 (don. M. Duckstein, aus Keupp 2006b).

4. Von besonderem Interesse erscheint die unter anderem auf pathologische Phänomene basierte Interpretation von Doguzhaeva & Mutvei (1989, 1993), dass die kretazische Heteromorphengattung *Ptychoceras* endocochliat gewesen sei, oder das Gehäuse zumindest weitgehend durch den Mantel überwachsen hatte. Sie stützen diese Vorstellung vor allem auf drei Beobachtungen:
- 1.) den häufigen Verlust der frühontogenetischen Gehäusepartie (= Truncation).
  - 2.) das Auftreten einer externen Perlmutterlage, die der Äußeren Prismenschicht aufgelagert ist.
  - 3.) implusionsartige Gehäuseverletzungen, die scheinbar durch die äußere Schalenlage repariert wurden.

Das Weglösen der initialen Gehäuseanteile erfolgte offensichtlich im Zusammenhang mit dessen Umwachsen durch die knieförmige letzte Umbiegung der Wohnkammer. Zu diesem Zeitpunkt war der juvenile Gehäuseanteil auch bei der Vorstellung einer ektocochliaten Organisation vom Mundsaumepithel überlagert und konnte so resorbiert werden. Für die Auflage einer externen Perlmutterlage, die nach Doguzhaeva & Mutvei (1993) auch bei den planspiral aufgerollten Gehäusen von *Gaudryceras* und *Aconeceras* auftreten, genügt ein kleiner Umschlag des Mantelepithels im unmittelbaren Mündungsbereich. Die Dokumentation einer durch äußere Schalenauflagen regenerierten Gehäuseverletzung bei Doguzhaeva & Mutvei (1989: Text-Fig. 5c, Taf. 5, Fig.2) ist wenig überzeugend, da hier der partielle Schalenverlust durch diagenetische Prozesse nicht auszuschließen ist. Vielmehr belegen die Beobachtungen von Kakabadze & Sharikadze (1993), dass auch bei *Ptychoceras* die Regeneration von einfachen Mundrandverletzungen in der Regel nach dem Prinzip des Unterfangens der Bruchkante durch die regenerative Schale (= forma *substructa* Hölder 1973) erfolgte. Dieser Regenerationsmechanismus ist aber typisch für ektocochliate Gehäuse und steht im Widerspruch zu einer endocochliaten Organisation. Zudem ließe das spezifische, Haarnadel-ähnliche Wachstum des *Ptychoceras*-Gehäuses, das durch zwei rasche Änderungen der Wachstumsrichtung der Gehäuseröhre um jeweils 180° charakterisiert ist, eine Endocochlie nur im Adultzustand zu. Die notwendigen Rotationen des heranwachsenden Gehäuses wären unter Mantelbedeckung kaum denkbar.

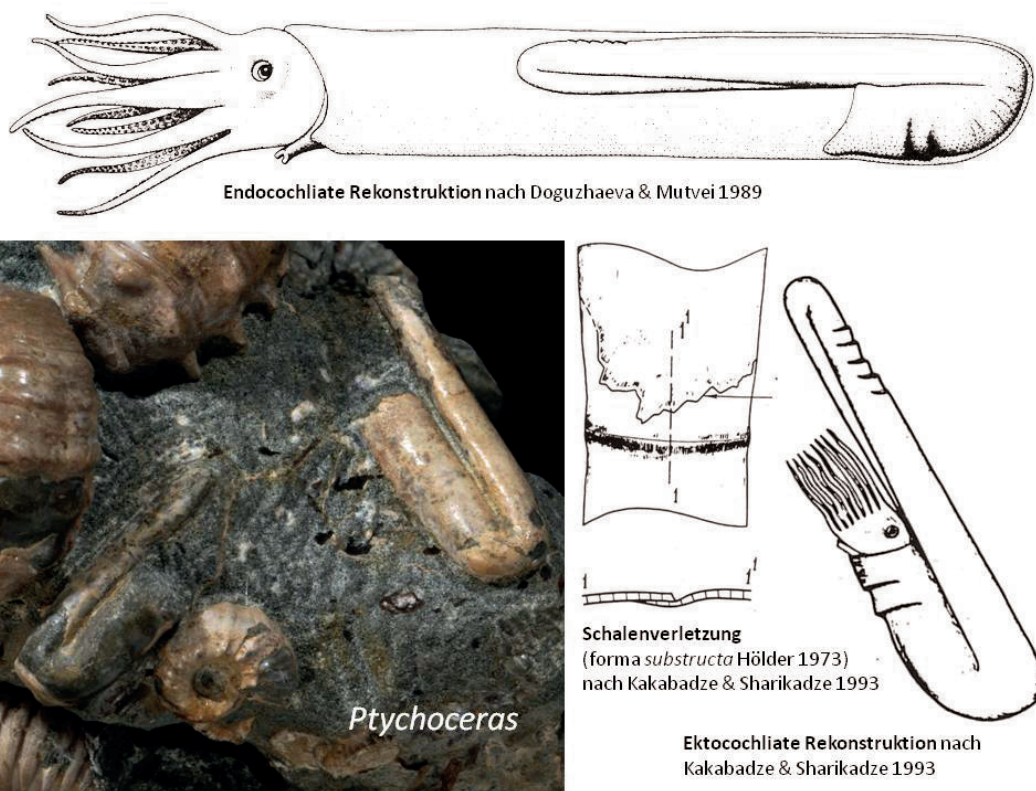


Abb. 313: Regenerierte Schalenverletzungen nach dem Prinzip der forma *substructa* Hölder 1973 sprechen eher für eine ektocochliate als eine endocochliate Rekonstruktion der heteromorphen Ammoniten-Gattung *Ptychoceras*. Komposition der Abbildung nach Vorlagen von Doguzhaeva & Mutvei 1989 und Kakabadze & Sharikadze 1993. Foto: *Ptychoceras* sp. vergesellschaftet mit *Acanthoplites* sp. aus dem Aptium von Egoian, Kaukasus (don. R. Veit), Bildbreite 6,5 cm, SHK MA0-1278.

### III.1.6 Alphabetische Zusammenstellung und Atlas der als formae aegrae beschriebenen, genormten Anomalien bei ektocochliaten Cephalopoden

(die in **rot** gedruckten Namen bezeichnen kein pathologisches Syndrom und sollten deshalb vermieden werden, Synonyme sind in **blauer** Schrift), Tabelle 18:

forma aegra	Autor	Ursprünglich vermutete Ursache	Phänomen	Anmerkungen
<b>abrupta</b>	(Stahl 1824) Hölder 1956	Verletzung	Abrupte Skulpturstörung entlang einer deutlichen Linie	Sammelbegriff für f. <i>verticata</i> Hölder 1956 und f. <i>substructa</i> Hölder 1973
<b>alternospinata</b>	Keupp 1977	Mündungs-Asymmetrie	Alternierende Ausbildung von Knoten auf beiden Flanken	Das Phänomen ist auch auf Parabelstrukturen übertragbar.
<b>augata</b>	Kröger 2000	Parasitismus	Vorübergehende, starke Vergrößerung von Skulpturelementen	ex forma <i>inflata</i> Keupp 1976
<b>aptycha</b>	Keupp 1977	Überwiegend Verletzungen	Interne Einengung der Wohnkammer durch $\pm$ horizontale Trennwände	= forma <i>conclusa</i> Rein 1989
<b>bovicornuta</b>	Keupp 1977	Mundsaum-Verletzung	Anomale Orientierung von Marginaldornen (nach vorne)	Spezielles Phänomen im Zusammenhang mit der „compensatio ornamentale“ Guex 1967
<b>cacoptycha</b>	Lange 1941	endogene Ursachen	Temporärer Verlust bzw. Abschwächung der Skulptur	Ähnliche Phänomene kommen auch im Zuge von Verletzungsregenerationen vor
<b>calcar</b>	(Zieten 1830) Hölder 1956	überwiegend Mundsaum-Verletzungen	Verschmelzung von ursprünglich zwei marginalen Knoten zu einem medianen Element (inkl. Parabelknoten)	cf. Keupp 1993: Spezialfall der „compensatio ornamentale“ Guex 1967
<b>chaotica</b>	Keupp 1977	endo- und exogene Ursachen	Wiederholte, zigzagartige Verlagerung des Mediankiesels auf die Flanke	In Anlehnung an die „chaotisierte Skulptur“: Hölder 1970
<b>cicatricocarinata</b>	Heller 1964	Mundsaum-Verletzung, teils auch endogen	Unregelmäßige Narben und Kerben anstelle des Mediankiesels	
<b>circumdata</b>	(Martin 1858) Hölder 1956	überwiegend Mundsaum-Verletzung	Anomales Übersetzen der Lateralrippen über die normalerweise glatten oder andere Skulpturelemente tragende Ventralseite	Spezialfall der „compensatio ornamentale“ (Guex 1967) = forma <i>fastigata</i> (Credner 1875) Rein 1989
<b>complicata</b>	Keupp & Riedel 1995	endogene Störung	Faltenwurf der Schale am Mundsaum	
<b>conclusa</b>	Rein 1989	überwiegend Verletzungen	Bildung einer Kalklamelle innerhalb der Wohnkammer	Jüngeres Synonym der forma <i>aptycha</i> Keupp 1977
<b>concreta</b>	Hengsbach, 1996	Parasitismus	Interne Schalenkonkretionen (Schalen-Perlen)	Referenz: Keupp 1987
<b>disseptata</b>	Hölder 1956	endogene Störung	Einzelne unvollständige oder fehlende Septen	
<b>duplicarinata</b>	Keupp 1976	Mundsaum-Verletzung	Temporäre Ausbildung eines Doppelkiels durch seitlich verlagerten Neueinsatz eines regenerativen Kiels	Spezialfall der „compensatio ornamentale“ (Guex 1967)
<b>excentrica</b>	Hölder 1956	endogen und exogen	Anomal trochospiraler Gehäusebau	Phänomen des „Morton-Syndroms“, Epöken: Merkt 1966, Keupp 1984

III.1.6 ZUSAMMENSTELLUNG DER FORMAE AEGRAE BEI EKTOCHLIATEN CEPHALOPODEN

forma aegra	Autor	Ursprünglich vermutete Ursache	Phänomen	Anmerkungen
<i>fastigata</i>	(Credner 1875) Rein 1989	Mundsaum-Verletzung. Oft missinterpretiert als genetische Anomalie (z.B. Müller 1976)	Die Lateralberippung überquert den normalerweise glatten Venter (Terminus meistens nur für Ceratiten verwendet)	Spezialfall der „compensatio ornamentale“ (Guex 1967) = forma <i>circumdata</i> (Martin 1858) Hölder 1956.
<i>fenestra</i>	Keupp 2006a	Verletzung	Allseitig begrenzte Skulpturstörung durch Regeneration eines fenesterartigen Schalenausbruchs	
<i>gigantea</i>	Hengsbach 1996	Parasitismus	Krankhaftes Größenwachstum	= „megaconchs“: Ivanov 1975
<i>heterumbilicata</i>	Keupp 2007c	Mundrand-Verletzung	Einseitige Vergrößerung der Nabelweite durch regenerativ zurückspringende Nabelkante	
<i>inflata</i>	Keupp 1976	Parasitismus	Ursprünglich anomale Vergrößerung von Skulpturelementen und Bildung blasenartiger Schalenprotuberanzen	Nach Kröger 2000 nur blasenartige Strukturen, Vergrößerung von Skulpturelementen: f. <i>augata</i> Kröger 2000
<i>intracarinata</i>	Keupp 2000a	endogen	Auf dem Steinkern sichtbare Spiral-Rinnen infolge anomal verstärkter Muskelansätze.	
<i>juxtacarinata</i>	Hölder 1956	Verletzung oder endogen	Verlagerung des Mediankiesels auf eine Seite	Analog für Ammonoideen mit Ventralfurche: forma <i>juxtasulcata</i> Geczy 1965
<i>juxtalobata</i>	Hölder 1956	endogene Störung	Asymmetrischer Phragmokon mit seitlicher Verlagerung von Externlobus und Siphon	Bei einzelnen Taxa ist das Phänomen artspezifisch und nicht pathologisch!
<i>juxtasulcata</i>	Geczy 1965	Verletzung oder endogen	Verlagerung der Ventralfurche auf eine Seite	Analog der forma <i>juxtacarinata</i> Hölder 1956 bei kieltragenden Ammonoideen
<i>mediosulcata</i>	Hengsbach 1986a	im Rahmen normaler Variabilität	Ausbildung ventraler Muskelleisten	Bayer 1977a,b; Dagens & Keupp 1998
<i>mordata</i>	Hengsbach 1996	letale Verletzung	Bissmarken von Wirbeltieren	Ohne Regenerationserscheinungen
<i>pexa</i>	Hölder 1973a	Mundrand-Verletzung	Lineare Verdickungen der Anwachsflächen als Spätfolge eines Rippenscheitels	Spezielles Phänomen der forma <i>verticata</i> Hölder 1956
<i>polygonia</i>	Hüne & Hüne 2006	endogene Ursachen	polygonaler Windungsumriss	Vergl. auch Keupp & Richter 2010
<i>pseudocarinata</i>	Fernández-López 1987	Mundrand-Verletzung	Als kielartige Leiste ausgebildeter Rippenscheitel	Spezielles Phänomen der forma <i>verticata</i> Hölder 1956
<i>refecta</i>	Rein 1994a	Mundrand-Verletzung	Die regenerierte Schale, welche die Bruchkante unterfängt, wölbt sich über das normale Schalenniveau	= jüngeres Synonym zur forma <i>substructa</i> Hölder 1973
<i>seccata</i>	Hölder 1956	Letale Krebs-Attacke	Fragmentation des Gehäuses durch Krebscheren	Referenzen: Roll 1935; Hölder 1955b
<i>semiverticata</i>	Hölder 1977	Mundrand-Verletzung	Einseitiger Rippenscheitel durch Positionierung parallel zur Nabelkante	Spezielles Phänomen der forma <i>verticata</i> Hölder 1956. Ähnliche Phänomene können auch parasitär ausgelöst werden (Keupp 1979, 2000b): Kröger 2000: f. <i>umbilicata</i>

## III.1.6 ZUSAMMENSTELLUNG DER FORMAE AEGRAE BEI EKTOCHLIATEN CEPHALOPODEN

forma aegra	Autor	Ursprünglich vermutete Ursache	Phänomen	Anmerkungen
<i>septaedeformata</i>	Rein 1990	endogen: Dislozierung des hinteren Körpers im Gehäuse	Septenschrägstellung nach einer Disseptie	Rein 1993, 2000
<i>substructa</i>	Hölder 1973a	Mundrand-Verletzung	Regeneration einer Schalenverletzung durch Unterfangen der Bruchkante mit neuem, regenerativem Schalenmaterial	Jüngeres Synonym: forma <i>refecta</i> Rein 1994
<i>superstructa</i>	Keupp 1998	Mundrand-Verletzung	Regeneration durch sich überlappendes regeneratives Schalenmaterial	
<i>syncosta</i>	Hengsbach 1976	„genetisch“	Zwei unabhängige Rippen verwachsen bei Amaltheiden in einem Ventrolateral-Dorn miteinander. Dies entspricht jedoch dem normalen Bauplan stark bedornter Taxa	vgl. Hengsbach 1996; nach Keupp & Ilg 1992 Phänomen der forma <i>substructa</i> Hölder 1973 nach Mundrandverletzung (cf. auch Kröger 2000)
<i>umbilicata</i>	Kröger 2000	Parasitismus	Abflachung und verzögerte Schalenbildung entlang der Nabelkante, ähnlich der forma <i>semiverticata</i> Hölder 1977	Referenz: „Nabelkanten-anomalie“ : Keupp 1979
<i>undaticarinata</i>	Heller 1958	endogen, ?Parasitismus	Mehrfaches Pendeln und zum Teil wechselseitiges Einknicken des Mediankiesels	Ähnliche Phänomene können auch im Zuge von Verletzungsregenerationen entstehen: cf. Keupp 1985
<i>undaticarinata-undaticoncha</i>	Hengsbach 1996	Parasitismus	Temporäres Pendeln der Gehäusewindung in Kombination mit Pendeln von Ventralkiel bzw. -furche	Referenz: „Mortons's syndrome“ Landman & Waage 1986; Morton 1983 = jüngeres Synonym zur forma <i>undatispirata</i> Keupp & Ilg 1992: cf. Kröger 2000
<i>undatispirata</i>	Keupp & Ilg 1992	Epizoen und endogen	Temporäres Pendeln der Gehäusewindungen	jüngeres Synonym: f. <i>undaticoncha</i> Hengsbach 1996
<i>verticata</i>	Hölder 1956	Mundrand-Verletzung	Scheitelartige Teilung der Anwachslinien bzw. Rippen infolge der Regeneration einer punktuellen Epithel-Verletzung am Mündungsrand	cf. Keupp 1992: unterschiedliche Erscheinungsformen: f. <i>pexa</i> Hölder 1973, <i>semiverticata</i> Hölder, 1977; <i>abrupta</i> Hölder 1956 (pars), <i>pseudocarinata</i> Fernández-López 1987

BILD-ATLAS (IN ALPHABETISCHER REIHENFOLGE)

Forma aegra *alternospinata* Keupp 1977



Abb. 316: Links: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Reichenschwand östlich Lauf (leg. W. Appel), Ø 8,1 cm, SHK PA-194. Mitte: *Pleuroceras salebrosum* (Hyatt) aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken (leg. J. Schobert), Ø 5,9 cm, SHK PA-15380. Rechts: *Ceratites spinosus* Philippi aus dem Oberen Muschelkalk von Gundelsheim, Unterfranken (leg. J. Suchopar) mit alternierender Stellung von Rippen und Marginalknoten. Ø 7,4 cm, SHK PA-15384.

Forma aegra *aptycha* Keupp 1977 (= *f. conclusa* Rein 1989)



Abb. 317: Links/Mitte: Steinkern von *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken, Ø 3,4 cm, SHK PA-2094 (leg. H. Leuner). Rechts: *Strajevskya* sp., die über fast eine halbe Windung den Steinkern ausglättet und den Windungsquerschnitt geringfügig reduziert hat. Ober-Tithonium vom Polar-Ural, Russland (don. J. Wördemann), Ø 4,5 cm, SHK PA-9593.

**Forma aegra *augata* Kröger 2000**



Abb. 314: *Dactyloceras athleticum* Simpson aus dem Unter-Toarcium von Schlaifhausen/Oberfranken (don. R. Keupp). Das mutmaßlich durch Parasitenbefall ausgelöste Syndrom der Vergrößerung von Skulpturelementen bis hin zu schaufelartigen Ventralrippen ist zunächst progressiv und wird -nach Überwinden des mutmaßlichen Parasiten- rasch rückläufig. Ø 2,7 cm, SHK PA-1475 (aus Keupp 1984, 2000b).



Abb.: 315: *Quenstedtoceras* sp. aus dem Ober-Callovium von Dubki bei Saratov, Russland (don. V. Karchevsky). Links, Ø 3,8 cm, SHK PA-17351. Rechts: Ø 5,2 cm, SHK PA-2370.

**Forma aegra *bovicornuta* Keupp 1977**



Abb. 318: Die forma *bovicornuta* Keupp 1977 ist durch eine anomale Richtungsabweichung der Dornen-Anlage gekennzeichnet. Oben: Original zur forma *bovicornuta* Keupp 1977: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière), dessen Marginalknoten infolge eines traumatisch ausgelösten Kielverlustes (= forma *circumdata* (Martin 1858)) nach vorne weisen. Ober-Pliensbachium von Schnaittach/Mittelfranken (leg. F. Grimmer), Ø 57 mm, SHK PA-28. Unten: *Normannites* sp. (rechte und linke Seite) aus dem Unter-Bajocium von Evrecy, Normandie (don. P. Winkler), dessen Marginalknoten infolge einer skulpturellen Kompensation linksseitig zur Nabelkante verlagert und dabei in ihrer Orientierung nach innen geneigt wurden. Ø 3,4 cm, SHK PA-33336.

**Forma aegra *cacoptycha* Lange 1941**



Abb. 319: Oben: *Pleuroceras* sp. aus dem Ober-Pliensbachium (apyrenum-Subzone) von Buttenheim/Oberfranken (leg. J. Schobert) mit beidseitiger Kalkoptychie, gekoppelt mit einem anomalen Einknicken des medianen Kieles (forma *undaticarinata* Heller 1958). Ø 2 cm, SHK PA-24016.

Links: *Passendorferia* sp. mit Kalkoptychie infolge einer Verletzung im Bereich der Innenwindungen, Mittleres Oxfordium von Pamproux, Frankreich (leg. P. Müller), Ø 4 cm, SHK PA-27746.

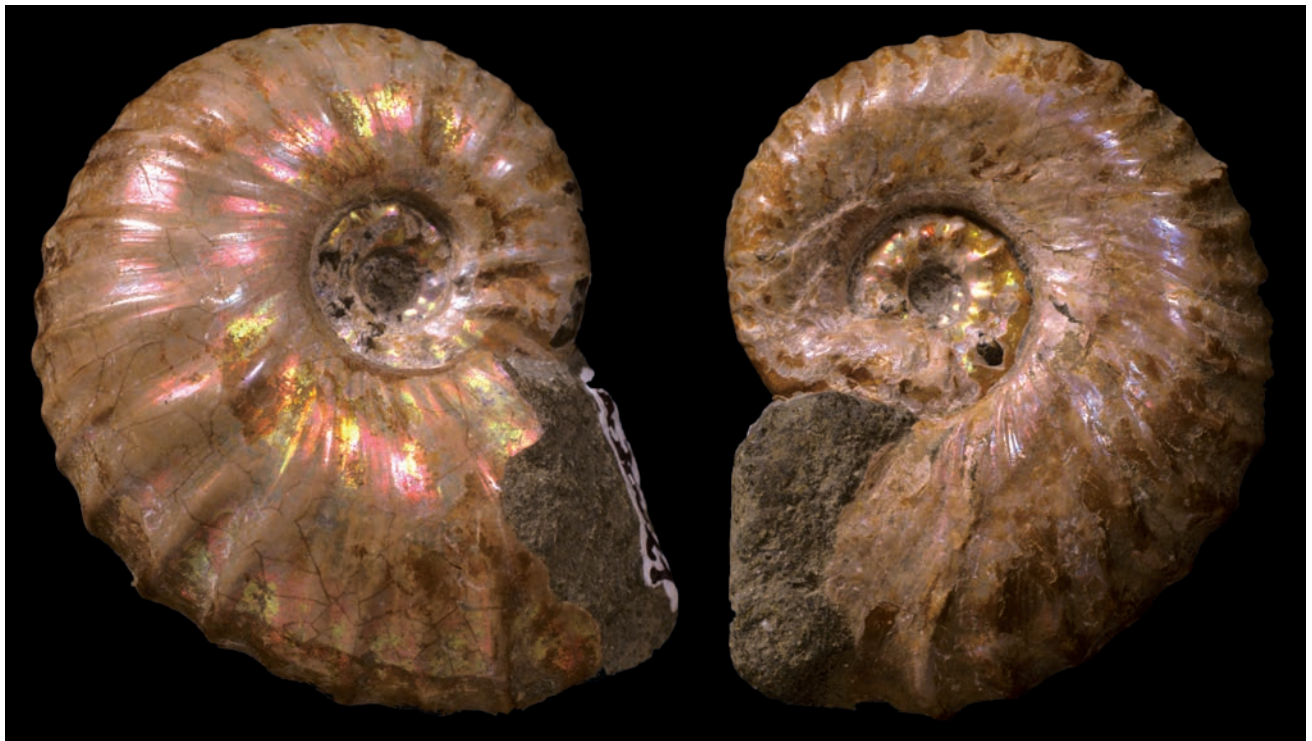


Abb. 320: Juveniles *Cleoniceras* sp. aus dem Unter-Albium des Mahajanga-Beckens, Madagaskar mit linksseitigem Skulpturverlust nach einer Mundrandverletzung (vorletzte Windung). Ø 3,6 cm, SHK PA-26521.

**Forma aegra *calcar* (Zieten 1830) Hölder 1956**



Abb. 321: Oben: *Distichoceras bicostatum* (Stahl) aus dem Callovium von Thanheim/Biesingen, Württemberg (leg. U. Fidler), Ø 4,8 cm, SHK PA-29537. Unten links: *Kosmoceras* sp. aus dem Callovium von Ponjewiec bei Popilany, Litauen, Ø 3,1 cm, SHK PA-2587. Unten rechts: *Jeletzkytes* sp. aus dem Maastrichtium der Fox Hills, S-Dakota (don. J. Suchofar), Ø 7,5 cm, SHK PA-13074.



Abb. 322: Perisphinctide indet. aus dem Mittel-Oxfordium bei Pamproux, Frankreich, mit medianer Parabelknoten-Verschmelzung (leg. P. Müller). Ø 5 cm, SHK PA-26399.

**Forma aegra *chaotica* (Hölder 1970) Keupp 1977**



Abb. 324: Links: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig, Oberfranken (don. W. Schrickel), Ø 3,3 cm, SHK PA-4026. Rechts: *Pleuroceras solare* Phillips, Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken (leg. J. Schobert), Ø 4 cm, PA-29595 (aus Keupp & Schobert 2011).



Abb. 325: Links: *Cleviceras exaratum* (Young & Bird) aus dem Unter-Toarcium von Altdorf bei Nürnberg (leg. D. Freitag), Ø 18 mm, PA-8459 (Objekt zum Fotografieren mit MgO bedampft, aus Keupp 2000c). Rechts: Auch das wiederholte Einsetzen einer unterfangenden Schalenregeneration bei primär kiellosen Taxa nach einer ventralen Mundsäumverletzung entspricht dem Prinzip der forma *chaotica* Keupp 1977: *Divisosphinctes* sp., Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 3,4 cm, SHK PA-25325.

**Forma aegra *cicatricocarinata* Heller 1964**



Abb. 326: Links: Original der forma *cicatricocarinata* Heller 1964: *Pleuroceras solare* (Phillips) aus dem Ober-Pliensbachium von Marloffstein bei Erlangen, Länge 38 mm, SHK PA-67. Mitte: *Pleuroceras salebrosum* (Hyatt), Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken (leg. J. Schobert), Länge: 7,3 cm, PA-20530. Rechts: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig, Oberfranken, Ø 5,4 cm, SHK PA-10602 (don. R. Albersdörfer).

**Forma aegra *circumdata* (Martin 1858) Hölder 1956**

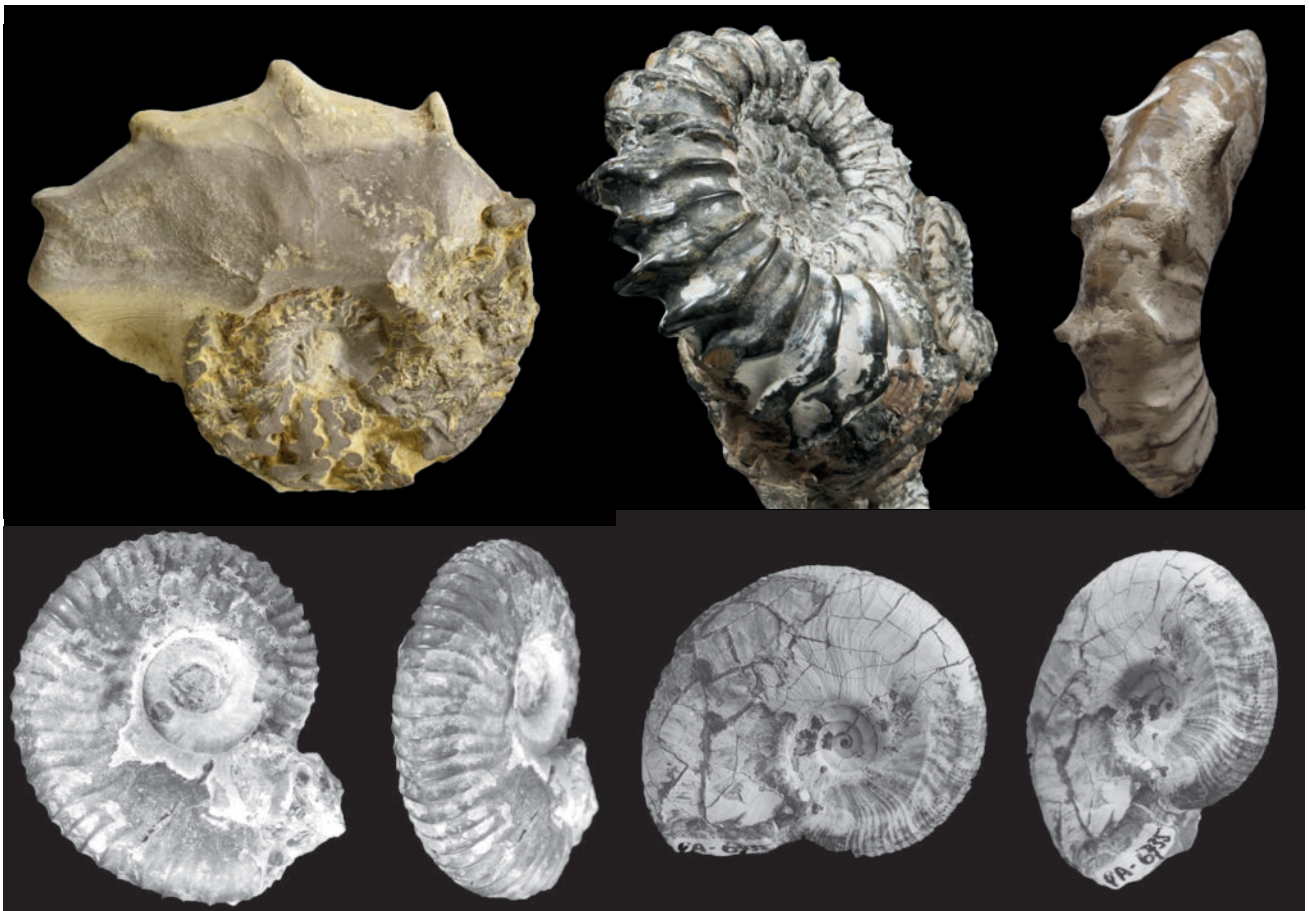


Abb. 327: Oben links: Fastigierter *Ceratites spinosus* Philippi, Oberer Muschelkalk von Gundelsheim in Mainfranken, Ø 12 cm, SHK PA-15468 (leg. H. Bieser). Oben Mitte: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière), Ober-Pliensbachium von Unterstürmig, Oberfranken (leg. R. Walter), Ø 10 cm, SHK PA-8554. Oben rechts: *Pleuroceras salebrosum* (Hyatt) von Buttenheim (leg. J. Schobert), Länge 5,2 cm, SHK PA-25118 (aus Keupp & Schobert 2011). Unten links: „*Harpoceras goslariensis* Denckmann“, Unter-Toarciium von Dörnten (Sammlung Univ. Göttingen), Ø 2,7 cm, Abguss SHK PA-8557. Unten rechts: *Leioceras opalinum* (Reinecke), Aalenium von Heiningen, Württemberg (leg. S. Gräbenstein), Ø 3,8 cm, PA-6735.

**Forma aegra *circumdata* (Martin 1858) Hölder 1956 (Fortsetzung)**



Abb. 328: Überbrückung der Ventralfurche durch die anomalen (asymmetrischen) Ringrippen bei *Parkinsonia parkinsoni* (Sowerby), Ober-Bajocium von Sengenthal, Oberpfalz (leg. W. Backert). Ø 7,2 cm, SHK, PA-15531.

**Forma aegra *complicata* Keupp & Riedel 1995**



Abb. 329: Links: *Nautilus pompilius* L. aus dem Aquarium des Jura-Museums Eichstätt, einer der beiden Typus-Exemplare der forma *complicata* Keupp & Riedel 1995, Ø 11 cm, SHK PN-11. Rechts: Ventrolateralansicht von *Morrisiceras skriptum* (Buckman) aus dem Bathonium von Sengenthal, Oberpfalz. Ø 3,5 cm, Original Bayerische Staatssammlung für Paläontologie, München.

**Forma aegra *concreta* Hengsbach 1996**



Abb. 330: Für Schalenperlen (= Blister) hat Hengsbach (1996) die Bezeichnung *forma concreta* eingeführt. *Dactylioceras* sp. aus dem Unter-Toarciium von Altdorf bei Nürnberg (leg. J. Schüssel). Links: Steinkern mit dem Negativ der Perlen. Rechts: Dünnschliff der dem Abdruck anhaftenden Schale mit umschlossenen, 3 mm großem Fremdkörper in der Schalenperle. Ø des Ammoniten 5,9 cm, SHK PA-643.

**Forma aegra *disseptata* Hölder 1956**

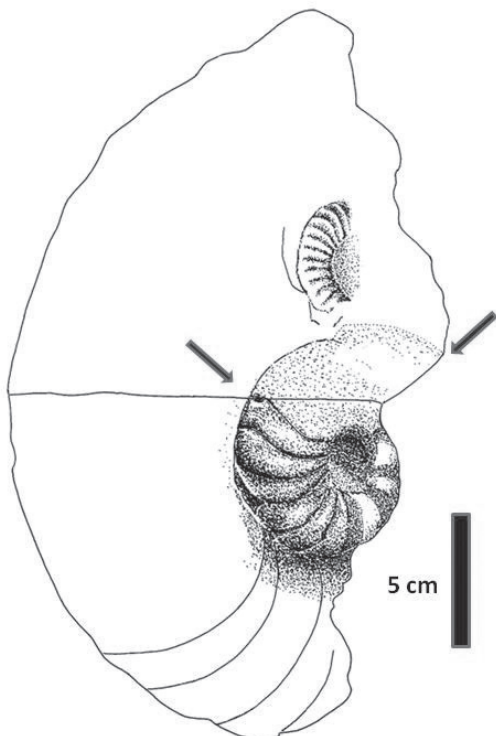


Abb. 331: *Cenoceras striatus* Sowerby aus dem Sinemurium (Arietenkalk) von Ostdorf bei Balingen, Württemberg (leg. P. Kessler), dessen Phragmokon streckenweise (zwischen den beiden Pfeilen) keine Septen erkennen läßt. Die Ursache für den Septenausfall, ob primär oder sekundär durch selektive diagenetische Lösungsprozesse bedingt, ist bei diesem Stück ungeklärt. Erstbeschreibung bei Kessler (1926). Original zur *forma disseptata* Hölder 1956. Sammlung Museum der Universität Tübingen (CE 600/1). Zeichnung nach einer Foto-Vorlage aus Hölder 1956 (Abb.2) von M. Bulang-Lörcher.

Forma aegra *duplicarinata* Keupp 1976

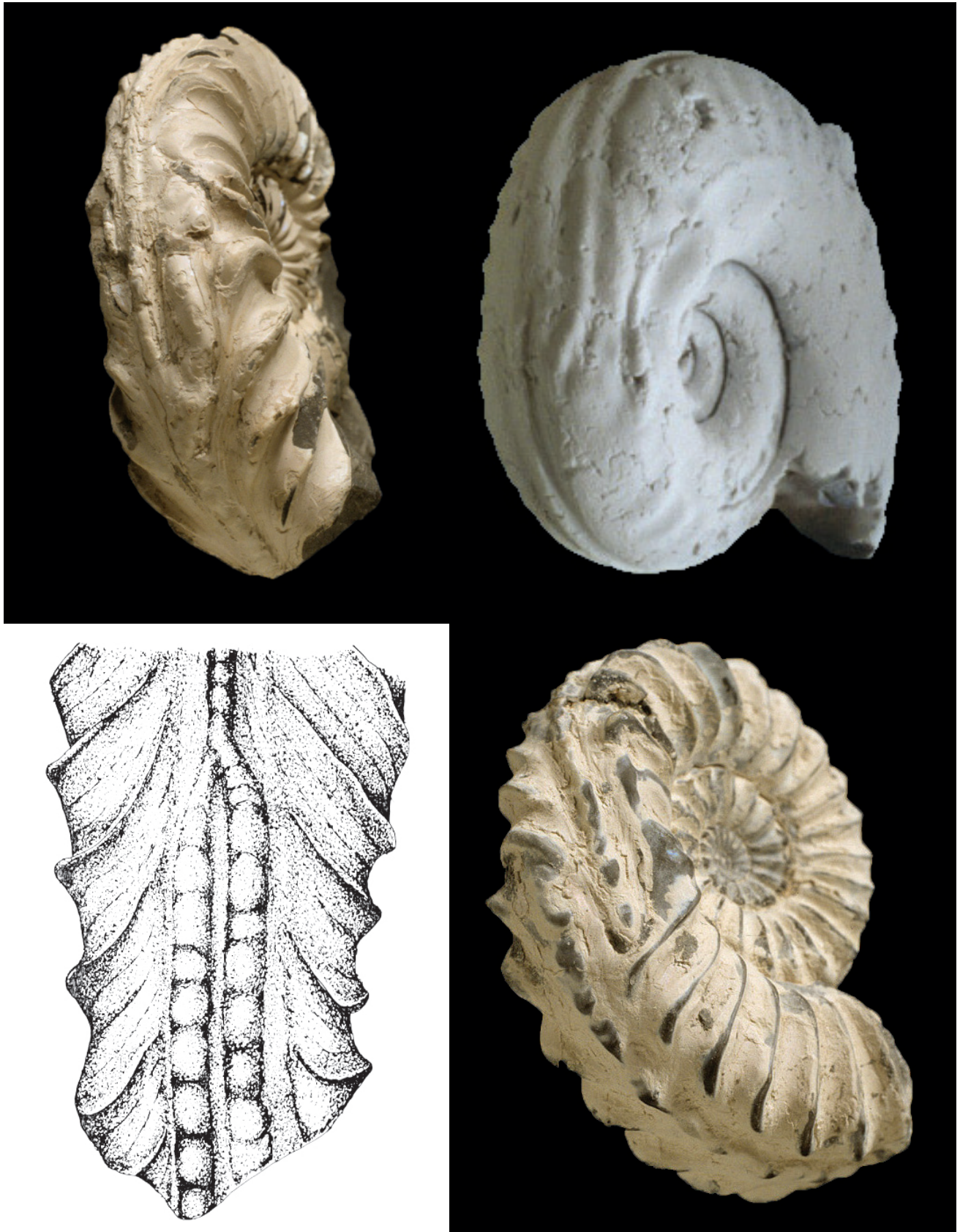


Abb. 332: Oben links: Doppelkieligkeit als Folge einer Mundsaumverletzung bei *Pleuroceras spinatum* (Bruguière), Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken, Ø 4,6 cm, SHK PA-3935 (don. W. Schrickel). Oben rechts *Hildoceras bifrons* (Bruguière) aus dem Unter-Toarcium von Mende/Südfrankreich (mit MgO geweißt), Ø 24 mm, SHK PA-6248 (don. A.E. Richter). Unten links: Original der forma *duplicarinata* Keupp 1976 bei *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Weinhof bei Altdorf (leg. K. Zimmermann), Bildhöhe 2,5 cm, SHK PA-75 (aus Keupp 1976). Unten rechts: die endogen verursachte Doppelkieligkeit durch zurückgezogenen Neueinsatz des vorübergehend seitlich abgelenkten Zopfkiels leitet zur forma *chaotica* Keupp 1977 über. *Pleuroceras spinatum* (Bruguière), Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (don. W. Schrickel), Ø 4,2 cm, SHK PA-4651.

**Forma aegra *excentrica* Hölder 1956**



Abb. 333: Juveniler *Arietites* aus dem Sinemurium von Waldenbuch, Württemberg (don. R. Veit), dessen äußere Windung nach einer kräftigen Verletzung des Mundsaums aus der Medianebene herauswächst und zusätzlich eine linksseitige Kakoptychie aufweist, Ø 2,7 cm, PA-8433.

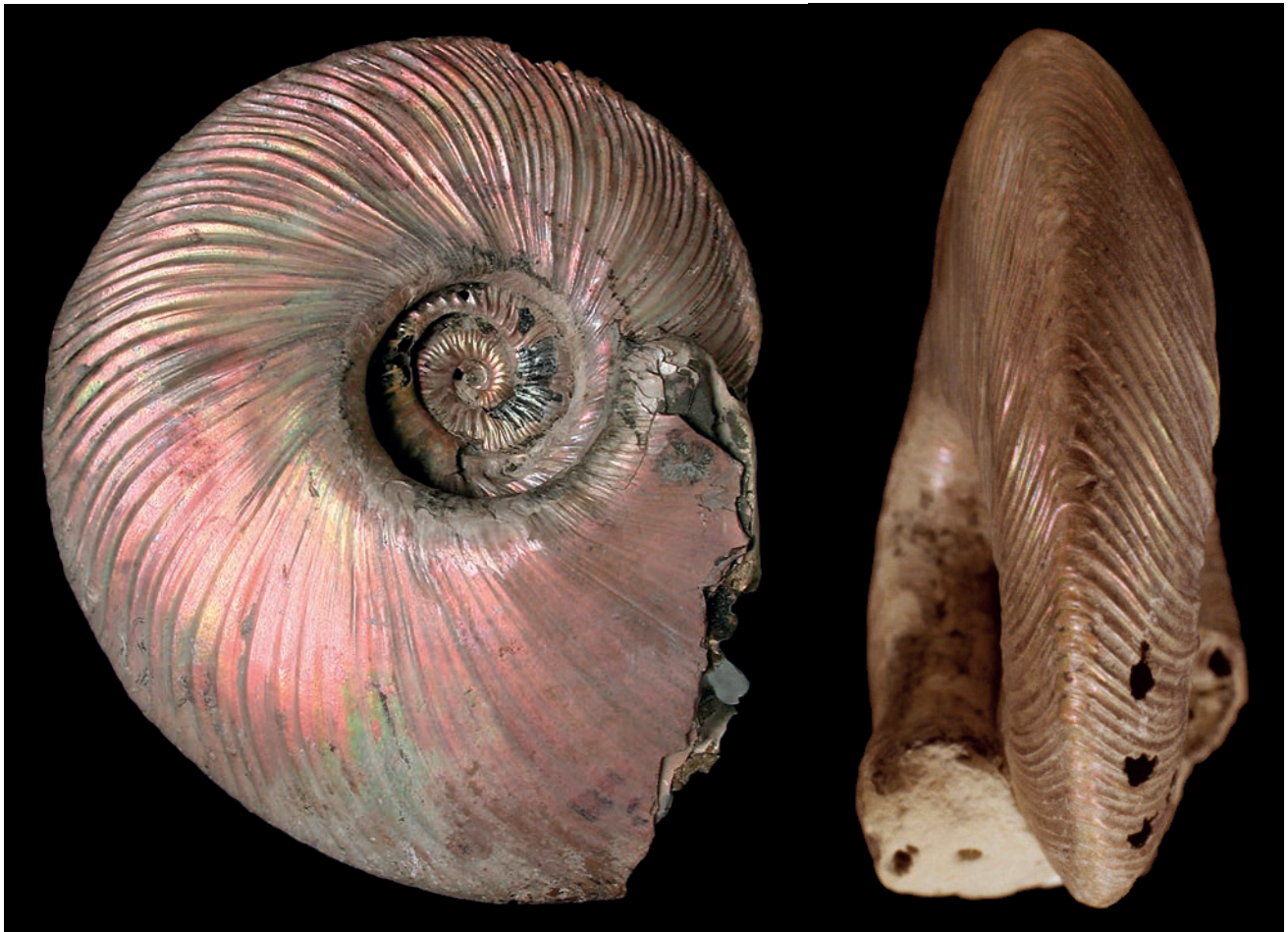


Abb. 334: Durch Störungen im juvenilen Gehäusewachstum (im Bereich der Innenwindungen) setzt eine trochospirale Wachstumstendenz ein und führt zum so genannten „Schüssel-Wachstums“, bei dem eine Flanke abgeflacht, die andere konkav entwickelt wird. Ein spezieller Fall der forma *excentrica* Hölder 1956. *Quenstedtoceras* sp. aus dem Ober-Callovium von Dubki bei Saratov, Russland (don. J. Karchevsky), Ø 6,2 cm, SHK PA-14445. Solche Fälle sind leicht verwechselbar mit post mortem deformierten Gehäusen im Zuge von Kompaktionsvorgängen (vergl. Engel 1894: S.338).

**Forma aegra fenestra Keupp 2006**

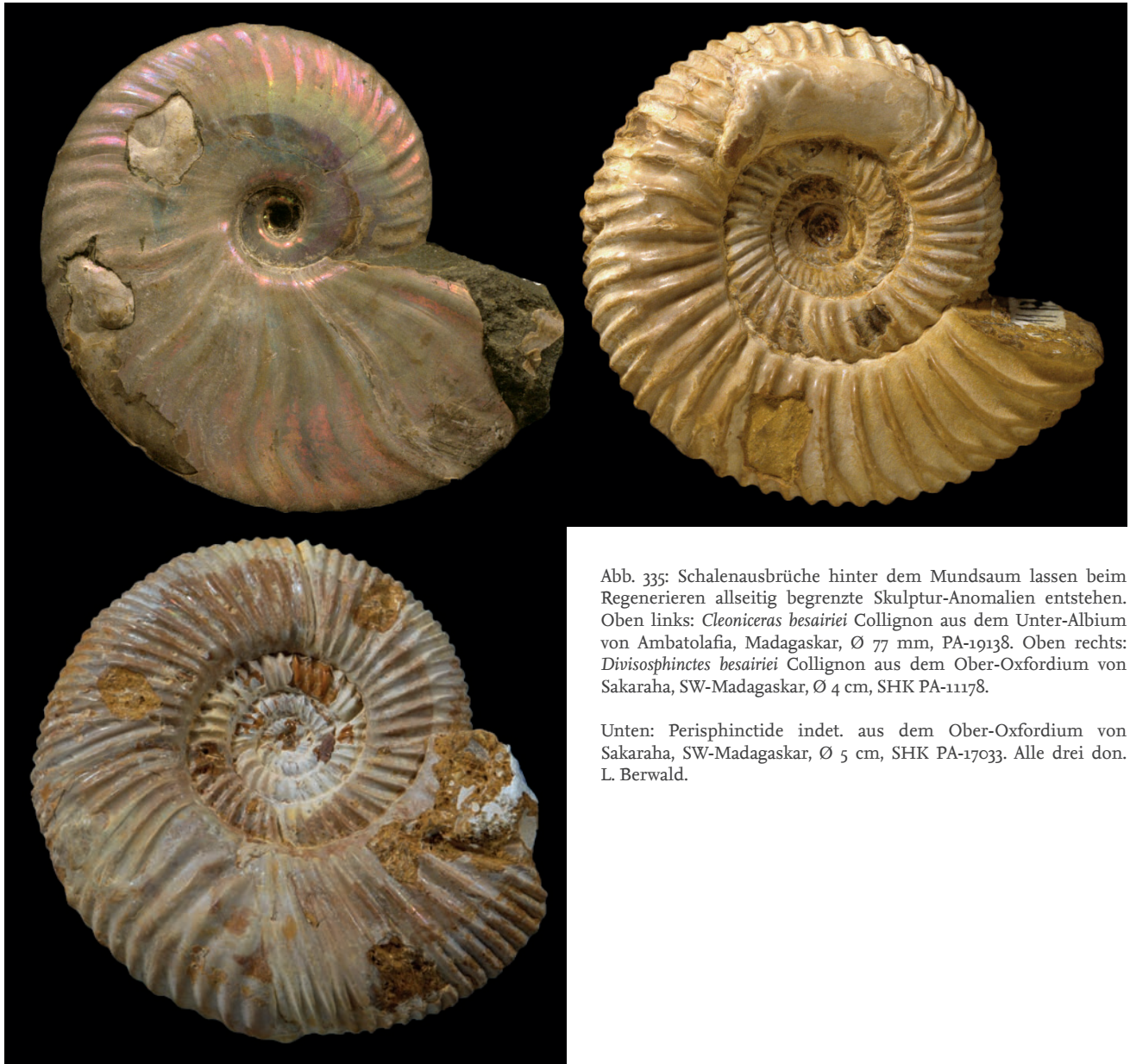


Abb. 335: Schalenausbrüche hinter dem Mundsaum lassen beim Regenerieren allseitig begrenzte Skulptur-Anomalien entstehen. Oben links: *Cleoniceras besairiei* Collignon aus dem Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar, Ø 77 mm, PA-19138. Oben rechts: *Divisosphinctes besairiei* Collignon aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar, Ø 4 cm, SHK PA-11178.

Unten: Perisphinctide indet. aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar, Ø 5 cm, SHK PA-17033. Alle drei don. L. Berwald.

**Forma aegra gigantea Hengsbach 1996**

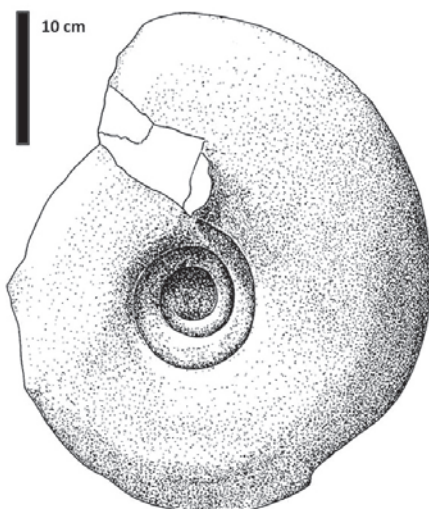


Abb. 336: Das durchweg gekammerte *Metalegoceras crenatum* Nassichuk et al. aus dem Unter-Perm des Northern Yukon Territory, Canada ist mit ca. 40 cm Durchmesser (→ mindestens 60 cm mit rekonstruierter Wohnkammer) der größte bisher bekannte Ammonoidee des Paläozoikums. Inwieweit dieser Gigant einer grundsätzlich großwüchsigen Art pathologisch ist, bleibt spekulativ (Zeichnung nach einer Fotovorlage aus Manger et al. 1999 (Fig.1), M. Bulang-Lörcher).

**Forma aegra heterumbilicata Keupp 2007**

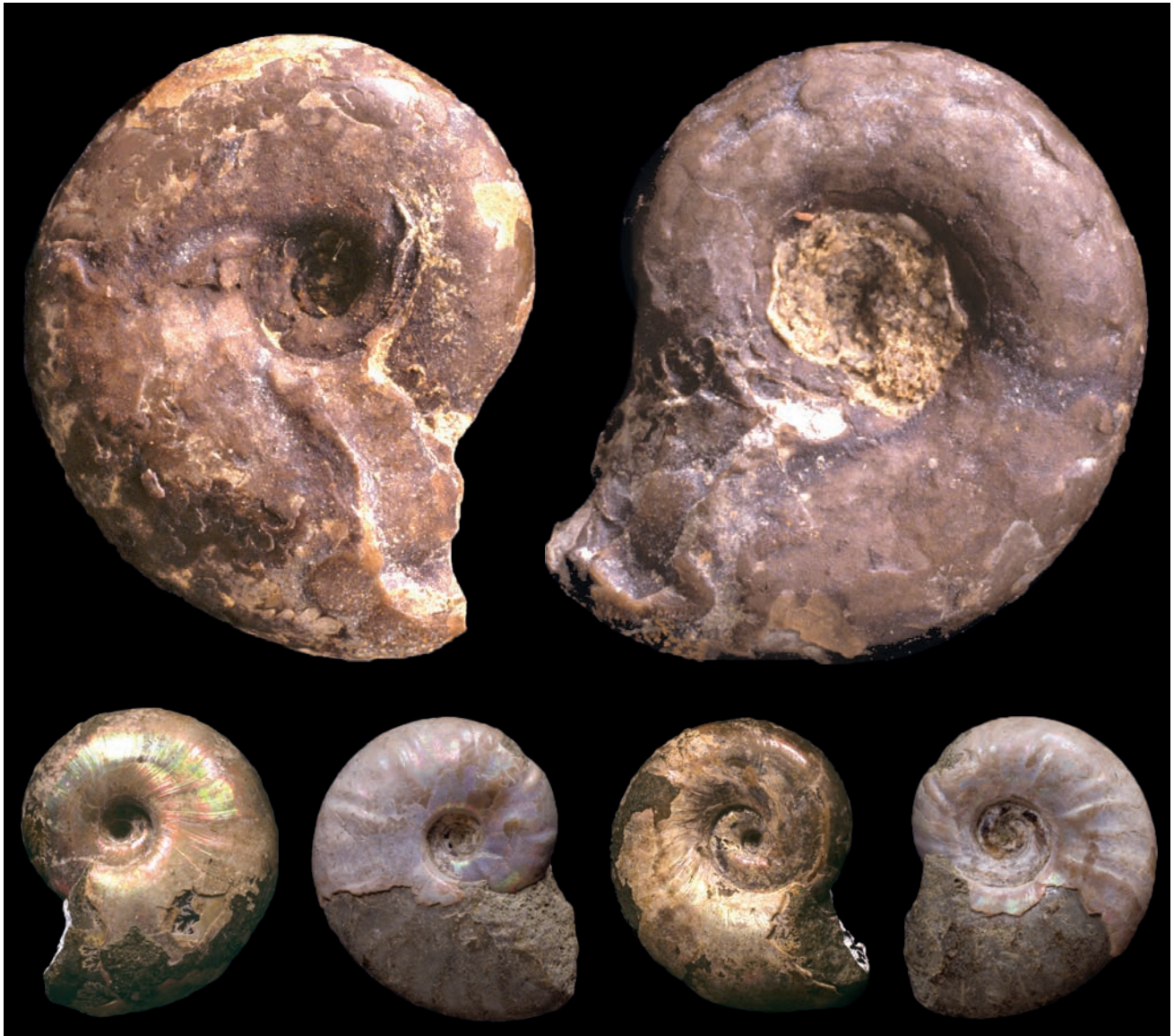


Abb. 337: Durch einseitige Wachstumsstörungen der Nabelkante differiert die relative Nabelweite der rechten und linken Gehäusesseite. Oben: *Sowerbyceras* sp., Oxfordium vom Col de Saubayrand, S-Frankreich (leg. G. Moosleitner), Ø 13 mm, SHK PA-26710 (aus Keupp 2007). Unten links: *Desmoceras latidorsatum* Michelin, Unter-Albium, Ambatolafia, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 32 mm, SHK PA-26414. Unten rechts: Juveniles *Cleonicerias* sp., Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar, Ø 22 mm, SHK PA-25414 (don. L. Berwald).



Abb. 338: Rezenter *Nautilus pompilius* L. von den Philippinen. Eine Schräglage des vorderen Weichkörpers (die Septen sind symmetrisch), die durch die schräge Begrenzung der „Black Layer“ markiert wird, hat linksseitig die Bildung des Nabelpfropfs verhindert (Bild rechts). Dadurch ähnelt das Gehäuse auf dieser Seite einem *Nautilus macromphalus*. Ø 17 cm, SHK PN-24.

**Forma aegra inflata Keupp 1976**



Abb. 339: Blasenartige Verdickungen der Gehäuseröhre. Oben links: Original der forma *inflata* bei *Orthosphinctes polygyratus* (Reinecke) aus dem Unter-Kimmeridgium von Drügendorf/Oberfranken (leg. H. Keupp), Länge des Wohnkammer-Fragments 6 cm, SHK PA-893. Oben rechts: *Reineckeia* sp., Callovium, Pamproux, Frankreich (leg. A. Seubert), Ø 4,5 cm, SHK PA-1256. Unten links: *Parkinsonia parkinsoni* (Sowerby) aus dem Ober-Bajocium von Sengenthal, Oberpfalz, mit der forma *inflata* im Bereich der vorletzten Windung (leg. W. Esberger). Ø 10,3 cm (Bildbreite 6 cm), SHK PA-5264. Unten rechts: *Kranaosphinctes rabei* Collignon, Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar, dessen forma *inflata* im Zusammenhang mit der Regeneration einer großflächigen „Bandschlitz-Verletzung“ auftritt. Ø 2,9 cm, SHK PA-19493 (don. L. Berwald).

**Forma aegra intracarinata Keupp 2000a**



Abb. 340: Drei Beispiele anomaler Muskelansatz-Leisten aus der Original-Beschreibung bei Keupp (2000a). Oben links: Dorso-lateralermuskel (entlang der Nabelkante) bei *Kranaosphinctes* cf. *irregularis* Spath ohne vorausgegangene Gehäuse-Verletzung, Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar, Ø 7,8 cm, SHK PA-13231 (don. L. Berwald). Oben rechts: Ventrolateraler Muskelansatz bei *Dichotomosphinctes germainii* Collignon, ausgelöst durch eine Gehäuseverletzung, Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar, Ø 6,9 cm, SHK PA-13232 (don. L. Berwald). Unten links: Dorsolateraler Muskel-Ansatz im Zusammenhang mit der Bildung einer internen Schalenlamelle (forma *aptycha* Keupp 1977) bei *Dactylioceras* cf. *anguinum* (Reinecke) aus dem Unter-Toarcium von Altdorf östlich Nürnberg (leg. J. Schüssel), Ø 5,2 cm, SHK PA-528.

**Forma aegra *juxtcarinata* Hölder 1956**



Abb. 341: Die seitliche Verlagerung medianer Kiele kann durch exogene und endogene Störfaktoren ausgelöst werden. Oben links: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (leg. F. Siegert) mit endogen verursachter Kielverlagerung, Ø 4,3 cm, SHK PA-2; Rechts: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken mit traumatisch ausgelöster Kielverlagerung (leg. G. Schrüfer), Ø 4,3 cm, SHK PA-1 (aus Keupp 1984). Mitte: *Ochetoceras hispidum* (Oppel) aus dem mittleren Oxfordium von Notre Dam d'Or bei Pamproux, Frankreich (don. R. Schmode), Ø 3,4 cm, SHK PA-19861. Unten links: *Cottosworldia aalensis* (Zieten), Ober-Toarciium von Mistelgau/Oberfranken (leg. V. Schlamp), Ø 27 mm, SHK PA-5665. Unten rechts: *Amoeboceras* sp. aus dem Oxfordium von Scarborough, England (leg. R. Widdowson), Ø 2 cm, SHK PA-786 (vergl. Courville et al. 2011).

**Forma aegra juxtalobata Hölder 1956**



Abb. 342: *Psiloceras planorbis* (Sowerby) aus dem Unter-Hettangium von Bebenhausen, Württemberg mit deutlicher Verlagerung des Siphos und mit ihm des Externlobus aus der Medianen. Ø 5,3 cm, SHK PA-8919. Aus Keupp 2000b, S. 51.



Abb. 343: Für die seitliche Verlagerung einer medianen Furche hat Geczy (1965) in Analogie zur Verlagerung eines Mediankiesels die forma *juxtasulcata* eingeführt. Links: *Kosmoceras* sp. aus dem Callovium von Rijasan, Russland (don. R. Schmode), dessen eingesenkte ventrale Abplattung infolge eines Rippenscheitels auf die äußere linke Flanke verlagert ist. Ø 38 mm, SHK PA-19564. Rechts: *Parkinsonia parkinsoni* (Sowerby) aus dem Ober-Bajocium von Sengenthal/Oberpfalz (leg. Scholz, Schwabach), deren mediane V-förmig nach vorne gerichtete Rippenunterbrechung auf die innere Flankenhälfte gezerrt ist. Ø 3,2 cm, SHK PA-5897 (aus Keupp 2000b).

**Forma aegra *jxtasulcata* Geczy 1965 (Fortsetzung)**



Abb. 344: Seitliche Verlagerung der beiden Marginalknoten-Reihen bei einem Mikroconch von *Jeletzkytes nebrascensis* (Owen) aus der Ober-Kreide (Pierre Shales), South Dakota (don. J. Suchopar), Ø 8,5 cm, SHK PA-1368o.

**Forma aegra *pexa* Hölder 1973a**



Abb. 345: Die geriffelte Narbenlinie ist eine skulpturelle Spätfolge eines Rippenscheitels (forma *verticata* Hölder 1956) nach einer punktuellen Verletzung des Mundsaumepithels. *Cadochamussetia surense* (Nikitin), Unter-Callovium von Isad, Nizhny Novgorod, Russland (don. R. Veit), Ø des Ammoniten 11 cm, PA-13158 (aus Keupp 1992c).

**Forma aegra *polygonia* Hüne & Hüne 2006**



Abb. 346: Links: *Zugokosmoceras jason* (Reinecke) aus den „Goldschneckenentonnen“ des Mittel-Callovium von Oberlangheim/Oberfranken (leg. U. Fröhlich) mit polygonalem Spiralwachstum. Ø 2,7 cm, SHK PA-11107. Rechts: Perisphinctide indet. aus dem mittleren Oxfordium von Pamproux, Frankreich (leg. P. Müller), Ø 37 mm, SHK PA-31907.

**Forma aegra *pseudocarinata* Fernández-López 1987**



Abb. 347: Pseudokiele sind eine spezielle Erscheinungsform des Rippenscheitels (*forma verticata* Hölder 1956). Oben: Lateral- und Ventralansicht von *Choffatia* sp. aus dem Callovium von Pamproux, Frankreich (don. A. E. Richter), Ø 5,8 cm, SHK PA-11803. Unten links: *Cadochamussetia surense* (Nikitin) aus dem Callovium von Isad, Nizhny Novgorod, Russland, Ø 12,5 cm, SHK PA-7029 (don. R. Veit). Unten rechts: *Pleuroceras spinatum* (Bruguère) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (don. A. E. Richter), Ø 4 cm, SHK PA-4903.

**Forma aegra semiverticata Hölder 1977**



Abb. 348: Der Halbscheitel ist ein spezielles Phänomen der forma *verticata* Hölder 1956, das durch seine Position nahe der Nabelkante gekennzeichnet ist. Die forma *semiverticata* Hölder 1977 ist sehr oft mit Phänomenen der „skulpturellen Kompensation“ (Guex 1967) gekoppelt. Lang anhaltende Wachstumsstörungen infolge einer frühen Mundrandverletzung bei: Oben: *Divisosphinctes besairiei* Collignon aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 4,6 cm, SHK PA-13297 und *Kranaosphinctes (Pachyplanulites) mahabobkensis* Collignon aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 22,5 cm, SHK PA-16321 (unten).

**Forma aegra *semiverticata* Hölder 1977 (Fortsetzung)**



Abb. 349: Links: *Leptosphinctes* sp., Ober-Bajocium von St. Honorine, Normandie (don. R. Schmode), mit traumatisch verursachter forma *semiverticata* Hölder 1977, Ø 14 cm, SHK PA-7033. Rechts: *Divisosphinctes besairiei* Collignon aus dem Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar (don. L. Berwald), mit wiederholter Ausbildung eines temporären Halbscheitels infolge endogener Ursachen, Ø 7,5 cm, SHK PA-31475.

**Forma aegra *septaedformata* Rein 1990**



Abb. 350: Der *Ceratites postlaevis* Rothe. aus dem Oberen Muschelkalk von Hopfenberg bei Erfurt, Thüringen, zeigt nach einem primär septenfreien Phragmokon-Abschnitt (zwischen a und b) eine anomale (proclive) Schrägstellung der Septen. Original zu der forma *septaedformata* bei Rein 1990. Ø 8,2 cm, Sammlung Naturkundemuseum Erfurt, Nr. 253-1927 (aus Rein 2000, Abb. 10).

**Forma aegra substructa Hölder 1973**

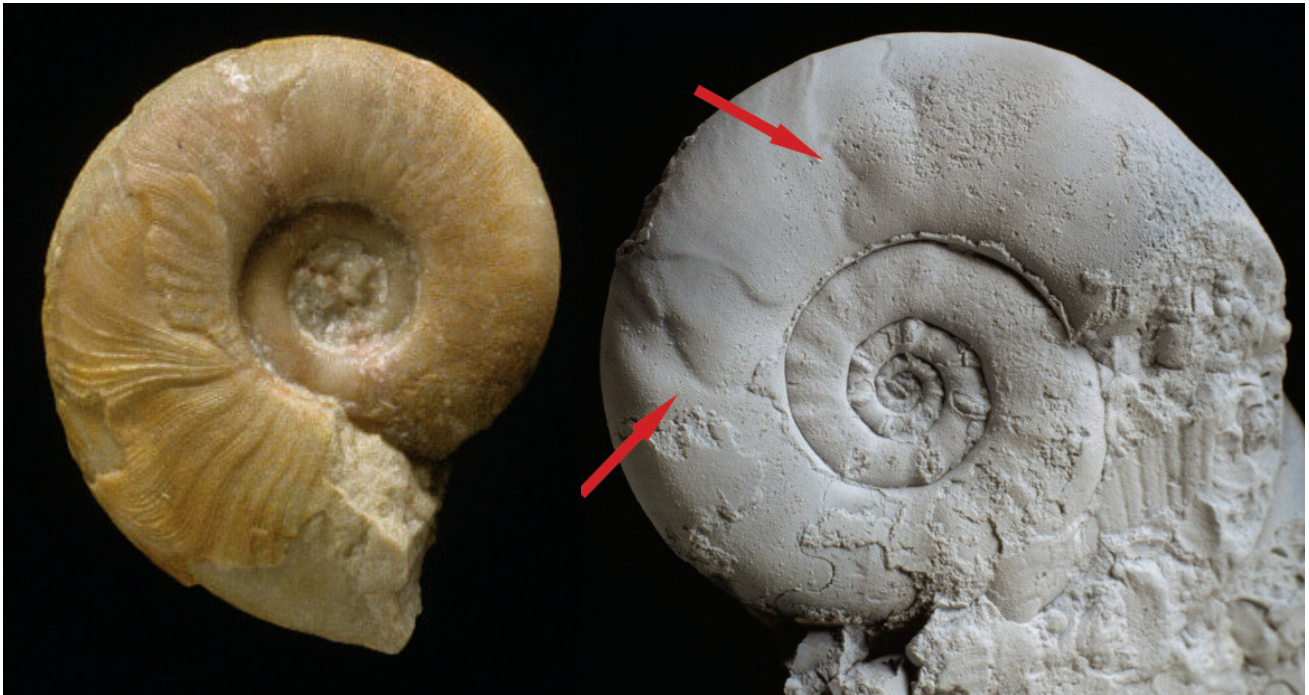


Abb. 351: Die Bruchkante des beschädigten Mundsaums wird durch die regenerative Schale unterfangen. Links: *Clymenia* sp. aus dem Ober-Devon des Süd-Urals (don. F. Baatz), Ø 2,5 cm, SHK PA-9705. Rechts: Doppel-Verletzung (Pfeile) bei *Xenoceltites* sp., Unter-Trias (Smithium) vom Wallenberg Fjellet, Spitzbergen (leg. W. Weitschat), Ø 2,3 cm (mit MgO geweißt), SHK PA-8097.



Abb. 352: Typische Fälle der Regeneration einfacher Mundrandverletzungen bei isolierten Wohnkammern von Pleuroceraten aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Oberfranken (leg. J. Schobert). Durch die Rückwärtsneigung der regenerativen Schale kommt es zu einer scheinbaren V-förmigen Verwachsung der Rippen, ähnlich der „forma syncosta Hengsbach 1976“. Links: *Pleuroceras apyrenum* (Buckman) mit Doppelverletzung, Länge 6,2 cm, SHK PA-14649. Rechts: *Pleuroceras solare* (Phillips), Länge 4,3 cm, SHK PA-20528.

**Forma aegra substructa** Hölder 1973 (Fortsetzung)



Abb. 353: Links: Beidseitige Mundrandverletzung bei *Cleoniceras* sp. aus dem Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 4,8 cm; PA-15547.



Abb. 354: Ein durch die mechanische Deformation der zurückgezogenen Mantelfalte bedingtes Aufwölben der regenerativen Schale vor der Bruchkante nannte Rein (1994) „forma reflecta“: Zwei *Beudanticeras* sp., Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar (don. L. Berwald). Links: Ø 3,2 cm, SHK PA-27473. Rechts: Ø 3,1 cm, SHK PA-32907.

*Forma aegra substructa* Hölder 1973 (Fortsetzung)



Abb. 355: Vereinzelt kann mit der unterfangenden Regeneration von Mündungsverletzungen des Gehäuses (=forma *substructa* Hölder 1973) eine laterale Richtungsabweichung der neu gebildeten Schalenpartie einhergehen. Oben: *Amaltheus gibbosus* (Schlotheim) aus dem Ober-Pliensbachium von Haverlahwiese bei Salzgitter (leg. W. Weitschat, don. H.-J. Lierl), Ø 24 mm, SHK PA-8270. Unten: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig (leg. E. Berndt, Foto: W. Appel, aus Keupp 1985) in Lateral- und Ventralansicht, Ø 3,2 cm, SHK PA-5.

**Forma aegra substructa** Hölder 1973 (Fortsetzung)



Abb. 356: Regenerierte „Bandschnitt“-Verletzungen (Kröger 2000) sind die Reaktion auf subletale Krebsattacken der „forma seccata Hölder 1956“. Ihre Regeneration erfolgt nach dem Prinzip der forma *substructa* Hölder 1973. Oben links: Ober-Callovium von Dubki bei Saratov an der Wolga (don. V. Karchewski), Ø 2,4 cm, SHK PA-26112. Oben rechts: Perisphinctide indet. aus dem mittleren Oxfordium von Pamproux, Frankreich (leg. P. Müller), Ø 4,5 cm, SHK PA-31341. Unten links: Ober-Oxfordium von Sakaraha, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 5cm, SHK PA-32408. Unten rechts: *Clionites acutocostatum* (Klipstein), Mittel-Trias (Ladinium) von Nifukokko, Timor, Ø 9,9 cm, SHK PA-1234.

**Forma aegra *superstructa* Keupp 1998**

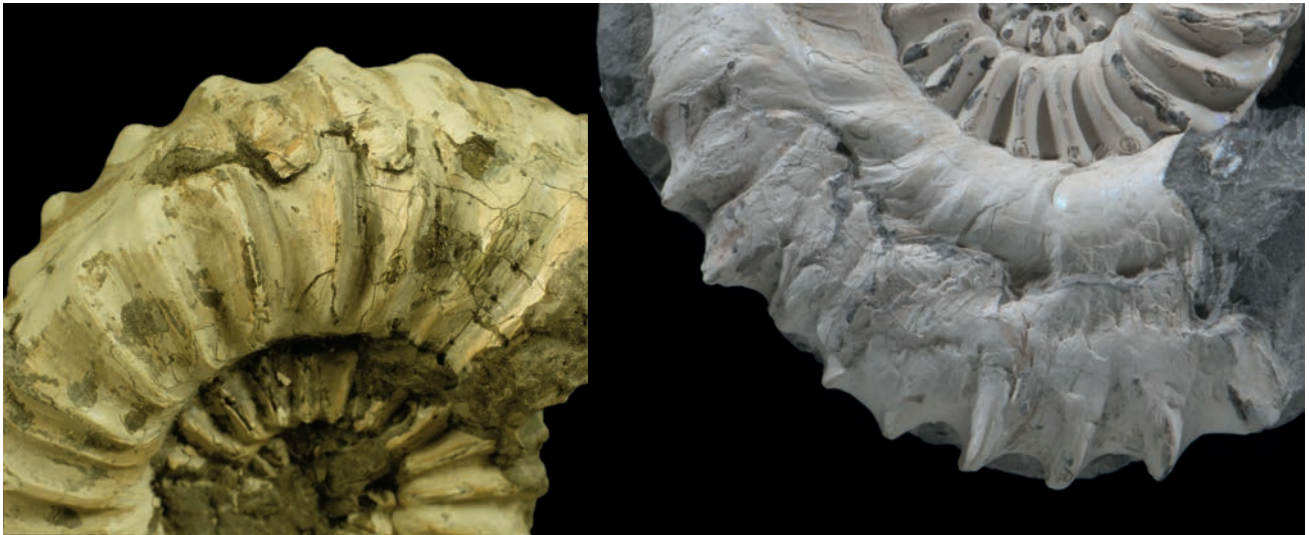


Abb. 357: Durch „Zerreißen“ des Mundrandepithels infolge von größeren Mundsaum-Verletzungen kann durch die Überlagerung der Mantelfetzen ein Überlappen der regenerativen Schale entstehen (= f. *superstructa* Keupp 1998). Links: Eines der beiden Original-Stücke der Forma aus Keupp 1998: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (don. W. Schrickel), Ø 6,4 cm, SHK PA-4022. Rechts: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) vom selben Fundort (don. W. Schrickel), Ø 5,3 cm, SHK PA-4016.

**Forma aegra *umbilicata* Kröger 2000**



Abb. 358: Die mutmaßlich durch Parasiten im Bereich der Nabelkante ausgelösten Halbscheitel sehen der traumatisch verursachten forma *semiverticata* Hölder 1977 ähnlich. Die so genannte „Nabelkanten-Anomalie“ (Keupp 1976) tritt vornehmlich bei Dactylioceraten aus dem Unter-Toarcium von Altdorf bei Nürnberg auf, wo diese Wachstumsstörung bei ca. 5 % der Population erkennbar ist. Links: *Nodicoeloceras* sp. von Altdorf bei Nürnberg (leg. F. Wittler), Ø 4,6 cm, SHK PA-12560 (aus Keupp 2000b). Rechts: *Dactylioceras anguinum* (Reinecke) aus Altdorf (leg. K. Weiß), Ø 5,7 cm, SHK PA-2503.

**Forma aegra *undatispirata* Keupp & Ilg 1992 (= f. *undaticoncha* Hengsbach 1996)**



Abb. 359: Im Gegensatz zur forma *undaticarinata* Heller 1958 pendelt bei der forma *undatispirata* Keupp & Ilg 1992 die gesamte Gehäuseröhre um die Medianebene infolge exo- oder endogener Störungen. Links: *Cavenoceras leionoides* Ruzhencev & Bogoslovskaya, Karbon (Namur) vom S-Ural (don. A.E. Richter), 4,2 cm, SHK PA-9893. Mitte: *Rudolftruempyceraes lenaense* (Dagys & Konstantinov), Unter-Trias (Spathium) vom Lena-Delta, Sibirien (leg. A. Dagys), Ø 2,7 cm, SHK PA-9083. Rechts: *Douvilleiceras mammillatum* (Schlotheim), Unter-Albium der Mahajanga-Region, Madagaskar, Ø 7,5 cm, SHK PA-24080. Unten links: *Peronoceras* sp., Unter-Toarcium von Altdorf bei Nürnberg (leg. R. Veit), Ø 6 cm, SHK PA-7222. Unten Mitte + rechts: Durch eine frühe Mundrandverletzung der rechten Nabelkante ausgelöstes Pendeln der Conothek bei einem Perisphinctide indet., mittleres Oxfordium von Pamproux, Frankreich (leg. P. Müller), Ø 3,6 cm, SHK PA-27704.

**Forma aegra undatispirata Keupp & Ilg 1992 (Fortsetzung)**



Abb. 360: Parnes (1984) hat für Stephanoceraten mit pathologisch pendelnden Windungen die eigenständige Gattung „*Sturania*“, etabliert. *Stephanoceras* sp. forma *undatispirata* Keupp & Ilg 1992 aus dem Unter-Bajocium von Evrecy, Normandie (don. R. Schmode), Ø 6,7 cm, SHK PA-26089 (links) und Ø 12 cm, SHK PA-33235 (rechts).

**Forma aegra undaticarinata Heller 1958**



Abb. 361: Durch eine endogene Störung ausgelöstes Pendeln und partielles Einknicken des Mediankieles. Original zu Heller's forma *undaticarinata* 1958: *Pleuroceras spinatum* (Bruguère), Ober-Pliensbachium von Schnaittach bei Lauf (leg. G. Wagner), Ø 5,5 cm, SHK PA-276.

**Forma aegra *verticata* Hölder 1956**



Abb. 362: Punktförmige Verletzungen des Mundsaum-Epithels lösen mehr oder weniger anhaltende Anwachslinien- bzw. Rippenscheitel aus. Links: *Zugokosmoceras jason* (Reinecke), Callovium von Rijasan, Russland (don. J. Wördemann), Ø 7,5 cm, SHK PA-10554. Rechts: *Strenoceras* sp, Mikroconch mit Apophyse., Bajocium von Goslar (leg. W. Janzen), Ø 2,5 cm, SHK PA-10576.



Abb. 363: Links: Juveniles *Pleuroceras* sp. aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim, Oberfranken (leg. J. Schobert), Ø 9 mm, SHK PA-25556. Rechts: Anwachslinienscheitel bei dem glattschaligen *Desmoceras latidorsatum* Michelin, Unter-Albium von Ambatolafia, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 3,5 cm, SHK PA-26875.

Forma aegra *verticata* Hölder 1956 (Fortsetzung)



Abb. 364: Oben links: Steinkern von *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (leg. F. Heinlein), mit breiter, flacher Scheitelfurche, Ø 3,8cm, SHK PA-2284. Oben Mitte: Tiefe Scheitelfurche bei *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) aus dem Ober-Pliensbachium von Unterstürmig/Oberfranken (leg. F. Heinlein), Ø 5,7 cm, SHK PA-2301. Oben rechts: Tiefe Scheitelfurche bei *Quenstedtoceras* sp., Ober-Callovium von Dubki bei Saratov an der Wolga (don. V. Karchevsky), Ø 3,6 cm, SHK PA-2613. Unten links: *Divisosphinctes besairiei* Collignon mit lang anhaltendem, zarten Rippenscheitel, Ober-Oxfordium von Sakaraha, SW-Madagaskar, Ø 5 cm, SHK PA-12208. Unten rechts: *Douvillerias mammillatum* (Schlotheim), Unter-Albium vom Mahajanga-Becken, Madagaskar (don. L. Berwald), Ø 9,5 cm, SHK PA-17760.

VERMEINTLICHE PATHOLOGIEN

„Forma aegra *mediosulcata* Hengsbach 1986a“



Abb. 365: Pyrit-Steinkern eines *Hecticoceras* (*Lunuloceras*) sp. aus dem Ober-Callovium von Villers-sur-Mer, Normandie (leg. A. Ilg) mit farblich abgesetztem Ansatz des Ventrolateral Muskels und einer tiefen Furche des ventralen Retraktorsystems. Letztere (Bild links) bezeichnete Hengsbach (1986a) als forma *mediosulcata*. Ø 1,5 cm, SHK MAn-1132.

„Forma aegra *syncosta* Hengsbach 1976“



Abb. 366: Links: Bei Amaltheiden (*Amaltheus salebrosus* Hyatt aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim/Ofr. (leg. J. Schobert), Ø 4,8 cm, SHK MAn-3978) gehört das rückwärts gerichtete Verwachsen zweier Marginaldornen, das Hengsbach (1976) als anomale „forma *syncosta*“ benannt hat, grundsätzlich zum normalen Skulpturplan. Rechts: Dennoch können Regenerationen der forma *substructa* Hölder 1973 nach Mundrandverletzungen im entsprechenden Gehäusebereich zufällig zu ähnlichen Erscheinungsformen führen: Rechts: *Amaltheus gibbosus* Schlotheim aus dem Ober-Pliensbachium von Buttenheim (leg. J. Schobert), Ø 2,3 cm, SHK PA-32873.

EINGEFÜHRTE FORMAE AEGRAE, DIE KEINE PATHOLOGISCHEN SYNDROME BESCHREIBEN

„Forma aegra mordata Hengsbach 1996“

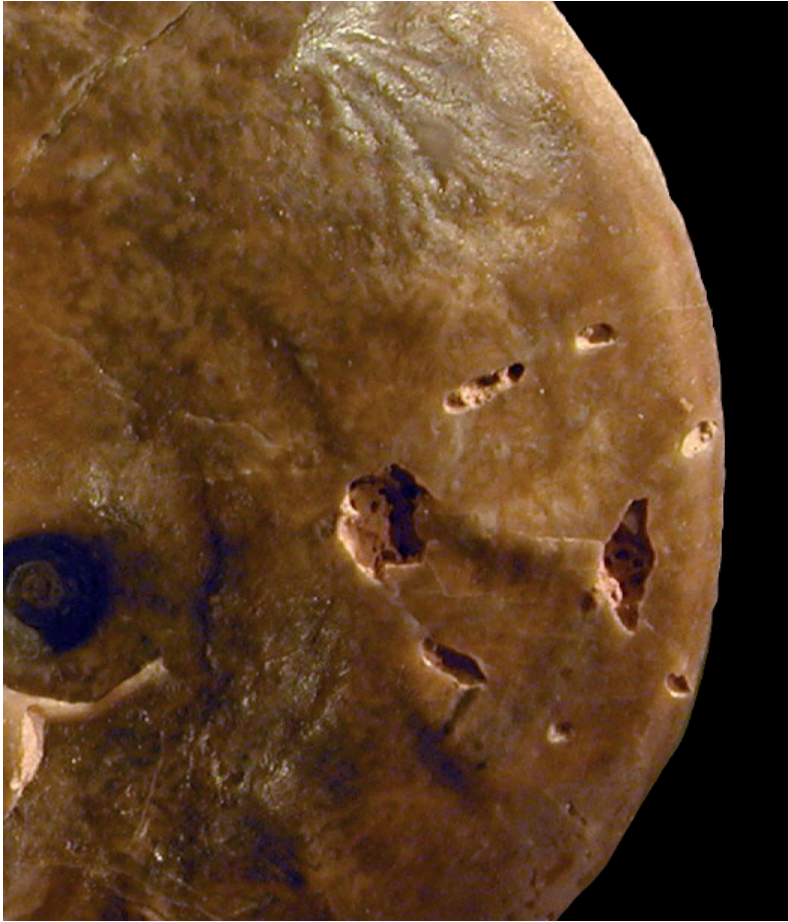


Abb. 367: *Oxycerites* sp. aus dem Ober-Bajocium der ICE-Trasse (Euerwang-Tunnel) bei Kinding, Südliche Frankenalb (Slg. A. & C. Neumann, Nr. 752, Foto R. Walter) mit letaler Bissmarke eines pygnodontiden Fisches. Ø 9,1 cm.

„Forma aegra seccata Hölder 1956“



Abb. 368: Links: *Pleuroceras spinatum* (Bruguière) mit seitlich verlagertem Kiel (= forma *juxtacarinata* Hölder 1956), dessen Wohnkammer von der Mündung her -vermutlich durch Krebse- großflächig aufgeschnitten wurde. Ober-Pliensbachium von Unterstürmig, Oberfranken (leg. H. Leuner), Ø 4 cm, SHK, PA-6564. Rechts: Möglicherweise durch Coleoideen in kleine Scherben zerschnittenes *Lytoceras* sp. aus dem Posidonienschiefer (Unter-Toarcium) von Bad Boll, Württemberg. Bildbreite 6 cm, SHK MAn-4160.,

### III.2 PALÄOPATHOLOGIE DER ENDOCOCHLIA

Die Entwicklung des endocochliaten Bauplans im Jungpaläozoikum, das heißt die Verlagerung des Gehäuses ins Innere des Körpers und der dadurch erreichten Flexibilität und Gewandtheit der Tiere im Wasser, war mit einer Reihe von morphologischen Veränderungen verbunden, die sowohl den Weichkörper betrafen als auch das Gehäuse. Wichtigste Errungenschaften der Weichkörper-Organisation sind wohl:

- Externe Flossen,
- Entwicklung eines akkomodationsfähigen Linsenauges analog zum verblüffend ähnlich konstruierten Auge der Wirbeltiere,
- Anlage eines Tintenbeutels,
- Differenzierte Ausbildung spezifischer Greiforgane (gestielte und sessile Saugnäpfe, Hornringe, Onychiten).

In der Gehäusemorphologie wurde zum Einen eine grundsätzliche Tendenz zur Reduktion des Gehäuses eingeleitet, die in den verschiedenen Coleoideen-Gruppen auf sehr unterschiedliche Weise realisiert wurde. So werden zunächst die Wohnkammern zunehmend reduziert. Bei den Phragmoteuthida und Belemnitida bleibt der dorsale Anteil der Wohnkammer in Form eines nicht mineralisierten, hornschaligen Dorsalschildes (= Proostrakum) erhalten (Fuchs 2006). Die Gladien der Vampyropoden, die bei einzelnen modernen Vertretern der Octopodiformes teilweise ganz reduziert wurden, möglicherweise auch der Teuthiden (Fuchs 2011), können homolog zum Proostrakum aufgefasst werden. Bei den Vampyromorphen und Teuthiden werden schließlich auch die Phragmokone vollständig reduziert. Dagegen bilden die modernen dekabrachiatischen Coleoideen (Sepiiden/Spiruliden) die Wohnkammern vollständig zurück und modifizieren ihre Phragmokone.

Zum Anderen ermöglicht die Integration des gestreckten Phragmokons, wie er von der Stammgruppe der Bactritida übernommen wurde, in den Weichkörper eine Auflagerung sekundärer Kalkschichten (Primordialrostrum, Rostrum, Scheide, Telum), die insbesondere bei den Hematitida, Aulacoceratida und Belemnitida als Tariergewicht zur Erreichung einer horizontalen Schwimmlage besondere Relevanz im Fossilbericht erlangt haben (Spaeth 1975).

Aus paläontologischer Sicht ist bei Coleoideen der Nachweis fossil erhaltener pathologischer Phänome, insbesondere von Verletzungsfolgen, deutlich seltener als bei den Vertretern mit einem Außengehäuse. Ursache ist die schützende Lage des Gehäuses im Körperinneren und die dadurch eingeleitete Tendenz zur Reduktion der Hartteile. Eine Ausnahme davon bilden die Argonautiden, deren sekundäres kalkiges Brutgehäuse weiblicher Tiere ähnlich verletzungsanfällig ist wie ein Nautiliden- oder Ammonoideengehäuse. Paläopathologische Phänomene beziehen sich bei den Coleoideen in der Regel auf folgende verkalkte beziehungsweise untergeordnet auch bei außergewöhnlichen Erhaltungsbedingungen (Fossilagerstätten) hornige Hartteil-Elemente:

#### Kalkige Elemente

- Phragmokone bzw. Rostren von Hematitida/Aulacoceratida, Belemnitida, Sepiida und Spirulida
- Brutgehäuse von Argonautida
- Statolithe

#### Hornige Elemente

- Gladien (im Fossilbericht fast ausschließlich von Vampyromorpha)
- Onychiten.

Da die Hartteile der Coleoideen grundsätzlich im Inneren des Körpers liegen, unterscheiden sich vor allem die durch Verletzungen ausgelösten Anomalien in ihrer Ausgangssituation und in ihrem Regenerationsmechanismus grundlegend von denen ektocochliater Vertreter. Daher treten in dieser Gruppe völlig eigenständige anomale Syndrome auf, deren Phänomene teilweise Analogien zu pathologischen Knochenveränderungen der Wirbeltiere zeigen. So gehen bei Frakturen des Gehäuses

die abgelösten Fragmente häufig nicht verloren, sondern werden durch das umgebende Gewebe in mehr oder weniger dislozierter Position festgehalten. Die Reparatur von Bruchstellen kann durch Auflagerung von Kalkmaterial -ähnlich einer Kallusbildung bei Knochen- ermöglicht werden, während sie bei Ektocycliaten durch Unterlagerung neuen Schalenmaterials erfolgt. Auch Beschädigungen des Phragmokons sind bei Coleoideen keineswegs mehr ein sicherer Letalfaktor, sondern begrenzt tolerierbar und reparaturfähig, da durch seine Lage im Körper die Gefahr einer unkontrollierten Flutung nicht gegeben ist. Kollaps oder Brüche der Kammern können mit Hilfe von meist organischem Material, das vom Schalensackepithel ausgeschieden wird, gegebenenfalls notdürftig gekittet und in ihrer Funktion wieder hergestellt werden.

### Anomalien bei Hematitida

Die ältesten, Rostrum-tragenden Coleoideen stellt die Familie der Hematitidae Gustomesov 1976 aus dem Unter-Karbon Nordamerikas. Ihre systematische Stellung ist umstritten. Die meisten Bearbeiter stellen sie zu den Aulacoceratida (Reitner & Engeser 1982, Doyle 1990, Doyle & et al. 1994, Pignatti & Mariotti 1996, Mariotti & Pignatti 1999). Die Struktur ihrer Conothekwand zeigt einen lamellaren Aufbau aus fünf bis sechs Prismen-Lagen (Doguzhaeva et al. 2002), wobei zum Einen unklar bleibt, wie viele davon Bestandteil eines Primordialrostrums sind, zum Anderen, ob das Fehlen von Perlmutter nicht auf Diagenese bzw. eine Beobachtungslücke zurückgehen. Der etwa 1 mm große, kugelige Protoconch hatte nach Doguzhaeva et al. (2008) angeblich -wie die Ausgangsgruppe der Bacritida- ein Caecum. Falls sich die wenigen Beobachtungen der Autoren bestätigen sollten, berechtigte dies, die Hematitida als eigenständige Gruppe der frühen Coleoideen aufzufassen. Der plesiomorphe Charakter des Protoconchs, der sich von der „closing membran“ der Aulacoceratida und Belemnitida unterscheidet, und die möglicherweise konvergent zu modernen Coleoideen abgeleitete Conothekwand, deren Perlmutter vollständig -im Gegensatz zu den Aulacoceratida und Belemnitida- reduziert scheint, würde sich nicht in eine Stammlinie der modernen Coleoideen einpassen (Doguzhaeva et al. 2002, 2008). *Hematites* hatte als Relikt der ursprünglichen Wohnkammer eine finale Kammer, die bis zur doppelten Länge einer Kammer des Phragmokons erreichte (Doguzhaeva et al. 2002, 2010). Das Rostrum besteht aus einer dünnen inneren (mutmaßlich ein lamellares Primordialrostrum) und einer dicken äußeren Aragonit-Lage (Doguzhaeva et al. 2002). Die äußere Schicht (das Rostrum s. str.) weist eine charakteristische Struktur aus einzelnen Längsleisten auf, die jeweils durch organische Schichten voneinander getrennt sind, so dass ihre Bildung in einem eng radial gefalteten Mantelsack erfolgt sein musste. Die Längsstreifung der Rostrum-Oberfläche ist Ausdruck dieser Feinstruktur. Eine entsprechende Wandstruktur findet sich -möglicherweise als synplesiomorphes Merkmal- bei Aulacoceraten der Trias wieder und wird dort hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Regeneration von Verletzungen diskutiert.

Beschreibungen von regenerierten Verletzungen bei Hematiten-Rostren sind dem Autor nicht bekannt. Jedoch erscheint das Phänomen der Trunkation, bei dem der Protoconch und die ersten Kammern des juvenilen Phragmokons abgebrochen sind, im Zusammenhang mit Anomalien diskutiert werden zu können. Das Phänomen wird erstmals von Flower & Mackenzie (1959) bei *Hematites barbarae* Flower & Mackenzie 1959 abgebildet. Da auch alle 10 von Doguzhaeva et al. (2002) untersuchten Exemplare derselben Art aus dem Unter-Karbon von Arkansas/USA eine Trunkation aufweisen (Abb. 369 rechts), scheint sie artspezifisch zu sein und nicht im Zusammenhang mit Verletzungsanomalien zu stehen. Der Umgang der Tiere mit der offensichtlichen Sollbruchstelle hat aber einen regenerativen Charakter.

Nach Doguzhaeva et al. (2002) ist die Position der Truncation bei 7-9 bzw. 22-23 mm oberhalb des Rostrum-Apexes und betrifft nur den Phragmokon, nicht das Rostrum. Andererseits bilden Flower & Mackenzie (1959) einzelne Exemplare ab (z.B. Taf. 114, Fig. 5-7), deren Rostrum in diesem Bereich treppenartig abgestuft ist. Sie deuten diese Marken als Ansatzstelle eines -auch in späteren Untersuchungen in seiner Existenz nicht bestätigten- Epirostrums. In Analogie zu Verletzungen bei Aulacoceraten der Ober-Trias, deren Rostren eine entsprechende Struktur aus radialen Längsleisten aufweisen (s.u.), können solche Absätze bei *Hematites* durchaus auch auf Verletzungen zurückgehen, bei denen die abgebrochenen Teile durch seitliches Anfügen der regenerativen Leisten erfolgt (vergl. Abb. 372). Bei den zentralen wurzelartigen Strukturen, welche den fehlenden Phragmokonanteil ersetzen, scheint es sich um unregelmäßig gewachsene Rostralleisten zu handeln, so dass die Regeneration des Gehäuseverlustes durch das Rostrum-Epithel erfolgte.

Während Flower & Mackenzie (1959) eine Resorption der frühen Gehäuseanteile vermuten, sehen Doguzhaeva et al. (2002) aufgrund fehlender Lösungserscheinungen als Ursache eher ein mechanisches Abbrechen vor Anlage des Rostrums. Ein mechanischer Verlust des Gehäuseteils vor Anlage des Rostrums, möglicherweise sogar während eines frühontogenetischen ectocochliaten Stadiums, erscheint aber deshalb nur schwer vorstellbar, weil die Regeneration offensichtlich durch Bildungen des rostralen Mantelsacks erfolgte. Eine alternative Erklärung für den Verlust des initialen Gehäuseabschnitts und das Fehlen entsprechender Fragmente könnte in einer primär fehlenden oder nur geringfügigen Verkalkung der frühontogenetischen Conothek zu finden sein.

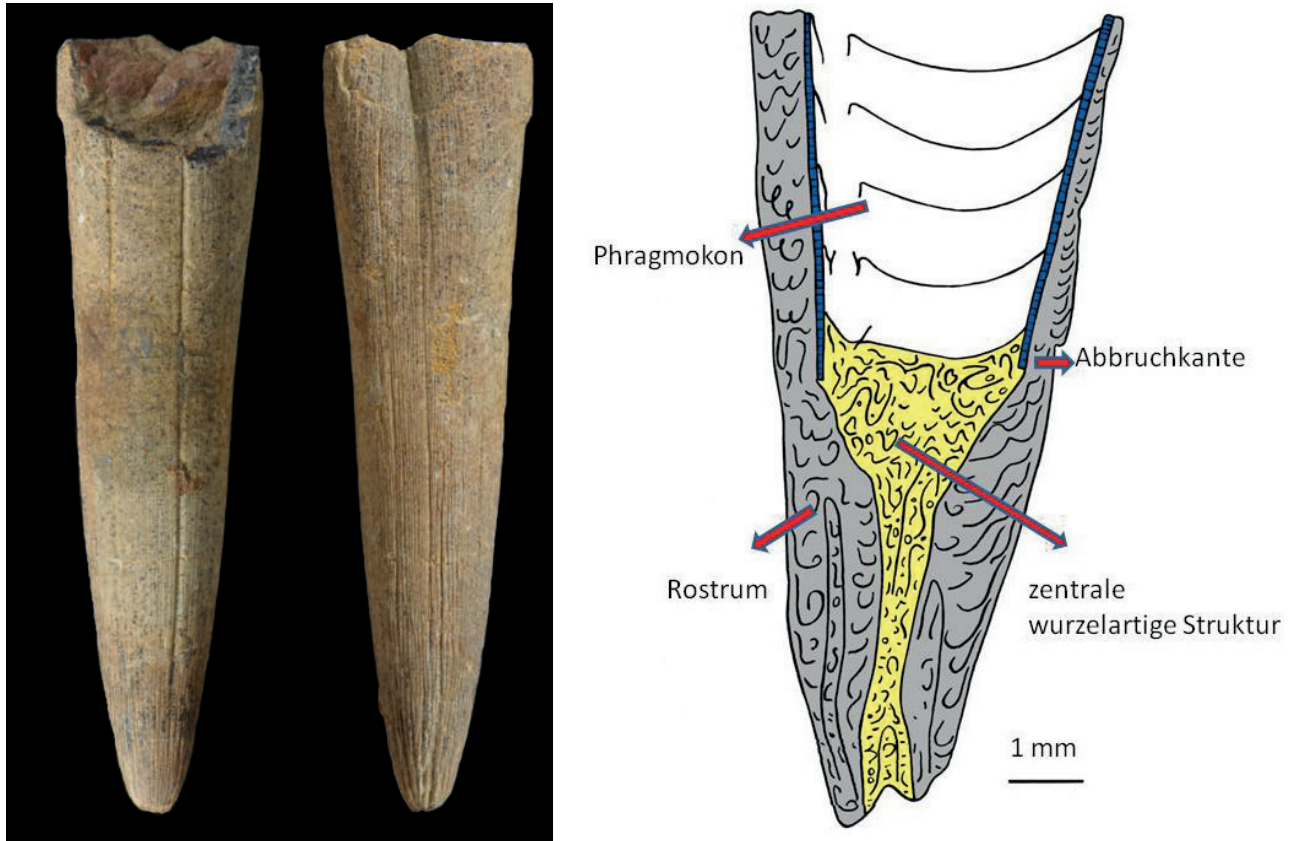


Abb. 369 Links: Rostrum von *Hematites barbarae* Flower & Mackenzie 1959 aus der Fayetteville Formation (Unter-Karbon) vom Begley Creek, nördlich Leslie, Arkansas (leg. R. Mapes), Länge 4,5 cm, SHK. MB-1. Rechts: Sketch der Trunkation der frühontogenetischen Conothek, umgezeichnet von M. Bulang-Lörcher nach Doguzhaeva et al. (2002: Fig. 4).

### Anomalien bei Aulacoceratida

Die Aulacoceraten gelten als Schwestergruppe der Belemnitida und haben ihre maximale Verbreitung in Perm, Trias und Unter-Jura. Gemeinsam mit den Belemnitida hatten sie -wie auch die Rostrum-losen Phragmoteuthida- an ihren 10 Fangarmen Reihen gelenkter Hornhäkchen (= Onychiten). Dem gestreckten, schmalen Gehäuse, bestehend aus Phragmokon und einer vollständigen -wenn auch selten fossil überlieferten- Wohnkammer (Jeletzky 1966) ist ein primär aragonitisches Rostrum (Jeletzky & Zapfe 1967, Cuif & Dauphin 1979, Bandel, 1985) als Tariergewicht (= Telum) aufgelagert. Der kleine, kugelige Protoconch ist wie bei den Belemnoiden von den Folgekammern durch die „closing membran“ abgeschnürt (Bandel 1985, Fuchs et al. 2012a). Die Septen des Phragmokons sind relativ weitständig und unterscheiden sich dadurch von den stets flachen Kammern der Belemnoiden. Das Rostrum besteht primär aus Aragonit, Struktur und Bildungsweise sind innerhalb der Aulacoceratida jedoch grundverschieden, so dass Zweifel an der systematischen Einheit der Aulacoceratida durchaus berechtigt sind. Während die Atractiden durch ein doppellagiges Telum mit mehr oder weniger glatter Oberfläche gekennzeichnet sind, weisen Aulacoceraten und Dictyoconiden -ähnlich wie die Hematitida- äußerlich deutlich längsgerippte Rostren auf. Die Längsrippen, die bei v. Bülow (1915) und Dauphin & Cuif (1980) in ihrer Struktur sehr detailliert beschrieben werden, sind Ausdruck einer Segmentierung der Rostrumwand in einzelne, leistenförmige Körper (= „Schalenfaltung“: v. Bülow 1915), die durch organische Zwischenlagen getrennt waren (Abb. 371 unten). Die Vermehrung der Rippen bei zunehmendem Durchmesser, deren Anzahl art- und altersspezifisch weitgehend konstant ist, erfolgt in der Regel durch „Furchen-Teilungen“, während Rippenteilungen die

Ausnahme darstellen. Die *Aulacoceras*-Rostren wurden somit innerhalb eines intensiv radial gefalteten Mantelsacks angelegt. Das Dickenwachstum der einzelnen Längsleisten erfolgte Leiste für Leiste, nicht wie bei *Atractites* (und den späteren Belemniten) durch flächige, das gesamte Rostrum umfassende Kalkauflagen (vergl. z.B.: Müller-Stoll 1936: Taf. 9, Fig. 4b). Entsprechend der unterschiedlichen Bildungsmechanismen des Telums in einem gefalteten bzw. ungefalteten Mantelsack zwischen den offensichtlich ursprünglichen und eher abgeleiteten Vertretern der Aulacoceratiden unterscheiden sich auch die Regenerationsvorgänge nach Verletzungen bei beiden Bautypen deutlich.

Analog zu den erdgeschichtlich jüngeren Belemnoiden finden sich auch aulacocerate Vertreter, deren Rostrum weitgehend oder vollständig reduziert ist (z.B.: *Mojsisovicsteuthis* Jeletzky 1966; Abb. 370 rechts). Pathologische Exemplare sind jedoch bisher nicht bekannt geworden.

Beschreibungen pathologischer Aulacoceraten sind in der Literatur äußerst spärlich. Mojsisovics (1871) bildet eine regenerierte Telum-Fraktur bei einem *Atractites* sp. aff. *alpinus* mit dem lapidaren Vermerk (S.55) „Die Deformität an der Spitze ist auch nur als Zufälligkeit anzusehen“ ab, ohne näher darauf einzugehen (Abb. 372 links). Auch Mariotti & Pignatti (1993), die ein Foto desselben Individuums abbilden (Taf.2/1-2), gehen nicht auf die Anomalie ein. Leuchs (1932) berichtet von einer „anormalen Belemnitenform“ aus dem alpinen Lias, bei der es sich möglicherweise um einen Atractiden mit unregelmäßigen, anomal wuchernden Kalkauflagen handelt. Aus der Sammlung des Autors sollen hier ein paar weitere Beispiele pathologischer Phänomene vorgestellt werden. Das Gros der vorliegenden Anomalien ist traumatisch verursacht und geht wohl auf Feindattacken zurück. Grundsätzlich gilt, dass durch Bissverletzungen erfolgte Frakturen des Rostrums in ihrer Reparatur Parallelen zu Knochenbrüchen bei Wirbeltieren aufweisen können. Die Fragmente der beschädigten Hartteile verbleiben normalerweise mehr oder weniger disloziert im Körperinneren und werden durch das umgebende Gewebe fixiert.

Die unterschiedliche Bildungsweise der Rostra bei Atractiden und Aulacoceratiden lässt bei der Beschreibung der pathologischen Phänomene eine getrennte Darstellung sinnvoll erscheinen.

Der auf Abb. 372a wiedergegebene *Atractites*, den Mojsisovics (1871) und Mariotti & Pignatti (1993) abbilden, spiegelt den Regenerationsmechanismus der glattwandigen Vertreter wieder: Nach einer Fraktur des Telums wird das im Gewebe fixierte aber deutlich aus seiner ursprünglichen Position verlagerte apikale Fragment des juvenilen Telums wieder „angeschweißt“, indem das gesamte Telum mit posttraumatischen Aragonit-Lagen überzogen wird. Ein Mechanismus, der -ganz analog auch bei Rostren-Frakturen der Belemniten- zu knie- und S-förmigen Deformationen geführt hat (s.u.). Die Abb. 372b zeigt einen *Atractites lanceolatus* v. Bülow 1915 aus dem Ladinium von Timor, dessen Telum in entsprechender Weise durch eine regenerierte Bissverletzung S-förmig deformiert ist.



Abb. 370: Glattwandige Vertreter der Aulacoceratida aus Trias und Lias. Links: *Atractites gracilis* v. Bülow 1915 aus dem Ladinium vom Rindjam bei Baun/SW-Timor (Längen 3 bis 4,5 cm, SHK MB 526a-f). Mitte: Pelagische Cephalopoden-Vergesellschaftung aus den Rotkalken des Sinemurium von Adnet/Salzburg, Österreich, mit *Atractites alpinus* (Gümbel), Phylloceraten und *Lytoceras* (leg. Harald Auer, Bürmoos), Länge des Atractiten: 35 cm, SHK MB-707. Rechts: Vertreter der Aulacoceratida mit reduziertem Rostrum: *Mojsisovicsteuthis ellipticus* (Mojsisovics) aus der Mitteltrias (Ladinium) von Epidavros, Argolis (Griechenland), leg. G. Moosleitner, Länge 9,5 cm, SHK MB-484.

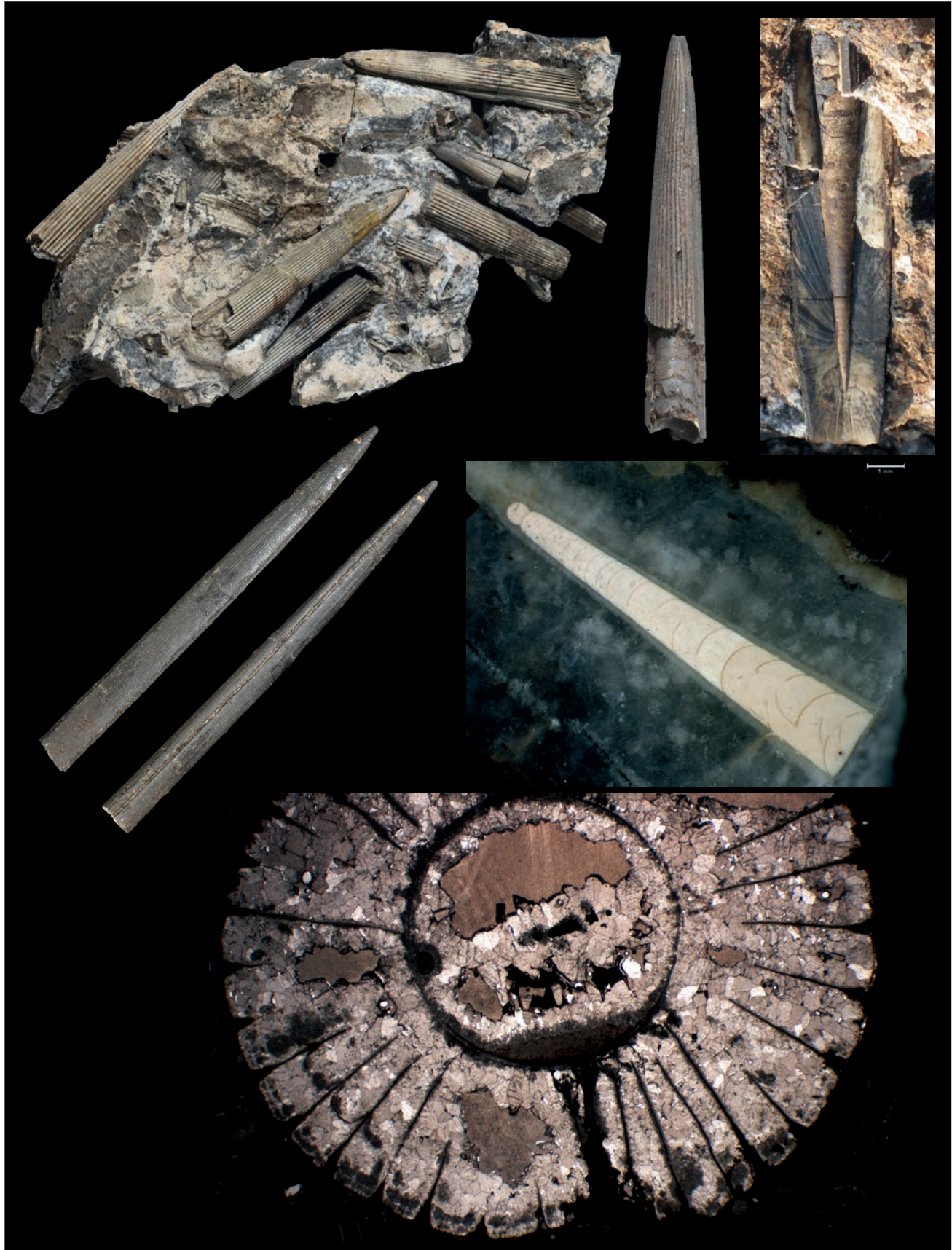


Abb. 371: Längsgerippte Vertreter der Aulacoceratiden aus der Ober-Trias (Norium) vom Bihati-Fluss bei Baun, SW-Timor. Oben links: Handstück mit „Schlachtfeld“ von *Aulacoceras sulcatum timorensis* Wanner 1911 (Breite 28 cm, leg. H. Keupp, SHK MB-636), Mitte links: isoliertes Exemplar mit teilweise freigelegtem Phragmokon (Länge 10,5 cm, leg. H. Keupp, SHK MB-691), Mitte rechts: Das Geländefoto eines entlang der Asymptotenfläche aufgebrochenen Exemplares zeigt deutlich die typische Fiederstruktur. Oben rechts: *Dictyoconites multisulcatus* v. Bülow 1915 (Länge 13,5 cm; leg. H.Keupp, SHK MB-535). Unten links: Längsschliff durch *Aulacoceras sulcatum* v. Hauer 1860 *timorensis* Wanner 1911 mit kugeligem, deutlich abgesetzten Protoconch (Maßstab 1mm). Unten rechts: Der Querschnitt durch das diagenetisch kalzitisierte Telum cavum (Dünnschliff) zeigt die durch radiale Einfaltungen des Mantelsacks gebildeten Segmente des Telums, die der äußeren Rippenskulptur entsprechen, Bildbreite: 3 cm.

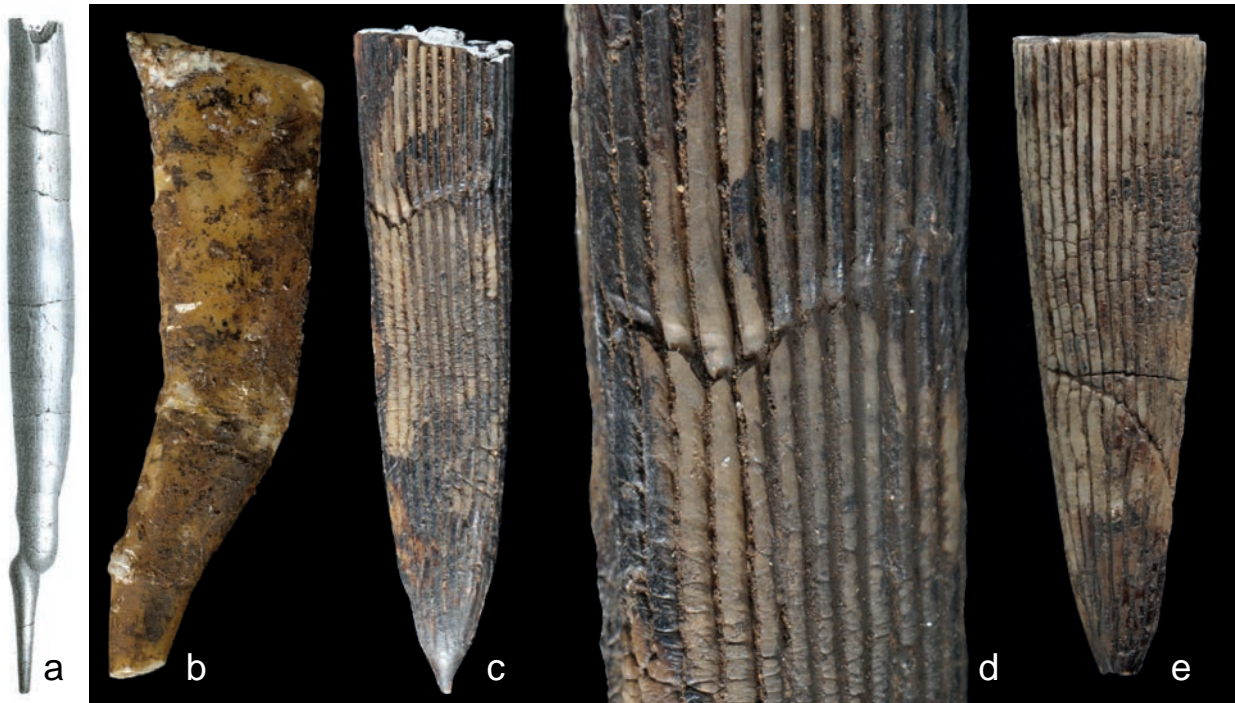


Abb. 372: Verheilte Rostrum-Frakturen bei Aulacoceraten: Von links nach rechts: a) 22,5 cm langer *Atractites* sp. aff. *alpinus* (Gümbel) aus dem Sinemurium von Enzesfeld, aus Mojsisovics 1871 (vergl. auch Foto bei Mariotti & Pignatti 1993: Taf.2, Fig. 1-2); Original Geologische Bundesanstalt Wien. b) *Atractites lanceolatus* v. Bülow aus dem Ladinium von Bekal-Nassi/Timor. Länge 3,3 cm, SHK PB-262. c-e) Zwei Exemplare von *Aulacoceras sulcatum* v. Hauer 1860 mit regenerierter Verletzung der Dorsalseite, bei welcher die gekappten Rippen nach einem stufenartigen Absatz mit einer anfangs nur minimalen Richtungsablenkung neu ansetzen. Bihati, SW-Timor (leg. H. Keupp), c-d: Länge 5,5 cm, SHK PB-420, e: Länge 4,5 cm, SHK PB-445.

Die Reparaturmechanismen nach Verletzungen des Telums von *Aulacoceras sulcatum* Hauer 1860, die der Autor zusammen mit W. Weitschat und R. Veit im Sommer 2007 aus Ober-Trias-Blöcken am Bihati/SW-Timor aufsammeln konnte (vergl. Keupp 2008b), geben interessante Einblicke in den Bildungsmodus des berippten Telum-Typs. Die Häufigkeit anomaler Individuen lag dort bei 1,3 %. So fanden sich unter 236 aufgesammelten und quantitativ erfassten Individuen drei mit verletzungsbedingten Anomalien.

Als Folge von Verletzungen des Telums können drei unterschiedliche Phänomene auftreten:

1. Die Längsleisten werden gekappt und ohne nennenswerte Richtungsänderung durch unmittelbares Ansetzen neuer Leisten regeneriert. Dabei kann die Bruchkante selbst durch einen Absatz markiert sein (Abb. 372 c-e). In diesen einfachen Fällen war der intensiv radial gefaltete Mantelsack offensichtlich nicht nachhaltig in Mitleidenschaft gezogen worden und konnte quasi im Kontinuum die einzelnen Rostralleisten weiterbauen.
2. Bei Beschädigungen des Mantelsacks kommt es im Zuge der Regeneration zu mehr oder weniger chaotischen Verstellungen und Deformationen der betroffenen Rostralleisten (Abb. 373 links).
3. Infolge anhaltender Vernarbungen des Mantelgewebes werden posttraumatisch die einzelnen Längsleisten zugunsten unregelmäßig wuchernder, grob-granularer Oberflächenstrukturen zerlegt (Abb. 373 rechts).

Die Regenerationsmechanismen von *Atractites* und *Aulacoceras* unterscheiden sich infolge unterschiedlicher Bildungsmodi ihrer Rostren grundsätzlich. Da das Dickenwachstum der *Atractites*-Rostren lamellar erfolgt, werden Verletzungen durch flächige Auflagen neuer Rostralschichten ummantelt und so repariert. Die ursprüngliche Verletzung ist daher -wie bei den Belemniten (s.u.)- von außen nicht mehr unmittelbar sichtbar. Dagegen bleiben bei *Aulacoceras* durch das partitionelle Dickenwachstum jeder einzelnen Längsleiste ihres Rostrums die traumatischen Störungen auch nach der Regeneration noch äußerlich sichtbar.

In seiner Ätiologie nicht eindeutig ist der *Atractites alpinus*, den R. Veit in einem erratischen Block aus dem Hettangium am Bihati/SW-Timor fand (Abb. 374). Ein 4 mm großes, annähernd rundes, sich nach innen konisch verjüngendes Loch dringt mindestens 7 mm tief in das Rostrum ein. Die gerundeten Kanten mit glatter Oberfläche zeigen, dass keine postmortale Beschädigung vorliegt, sondern das Tier durch Schalenaufgaben auf die Störung reagiert hatte. Die Ursache der Anomalie bleibt spekulativ, ob hier eine



Abb. 373: Links: *Aulacoceras sulcatum* v. Hauer 1860 var. *elliptica* v. Bülow 1915 aus dem Norium vom Oe Bihati/SW-Timor (leg. H. Keupp) mit regenerierter Verletzung der Dorsalseite. Infolge des Traumas ist der Verlauf der Längsrippen gestört (Ausschnittvergrößerung). Länge 13 cm, SHK PB-418. Rechts: *Aulacoceras sulcatum timorensis* Wanner 1911 derselben Lokalität mit regenerierter lateraler Verletzung nahe der Asymptoten-Furche (Pfeil). Durch die Gewebevernarbung kommt es im apikalen Bereich des Telums zu einer Auflösung der radialen Leisten zugunsten einer unregelmäßig körnigen Oberflächenstruktur (Ausschnittvergrößerung, ganz rechts). Länge 8,8 cm, SHK PB-419.



Abb. 374: *Atractites alpinus* (Gümbel 1861) aus dem Ober-Hettangium vom Oe Bihati bei Baun, SW-Timor (leg. R. Veit) mit teilweise verheilten, möglicher Bissmarke. Länge 20 cm, SHK PB-263.

Bissmarke eines einzelnen, konischen Zahnes (z.B. eines Ichthyosauriden) vorliegt, die nur unvollständig regeneriert wurde, oder durch eine tumorartige Wucherung des Mantelgewebes eine Fehlstelle im Rostrum ausgespart wurde.

### Endogene Störungen (?)

Aus den Beständen der Bayerischen Staatssammlung München beschreibt Branco (1880) Fremdkörper im Rostrum und Phragmokon eines *Dictyoconites reticulatum* (v. Hauer) aus der Ober-Trias von Bad Aussee (Abb. 375, rechts), die erst durch das Aufbrechen des Rostrums sichtbar wurden. Als mögliche Ursache für die Platznahme dieser Fremdkörper lässt er die Entscheidung offen, ob sie von außen nach innen analog einer Bohrmuschel, oder von innen nach außen entsprechend eines Parasiten erfolgt ist. Der größere Körper, dessen Oberfläche eine konzentrische Skulptur aufweist, und das Rostrum und den Phragmokon in gleicher Weise durchdringt, belegen eindeutig, dass hier eine postmortale Besiedlung von Bohrmuscheln vorliegt. Nachweise echter Parasitosen, wie sie bei den jüngeren Belemniten beschrieben wurden (s.u.), sind dem Autor nicht bekannt.

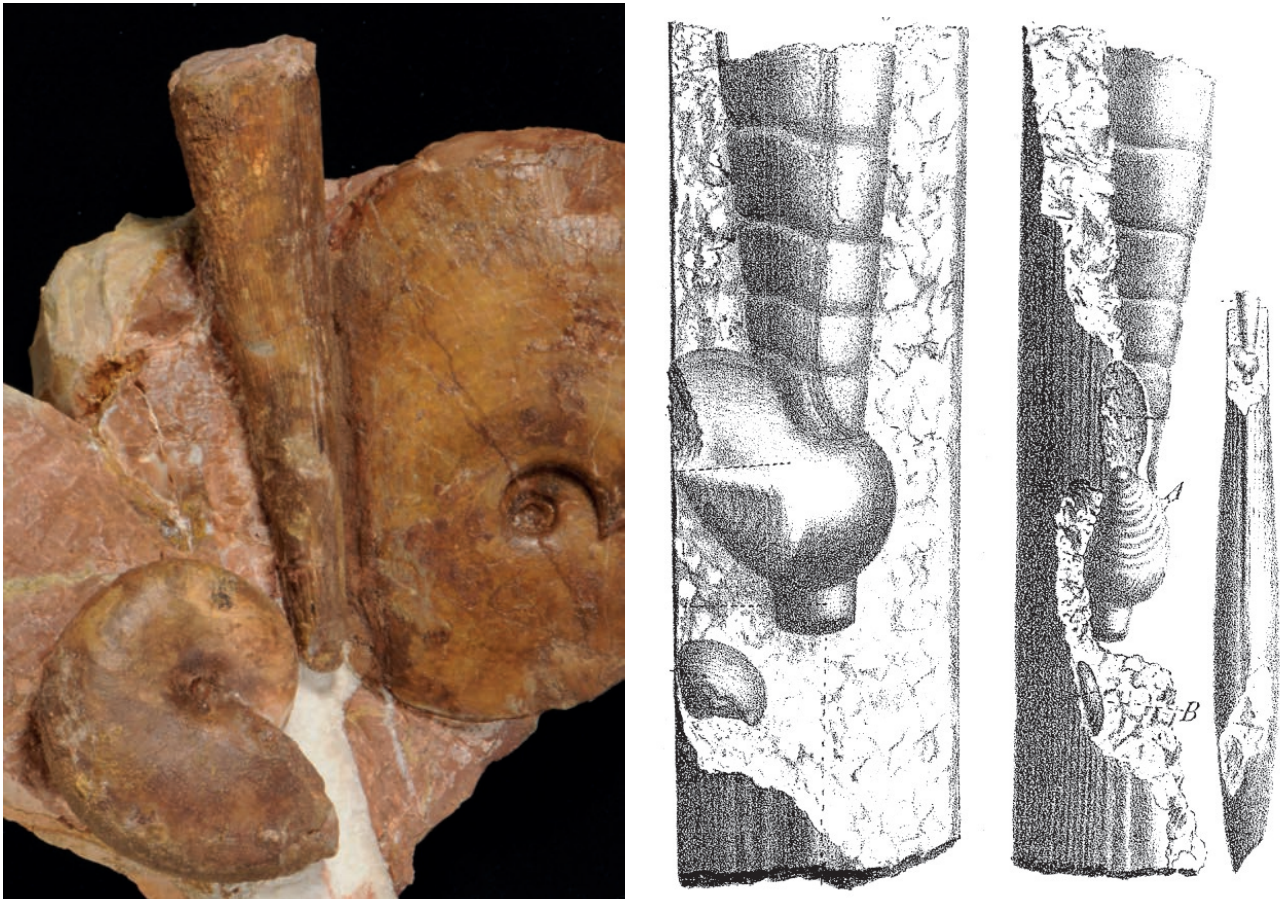


Abb. 375: Links: *Dictyoconites reticulatum* (v. Hauer) aus der Ober-Trias vom Rappoltstein bei Dürnberg/Österreich (don. R. Veit), Länge 7,8 cm, SHK MB-495. Rechts: Aufgebrochener, ca. 7 cm langer *Dictyoconites reticulatum* (v. Hauer) aus der Ober-Trias von Bad Aussee mit postmortalem Bohrmuschel-Befall. Aus Branco (1880: Taf. XX, Fig. 3-4).

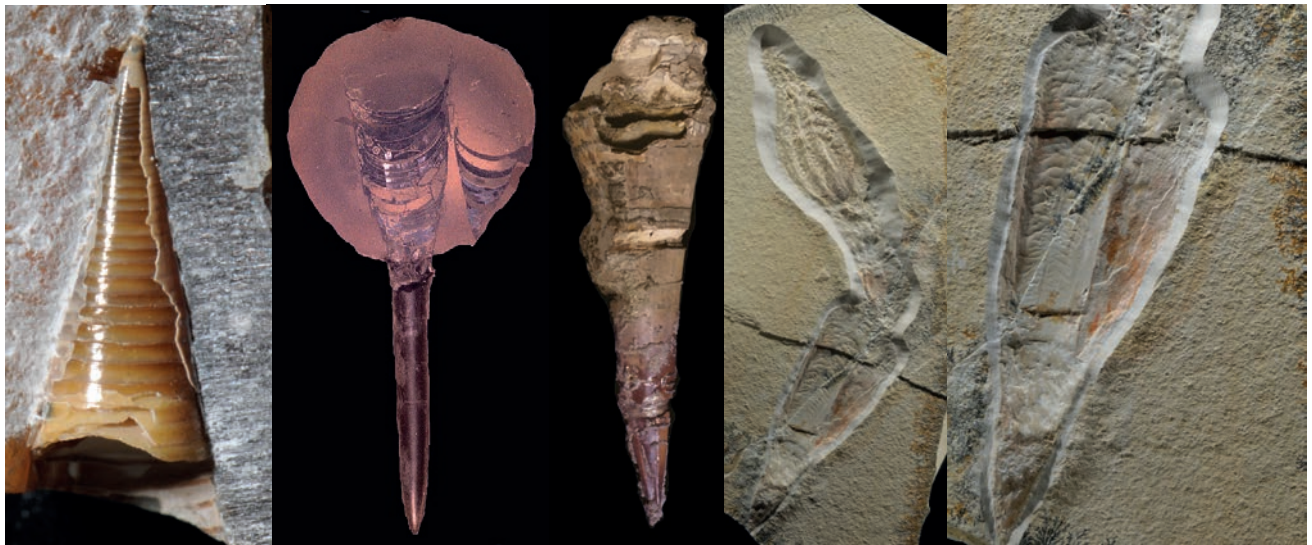
### Anomalien bei Belemnitida

Nach dem mutmaßlich ersten Auftreten der Belemnitida in der Ober-Trias (Zhu & Zhao-Xiang 1984, Ibar et al. 2012) sind sie mit Beginn des Jura weltweit verbreitet. Ihr Innengehäuse besteht aus dem gestreckten Phragmokon, dessen Wand und Septen noch Perlmutter-Anteile enthalten. Die Wohnkammer ist auf das dorsale, unverkalkte Proostrakum reduziert, dessen charakteristische Anwachsflächen verwandtschaftliche Beziehungen zu den modernen achtarmigen Coleoideen (Vampyropoda) zeigen, so dass Fuchs (2006) die Belemniten als Schwestergruppe der Vampyropoda auffasst, die sich aus den Phragmoteuthida der Trias als gemeinsame Wurzel entwickelt haben. Als synplesiomorphes Merkmal hatten die Belemniten noch 10 Fangarme, die mit paarigen Reihen von mm-kleinen Hornhäkchen (= Onychiten) besetzt waren (Abb. 377 links). Zusätzlich konnten aber an der Basis der Onychiten auch funktionale Saugnäpfe nachgewiesen werden (Fuchs et al. 2010).

Bei dem spitz-konischen Phragmokon endet der sehr schmale ventrale Siphon in der ersten Kammer nach dem Protoconch, reicht also nicht - wie bei Ammonoideen und Spiruliden - mit einem Caecum in den Protoconch hinein („closing membran“). Der Protoconch ist kugelig und von den folgenden, meist

sehr flachen Kammern des Phragmokons deutlich abgeschnürt. Ein ausgeprägtes Primordialrostrum wurde bereits im Ei angelegt. Das Gros der Belemnitida hat ein kräftiges Rostrum entwickelt, das überwiegend aus radiallyfaserigen konzentrischen Kalzit-Lagen aufgebaut ist und den Phragmokon umschließt. *Belemnoteuthis* hat das Rostrum bis auf eine dünne aragonitische Lage (Abb. 376 Mitte), die Acanoteuthiden vollständig reduziert (Abb. 376 rechts). Das typische Belemniten-Rostrum kann bei verschiedenen Taxa in ein kalzitisches Orthorostrum, bestehend aus dem massiven Rostrum solidum (Abb. 377 rechts) und dem durch die Alveole gekennzeichneten Rostrum cavum, und ein im Adultstadium aufgesetztes Epirostrum unterteilt werden (Müller-Stoll 1936). Infolge hoher organischer Anteile und einer primären Mineralisierung aus Aragonit (Bandel & Spaeth 1988) ist das Epirostrum in seiner Fossilüberlieferung benachteiligt. So erscheint es oft durch die Aragonitlösung hohl und ist während der Kompaktion kollabiert, oder fehlt ganz. Die Oberfläche des Rostrums kann durch seichte, meist sich verzweigende Rinnensysteme den Verlauf der Blutgefäße, die den Mantel durchzogen, nachzeichnen.

Die Diplobelida unterscheiden sich von den typischen Belemniten durch ihr spezifisches Proostrakum (Fuchs 2006) und die meist breit-konischen kleinen Rostrum-losen Gehäuse (Abb. 378).



376: Links: Phragmokon mit kugeligem Protoconch eines Belemniten (*Cylindroteuthis* sp.) aus dem unter-Callovium von Makariev-Süd an der Unzha/Russland (leg. V. Mitta), Länge 11 mm; SHK MB-716. Mitte links: *Passaloteuthis* sp. Rostrum und Phragmokon (in Geode), Unter-Toarcium von Whitby/England (leg. H. Keupp), Länge 19 cm, SHK MB-73. Mitte rechts: *Belemnoteuthis antiquus* Pearce (= *polonica* Makowski) aus dem Ober-Callovium von Dubki bei Saratov, Russland (don. V. Mitta) als Beispiel eines Vertreters mit extrem dünnem, aragonitischem Rostrum. Länge 10 cm, SHK MB-479. Rechts: *Acanthoteuthis speciosa* (Münster) aus dem Unter-Tithonium (Solnhofener Plattenkalk) von Langenaltheim, Mittelfranken (don. T. Machold) mit Detailvergrößerung des 12 cm langen Proostrakums und rostrumlosen Phragmokons, Bildhöhe 40 cm, SHK MC-130.

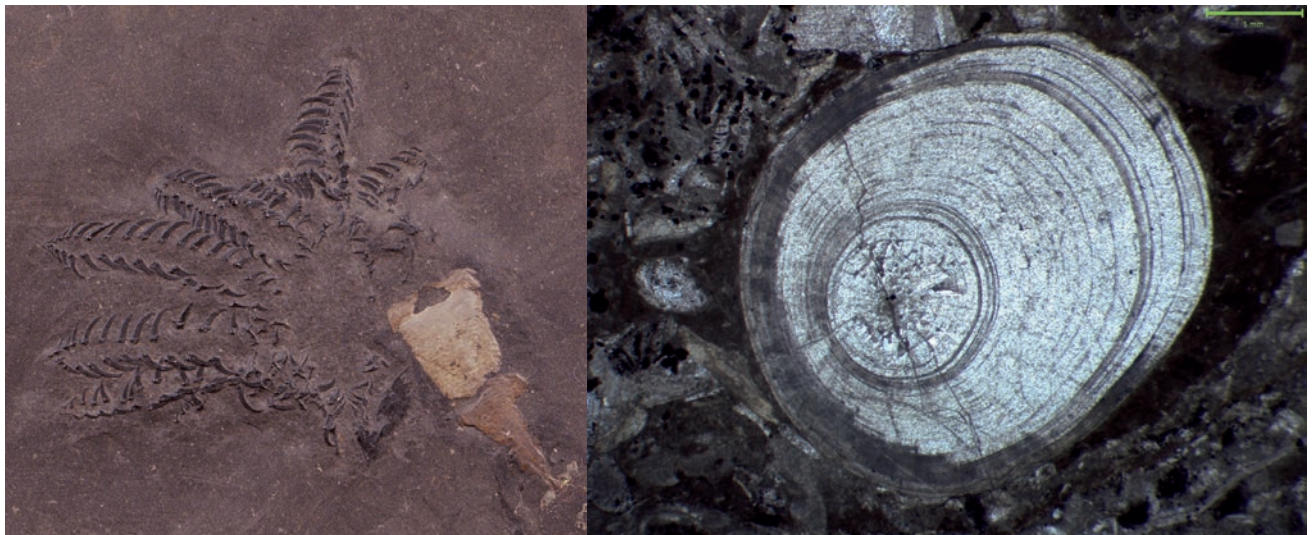


Abb. 377: Links: Armkrone mit den Onychiten eines Belemniten [„*Phragmoteuthis*“ *caudata* (Quenstedt)] aus dem Posidonienschiefer Holzmadens (Unter-Toarcium), Bildbreite 7 cm, SHK MB-513. Rechts: Querschnitt durch ein Rostrum solidum (Dünnschliff) von *Passaloteuthis* aus der „Bollernbank“ (Pliensbachium-Toarcium-Grenzhorizont) von Buttenheim/Ofz., Ø 5 mm.

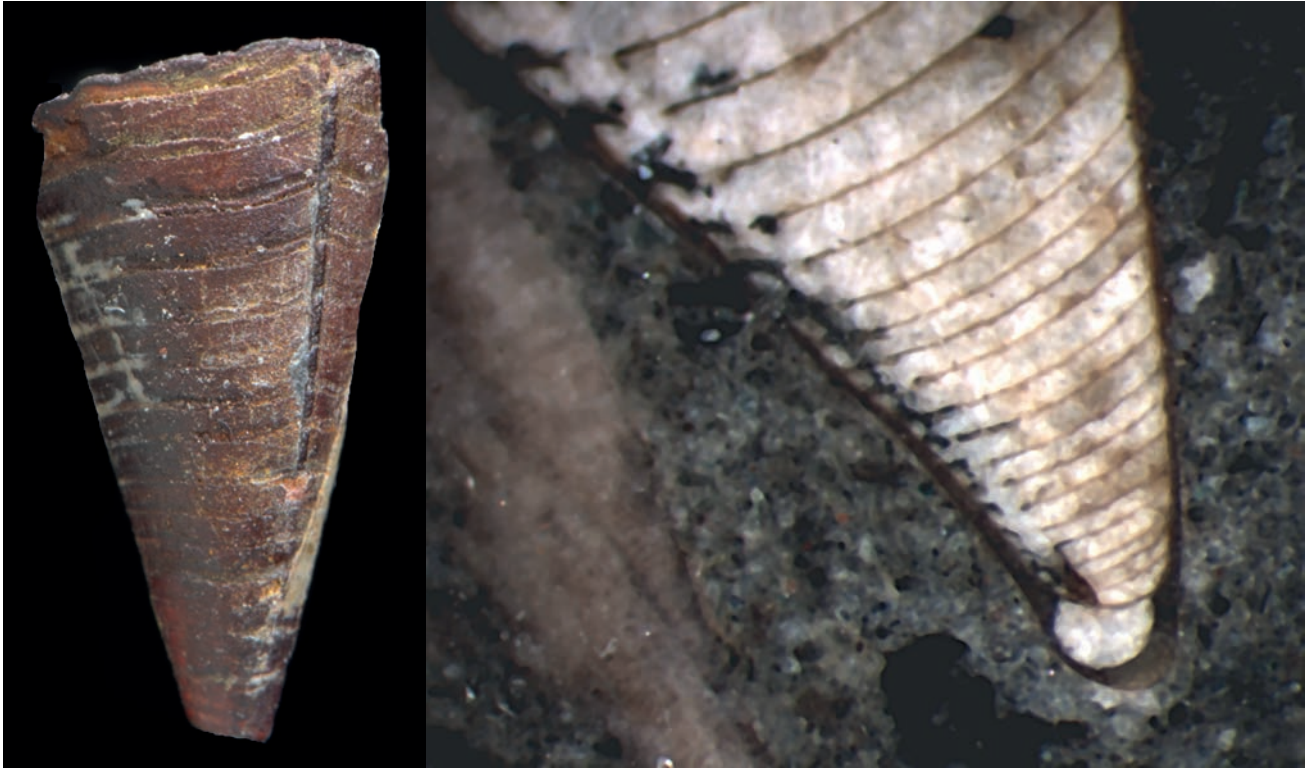


Abb. 378: Links: *Conoteuthis dupiniana* d'Orbigny aus dem Aptium von Roussillon, Süd-Frankreich, Länge 12 mm, SHK MB-38. Rechts: *Conoteuthis hayakawai* Fuchs & Niko 2010 aus der Ober-Kreide (Turonium/Cenomanium) von Mikasa, Hokkaido/Japan, insgesamt 10 mm lang, maximal 6,5 mm breit (aus Fuchs et al. 2012b). SHK MB-710.

### Belemniten als Beutetiere

Dass Belemniten-Tiere, die zwar selbst als mutmaßlich gewandte Jäger lebten, nicht am Ende der Nahrungskette standen, sondern häufig Beute anderer Räuber, überwiegend von Wirbeltieren (Haie, Chimären, Ichthyosaurier u.a. Reptilien: Schwegler 1939, Hölder 1955b, Riegraf 1973, Keller 1977), untergeordnet auch von vampyromorphen Cephalopoden (z.B. *Plesioteuthis*: Keupp et al. 2011) waren, geht aus zahlreichen Funden von typischen Beuteresten einerseits und von entsprechenden Mageninhalten andererseits hervor (Abb. 379, 380). Funde von Beuteresten aus Fossilagerstätten-Vorkommen -wie dem Posidonienschiefer und dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium)- zeigen, dass viele der Räuber das hintere Körperende mit dem Rostrum vor dem Verzehr ihrer Opfer abgebissen hatten (Hölder 1955b, Schweigert 1999, Riegraf 1981, Riegraf & Hauff 1983, Urlichs & Reitner 1983, Diel & Schweigert 2001). Dabei wurde die Alveole meist in viele Fragmente zerlegt (Abb. 379 links) und manchmal das Rostrum solidum mit Biss- und Kratzspuren versehen (Hölder 1973b). Jedoch führt Riegraf (1973) die zum Teil in ihrer Konfiguration sehr charakteristischen Biss- und Kratzspuren auf den Rostren verschiedener Lias-Belemniten in erster Linie auf Organismen zurück, welche die bereits am Meeresboden liegenden Rostren postmortal abgeweidet haben.

Räuber, welche die hinteren Körperabschnitte ihrer erbeuteten Belemniten abgebissen hatten, weisen in den Mageninhalten vor allem Anreicherungen der hornigen Onychiten auf (Abb. 379 rechts; Branca 1908, Böttcher 1938), ähnlich, wie heute in den Mägen verschiedener Prädatoren, besonders von Walen, zahlreiche hornige Kieferelemente von erbeuteten Coleoideen konzentriert werden (vergl. z.B. Xavier & Chérel 2009).

Verzichteten die Räuber -aus welchen Gründen auch immer- auf das Abbeißen der Rostren, konnte es in Einzelfällen auch massive Probleme mit sich bringen, bis zu tödlichen Verstopfungen des Verdauungstraktes, wie etwa der Hai *Hybodus* aus dem Posidonienschiefer Holzmadens belegt, der mehr als 250 Rostren von *Acrocoelites tripartitus* in seinem prall gefüllten Magen angereichert hatte (Brown 1899-1900). Das Exemplar ist im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart ausgestellt (Abb. 380).

Da aber bei weitem nicht alle Räuber-Attacken erfolgreich waren und die Belemniten -oft verletzt- die Angriffe überlebten, finden sich an vielen Rostren mehr oder weniger verheilte Spuren solcher organischer Interaktionen.

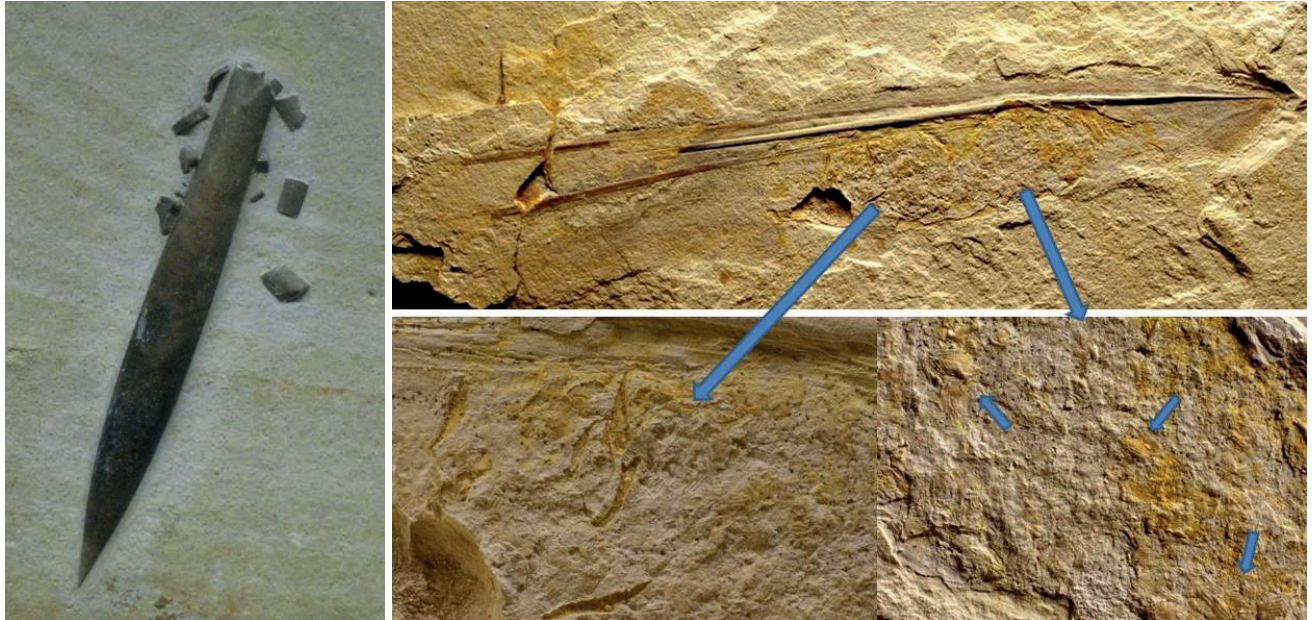


Abb. 379: Links: *Hibolites semisulcatus* (Münster) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium), dessen zerbissene Alveole auf einen erfolgreichen Beutegreifer hinweist, der das schwer verdauliche Hinterende des Tieres abgebissen hat. Schausammlung, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart Nr. 63604 (vergl. Schweigert, 1999). Länge 8 cm. Rechts: *Plesiotheuthis prisca* (Rueppell) aus dem Ober-Kimmeridgium von Painten/Ostbayern (Länge 22 cm) mit Mageninhalt, der neben Aptychen juveniler Ammoniten auch zahlreiche Onychiten erkennen lässt. SHK MC-76 (aus Keupp et al. 2011).



Abb. 380: 1,55 m langer, männlicher *Hybodus* mit mehr als 250 Belemniten-Rostren im völlig verstopften Verdauungstrakt. Schausammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde, Stuttgart.

Hinweise auf und Berichte über anomal entwickelte Belemnitenrostren („Krüppelformen“ Quenstedt 1845-1849) liegen in größerer Zahl vor und reichen bis ins beginnende neunzehnte Jahrhundert zurück (Blainville 1827, D’Orbigny 1842, Duval-Jouve 1841, Quenstedt 1845-1849, 1858, Fraas 1859, Schlüter 1876, Wundt 1883, Daqué 1921, Schwegler 1939, Tasnadi-Kubacska 1962, Finzel 1963, Schmid 1963, Miertzsch 1964, Kabanov 1967, Hölder 1973a, Riegraf 1973, 1981, 1991, Meyer 1986, Bandel & Spaeth 1988, Richter 1993, 2006, Ladwig 1993, Schweigert 1999, Schweigert & Dietel 1999, Kraus 2000, Keupp 2002a, Paulsen 2004, Radwanska & Radwanski 2004, Mietchen et al. 2005, Moosleitner 2006, Hüne & Hüne 2008 u.a.). Die aus dem Auftreten derartiger Verletzungen beispielsweise von Abel (1916) abgeleiteten Vorstellungen zur benthonischen Lebensweise der Belemniten, die mit Hilfe des Rostrums im Weichsediment nach Nahrung gegraben hätten, erscheinen aus heutiger Sicht abenteuerlich. Vielmehr müssen wir davon ausgehen, dass das Rostrum als Tariergewicht den Belemnitentieren eine gewandte nektonische Lebensweise ermöglicht hat. Verletzungen des Rostrums können daher in Analogie zu den modernen Sepien-Schulpen überwiegend auf Räuber-Beute-Beziehungen zurückgeführt werden. Der Anteil anomaler Rostren liegt in den verschiedenen Belemniten-Populationen in der Regel unter einem

Prozent. Aufgrund des vereinzelt Vorkommens gibt es bis heute kaum quantitative Erfassungen. Über den subjektiven Eindruck hinausgehende Differenzierungsmöglichkeiten nach unterschiedlichen Verletzungsanfälligkeiten stehen daher kaum zur Verfügung, weder zwischen charakteristischen Formtypen, noch nach regionalen oder stratigraphischen Aspekten innerhalb eines Taxons. Paulsen (2004) berichtet am Beispiel der „Trümmerkreide“ von Ignaberga (Südschweden), wo *Belemnellocamax*, *Belemnitella* und *Goniototeuthis* verbreitet sind, von ausnahmsweise hohen Verletzungsraten um 3 %.

Die vielfältigen Phänomene echter pathologischer Belemniten-Rostren lassen sich nach ihrer Ursache in drei Kategorien unterteilen:

- Durch Prädatoren ausgelöste Verletzungsfolgen.
- Endogene Ursachen, wohl meistens Parasitosen.
- Bewegungsbedingte Stoßmarken.

Daneben gibt es aber noch verschiedene postmortale Deformationsmöglichkeiten, welche die Rostren im Zuge taphonomischer und epigenetischer Prozesse so verändert haben, dass sie leicht mit Pathologien verwechselt werden können. Insbesondere bei älteren Autoren wird nicht immer klar zwischen echten Pathologien und postmortalen Deformationen getrennt (vergl. z.B. Duval-Jouve 1841). Daher sollen zur Abgrenzung solcher Formen hier in einem kurzen Kapitel auch einige

- Pseudopathologien vorgestellt werden.

Der Wachstumsmodus eines Belemniten-Rostrums, der durch eine annähernd konzentrische Auflagerung von radialfibrösen Kalzit-Schichten gekennzeichnet ist, macht die direkte und unmittelbare Beobachtung von Auslösern der Deformation, die meistens während der Wachstumsphase erfolgten und daher im Inneren des Rostrums verborgen sind, unmöglich. Neben dem klassischen Verfahren des Aufsägens (möglichst mit einer Innenlochsäge, deren Schnittverlust minimal ist) und Polierens hat sich in jüngerer Zeit auch die nicht-invasive, jedoch aufwändige Methode der hochauflösenden Magnetresonanztomographie bewährt (Mietchen et al. 2005), während Bildgebungsverfahren unter Einsatz von Röntgen-Strahlen bisher meistens an zu geringen Materialkontrasten innerhalb des Rostrums scheiterten.

### **Exogene Störungen: Durch Prädatoren ausgelöste Verletzungsfolgen**

Das Spektrum an regenerativen Phänomenen nach Verletzungen des Innenskeletts ist vielfältig. War der Mantelsack, in dem das Rostrum gebildet wird, nur geringfügig in Mitleidenschaft gezogen, erfolgte die Regeneration des beschädigten Rostrums durch Auflage neuer Kalzit-Schichten. Die resultierende Wachstumsanomalie hängt daher maßgeblich in ihrer Ausprägung von der Konfiguration der vorausgegangenen Beschädigung ab, etwa in welcher zufälligen Anordnung Fragmente im Weichkörper disloziert und wieder fixiert wurden. Besonders charakteristisch sind stumpf-keulenförmige Enden nach dem Verlust der hinteren Rostrumpartien, oder knieförmige Deformationen, wenn die Fragmente noch nahe beieinander im Körper verblieben und wieder im Zuge der Regeneration durch „Kalkbandagen“ miteinander verschweißt wurden (Abb. 381, 395, 396). Auch die Einbeziehung des Phragmokons in die Verletzung (Abb. 381 links; Bandel & Kulicki 1988) war für die Belemniten keineswegs tödlich, da durch dessen Lage im Inneren des Körpers eine unkontrollierte Flutung des Gehäuses -wie bei den Ektocochlia- nicht gegeben war.

War aber das Mantelepithel stärker beschädigt, resultieren oft Areale mit unregelmäßig wuchernder, beziehungsweise unvollständiger Mineralisation. Für letztere wird hier die Bezeichnung *forma aegra granulata* n.f. (lat. *granulatus* = körnig) vorgeschlagen (Abb. 382).

Die nur auf begrenzte Areale des Rostrums beschränkten Strukturstörungen unterscheiden sich deutlich von großflächigen, runzeligen Oberflächenstrukturen der Ventral- und Dorsalseite, wie sie Riegraf (1981: Taf. 9) bei verschiedenen Arten von *Passaloteuthis* aus dem Pliensbachium beschreibt. Die Frage, inwieweit das vereinzelte Auftreten solcher Oberflächenrunzeln ein generisches Charakteristikum von *Passaloteuthis* darstellt, das aus fossildiagenetischen Gründen nur selten erhalten ist, oder möglicherweise pathologische Ursachen hat, lässt der Autor jedoch offen. Das Auftreten solcher Runzelstrukturen auch bei Rostren anderer Taxa, z.B. *Pseudohastites* aus dem Mittellias von Yorkshire (Doyle 1990: Text-Fig. 13), *Belemnopsis* aus dem Bathonium von Polen, *Belemnitella* aus der Ober-Kreide von Höver (Abb. 383 rechts), schließt eine



Abb. 381: Durch Frakturen des Innengehäuses ausgelöste Anomalien: Oben: Verkürztes Rostrum von *Dactyloteuthis irregularis* (Schlotheim) mit Trunkation von Phragmokon und Rostrum im An- und Dünnschliff + Detailansicht des gekappten Phragmokons (forma aegra *clavata* n. f.), Länge 51 mm, Toarcium von Altdorf bei Nürnberg (leg. H. Keupp), SHK PB-7 (aus Keupp 2002a). Unten links ) *Belemnopsis* sp. aus dem Callovium von Sengenthal/Oberpfalz (leg. E. Schierenberg) mit stumpf verheilter Fraktur des Rostrums (forma aegra *clavata* n. f.), Länge 4 cm, SHK PB-19. Unten Mitte: Median aufgespaltener, verkürzter *Hibolites* sp. mit Kappung des juvenilen Rostrums (Pfeil). Hauterivium von Stöcken, Niedersachsen (leg. J. Mutterlose), Länge 5,7 cm, SHK PB-122 (aus Keupp 2002a). Unten rechts: Winkelige Regeneration (forma aegra *angulata* n. f.) eines mehrfach gebrochenen Rostrums (Medianschnitt + Lateralansicht): *Hibolites* sp., Ober-Bajocium von Sengenthal, Oberpfalz (leg. D. Weise). Der mit einer Innenlochsäge gefertigte Längsschnitt lässt das zerbrochene, juvenile Rostrum im Inneren gut erkennen. Länge 5,1 cm, SHK PB-22.

enge taxonomische Bindung des Merkmals aus. Vielmehr scheint es ein generelles Strukturmerkmal zu sein, das im Mineralisationsvorgang des Rostrums begründet ist und primär unterschiedliche Anteile organischer Substanz widerspiegelt. Bei entsprechend guter Erhaltung durchsetzen diese primären Dichteunterschiede auch farblich unterscheidbar das gesamte Rostrum (Abb. 383 Mitte; Spaeth 1983). Jordan et al. (1975) und Spaeth (1983) interpretieren diese Strukturen bei *Megateuthis* (Mittel-Jura) bzw. *Oxyteuthis* (Unter-Kreide) als Farbmuster. Die von den Autoren diskutierte Funktion als Tarnmuster machte nur Sinn, wenn der das Rostrum bedeckende Mantel sehr dünn und transparent gewesen wäre. Als kausale Interpretation erscheint eine verbesserte Haftung des Gewebes durch die Oberflächen-Rauigkeit der Runzeln jedoch wahrscheinlicher.



Abb. 382: Körnige Strukturen infolge unvollständiger Mineralisation nach Gewebe-Verletzungen (*forma aegra granulata* n.f.). Links: *Longibelus volgensis* (d'Orbigny) aus dem Ober-Tithonium von Vokresensk bei Moskau, Russland (don. F. Baatz), Länge 10,5 cm, SHK PB-80. Mitte: *Cylindroteuthis spicularis* (Phillips), Unter-Oxfordium von Peski bei Moskau, Russland (don. F. Baatz), Länge 16,2 cm, SHK PB-64. Rechts: *Hibolithes semihastatus rotundus* (Quenstedt) aus dem Oxfordium von Ogradzieniece, Polen (don. M. Budziaszek), Länge 3,5 cm, SHK: PB-302.

Vereinzelt lassen die traumatisch gestörten Bereiche des Rostrums im An- oder Dünnschliff gut erkennen, dass durch die ursprüngliche Verletzung des Weichkörpers Teile des Mantelsackgewebes abgerissen waren und sich im Zuge der Regeneration zu kleinen, selbständigen Schalenbildungszentren geschlossen hatten (Abb. 384). Es resultieren daraus kleine rundliche Kalzitkörper, die in der Bildungsweise den Perlen bei Muscheln entsprechen (Götting 1974, 1979). Radwanska & Radwanski (2004) bilden bei einem polnischen *Hibolithes* ähnliche Sphärolithstrukturen ab, die im wuchernden Regenerationsbereich einer beulenartig verheilten Verletzung auftreten. Vielfach macht sich die partiell gestörte Bildung von Schalenschichten auch nur in einer erhöhten primären Einlagerung organischer Materialien bemerkbar, die am Fossil durch eine körnige Struktur erkennbar ist, welche die unvollständige Mineralisation dokumentiert (Abb. 382).



Abb. 383: So genannte Farbmuster bei Belemniten-Rostren resultieren aus Dichteunterschieden in der Mineralisation des Rostrums und können bei guter Erhaltung auf den jüngsten Wachstumslamellen in Form runzeliger Lagen überliefert werden. Von links nach rechts: 1 + 2) *Megateuthis* sp. aus dem Bajocium von Ledde bei Osnabrück mit typischem „Farbmuster“, Länge ca. 20 cm (Foto Chr. Spaeth), die sich im Inneren (polierter Medianschnitt) fortsetzen, Bildbreite 9 cm, SHK MB-722. 3) *Belemnopsis* sp. aus dem Bathonium von Czestochona, Polen (don. M. Budziaszek), mit aufgelagerter runzeliger Schicht, Länge 4 cm, SHK PB-409. 4) Fragment einer juvenilen *Belemnitella* sp. aus dem Campanium von Höver/ Niedersachsen (leg. G. Ernst) mit allseitig auftretenden Oberflächen-Runzeln. Länge 3,5 cm, SHK PB-156.

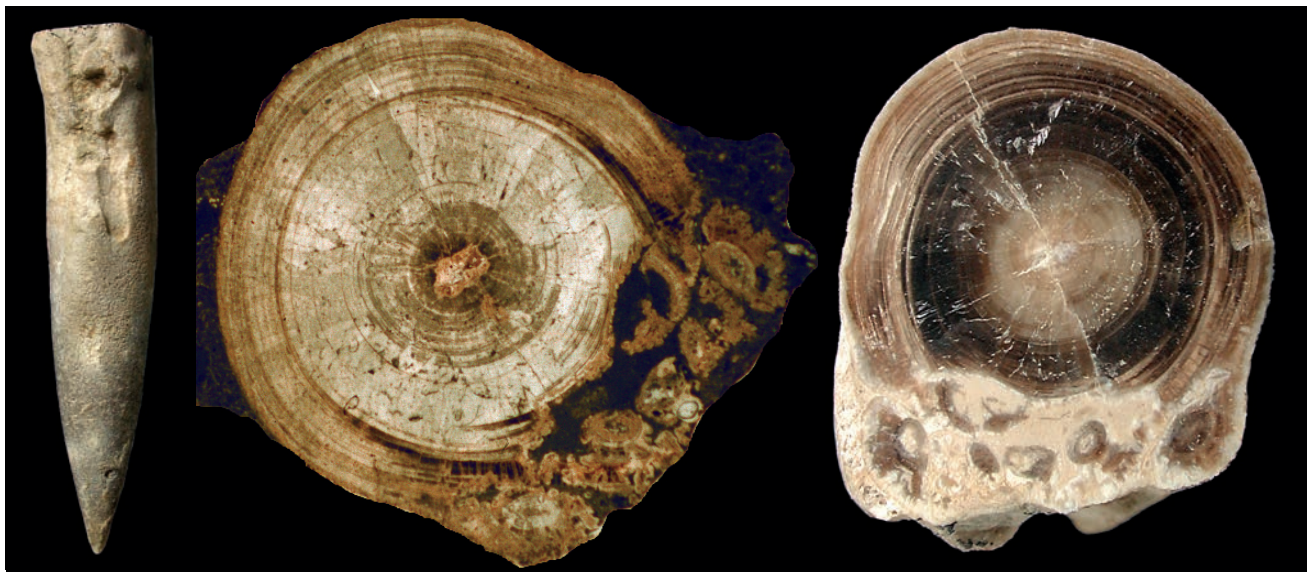


Abb. 384: Unregelmäßig wuchernde Partien des Rostrums infolge der mechanischen Zerstückelung des Mantelsackgewebes. Der Dünn- bzw. Anschliff lässt erkennen, dass -ähnlich der Entstehung von freien Perlen- einzelne Gewebefragmente eigenständige Schalenbildungszentren entwickelt haben. *Hibolithes* sp. aus dem Mittel-Kimmeridium von Gräfenberg (Stbr. Endress), Länge 4,5 cm, SHK PB-2 (leg. H. Keupp).

Nicht durch mechanische Verletzungen ausgelöste Anomalien des Rostrums, die durch Störungen des Mantelsack-Epithels, wie inflammatorische Prozesse, Parasitenbefall und Ähnliches bedingt wurden, sind infolge der Ummantelung mit aufgelagerten Kalzit-Schichten äußerlich meist nur schwer von regenerierten traumatischen Verletzungen unterscheidbar und erfordern detaillierten Einblick in die Internstruktur des Rostrums. Selbst bei Kenntnis der Internstrukturen ist eine Unterscheidung von Anomalien als Folge kleinerer Verletzungen, die nur das Mantelsackgewebe betrafen und sich nicht am Rostrum widerspiegeln, und endogen verursachten Störungen des Mantelgewebes in der Regel kaum möglich.

### Stoß-Verletzungen

Frühere Autoren (z.B. Abel 1916, Schwegler 1939, Daquè 1921, Tasnadi-Kubacska 1962, Richter 1993) haben für das Gros aller Bruch-Verletzungen der Belemnitenrostren mechanische Beanspruchungen beim aktiven Graben im Sediment nach Nahrung bzw. durch Zusammenstöße beim schnellen Rückwärtsschwimmen verantwortlich gemacht. Wir gehen jedoch in Analogie zu den häufigen Verletzungen des Innenskeletts bei der modernen *Sepia* (s.u.) eher davon aus, dass Frakturen des Rostrums überwiegend auf Prädatoren-Attacken zurückgehen, wie das erstmals Schwegler (1939) diskutierte. Dennoch finden sich -wenn auch

extrem selten- Phänomene, für deren Ursache sich die Deutung als Stoßmarke geradezu aufdrängt. Keupp (2002a) bildet ein juveniles Rostrum von *Belemnitella* aus dem Campanium von Misburg/Hannover ab, das ausgehend von der Spitze nahezu über die gesamte Länge eine breite, leicht gedrehte Furche aufweist. Offensichtlich wurde dem Rostrum durch einen heftigen Stoß gegen die Spitze ein schmaler Span ausgeschlagen. Die ursprünglich scharfgratige Begrenzung des ausgespreißelten Spans erscheint durch regenerierende Kalkauflagen gerundet (Abb. 385) und belegt, dass die Verletzung zu Lebzeiten des Belemnitentieres erfolgt war.



Abb. 385: Juveniles Rostrum von *Belemnitella* sp. aus dem Campanium von Misburg/Hannover, dem durch einen mutmaßlichen Stoß gegen die Rostrumspitze ein Längsspan ausgeschlagen wurde. Die gerundeten Kanten der gedrehten Längsfurche belegen die erfolgreiche Verheilung der Verletzung. Länge 4,6 cm, SHK PB-12 (legit G. Loth); aus Keupp 2002a.

### „Endogene“ Störungen

Hierunter werden alle Störungen des Rostrumwachstums zusammengefasst, die keine mechanische Verletzung als Auslöser erkennen lassen. Sowohl das Umschließen eines jetzt zementgefüllten ehemaligen Hohlraumes, als auch eine im Wachstumsfortschritt progressiv verlaufende Störung weisen auf mögliche Parasitosen hin (Abb. 386 links). Unregelmäßig wuchernde Mineralisate, die oft aus dem gestörten Bereich heraus nach außen offene Drainage-Kanäle zeigen, lassen eher entzündliche Veränderungen des schalenbildenden Gewebes vermuten (Abb. 387).

Häufige, unabhängig von der taxonomischen Zuordnung von Belemniten wiederkehrende Phänomene, deren Auslöser durchaus verschieden sein können, werden im Sinne einer „genormten Anomalie“ (Hölder 1956) in offener Nomenklatur analog dem Gebrauch bei den ektocochliaten Cephalopoden hier mit „forma aegra“-Bezeichnungen charakterisiert (Tab. 19).

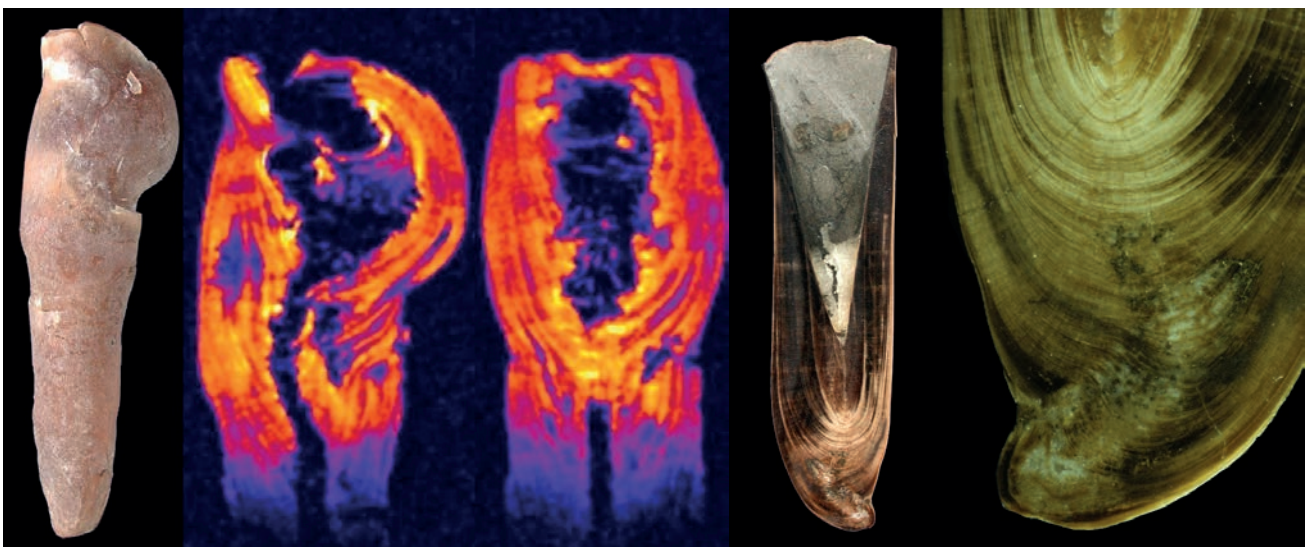


Abb. 386: Links: Mutmaßlich durch einen Parasiten, der sich in einem sehr frühen ontogenetischen Stadium im Rostrum bzw. dem Mantelsackgewebe eingenistet hatte, ausgelöste anomal blasenartige Verdickung bei *Hibolithes jaculoides* (Swinnerton). Die Magnetresonanzaufnahmen in zwei Betrachtungsebenen zeigen den inneren Hohlraum deutlich. Länge 4,2 cm, SHK PB-251 (leg. H. Stühmer, don. Chr. Spaeth). Rechts: Medianschnitt durch ein 7,6 cm langes Rostrum von *Dactyloteuthis incurvata* (Zieten) aus dem Toarcium von Altdorf östlich Nürnberg (leg. H. Keupp), mit abgelenkter Rostrumspitze. Die Anwachslinien in der Detailansicht zeigen die allmählich zunehmende Richtungsänderung, die mit der Bildung eines durch weißen Zement gefüllten Hohlraumsystems verbunden ist. SHK PB-8.



Abb. 387: Auf dem völlig intakten juvenilen Rostrum, etablierte sich während einer deutlichen Wachstumsunterbrechung eine unregelmäßige, kallusartige Mineralisation, deren poröse Struktur einen markanten seitlichen Ausfluss-Kanal unterhalb der bogenförmig gewachsenen Spitze erkennen lässt (Abguss des Rostrums, Mitte). Rechts: Detailansicht. Drainagesysteme dieser Art legen eine inflammatorische Ursache der Anomalie nahe. *Belemnitella* sp., Ober-Campan von Ciplly, Belgien (leg. J. Böhm), Länge 8,3 cm, SHK PB-286.

#### **Kratzspuren: forma aegra *ulifera* n. f.**

Biss- und Kratzspuren auf den Rostren von Belemniten können teils im Zusammenhang mit dem Ergreifen durch Beutetiere stehen, häufiger noch postmortal während des Liegens auf dem Sediment erfolgt sein (Riegraf 1973, Hölder 1973b). Als gesichert pathologische Phänomene sind sie nur erkennbar, wenn an den Marken regenerative Reaktionen auftreten. Schmale Längsfurchen unterschiedlicher Orientierung, deren gerundete Ränder auf eine regenerative Reaktion des Tieres schließen lassen, finden sich oft in Verbindung mit anderen Verletzungsfolgen. Die durch spitze Zähne verursachten Verletzungen können durch entsprechende Narbenbildung des Mantelsackepithels auch bei länger zurückliegenden Attacken als mehr oder weniger tiefe Furchen in den auflagernden Kalkschichten nachgebildet werden (Abb. 388). Die vorgeschlagene Bezeichnung forma aegra *ulifera* leitet sich aus dem Griechischen ab (ouli: die Schramme, fere tragen).

#### **Keulenförmige Verkürzung des Rostrums (forma aegra *clavata* n. f.)**

Einer der häufigen Anomalien ist die -in der Regel mit anomalen Verdickungen einhergehende- Verkürzung der Rostren durch Frakturen während mehr oder weniger früher ontogenetischer Stadien. Das Erscheinungsbild ist zum Einen vom Zeitpunkt, zum anderen der Intensität der vorausgegangenen Verletzung abhängig.

neue forma aegra-Bezeichnung	Ursachen	Kurzbeschreibung	Referenzliteratur
forma aegra <i>angulata</i>	Frakturen	Zickzackartige Deformation des Rostrums	Duval-Jouve 1841, d'Orbigny 1842, Kobanov 1967, Doyle 1990, Riegraf 1991, Amme 2005, Hüne & Hüne 2008
forma aegra <i>anomalosulcata</i>	Mechanische Verletzung	tiefe, unregelmäßige Querfurchen	
forma aegra <i>bullata</i>	Parasitosen	Blasenartige Verdickungen	Mietchen et al. 2005
forma aegra <i>clavata</i>	Frakturen	keulenartige Verdickungen bzw. Verkürzungen des Rostrums	Schlüter 1876, d'Orbigny 1842, Quenstedt 1845-1849, Kobanov 1967, Riegraf 1991, Richter 1993, Schweigert 1999a, Hüne & Hüne 2008
forma aegra <i>collata</i>	Inflammatorische Störungen des terminalen Mantelsacks	Kragenartiger Ausflusskanal dorsal über dem Apex	Mietchen et al. 2005
forma aegra <i>dissulcata</i>	Endogen, traumatisch	Anomaler Verlauf von Längsfurchen	Kobanov 1967
forma aegra <i>granulata</i>	Traumatische Störung des Mantelgewebes	Granuläre Struktur durch primär verminderte Kalzitisierung	
forma aegra <i>hamata</i>	Frakturen, endogene Störungen	hakenartige Deformationen des Rostrums	Blainville 1827, Duval-Jouve 1841, Kobanov 1967, Riegraf 1991, Radwanska & Radwanski 2004, Schumann 1974, Dietrich 2005
forma aegra <i>manca</i>	Störungen des Mantelsack-Gewebes	Nur partielle Auflagerung einzelner Wachstums lamellen	
forma aegra <i>saepia</i>	Frakturen, Parasitosen	Verdoppelung bzw. Vervielfachung der Rostralspitze	Finzel 1963, Schmid 1963, Miertzsch 1964, Keupp 2002a, Mietchen et al. 2005
forma aegra <i>ulifera</i>	Bissmarken	lineare Schrammen	Hölder 1973b, Riegraf 1973

Tab. 19: Hier neu eingeführte, genormte Anomalie-Phänomene bei Belemniten-Rostren in alphabetischer Reihenfolge.

Regenerierte Verletzungen des sehr frühen ontogenetischen Stadiums sind durch die Überlagerung mit zahlreichen Wachstums lamellen häufig weniger auffällig als bei subadulten. Bei dem Oxyteuthiden aus dem Barremium von Volkmarode (Abb. 389) resultiert der abgestumpfte Apex des sonst weitgehend symmetrisch erscheinenden Rostrums aus einer Fraktur des langgezogenen Primordialrostrums, betraf also die gerade aus dem Ei geschlüpfte Paralarve, während in der Abb. 390 Beispiele wiedergegeben sind, deren Verletzung teils nur das juvenile Rostrum solidum, teils auch das Rostrum cavum einschließlich des Phragmokons betrafen (vergl. auch Duval-Jouve 1841). Die typisch keulenförmigen Anomalien entstanden durch die Regeneration des im fortgeschrittenen Wachstumsstadium abgebrochenen Rostrum-Stumpfes. Extreme Verkürzungen des Rostrums lassen, ähnlich wie bei der forma *hamata* n. f., mehr oder weniger tropfenförmige Phänotypen entstehen (Abb. 391; vergl. auch Kobanov 1967, Taf. IV, Fig.).



Abb. 388: Mutmaßlich durch spitze Zähne von Vertebraten verursachte Längsschrammen (*forma aegra ulifera* n. f.) auf dem Rostrum können durch Narbenbildung des Mantelepithels auch nach anschließendem Dickenwachstum nachgezeichnet werden. Links: Teilweise regenerierte Bissmarke bei *Dactyloteuthis incurvata* (Zieten) aus dem Toarcium von Pölling/Oberpfalz. Länge 5,3 cm (coll. R. Mücke), SHK PB-18 (aus Keupp 2002a). Mitte: *Acrocoelites*, Toarcium von Berg/Oberpfalz (don. D. Welsch) mit Ausschnittvergrößerung der Spitze, Länge 8,7 cm, SHK PB-484. Rechts: *Pachyteuthis excentrica* (Young & Bird) mit scharfgratig begrenzter dorsaler (blauer Pfeil) und durch granulare Strukturen teilweise regenerierter lateraler Schramme (roter Pfeil), Unter-Callovium von Jeletzogorsk bei Kursk, Russland (don. F. Baatz), Länge 8,2 cm, SHK PB-74.



Abb. 389: Auslöser des deutlich keulenförmig verkürzten Rostrums eines *Oxyteuthis brunsvicensis* (Strombeck) war der Verlust der apikalen Spitze des Primordialrostrums unmittelbar nach dem Schlüpfen aus dem Ei. Barremium, Ziegelei Moorhütte bei Volkmarode/Niedersachsen (don. Chr. Spaeth), Länge 6 cm, SHK PB-485.



Abb. 390: Infolge von Frakturen verkürzte und dadurch zum Teil keulenförmig verdickte Rostren (*forma aegra clavata* n. f.). Von links nach rechts: 1) *Belemnitella* sp., Ober-Campanium von Misburg/Hannover (Teutonia), Länge 4 cm (coll. F. Schmid), SHK PB-260. 2) *Hibolithes* sp. mit regenerierter Fraktur im frühen ontogenetischen Wachstumsstadium, Unter-Oxfordium von Ogrodzieniec, Polen (don. M. Budziaszek), Länge 4,8 cm, SHK PB-181. 3) *Oxyteuthis germanicus* (Stölley), Ober-Barremium, Kastendamm bei Hannover (don. Chr. Spaeth), Länge 57 mm, SHK PB-228. 4) *Goniot euthis* sp. Unter-Campan von Höver/Niedersachsen (don. Chr. Spaeth), Länge 3,5 cm, SHK PB-371. 5) Juvenile ? *Belemnitella* sp. aus dem Unter-Campanium von Höver/Niedersachsen (don. Chr. Spaeth), Länge 3,1 cm, SHK PA-372. 6) *Hibolithes* sp., Mittleres Oxfordium von Avon bei Pamproux, Frankreich (leg. P. Müller), Länge 5,7 cm, SHK PB-98. 7) *Goniot euthis quadrata* (Blainville) aus dem Unter-Campanium von Ahlten, Niedersachsen (don. Chr. Spaeth), Länge 4,4 cm, S HK PB-177.



Abb. 391: Extrem verkürztes Rostrum eines Belemniten (? *Belemnitella*) aus dem Campanium von Misburg/Hannover (Teutonia) (don. Chr. Spaeth), Länge 19 mm, SHK PB-204.

### Hakenförmiges Umbiegen (*forma aegra hamata* n. f.)

Schon Blainville (1827) bildet Rostren mit umgebogener Spitze ab. Duval-Jouve (1841) kann zeigen, dass solche Phänomene, für die wir hier die Bezeichnung *forma aegra hamata* n. f. (lat.: hama der Haken) vorschlagen, überwiegend das Resultat einer Rostren-Fraktur sind (vergl. Abb. 392; Radwanska & Radwanski 2004, Moosleitner 2006). Nach einem einfachen Bruch des Rostrums kam es leicht zu Verstellungen des abgebrochenen Rostralfragments, das bei der Verschweißung der Bruchstelle durch neue Kalzit-Lamellen zu entsprechenden Richtungsänderungen führte. Die Ausgestaltung der Hakenform, ob die Richtungsänderung eher distal oder proximal auftritt, ist maßgeblich von der Position und dem ontogenetischen Zeitpunkt der Verletzung abhängig.



Abb. 392: Hakenförmige Rostren infolge von Verletzungen (*forma aegra hamata* n.f.). Oben: Von links nach rechts: 1) *Neoclavibelus* sp. aus dem Ober-Toarcium von Mistelgau, Oberfranken (leg. W. Appel), Länge 4,7 cm, SHK PB-27. 2) ? *Hibolithes* sp., Callovium/Oxfordium-Grenze von Ogradzieniec, Polen (don. M. Budziaszek), Länge 1,7 cm, SHK PB-179. 3) ? *Hibolithes* sp., Unter-Oxfordium von Zalas bei Krakow, Polen (don. M. Budziaszek), Länge 1,2 cm, SHK PB-383. Unten: Zwei Ansichten von *Goniotoothis* sp., Unter-Campanium von Höver/Niedersachsen (don. Chr. Spaeth), Länge 3,2 cm, SHK PB-370.



Abb. 393: Links: *Hibolites hastatus* (Blainville) forma aegra *hamata* n. f. aus dem Mittel-Kimmeridgium („Treuchtlinger Marmor“) von Petersbuch bei Eichstätt (don. R. Schwingen), Länge 12,5 cm, SHK PB-21. Rechts: *Belemnitella* sp., Maastrichtium von Nasilov a. d. Vistula, Polen (don. M. Budziaszek). Die im Detailfoto deutlich erkennbare, abgebrochene Spitze des juvenilen Rostrums führt zu einer Richtungsänderung der regenerierten Spitze. Länge 68 mm, SHK. PB-319.



Abb. 394: Links: ? *Rhopaloteuthis* sp. forma *hamata* n. f. aus dem Unter-Oxfordium von Zalas bei Krakow, Polen (don. M. Budziaszek), Länge 17 mm, SHK PB-382. Rechts: Extrem verkürztes, hakenförmiges *Belemnitella*-Rostrum aus dem Campan von Höver/Niedersachsen (coll. M. & U. Petsch), Länge 16 mm, SHK PB-116 (vergl. Keupp 2002a).

### Winkelbildung (forma aegra *angulata* n. f.)

Zu den klassischen traumatischen Anomalien zählen die abgewinkelten Rostren, die bereits von Duval-Jouve (1841) als verheilte Rostren-Frakturen erkannt und dargestellt wurden (vergl. auch Kobanov 1967, Doyle 1990, Kraus 2000, Keupp 2002a, Mietchen et al. 2005, Hüne & Hüne 2008). Die hier vorgeschlagene forma-Bezeichnung ist aus dem Lateinischen „angulatus“ (= abgewinkelt) abgeleitet. Nach einer multiplen Rostrum-Fraktur wurden die dislozierten Fragmente durch Umhüllung mit neuen Kalklamellen zusammengesweißt. Je nach Lage der im Gewebe verbliebenen Fragmente entstanden winkelartige Knicke in einer oder in mehreren Ebenen (Abb. 395, 396 links). Bei einer Verstellung der Fragmente in unterschiedlichen Richtungen resultierten zum Teil korkenzieherartige Wuchsformen (Abb. 396, rechts). Durch Spannungen im Gewebe konnten die Rostralfragmente auch subparallel zueinander eingeregelt werden, so dass streckenweise eine Verdoppelung des regenerierten Rostrums erfolgte (Abb. 397). Ein sehr ähnliches Phänomen bildet Moosleitner (2012: Abb. 8/8) bei „*Belemnites pistilliformis* Raspail“ aus der Unterkreide der Provence ab.



Abb. 395: Fälle der forma aegra *angulata* n. f. nach traumatischen Ereignissen: Oben: Von links nach rechts: 1) *Neoclavibelus* sp. aus dem Ober-Toarcium von Mistelgau, Oberfranken (leg. W. Appel), Länge 4,1 cm, SHK PB-26. 2) *Hibolithes* sp. aus dem Unter-Oxfordium von Zalas, Polen (don. M. Budziaszek), Länge 11 cm, SHK PB-454. 3) *Belmnitellocamax* sp. aus dem Unter-Campanium von Ignaberga/Schweden (leg. U. Scheer), Länge 7,4 cm, SHK PB-31. 4) *Hibolithes hastatus* (Blainville), Oxfordium, Klopstein, Frankenalb (leg. M. & U. Petsch), Länge 4 cm, SHK PB-117 (aus Keupp 2002a). Unten: 5-6) *Goniotuithis quadrata* (Blainville) aus dem Unter-Campanium von Höver, Niedersachsen (don. Chr. Spaeth), Länge 29 mm, SHK PB-232. 7-8) *Hibolithes* sp. aus dem Unter-Oxfordium von Ogrodzieniec/Polen (leg. M. Budziaszek) mit zusätzlich verkürztem und deshalb von der Ventralfurche durchzogenem Apex, Länge 21 mm, SHK PB-488.

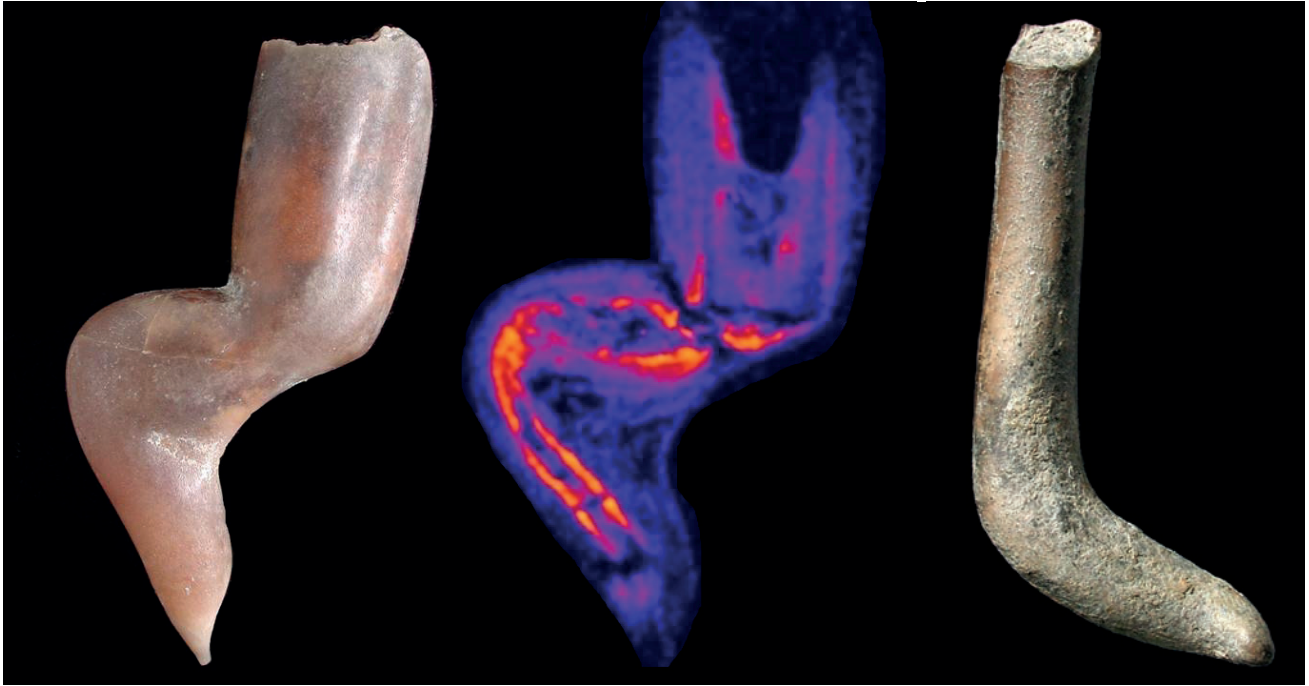


Abb. 396: Links + Mitte: *Gonioteuthis quadrata* (Blainville) aus der Grube Alemannia, Höver/Niedersachsen (don. Chr. Spaeth). Im Magnetresonanz-Bild ist unter der Alveole der Stumpf des abgebrochenen juvenilen Rostrums deutlich erkennbar. Länge 3,5 cm, SHK PB-246 (vergl. Mietchen et al. 2005; Abb.1). Rechts: *Neoclavibelus* sp. aus dem Ober-Toarcium von Mistelgau/Oberfranken (leg. U. Kleeberger), dessen Fragmente einer Rostrum-Fraktur in verschiedenen Ebenen disloziert wurden und dadurch bei der Regeneration zu einer korkenzieherartigen Deformation führten. Länge 2,8 cm, SHK PB-15.



Abb. 397: Zwei Belemniten-Rostren aus dem Toarcium von Berg bei Neumarkt/Oberpfalz (leg. D. Weise) mit verheilten Frakturen, bei denen jeweils ein ehemaliges Fragment des zerbrochenen (juvenilen) Rostrums wieder regenerativ angeschweißt wurde. Links: *Acrocoelites* sp., Länge 6,2 cm SHK PB-133. Rechts: *Dactyloteuthis* sp., Länge 3,7 cm, SHK PB-130.

### Partieller Ausfall von Rostrallamellen (forma aegra manca n. f.)

Meist im Zusammenhang mit mechanischen Verletzungen, die das Epithel des Mantelsacks beeinträchtigt haben, kam es beim posttraumatischen Dickenwachstum des Rostrums oft zu Störungen, die entweder unregelmäßig wuchernde Strukturen (forma aegra *granulata* n. f., s. o.) entstehen ließen, oder zum völligen Ausfall der Mineralisation führen konnten. Für solche Fälle sei hier die forma aegra *manca* n. f. (lat.: mancus - unvollständig) eingeführt. Die beiden *Belemnitella*-Rostren aus der Oberkreide von Lägerdorf bzw. Lüneburg (Abb. 398/1-2) zeigen jeweils durch Querwülste im Mittelabschnitt bzw. im hinteren Drittel des Rostrums, dass eine lokale Wachstumsstörung vorlag. Ihre mutmaßlich traumatische Ursache ist jedoch spekulativ. Im Zuge dieser Störung wurden bei beiden Exemplaren im hinteren Abschnitt nur noch unvollständige Kalkauflagen produziert, so dass die intakten Apikalspitzen dort den Wachstumsstand zur Zeit des Störungsbeginns widerspiegeln.

Wird das Dickenwachstum störungsbedingt im Schaft des Rostrums, nicht aber im Apikalbereich unterbunden, resultiert eine zepterartige Gestalt des Rostrums, wie es die *Belemnitella* aus der Oberkreide von Höver (Abb. 398/5-6) anschaulich macht.



Abb. 398: Fälle der forma aegra *manca* n. f., deren Wachstumslamellen aufgrund gestörter Mantelepithelien partiell unterbunden sind. Von links nach rechts: 1) Die *Belemnitella junior* Nowak aus dem Maastrichtium von Lägerdorf/Holstein (leg. G. Ernst) mit unvollständiger Mineralisation des Apikalbereichs nach einer mutmaßlichen Verletzung im mittleren Abschnitt des Rostrums (regenerative Wulstbildung!). Länge 7 cm, SHK PB-95. 2) *Belemnitella* sp. aus dem Ober-Campan von Lüneburg (don. Chr. Spaeth) mit wulstartiger Schaftverdickung und fehlenden Kalkauflagen im distalen Abschnitt des Rostrums, dessen Spitze dem Wachstumsstadium zur Zeit der traumatischen Störung entspricht. Länge 86 mm, SHK PB-230. 3-4) *Hibolithes* sp. aus dem Unter-Oxfordium von Ogródzieniec, Polen (leg. M. Budziaszek) in Ventral- und Lateralansicht. Die Stapelung der unvollständigen Zuwachslamellen durch anhaltende Wachstumsstagnation am Apex steht vermutlich im Zusammenhang mit einer unregelmäßigen Wulstbildung im mittleren Abschnitt des Rostrums. Länge 36 mm, SHK PB-487. 5) Zepterartige *Belemnitella* sp. aus dem Ober-Campan von Höver/Niedersachsen infolge eines fehlenden Dickenwachstums im Bereich des mittleren Rostrums. Ventral- und Lateralansicht, Länge 54 mm, don. Chr. Spaeth, SHK PB-175 (vergl. Keupp 2002a).

Echte Fälle der forma aegra *manca* n. f. sind deutlich zu trennen von zum Teil sehr ähnlich aussehenden normalen Phänomenen bei Belemniten mit ausgeprägtem Epirostrum. So zeigt der apikale Stumpf des Orthorostrums nach Verlust des Epirostrums, dessen Überlieferung infolge seines primär hohen Anteils an Organica bzw. der aragonitischen Primärmineralisierung (Bandel & Spaeth 1988) bei der Fossilisation benachteiligt ist, eine unvollständige Mineralisierung, deren kaskadenähnliches Auslaufen der apikalen Kalklamellen meist mit Längsriefen versehen sind (Abb. 399).



Abb. 399: Zwei Exemplare von *Acrocoelites* sp. aus dem Toarcium von Altdorf bei Nürnberg (leg. H. Keupp), deren Epirostrum verloren gegangen ist. Apikale Riefen und unvollständige Mineralisation gehören in diesen Fällen zum normalen morphologischen Inventar. Länge der Orthorostra 2,7 bzw. 2,8 cm, SHK MB-99.

Ein spezielles Phänomen der forma aegra *manca* n. f. ist auf Abb. 400 bei einem oberkretazischen *Goniteuthis* dargestellt, bei dem ein zusätzlicher Kalkmantel nur im proximalen Abschnitt des Rostrums aufgelagert wird. Die dabei entstandenen Querrunzeln, deren größte offensichtlich einen ursprünglich mit organischer Substanz (?Parasiten) gefüllten, blasenartigen Hohlraum umschloss, belegt den anomalen Charakter.

Abb. 400: *Goniteuthis* sp. aus dem Ober-Emscher von Essen-Kellermannsdorf (leg. G. Ernst) mit unregelmäßiger Kalkauflage, die nur im proximalen Abschnitt des Rostrums Runzeln bildet. Länge: 61 mm, SHK PB-104.



**Anomale Quersfurchen: forma aegra *anomalosulcata* n. f.**

Nach traumatischen Verletzungen, vermutlich überwiegend durch Räuberattacken hervorgerufen, konnten wuchernde Vernarbungen des Mantelsack-Gewebes zu bleibenden, furchenartigen Vertiefungen im Rostrum führen. Für solche Phänomene wird die Bezeichnung forma aegra *anomalosulcata* n. f. (lat. anomalia, die Ausnahme; sulcus, die Furche) eingeführt (Abb. 401).



Abb. 401: Durch Vernarbungen des Mantelsackepithels nach Verletzungen entstandene anomale Quersfurchen (forma *sulcata* n. f.) im Rostrum. Links: *Hibolithes jaculoides* (Swinnerton) aus dem Ober-Hauterivium von Moorberg bei Hildesheim (leg. J. Mutterlose), Länge 37 mm, SHK PB-164. Rechts: *Goniteuthis* sp. aus dem Unter-Campan von Höver/Niedersachsen (don. Chr. Spaeth), Breite 11 mm, SHK PB-217.

**Mehrspeizigkeit (forma aegra saepia n. f.)**

Belemniten-Rostren mit zwei oder mehr Spitzen sind mehrfach beschrieben (Finzel 1963, Schmid 1963, Miertzsch, 1964, Keupp 2002a, Mietchen et al. 2005). Auslöser der Anomalie, für die hier die Bezeichnung *forma aegra saepia* (lat. *saepius* = vielfach) vorgeschlagen wird, war eine Störung des Mantelsacks, durch die das rostrumbildende Epithel getrennt wurde (Abb. 402). Durch das regenerative Schließen der Epithelreste konnte sich diese zu unabhängig voneinander wachsenden Mineralisationszentren verselbständigen und entwickeln. Als Auslöser der Mantel-Zerreiung kommen sowohl mechanische Verletzungen (Schmid 1963, Keupp 2002a), als auch endogene Gewebestörungen (z.B. durch Parasiten: Mietchen et al. 2005) in Frage.



Abb. 402: Zweispitzbelemniten (*forma aegra saepia* n. f.). Links: *Belemnitella* sp. aus dem Campanium von Misburg bei Hannover (don. Chr. Spaeth), Länge 6,5 cm, SHK PB-363. Mitte: *Belemnitella mucronata* (Schlotheim) aus dem Campanium von Misburg bei Hannover (leg. Frau Gerrmann) in Seitenansicht und Blick auf die Doppelspitze, Länge 9,5 cm, SHK PB-91 (aus Keupp 2002a). Rechts: Lateralansichten von *Suebibelus* sp. aus dem mittleren Oxfordium von Sengenthal/Oberpfalz, dessen Doppelspeizigkeit sehr früh in der Ontogenese angelegt wurde. Auf der rechten Seite mit Foraminiferen (*Bullopora*)-Epikolie (postmortaler Aufwuchs), Länge 1 cm, Sammlung O. Neubauer.

**Apikal-Krägen (forma aegra collata n. f.)**

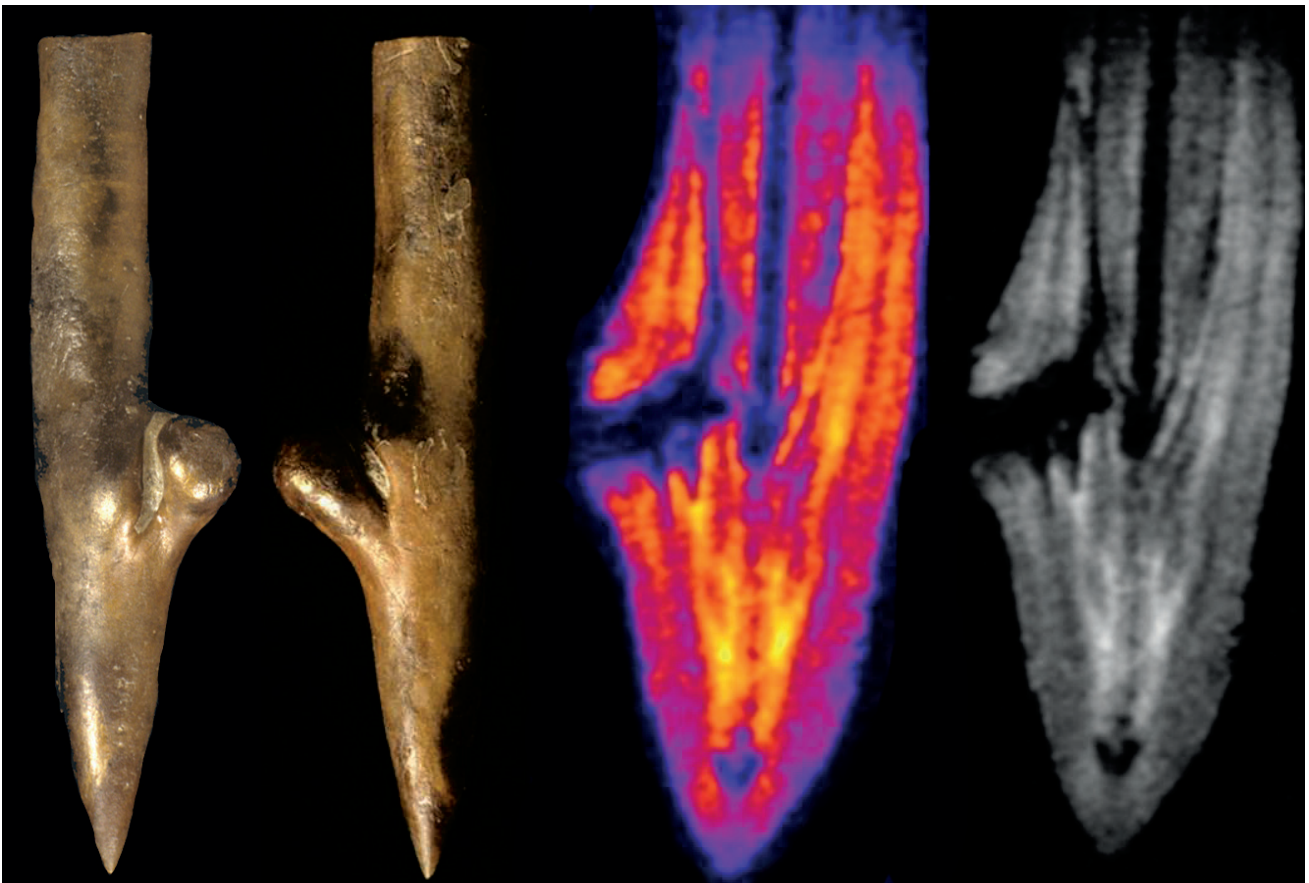
Laschenartige Auswüchse am dorsalen, subapikalen Rostrum verschiedener Belemniten-Taxa, wie sie dem Autor zum Beispiel von *Produvalia* aus dem Oxfordium und von *Belmnitellocamax* bzw. *Goniot euthis* aus dem Campanium vorliegen, werden als *forma aegra collata* n. f. (lat. *colla* = der Kragen) bezeichnet. Die Ursache dieser wiederkehrenden und charakteristischen Anomalie ist unbekannt und lässt Freiraum für Spekulationen. Die Magnetresonanz-Bilder von *Goniot euthis* (Abb. 403 rechts) zeigen deutlich, dass der Störung keine erkennbare Verletzung des Rostrums vorausgeht. Die dorsal abstehende Lasche der äußeren Rostrallamelle hält unter sich einen kleinen Hohlraum frei, der möglicherweise auf die Platznahme eines temporären Parasiten hinweist.

**Blasenbildungen (forma aegra bullata n. f.)**

Lokale Verdickungen des Rostrums können als Folgen traumatischer (s. o.) wie endogener Ursachen auftreten. Meist blasenartige Verdickungen, die keine vorausgehende Verletzung erkennen lassen und ein offensichtliches rostruminternes Hohlraumgefüge umschließen, werden hier auf möglichen Parasitismus zurückgeführt und mit der *forma*-Bezeichnung *bullata* (lat. *bulla* = die Wasserblase) charakterisiert. Mietchen et al. (2005) haben die Struktur derartiger Fälle bei *Neoclavibelus* (Unter-Jura) und *Goniot euthis* (Ober-Kreide) mit Hilfe der zerstörungsfreien Magnetresonanz-Methode visualisiert (Abb. 404, 405). Im zweiten Fall hatte die Störung offensichtlich zu einer starken Einschnürung bzw. Zweiteilung des Mantelsacks geführt, so dass parallel zum ursprünglichen Rostrum ein zweites angelegt wurde.



Abb. 403: Drei Beispiele der forma aegra *collata* n. f. bei Belemniten der Ober-Kreide, welche durch eine dorsale Lasche charakterisiert ist, die einen nach hinten offenen Kanal entstehen lässt. Links: Dorsalansicht eines *Belemnitellocamax mamillatum* (Nilson) aus dem Unter-Campanium von Ignaberga/Schweden, Länge 9 cm, SHK PB-96. Mitte: Lateral- und Apikalansicht eines *Belemnitellocamax mamillatum* (Nilson) aus dem Unter-Campanium von Ignaberga/Schweden (leg. G. Ernst), Länge 8,7 cm, SHK PB-92. Rechts: *Gonioteuthis quadratus*, Unter-Campan von Höver, Niedersachsen (don. Chr. Spaeth) in Seitenansicht und hochauflösende MRI-Aufnahmen (D. Mietchen) des Längs- und Querschnitts. Beide Blickrichtungen zeigen deutlich, dass der Wachstumsstörung keine Verletzung des Rostrums vorausgeht. Länge 7,4 cm (Bildausschnitt 4 cm), SHK PB-249 (vergl. Mietchen et al. 2005, Fig. 3).



404: Durch mutmaßlichen Parasitenbefall ausgelöste Anomalien (forma aegra *bullata* n. f.). Links: *Neoclavibelus subclavatus* (Voltz) aus dem Ober-Toarcium von Mistelgau/Oberfranken (coll. V. Kriegisch). Das MR-Bild (rechts) zeigt den Beginn der Platznahme durch den Parasiten während eines frühen Ontogenie-Stadiums. Länge 3,3 cm, SHK PB-264 (nach Mietchen et al. 2005).

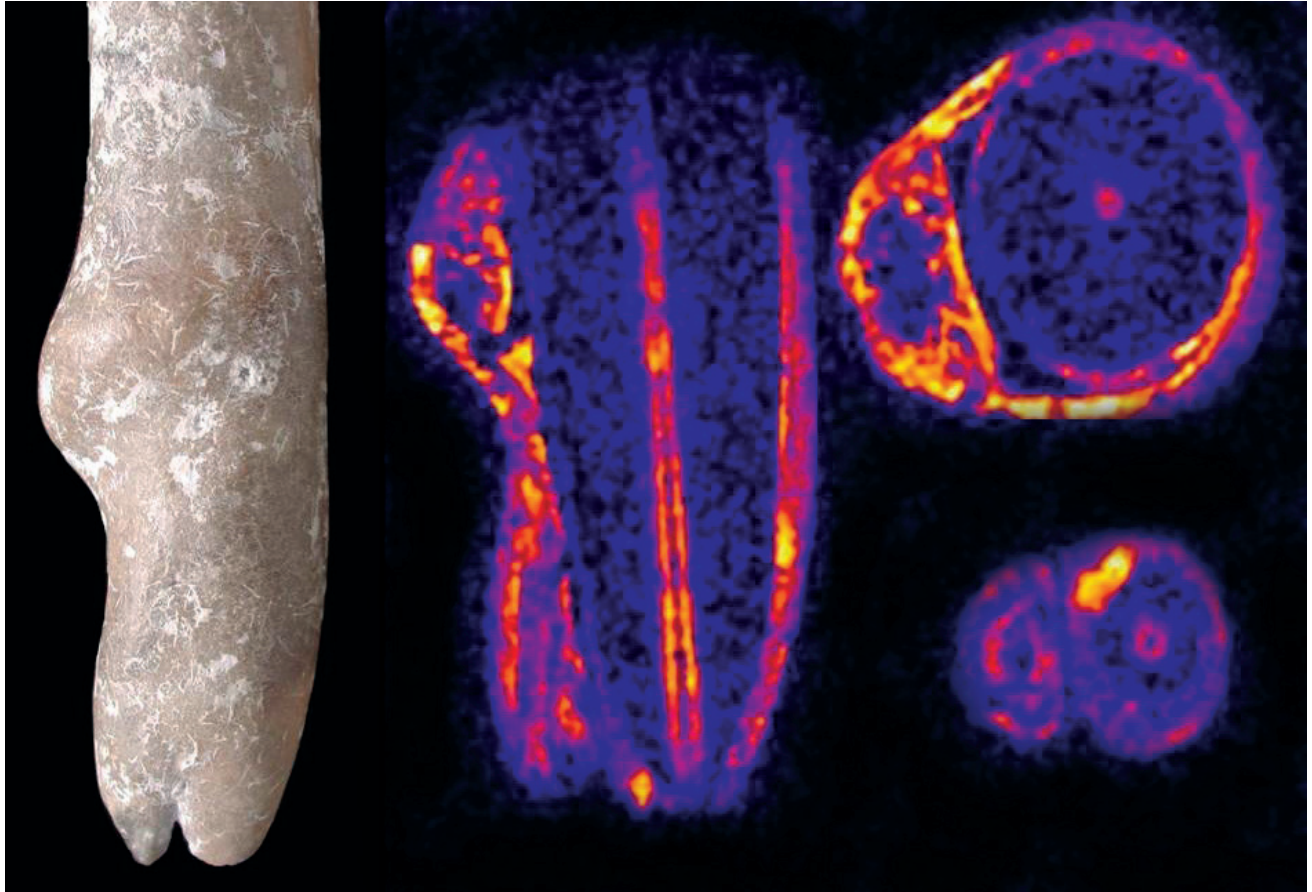


Abb. 405: Durch mutmaßlichen Parasitenbefall ausgelöste Anomalien (*forma aegra bullata* n. f.) II: *Goniot euthis quadrata* (Blainville) aus dem Unter-Campanium von Höver/Niedersachsen (don. Chr. Spaeth). Der auf dem intakten, juvenilen Rostrum aufwachsende mutmaßliche Parasit hat das Mantelgewebe offensichtlich geteilt, so dass infolgedessen parallel zum primären Rostrum ein Container zur Bildung eines zweiten Rostrums angelegt wurde. Die Doppelspitzigkeit ist in diesem Fall nicht durch eine äußere Verletzung, sondern eine intrinsische Störung des Mantelepithels ausgelöst worden. Länge 6,2 cm, SHK PB-248 (nach Mietchen et al. 2005; Abb.2).

### Anomaler Verlauf von Längsfurchen (*forma aegra dissulcata* n. f.)

Die artspezifische Anlage von charakteristischen ventralen und lateralen Längsfurchen im Rostrum wird mit der Position von Weichkörper-Elementen korreliert. Danach entspricht die Ventralfurchung der Position des zentralen Blutgefäßsystems (Verlauf von Arterie und Vene), die Lateralfurchen der Insertion eines seitlichen Flossenpaares (Stevens 1965). Abweichungen vom normalen Verlauf der Längsfurchen sind somit Ausdruck von Störungen des Weichkörpers, deren Ursachen vielfältig sein können (Verletzungen und intrinsische Störungen). Kobanov (1967: Taf. 8, Fig. 1, Taf.9, Fig.1, 6) bildet typische Rostren mit schräger und undulierender Ausbildung der Ventralfurchen ab. Für das Phänomen der von der Norm abweichend verlaufenden Längsfurchen sei hier der Name *forma aegra dissulcata* n. f. (lat.: sulcus, die Furche; dis-Präfix für abweichend, gestört) vorgeschlagen. Die Abb. 406 (links, Mitte) zeigt das Phänomen bei zwei typischen Vertretern der Gattung *Hibolithes*. Im ersten Fall (Oxfordium von Pamproux, Frankreich) weist die zusätzliche Verkürzung des Rostrums darauf hin, dass für den S-förmigen Verlauf der Ventralfurchung eine frühere Verletzung verantwortlich war, während bei dem zweiten Exemplar (Unter-Kreide der Provence) der S-förmig pendelnde Verlauf der Ventralfurchung mit keiner äußerlich erkennbaren sonstigen Störung in Verbindung gebracht werden kann. Während sich in diesen beiden Fällen die Ventralfurchen in ihrer normalen Position befinden und durch ein Rechts-Links-Pendeln gestört sind, liegt bei dem Fragment eines Duvaliidens aus der Unterkreide der Provence (Abb. 406, rechts) eine völlige Dislozierung der Ventralfurchung auf eine Seite vor.

### Anomale Onychiten

Die Hornhäkchen der Belemniten, die auf der Innenseite der zehn Arme paarig zu beiden Seiten einer Reihe von Saugnäpfen (Fuchs et al. 2010) angeordnet waren, sind in ihrer Morphologie artspezifisch. Im Zuge eines Sexualdimorphismus tritt bei männlichen Individuen einzelner Belemniten-Taxa jeweils ein Paar so genannter Mega-Onychiten auf, welche offensichtlich im Dienst der Fortpflanzung standen (Abb. 407 Mitte). Onychiten werden meistens isoliert in feinkörnigen, unter dys- bis anoxischen Bedingungen

entstandenen Sedimenten gefunden. Da sie in der Regel nicht unmittelbar bestimmten Rostren, auf deren Morphologie die Taxonomie basiert, zugeordnet werden können, hat sich eine Parataxonomie mit morphologisch definierten eigenständigen Art- und Gattungsnamen etabliert (Quenstedt 1856-1857, Kulicki & Szaniawski 1972).

Mechanische Beschädigungen der Onychiten waren nicht regenerierbar, da sie nur an ihrer Basis im Gewebe verankert waren und keine sie bedeckenden Epithelien hatten. Durch traumatische Ereignisse veränderte Onychiten sind deshalb nicht zu erwarten. Jedoch konnten endogene Störungen in der Wachstumsanlage gelegentlich zu Missbildungen führen. So bildeten beispielsweise Kulicki & Szaniawski (1972: Taf. 20, Fig.8) einen entsprechend „deformierten“ Onychiten (*Longuncus longus*) ab (Abb. 407 rechts).

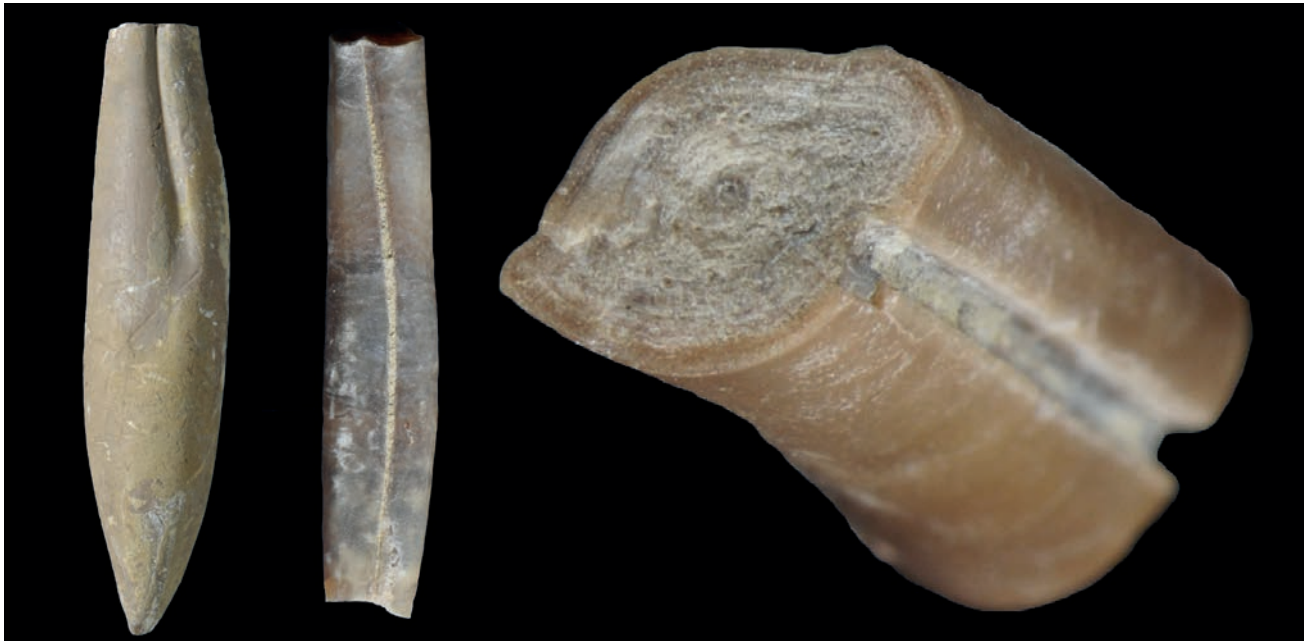


Abb. 406: Beispiele der forma aegra *dissulcata* n. f.: Die Ventralfurchen sind in den Fällen der Abbildungen links und Mitte anomal S-förmig gekrümmt: Links: *Hibolithes semihastatus rotundus* (Quenstedt) aus dem mittleren Oxfordium von Avon bei Pamproux/Frankreich (leg. P. Müller), Länge 60 mm, SHK PB-200. Mitte: Juveniler *Hibolithes* sp. aus dem Hauterivium von Chateauf-neuf-les-Monstiers, Provence/Frankreich (don. Chr. Spaeth), Länge 25 mm, SHK PB-280. Rechts: proximales Fragment eines Duvaliiden aus dem Hauterivium von Chateauf-neuf-les-Monstiers, Provence mit asymmetrischem, seitlich verlagerten Verlauf der Ventralfurche (leg. H. J. Schröder, don. Chr. Spaeth). Länge 2,1 cm, SHK PB-281.



Abb. 407: Links: Der 12 mm breite Arm eines *Acanthoteuthis speciosa* (Münster) aus dem Ober-Kimmeridgium von Painten, Oberbayern, zeigt die Doppelreihe von Onychiten; SHK MB-44. Mitte: Mega-Onychit aus dem Unter-Kimmeridgium von Ebermannstadt/Oberfranken, Länge 2 cm, SHK MB-41. Rechts: Seitenansicht eines anomal geformten Onychiten (*Longuncus longus* Kulicki & Szaniawski 1972) aus dem Tithonium von Brzostówka, Polen (verändert nach Kulicki & Szaniawski 1972, Taf. XX, Fig. 8).

### Pseudopathologien durch postmortale Veränderungen der Belemniten-Rostren

Taphonomische und epigenetische Prozesse können Belemniten-Rostren *post mortem* verändern und dabei Deformationen erzeugen, welche die Gefahr von Missdeutungen in sich bergen (Keupp 2002a). Zur besseren Unterscheidung solcher „Pseudopathologien“ von echten, *syn vivo*-Anomalien seien kurz die möglichen Auswirkungen der drei Vorgänge dargestellt:

- Epikolie
- Diagenese: Kompaktion und Drucklösung
- Epigenetische Deformation.

#### Epikolie

Die Resistenz der kalzitischen Rostren prädestiniert sie nach ihrer Ablagerung auf dem Substrat als Hartgrundinseln für die Ansiedlung zahlreicher sessiler Organismen, die teils auf den Belemniten aufsitzend zementiert sind (Foraminifera, Porifera, Octocorallia, Scleractinia, Serpuliden, Brachiopoden, Bryozoen, Bivalvia), teils in das Innere der Rostren bohren (Algen, Fungi, Porifera, Bivalvia, Cirripedier) (z.B. Eichwald 1868, Hölder 1972,1975, Reitner & Keupp 1991, Godwin 1998, u.a.). Während in den meisten Fällen über die Natur dieser Besiedlung als postmortale Besiedlung (= Epikolie) kein Zweifel besteht (Abb. 408), hat Seilacher (1968) aufgrund von parallel zur Längsachse des Belemniten orientierten Anbohrungen von Cirripediern eine Ansiedlung zu Lebzeiten der Belemniten (= Epökie) gefordert und aus der teilweise einheitlichen Orientierung der Ruderfußkrebse, deren Fangkörbchen überwiegend nach vorne orientiert waren, eine bevorzugte Vorwärts-Bewegung der Belemniten abgeleitet. Hingegen vermutet Petriconi (1970) eine entgegengesetzte Bewegungsrichtung. Ferner geht er -zumindest für die adulten Tiere- von einer Bedeckung des Innenskeletts durch ein nur extrem dünnes Mantelgewebe aus, das die Ansiedlung der Cirripedier nicht behindert hätte. Wahrscheinlicher ist aber, dass die Cirripedier-Besiedlung der Rostren postmortal erfolgte und deren einheitliche Ausrichtung Ausdruck einer gerichteten Bodenströmung ist.



Abb. 408: Postmortale Anbohrungen von Belemniten-Rostren durch Epikolen: Oben links: *Dactylotheuthis* mit charakteristischen Bohrspuren durch Bewuchs von Cirripediern, Toarcium von Altdorf bei Nürnberg (leg. H. Keupp), Länge 3,7 cm, SHK MB-717. Oben rechts: Sediment gefüllte Kavernen des Bohrschwammes *Aka* in einem *Goniotheuthis* aus dem Campanium (*Offaster pilula*-Transgressionshorizont) von Misberg, südlich Hannover (leg. G. Ernst), Länge 7 cm, SHK MB-719a. Unten: Weitgehend zerbohrtes Rostrum von *Hibolites* aus dem Mittel-Kimmeridgium von Petersbuch bei Eichstätt (Dünnschliff). Die Ausschnittsvergrößerung (rechts: Bildbreite 1 cm) zeigt in den Bohrlöchern noch die ehemaligen Kieselsklere des verursachenden Bohrschwammes *Aka minima* Reitner & Keupp 1991 (Paratypus-Exemplar), SHK.

## Diagenese

Im Rahmen der diagenetischen Prozesskette führt zunächst die Kompaktion, insbesondere tonreicher Sedimente zu Deformationen. Da die massiven Belemnitenrosten bei der Setzung und Entwässerung des Sediments widerstandsfähige Härtlinge darstellen, kann es bei dichter Packung und zunehmendem Auflastdruck zu gegenseitiger Behinderung und entsprechender Bruch-Deformation kommen (Müller 1963, Zawischa 1988a) (Abb. 409 links). Erfolgt die zunehmende Deformation aber langsam, so dass die beim Anpressen des Rostrums an das unterlagernde Hindernis sukzessive entstehende Risse unmittelbar nach ihrem Aufklaffen jeweils wieder durch frühdiagenetisch gebildeten Zement verfüllt werden, resultiert auf den ersten Blick eine scheinbar plastische Verbiegung. Ihr wahrer Charakter wird nur durch eine Farbstreifung sichtbar, da der primäre Kalzit des Rostrums in der Regel infolge seiner grobfaserigen Struktur im Auflicht dunkler erscheint, als der feinkristalline neu gebildete Zement. Im Dünnschliff einer solchen scheinbar bruchlos deformierten *Belemnitella* (Abb. 410) wird die sekundäre syngenetische Bildung der neomorphen Zemente durch ihre Fortsetzung in die Alveole deutlich (Keupp 2002a). Fraas (1859) bildet ein Rostren-Paar von *Passaloteuthis* aus dem schwäbischen Mittellias ab, bei dem sich das scheinbar bruchlos deformierte Rostrum an das bei der Kompaktion behindernde Rostrum anschmiegt. Er interpretiert das Phänomen jedoch als Folge eines Unfalls der beiden Tiere, deren Rostren sich durch einen heftigen Zusammenstoß ineinander verkeilt hätten.

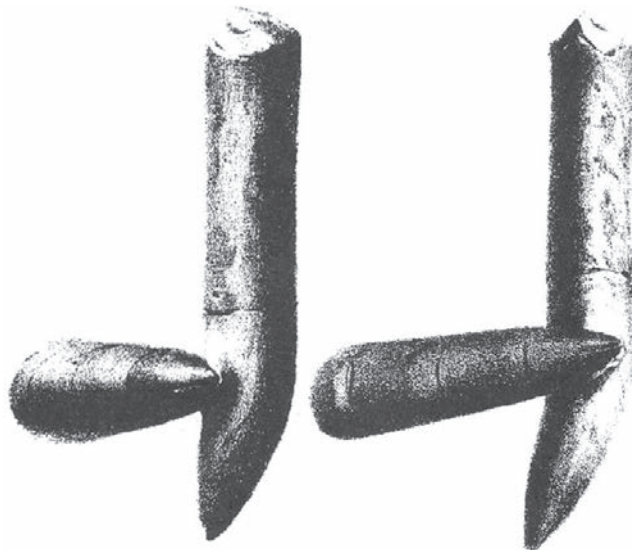


Abb. 409: Deformationen durch Kompaktionsdruck. Links: Winkelförmige Bruchdeformation durch gegenseitige Behinderung von Belemnitenrostron im Sediment, Toarcium von Altdorf bei Nürnberg (leg. H. Keupp), Länge des deformierten *Acrocoelites* sp. 4 cm, SHK MB-334. Rechts: Zwei *Passaloteuthis*-Rostren aus dem Ober-Pliensbachium von Erzingen/Württemberg, deren rechter nach Auffassung von Fraas (1859) infolge eines heftigen Zusammenstoßes durch den linken verletzt wurde und sich beide Rostren ineinander verkeilt hätten (Reproduktion aus O. Fraas 1859).

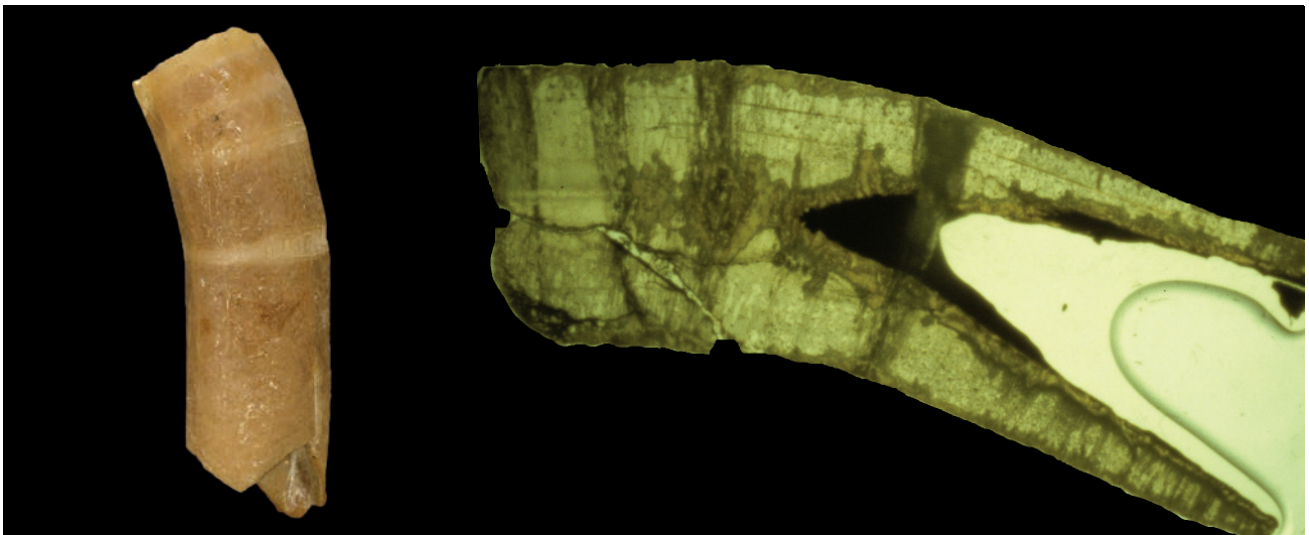


Abb. 410: Scheinbar bruchlos deformiertes Fragment einer *Belemnitella* sp. aus dem Campan von Höver/Niedersachsen (leg. M. & U. Petsch), deren Kompaktionsrisse syngenetisch durch feinkörnigen Kalzit-Zement (im Auflicht helle, im Durchlicht (Dünnschliff rechts) dunkle Querstreifen) verheilt sind. Länge 38 mm, SHK MB-381.

### Drucklösung

Spätdiagenetische Lösungserscheinungen, die durch Auflastdruck am unmittelbaren Kontakt zweier Karbonatkomponenten erfolgen, können die durch die Kompaktion eingeleitete Bruchdeformation der Belemniten-Rostren durch Materialschwund verstärken (Abb. 411 links). Anhand eines *Goniotenthis quadrata* aus der Ober-Kreide Niedersachsens, bei dem durch Drucklösung zwei Rostren eng ineinander verkeilt sind, schließt sich Zawischa (1988a) in seiner ersten Interpretation den Vorstellungen von Fraas (1859) an und deutet das Phänomen zunächst als Hinweis auf einen Zusammenstoß, bei dem sich eine Rostrumspitze in das Rostrum des Unfallpartners gebohrt hätte. Wenn diese Interpretation richtig wäre, hätte dies, wie Zamenka auch ausführt, Konsequenzen für das Verständnis der primären Struktur des Rostrums, das nicht starr, sondern plastisch verformbar hätte sein müssen. Erst in dem nachgeschobenen Beitrag klärt der Autor (Zawischa 1988b) die wahre Natur der gegenseitigen Verkeilung auf und stellt weitere typische Beispiele von Drucklösungshohlformen in Belemniten-Rostren vor. Unser Beispiel (Abb. 411, Mitte + rechts), ein *Hibolithes*, stammt aus Mergeln des Unter-Oxfordiums von Polen.



Abb. 411: Durch Auflastdruck verursachte Lösungserscheinungen am Belemniten-Belemniten-Kontakt (Drucklösung): Links: Auskehlungen bei einem *Hibolithes semihastatus* (Blainville) aus dem Mittel-Oxfordium von Avon bei Pamproux/Frankreich (leg. P. Müller), Länge 8,6 cm, SHK MB-718. Mitte und rechts: Verzahnung zweier Rostren durch drucklösungsbedingtes Eindringen einer Rostrum-Spitze in ein *Hibolithes* sp. aus dem Unter-Oxfordium von Ogradzieniec, Polen (don. M. Budziaszek), Länge 5,2 cm, SHK MB-379.

### Epigenetische Deformation

Auch nach Abschluss der Diagenese können weitere Deformationsprozesse wirksam werden. Neben tektonischem Stress, der eine langsame Verzerrung der Rostren durch enge Scherflächen bewirken kann, sind auch Schockdeformationen durch Meteoriten-Einschläge bekannt. Die Abb. 412 gibt zwei Rostren aus jurassischen Sedimenten wieder, die durch den Einschlag des Riesmeteoriten im Ober-Miozän, bei dem hausgroße Sedimentkörper aus dem Krater ausgeschleudert wurden und heute außerhalb des Nördlinger Rieses als erratische Blöcke auflagern, geschockt wurden. Die dabei fragmentierten Rostren sind im sedimentären Verband durch zirkulierendes Grundwasser wieder verkittet worden.



Abb. 412: Durch den Einschlag des miozänen Ries-Meteoriten wurden die Jura-Gesteine und die darin enthaltenen Fossilien geschockt. Zwei Beispiele solcher Belemnitenrostren, deren Brüche im Sediment durch Grundwasser-Zirkulation wieder „verschweißt“ wurden: Oben: *Hibolithes* sp. aus dem Oberjura am nördlichen Riesrand, Länge 5,5 cm. SHK. MB-129. Unten: *Holcobelus* sp. aus einer dislozierten Aalenium-Scholle von Harburg am Ries, Länge 4 cm, SHK MB-284.



ANOMALIEN BEI SEPIIDA



Abb. 413: Links: *Sepia officinalis* Linné im Aquarium (Foto K.Warnke), Mitte: isolierter Schulp (Ventralseite), rechts: Der Längsbruch durch einen Schulp von *Sepia officinalis* zeigt den massiven Dorsalschild und den darunter liegenden lamellaren Phragmokon, dessen Kammern durch Pfeilerstrukturen aus organischem Material eine extreme Vergrößerung der inneren Oberfläche erzielen. REM-Aufnahme Bildbreite ca. 7 mm.

Die Innengehäuse der Sepiiden sind durch einen dorsalen Schild gekennzeichnet, der als sekundäre sphärolithisch bis pseudoprismatisch strukturierte Kalkauflage den darunter liegenden Phragmokon schützt. Das hintere Ende des Schildes wird durch das spitze Rostrum gebildet, das den offenen Protoconch umschließt. Die Conothekwand ist auf eine dünne Prismenlage reduziert. Bei den fälschlicherweise von Dauphin (1985) für Perlmutter gehaltenen lamellären Schalenschichten handelt es sich um sekundär verkalkte Anteile des organischen Periostrakums (Fuchs 2006). Der lamellare Phragmokon wird aus schräg gestellten Septen aufgebaut. Die gesamte Ventralseite der letzten Kammer fungiert als Siphonalfeld, das sich stammesgeschichtlich über die alttertiären Formen *Ceratisepia* und *Belosepia* durch die Öffnung des Siphos (und Reduktion der ventralen Kammerabschnitte) von kretazischen, möglicherweise diplobeliden Vorfahren herleitet (Jeletzky 1966, Haas 2003, Fuchs 2006).

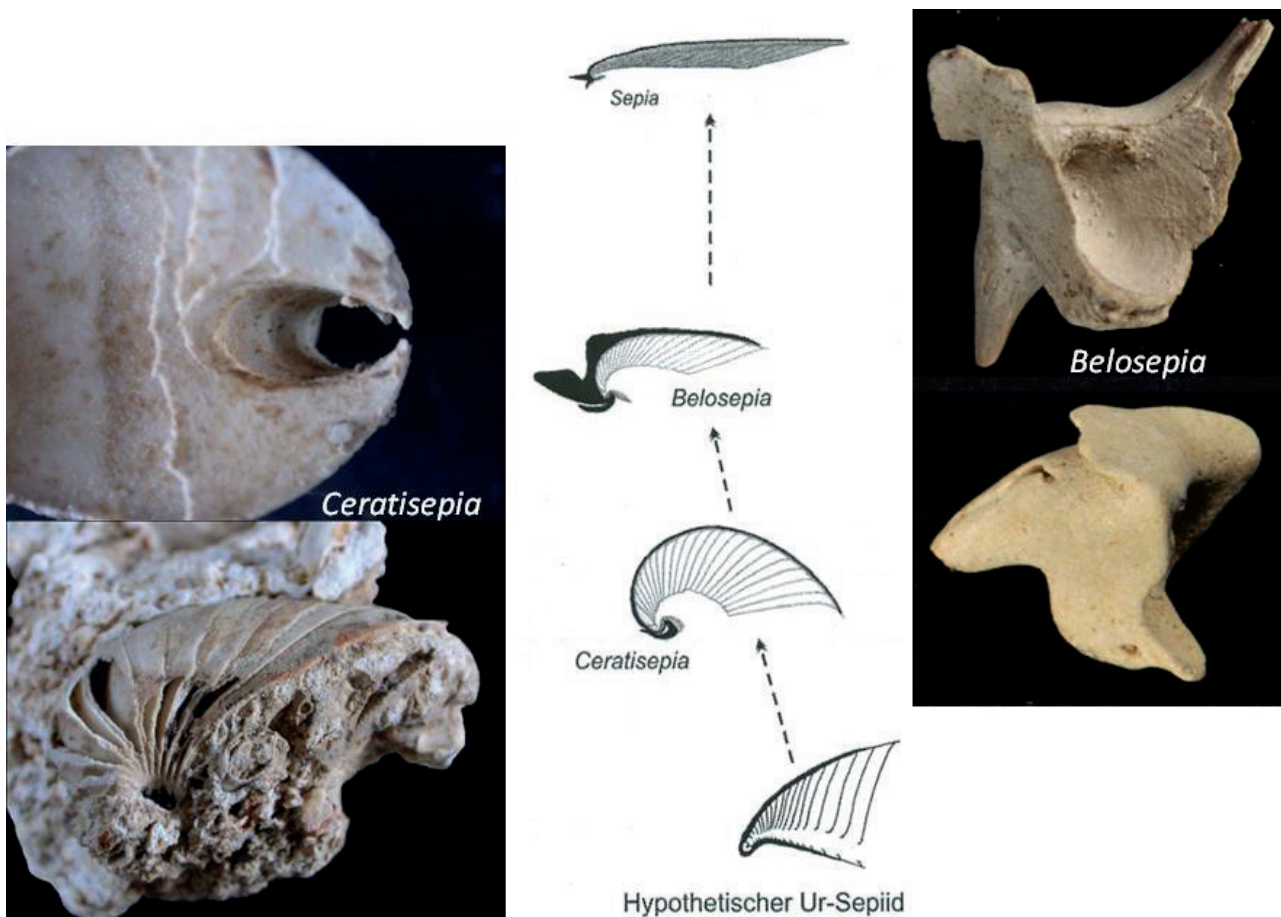


Abb. 414: Ableitung der Sepiiden aus einem hypothetischen kretazischen Vorfahren (aus Fuchs, 2006). Links *Ceratisepia elongata* Meyer 1989 aus dem Danium von Vigny, Val d’Oise, Frankreich im Stadium des sich gerade öffnenden Siphos (Mat. Naturhistorisches Museum Paris, Fotos D. Fuchs. Rechts: *Belosepia blainvillei* (Deshayes), aus dem Eozän von La Guepelle bei Survilles/Frankreich (oben) bzw. Balem bei Gant/Belgien (unten), SHK MC-105a, MC-62.

Entsprechend werden die nur wenige  $\mu\text{m}$  dünnen Septen, die aus einer prismatischen Aragonit-Lage bestehen, von der flächig aufliegenden siphonalen Pfeiler-Zone bedeckt (Abb. 415). Die einzelnen Kammern, bei erwachsenen Tieren mehr als 100 an der Zahl, werden durch ein dichtes Netzwerk von organischen Pfeilern (senkrecht zur Kammerscheidewand) und Phragmen (parallel zur Kammerscheidewand) unterteilt. Infolge der hohen inneren Oberfläche des Kammerapparates und dem großflächigen Siphonalfeld ist der hydrostatische Apparat extrem leistungsfähig und versetzt die Sepien in die Lage, sehr schnell Kammerflüssigkeit zu mobilisieren und ihr Gleichgewicht zu regulieren (Denton & Gilpin-Brown 1961a,b, Denton 1974).

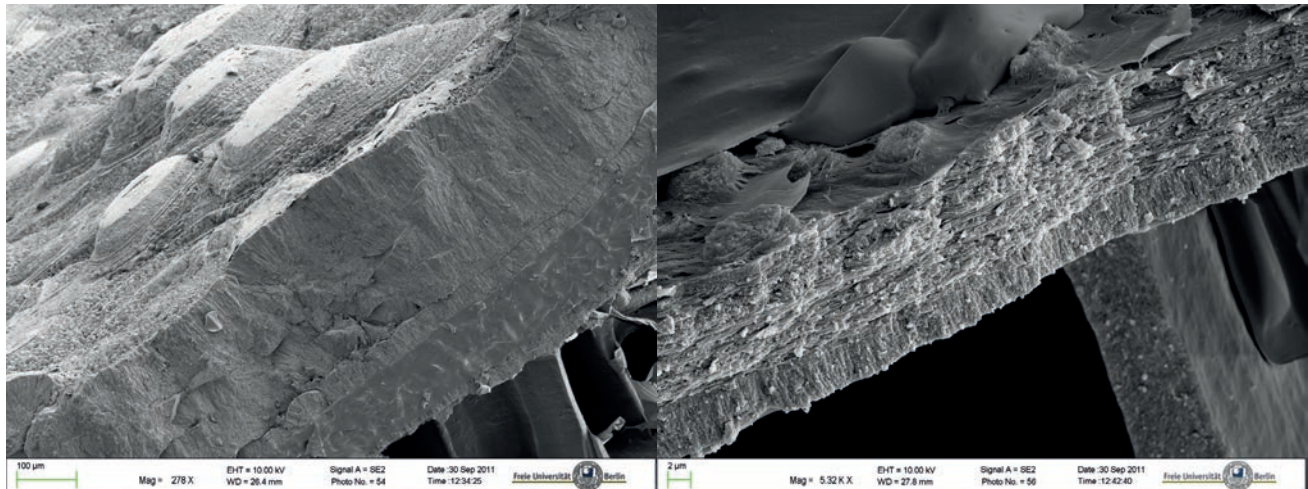


Abb. 415: REM-Aufnahmen der Feinstrukturen des Schulp (Längsbruch) von *Sepia officinalis* aus dem Mittelmeer. Links: Der dorsale Schild zeigt von außen nach innen die doppellagige sphärolithische bis pseudoprismatische Aragonit-Auflage (ca. 400  $\mu\text{m}$ ), darunter eine etwa 100  $\mu\text{m}$  dicke Conchin-Lage (Periostrakum), darunter die dünne prismatische Conothek-Wand, an der ein Septum anlagert. Rechts: Die Septalwand besteht aus einer 2-3  $\mu\text{m}$  dicken prismatischen Aragonitlage, die von der ca. 5  $\mu\text{m}$  dicken, porösen siphonalen Pfeilerlage flächig bedeckt wird.

Anomale Innengehäuse von Sepiiden sind bisher nur bei rezenten Vertretern bekannt und auch da nur selten beschrieben worden (Ruggiero 1980, Wiedmann & Boletzky 1982, Battiato 1983, Boletzki & Overrath 1989, Bello & Paparella 2002). Sie beziehen sich vorrangig auf zwei Ursachen:

1. Traumatische Verletzungen, die in der Regel durch Feindattacken, einschließlich des unter Wasser jagenden Menschen verursacht werden. Bello & Paparella (2002, 2003) haben bei *Sepia orbignyana* an 22 von 115 Wildfängen von der südwestlichen Adria (Wassertiefen 120-170 m, Fangzeit April-Juni 1991) Wachstumsanomalien des Schulp gefunden (= Verletzungsrate von ca. 19 %), die überwiegend durch Fischbisse ausgelöst waren. Dabei scheinen zum einen die Weibchen mit einer Verletzungsrate von 23% gegenüber den Männchen mit 13 %, zum anderen juvenile Stadien (zwischen 35. und 65. Kammer) gegenüber adulten häufiger attackiert zu werden.
2. Stoffwechselstörungen durch Umweltfaktoren.

### Wachstumsstörungen als Folge traumatischer Ereignisse

Überlebt eine juvenile *Sepia* traumatische Attacken, bei denen das schalenbildende Epithel des Schalensacks in Mitleidenschaft gezogen wurde, kommt es oft zur Bildung von Narben bzw. Gewebewucherungen. Sie lösen beim posttraumatischen Größenwachstum massive Missbildungen des Schulp, sowohl des Dorsalschildes als auch des Phragmokons aus. Durch den ventro-dorsalen Quetschvorgang eines Bisses wird häufig der Dorsalschild zerbrochen, zum Teil auch der darunter liegende Phragmokon mehr oder weniger stark in Form von punktuellen Biss-Marken (Abb. 418-420) bis hin zur flächigen Zerstückelung einzelner Areale in Mitleidenschaft gezogen (Abb. 420 links). Die Brüche des Dorsalschildes werden durch Auflagerung von organischem Kitt notdürftig verschlossen (Abb. 416, links), der gelegentlich auch unregelmäßige kalkige Wucherungen enthalten kann (Abb. 416 rechts).



Abb. 416: Bei *Sepia* erfolgen Reparaturen von Verletzungen des Dorsalschildes zunächst durch Auflage von organischem Kitt (links: Victoria, Australien SHK PC-14), der durch unregelmäßige, sphärolithische Aragonit-Aggregate verstärkt werden kann (rechts, Banyules-sur-Mer, don. S. v. Boletzky, Länge 15,5 cm, SHK PC-31).



Abb. 417: 66 mm langer Schulp einer *Sepia officinalis* aus einer Aquariumshälterung in Banyules (S. v. Boletzky). Als Folge einer frühen Verletzung von Schale und Mantelsack (bei einer Schulpgröße von ca. 6 mm) bleibt einerseits die Bildung des Dorsalschildes in Form einer scheitelartigen Narbenlinie gestört, andererseits erfolgt eine Richtungsänderung des Phragmokons. SHK PC-62.

Durch kräftige, z.T. tumorartige Narbenbildungen des Mantelepithels können als Folge einer vorausgegangenen Verletzung im posttraumatisch gebildeten Phragmokon tiefe ventrale Furchen und Dellenauftreten. Während der Regenerationsphase stellt sich meist eine deutliche Wachstumsverzögerung ein, in welcher der Zuwachs der Mantellänge im Verhältnis zur Bildung neuer Kammern deutlich verringert wird (pers. comm. G. Bello). Implosion oder Beschädigungen des Phragmokons, dessen Kammerdruck normalerweise weniger als 1 Atmosphärendruck beträgt, führen zu vorübergehenden Funktionsstörungen, da die Gasfüllung im „offenen System“ komprimiert wird und keine Ausdehnung zulässt. Es resultiert ein negatives Gleichgewicht, das aber offensichtlich für die bodenlebenden Sepien tolerierbar ist (Boletzky & Overath 1989).



Abb. 418: Durch Biss-Verletzungen hervorgerufene, verheilte Frakturen von Dorsalschild und Phragmokon bei *Sepia novaehollandiae* Hoyle. Von der S-Küste Victorias/Australien (leg. D. Thies 1997, don. R. Fischer, Hannover). Links: SHK PC-10, 18,5 cm, rechts: SHK PC-11, 19 cm.



Abb. 419: Infolge von Verletzungen, die am Dorsalschild als Bruchkanten deutlich erkennbar sind, können durch Narbenbildungen des Mantelgewebes Vertiefungen im posttraumatisch gebildeten Phragmokon auftreten. Links: *Sepia officinalis* Linné von Banyules/Mittelmeer (leg. S. v. Boletzky), SHK PC-15, Länge 11,5 cm. Rechts: *Sepia plangon* Gray. Von der S-Küste von Victoria/Australien (leg. D. Thies 1997), SHK PC-12, Länge 15 cm.



Abb. 420: Regenerierte Verletzungen von Dorsalschild und Phragmokon bei *Sepia* sp. von der S-Küste von Victoria/Australien (leg. D. Thies 1997, don. R. Fischer, Hannover). Links: Durch eine ventro-dorsale Quetschung (Biss) hervorgerufene, durch das Tier mit organischem Kitt notdürftig reparierte Fraktur von Dorsalschild und älterem Phragmokon-Abschnitt. Länge 18 cm, SHK PC-13. Rechts: Der 19 cm lange Schulp zeigt dorsal drei Verletzungsereignisse, dessen letztes den vorderen Phragmokon in Mitleidenschaft gezogen hat. In der Ventralansicht werden die Traumata durch den Einbau dunkler Kammern markiert. SHK PC-14.



Abb. 421: 10 cm großer Schulp von *Sepia officinalis* Linné aus dem Mittelmeer (leg. S. v. Boletzky) mit asymmetrischem Wachstum nach einer Verletzung des Schulps und des Schalensacks in Ventral- und Dorsalansicht. Rechts: Das Detailfoto des Rostrums (Ventralansicht) zeigt seinen Neuansatz, der entgegen der abgelenkten Wachstumsrichtung des apikalen Schulps gerichtet ist. SHK PC-25.

Die Abbildungen 421 und 423 geben zwei extreme Fälle posttraumatischer Deformation des Innenskeletts wieder. Im ersten Fall (Abb. 421) wurde die juvenile *Sepia* (Schulplänge 57 mm) linksseitig verletzt. Als anomale Folgen treten beim Weiterbau des Schulp folgende Phänomene auf:

- Verlangsamtes Wachstum (vergl. auch Bello & Paparella 2003), das sich auch in einer vorübergehenden Drängung der Kammern widerspiegelt, welche einen hohen Anteil an Organika einbauen.
- In Verlängerung der ursprünglichen Verletzung entsteht infolge einer Gewebevernarbung eine tiefe Furche im Phragmokon. Dieser „Scheitelung“ der Kammern entspricht im Querbruch eine typisch knickartige Faltenbildung der Kammern (vergl. Abb. 422), wie sie auch von Wiedmann & Boletzky (1982: Abb. 2F) beschrieben wurde.



Abb. 422: Das REM-Foto quer durch eine verheilte Verletzung des Dorsalschildes von *Sepia officinalis* aus dem Mittelmeer (leg. S. v. Boletzky) zeigt, dass im Zuge der Regeneration der Bruch der beiden darunter liegenden Kammern -zunehmend abgeschwächt- als Knick auch bei der Anlage der nachfolgenden Kammern sichtbar bleibt. Bildhöhe 3,5 mm. SHK PC-19.

- Der Schulp wächst durch Einbiegen der Längsachse zur Verletzungsseite hin asymmetrisch. Ein analoges Rostrum, jedoch mit linksseitiger Verletzung, beschreiben Boletzky & Overrath (1989). Quasi zur Gegensteuerung wird das Rostrum nach rechts oben abgelenkt (Abb. 421 rechts), so dass insgesamt eine S-förmige Deformation des Schulpes resultiert.
- Das Dorsalschild, dessen Kontur zur Verletzungszeit durch einen stufenartigen Absatz nachgezeichnet wird, zeigt im Regenerationsbereich der ursprünglichen Verletzung ausgeprägte radiale Streifen. Sie repräsentieren eine unvollständige Mineralisierung in Form von fiederartigen Leisten, deren Zwischenräume nicht vollständig mit Aragonit gefüllt wurden.

Das zweite Exemplar (Abb. 423) erinnert an zwei Schulp von *Sepia officinalis*, die Ruggiero (1980) und Battiato (1983) in jeweils kurzen Notizen als Missbildung abbilden und beschreiben. In beiden dieser beschriebenen Fälle kommt es im Verlauf des Wachstums nach einer Mantelverletzung zu einer temporären bzw. dauerhaften Richtungsänderung des Schulp in dorsaler Richtung um bis zu 75°. Der hier abgebildete, 15 cm lange, nicht ganz vollständige Schulp von *Sepia officinalis* stammt von Banyules/ Mittelmeer und wurde in dankenswerter Weise von S. v. Boletzky zur Verfügung gestellt. 6 dunkle Septen bei einer Phragmokonlänge zwischen 6 und 7 cm markieren das mutmaßliche traumatische Ereignis, infolge dessen ein Wachstumsstau einsetzte, der eine tiefe Querfurche im Phragmokon entstehen ließ und ein dorsales Auslenken des gesamten Schulp verursachte. Vorstellungen über die mögliche Entstehung der Richtungsänderung in der Phragmokon-Anlage können möglicherweise aus einem experimentellen Beispiel gewonnen werden, das Wiedmann & Boletzky (1982: Abb. 2A, B) beschreiben. Aufgrund einer ökologischen Krise im Aquarium unterlag die *Sepia* einem Wachstumsstopp, wodurch sie in 7 Monaten lediglich 1 cm Mantellänge zugelegt hatte. Der in dieser Zeit einer extrem verlangsamten Größenzunahme erfolgte Einbau von dicht gedrängten Septen führte, da diese nicht entsprechend verkürzt werden konnten, zu einer ventralen „Überwölbung“ des Phragmokons. In ähnlicher Weise kann wohl auch die traumatisch bedingte Wachstumsverzögerung in unserem Beispiel zu einer temporären, dorsal gerichteten „Überwölbung“ geführt haben, die als dorsale Aufwölbung auch vom Dorsalschild nachgezeichnet wird.



Abb. 423: Die Wachstumsstörung nach einem Manteltrauma bei *Sepia officinalis* L. aus dem Mittelmeer (leg. S. v. Boletzky) hat eine temporäre Richtungsänderung der Kammeranlage ausgelöst, welche bei dem Schulp dorsal eine buckelartige, sich knapp 2 cm über das normale Niveau erhebende Ausbuchtung verursacht hat. Länge des unvollständigen Schulps 15 cm. SHK PC-18

### Umweltbedingte Wachstumsstörungen

#### Dunkle Wachstumszonen durch erhöhten Conchin-Einbau

Wachstumsverzögerungen der Tiere, die teils durch größere Verletzungen, teils durch ungünstige Umweltparameter (Nahrung, Temperatur, Chemismus) ausgelöst werden können, führen meist zu einem gestörten Kammerbau, der nicht nur eine auffällige Drängung der Septen, sondern auch einen verstärkten Einbau von Concholin zur Folge hat. Entsprechend gestörte Phragmokon-Abschnitte erscheinen deshalb in der Ventralansicht als dunkle Bänder (Boletzky & Overath 1989). Das Phänomen findet seine Analogie beim modernen *Nautilus*, dessen veränderte Umweltbedingungen im Aquarium zu einer Verengung der Anwachslineien führt und von erhöhtem Einbau von Concholin begleitet wird.

#### Phragmokon-Furchen durch tumorartige Gewebewucherungen

Lineare Einfurchungen im Phragmokon der Sepiiden haben wir als Folge von Verletzungen kennengelernt (Abb. 417). Vernarbungen des Mantelgewebes können beim posttraumatischen Weiterbau des Schulpes in Verlängerung der ursprünglichen Verletzungsstelle zu tiefen Furchen führen. Ähnliche Phänomene werden auch durch tumorartige Wucherungen an Rande des Mantelsacks ausgelöst, denen keine Verletzung des Mantels vorausgeht (pers. Mitteilung von S. v. Boletzky). Die Abb. 426 gibt einen Wildfang vor Banyules-sur-Mer/Frankreich wieder, dessen dorsaler Schild durch einen treppenartigen Absatz eines juvenilen Stadiums (Schulplänge 63 mm) auf einen temporären Wachstumsstau ohne erkennbare Verletzung des Schulpes hinweist. Im Phragmokon entspricht der Störung die Bildung einer dunklen Kammer. Nach dem Ereignis wird der Weiterbau durch eine Wucherung des Mantelgewebes eine tiefe Längsfurche im Phragmokon angelegt.

Aufzuchtexperimente mit *Sepia officinalis*, die K. Warnke 2002 in Berlin bei Wassertemperaturen von 15°C durchgeführt hat, haben -ähnlich vielen Wildfängen- einen großen Anteil von Schulpes mit multiplen Längsfurchen im Phragmokon erbracht (Abb. 425). Die tumorartigen Wucherungen des Mantels haben stellenweise auch zu unkontrollierten Kalkabscheidungen in Form körniger bis traubenartiger Auflagerungen im Bereich der Furchen geführt.

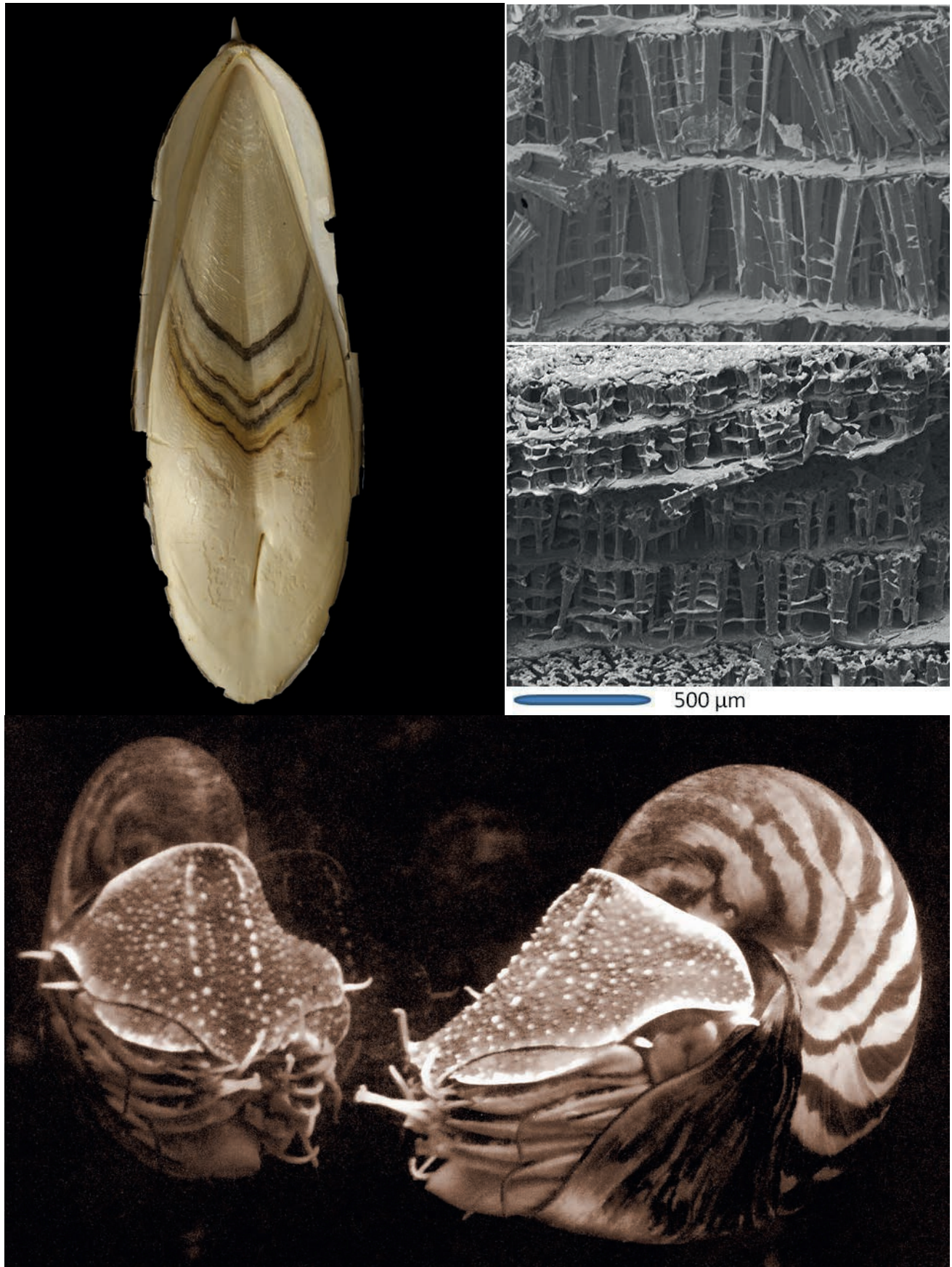


Abb. 424: Traumatische oder milieubedingte Wachstumsverzögerungen äußern sich bei Sepien in engständigen, Conchin-reichen und dadurch dunkel gefärbten Kammer-Abschnitten. Oben Links: Ventralansicht von *Sepia plangon* Gray mit vier zeitlich unabhängigen Wachstumsstörungen, von denen nur eine durch eine entsprechende Verletzung des Dorsalschildes als traumatisch ausgelöst erkennbar ist. S-Küste von Victoria/Australien (leg. D. Thies 1997), Länge 15 cm, SHK PC-12. Oben rechts: REM-Aufnahmen einer normalen Kammerung bei *Sepia officinalis* (oben) im Vergleich zu einer englamellaren, dunklen Zone im gleichen Maßstab (unten). Unten: Gehäuse ektocochliater Vertreter, zeigen analoge Drängungen Concholin-reicher Anwachslien beim Gehäusebau: *Nautilus pompilius* Linné mit milieubedingter Störung im Schalenbau, der sich in der Frontscheibe des Aquariums Stralsund spiegelt, Aufnahme im September 2011.



Abb. 425: Durch tumorartige Wucherungen des Mantelgewebes kam es bei Hälterungsversuchen (K. Warnke 2002) von *Sepia officinalis* zu Störungen im Bau des Phragmokons. Längsfurchen und traubige Kalkkonkretionen (Detail-Aufnahme des kleineren Schulp, rechts) werden auf tumorartige Wucherungen des Mantelgewebes zurückgeführt. Länge der Schulp 66 und 60 mm. SHK PC-30 und PC-29.



Abb. 426: 12,5 cm langer Schulp von *Sepia officinalis* aus dem Mittelmeer (Banyules-sur-Mer, leg. S. v. Boletzky). In Dorsalansicht (links) markiert die stufenartige Anwachslinie ohne erkennbare Verletzung ein Störereignis, das im Phragmokon (Ventralansicht, rechts) durch den Einbau einer dunklen Kammer sichtbar wird, und anschließend die Bildung einer tiefen Längsfurche auslöst. Sie wird durch Gewebewucherungen bedingt. SHK, PC-17.

### Längsrisse durch den Schulp

Ausschließlich bei Sepien aus Aquarienhälterung sind Längsrisse durch den gesamten Schulp bekannt geworden, welche die Tiere eine Zeit lang überlebt haben (Abb. 427). Unter den Bedingungen eines geschlossenen künstlichen Meerwassersystems, dessen Zusammensetzung offensichtlich nicht exakt dem natürlichen Chemismus entsprach, konnten die Schulp den hohen Zugspannungen, die auch bei isolierten, austrocknenden Schulp von wild lebenden Sepien zu Längsrissen führen können, nicht standhalten (Boletzky & Overath 1989). Die Tatsache, dass alle Tiere dieser Aquarien-Population extreme Mineralisationsprobleme beim Bau des frühen Phragmokons (bis mindestens Septum 50) durch den hohen Anteil an dunklem organischen Material dokumentieren, mag ein Hinweis darauf sein, dass die Stabilität des Schulp durch die zu geringe Verkalkung nicht mehr ausreichend war. Die durch den Längsriss mehr oder weniger weit auseinander klaffenden Schulpteile wurden von den Tieren mit organischem Material (vermutlich Conchin) zu kitten versucht (Abb. 428).



Abb. 427: Zwei Schulp von *Sepia officinalis* Linné aus einer Aquarienhälterung in Banyules-sur-Mer (1985, Material S. v. Boletzky & H. Overath) jeweils in Dorsal- (links) und Ventralansicht (rechts), die durch fehlerhafte Zusammensetzung des künstlichen Meerwassers der Länge nach aufgerissen und notdürftig mit organischen Polymeren gekittet wurden. Die dunkel gefärbten, Conchin-reichen Septen, die in der Ventralansicht erkennbar sind, weisen auf vorausgegangene, anhaltende Störungen im Gehäusebau hin. Länge der Schulp: 83 bzw. 68 mm (SHK PC-47, -48).

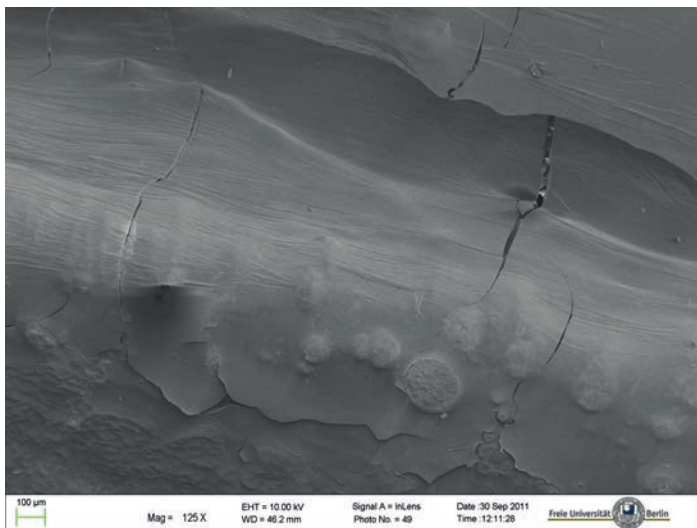


Abb. 428: REM-Aufnahme des dorsal aufgetragenen, organischen Kitts auf einem Schulp-Längsriss bei *Sepia officinalis* aus dem, 1985-er Hälterungsversuch von Boletzky & Overath. SHK PC-44.

Wurde bei exzentrischer Lage der Längsrisse ein kleineres Fragment des Schulps ganz abgesprengt, konnte die Abrisskante mit organischem Kitt notdürftig verschlossen werden (Abb. 429).



Abb. 429: Zwei *Sepia officinalis* Linné aus einer Aquarienhälterung in Banyules (1985, Material S. v. Boletzky & H. Overath). Nach dem völligen Abtrennen kleinerer Schulpanteile im Zuge des Aufreißens wird der offene Phragmokon mit organischem Kleber abgedichtet. Länge der Schulppe 73 bzw. 55 mm, SHK PC-49, 50).

### ANOMALIEN BEI SPIRULIDA



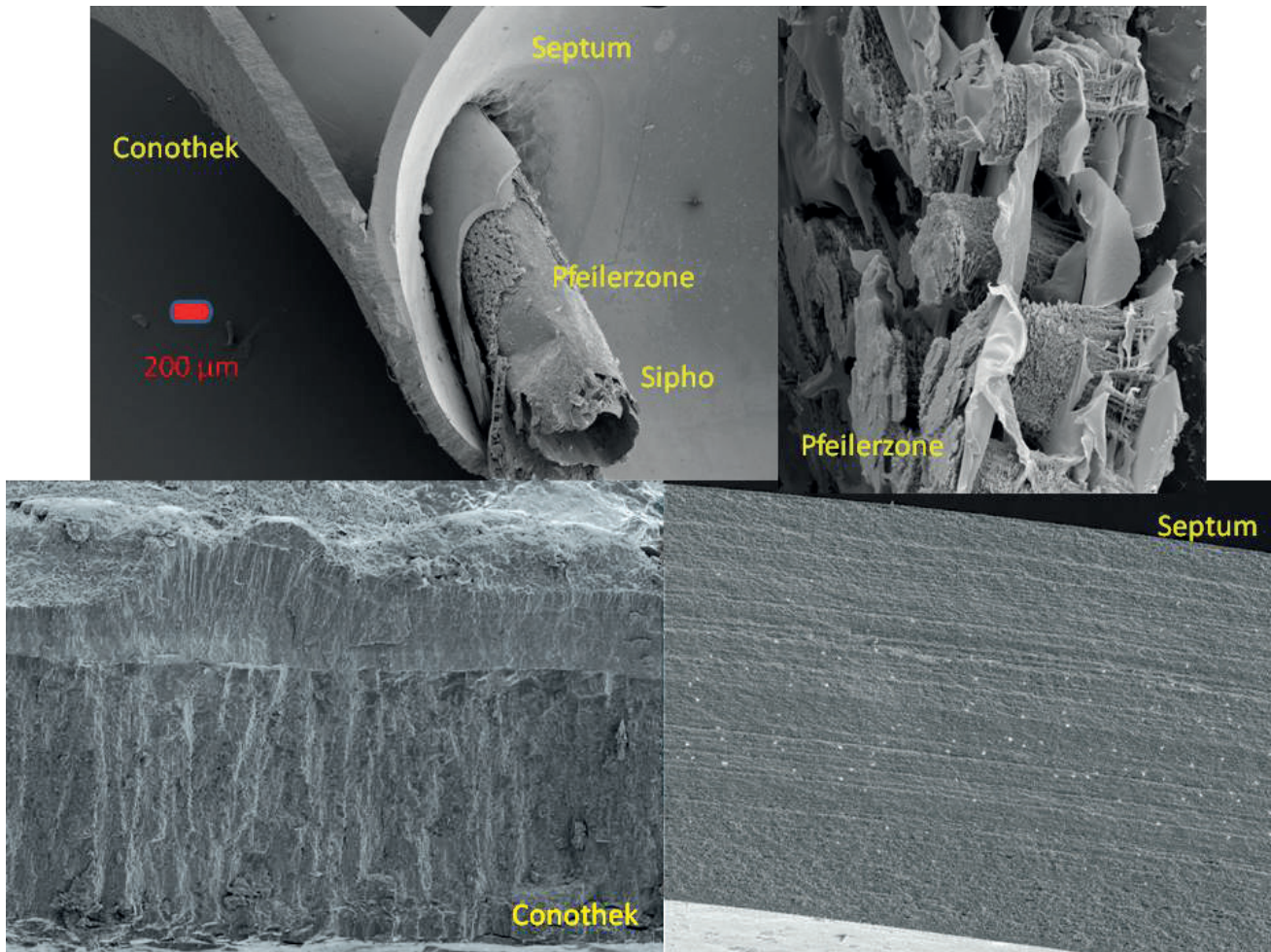
Abb. 430: *Spirula spirula* (Linné) von den Kanarischen Inseln: Links zwei Lebendfänge (Foto K. Warnke). Mitte: Isolierte Innengehäuse. Rechts: Die CT-Aufnahme (Foto: Tiermedizin FU Berlin) zeigt die Lage des Gehäuses im Körper.

Die stammesgeschichtliche Herkunft der Spiruliden ist derzeit noch umstritten. Während Doguzhaeva (1996) und Doguzhaeva et al. (1999) aufgrund schalenstruktureller Vergleiche bereits die jungpaläozoische *Shimanskya* als frühen Spiruliden betrachten, verdichten sich in jüngerer Zeit aufgrund von Studien der Embryonalgehäuse (Fuchs et al. 2012b) bzw. von molekularen Daten (Warnke et al. 2010) die Hinweise,

dass die ersten Spiruliden mit noch gestreckten Phragmokonen erst in der Oberkreide auftreten (Abb. 431). Ihre stammesgeschichtliche Wurzel ist jedoch noch unklar. Die endogastrische Einrollung des Gehäuses ist eine Apomorphie der modernen Vertreter. Der abgesetzte kugelige Protoconch, in dem der Siphon in Form eines ausgeprägten Caecums einmündet und mit einem Prosiphon angeheftet ist, erinnert an den Ammoniten-Protoconch. Jedoch scheint diese Ähnlichkeit aufgrund ultrastruktureller Unterschiede im frühontogenetischen Gehäusebau (kontinuierliche Fortsetzung der Protoconchwand beim Weiterbau der Folgekammern gegenüber eines Anflanschen der 2. Kammer an den Protoconch bei den Ammonoidea) eher eine adaptive Konvergenz zu sein, so dass die Vorstellung einer möglichen Schwestergruppenbeziehung (vergl. Jeletzky 1966, Engeser 1990, Haas 1997, Bandel & Stinnesbeck 2006, Warnke & Keupp 2005, Fuchs 2006) wohl aufgegeben werden muss (Hewitt & Jagt 1999, Fuchs et al. 2012b). Die Außenschale des Spiruliden-Phragmokons ist gegenüber der plesiomorphen Struktur ektocochliater Formen deutlich verändert und besteht nur noch aus zwei dünnen prismatischen Lagen, die von Doguzhaeva et al. (1999) mit der äußeren und inneren Schalenplatte sensu Appellöf (1893) homologisiert werden. Zwischen beiden Schalenschichten liegt das bestenfalls rudimentär verkalkte organische Verbindungsgewebe (Chun 1888/89, Doguzhaeva 2000). Bei den Septen tritt zwischen den prismatischen Lagen noch Perlmutter auf (Mutvei 1963). Das Perlmutter der Septen ist jedoch modifiziert und weist eine charakteristische tabuläre Struktur aus großen Aragonitplättchen auf, die auch bei Vertretern der Belemnoidea bekannt ist (Fuchs & Tanabe 2010).



Abb. 431: Zwei gestreckte Phragmokone des fossilen Spiruliden *Cyrtobelus hornbeyense* Fuchs et al. 2012b aus dem Maastrichtium von Vancouver Island, W-Canada. Bildbreite 3cm. SHK MC-112.



432: Schalenstrukturen der rezenten *Spirula spirula*: Oben: Aufgebrochener Phragmokon mit dorsalem Sipho und Anwachsereich eines Septums. Unten links: Die Conothek, bestehend aus zwei prismatischen Schalenschichten. Unten rechts: das Septum zeigt die typische tabuläre Perlmutterstruktur.

Ähnlich wie bei den Sepiiden, kennen wir pathologische Veränderungen des Innengehäuses nur von rezenten Vertretern. Berichte über traumatische Gehäuse-Anomalien durch missglückte Räuberattacken sind dem Autor bisher nicht bekannt. Der Vollständigkeit halber werden hier ein paar Beispiele pathologischer Veränderungen angeführt, die sich ausnahmslos auf endogene Ursachen zurückführen lassen:

### Störungen in der Frühontogenese

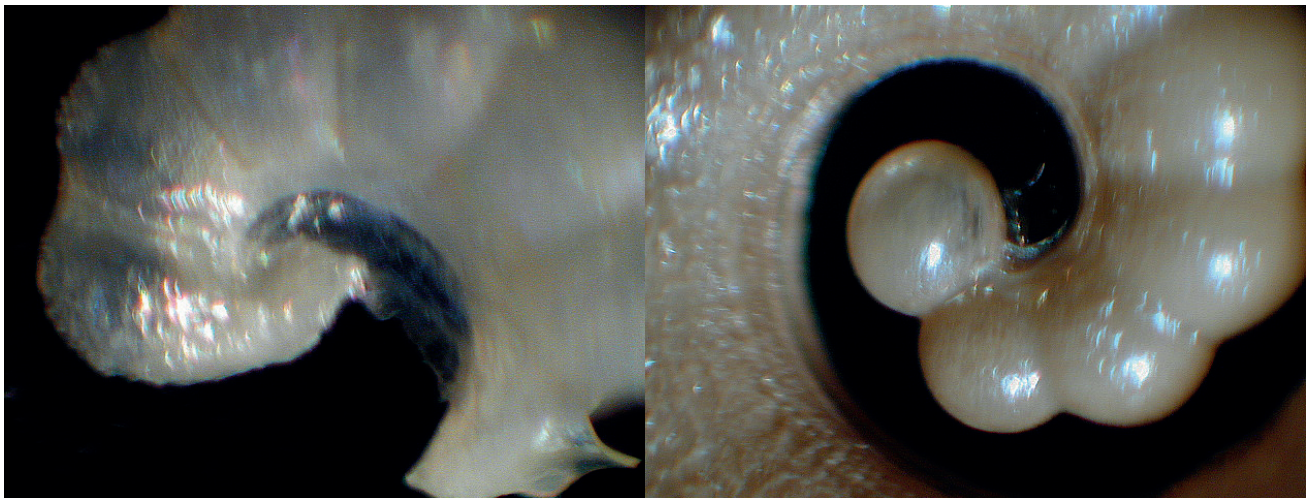


Abb. 433: Anomaler Protoconch bei einer rezenten *Spirula*, die von K. Warnke vor den Kanarischen Inseln gefangen wurde (links, SHK PC-64) im Vergleich zu einem normal entwickelten Exemplar. Lichtmikroskop-Fotos K. Warnke.

Unter Lebendfängen, die Kerstin Warnke im Jahr 2002 vor den Kanarischen Inseln gelungen waren, fand sich ein Exemplar mit anomalem Protoconch (Abb. 433 links). Normalerweise ist der Protoconch kugelig gestaltet und durch eine tiefe Einschnürung vom restlichen Phragmokon optisch abgesetzt (Abb. 433 rechts). Der pathologische Protoconch dagegen ist länglich-mützenförmig und erscheint gegenüber der kaum abgeschnürten zweiten Kammer deutlich abgeknickt. Die zweite Kammer selbst ist wieder normal ausgebildet. Die Tatsache, dass das Individuum mit dem anomalen Protoconch lebensfähig war, stützt die Vermutung, dass die Paralarven von *Spirula* mit einem mehrkammerigen Gehäuse aus dem Ei schlüpfen, da das Individuum mit dem anomalen Protoconch allein kaum überlebensfähig gewesen wäre.

### Spiral-Asymmetrie



Abb. 434: Einzelne *Spirula*-Gehäuse zeigen eine Abweichung von der normalerweise planspiralen Aufrollung.  $\varnothing$  20 bzw. 18 mm, Strandlesefunde von Gran Canaria. SHK PC-8,9.

Abweichungen von der normalerweise planspiraligen Gehäuse-Anlage sind in den verschiedensten *Spirula*-Populationen ein regelmäßig wiederkehrendes Phänomen (Abb. 434). Einzelne Individuen zeigen eine Tendenz zur trochospiralen Anlage. Von 244 Strandfunden der Westküste Gran Canarias zeigten 29 mehr oder weniger ausgeprägte Symmetriopathien (= 11,9 %), von 85 im Juni 2011 durch F. Riedel am Strand von Mozambique aufgesammelten *Spirula*-Gehäusen fanden sich drei mit Symmetrie-Abweichungen (= 3,5 %). Ursache der endogenen Störung ist unbekannt.

**„Kallusbildung“**

Lokale Auflagerungen von sekundärem Aragonit-Material auf dem Innengehäuse führen zu anomal wulstigen Phänomenen. Frau G. Moschner, Frankfurt/Main, sammelte im Januar 2007 nach einem Sturm 46 *Spirula*-Gehäuse in der Playa del San Augustin/Gran Canaria auf, von denen 2 Exemplare (= knapp 5 %) solche Phänomene zeigen. Die kallusartigen Leisten treten bei beiden Exemplaren im Bereich der letzten Kammer auf (Abb. 435). Die sekundären Kalkanlagerungen verstärken offensichtlich die Ansatzstellen des Kopf-Reraktormuskels, die an der Gehäusemündung ansetzen (Bizikov 2008, S.41, Fig.9, S. 44, Fig.12). In Analogie zu ektocochliaten Cephalopoden (Ammonoideen), bei denen eine oft durch Asymmetrien ausgelöste zerrende Belastung einzelner Retraktormuskeln im Anheftungsbereich die Bildung interner Schalenleisten hervorrief (vergl. Abb. 198-202), können möglicherweise auch hier besondere Belastungen des Kopfretraktors für die Anomalie verantwortlich gemacht werden.



Abb. 435: Wulstartige Kalk-Auflagerungen im Mündungsbereich der letzten Kammer von *Spirula spirula* werden als Verstärkungselemente für die Anheftung des mutmaßlich asymmetrisch belasteten Kopf-Reraktormuskels gedeutet. Gran Canaria (leg. G. Moschner, 2007), Ø 18 bzw. 19 mm. SHK PC-6,-7.

### Schalenkonkretionen

Das Gehäuse der Abb. 436 zeigt etwa im Bereich der 15. Kammer eine Schalenkonkretion (= Blister), die eine bräunliche Verfärbung aufweist. Ausgelöst wurde die blasenartige Schalenwucherung durch eine Störung der dünnen organischen Membran zwischen den beiden prismatischen Schalenschichten der Conothek. Sie stellt das verbindende Gewebe dar, das der inneren Schalenlamelle aufliegt und sich in die ventrale Wand des vorderen Schalensacks erstreckt (Chun 1888-1889). Die Gewebestörung war möglicherweise durch einen Parasiten, der sich während der zeitlich verzögerten Bildung von innerer und äußerer Schalenschicht angesiedelt hatte, verursacht. Die Abkapselung des durch den Parasitenbefall veränderten Gewebes durch Auflagerung der Schalenschichten führt zu dem blasenartigen Auswuchs. Er ähnelt den Schalenperlen von Muscheln und Ammoniten (vergl. Abb. 271, 272; Götting 1979, Keupp 1987).



Abb. 436: Gehäuse von *Spirula spirula* L., Küstenfund von Gran Canaria (leg. G. Moschner, 2007) mit einer seitlichen Schalenkonkretion. Ø 18 mm, SHK PC-5.

### Anomale Gewebeansatzstellen

Das Innengehäuse ist jeweils im Zentrum der dorsalen Innenseite der letzten Kammer mit dem Mantelgewebe verwachsen. Die Ansatzstellen hinterlassen auf der Schaleninnenseite eine klar umrissene, stets rechtwinklige Ansatzmarke, die langgezogen (Doguzhaeva 2000b), oder meistens annähernd quadratisch konfiguriert ist (Abb. 437 links). Mit jeder neuen Anlage einer Kammer wird der Gewebeansatz abgelöst und in der neu angelegten Kammer wieder angeheftet. Entsprechende Gewebeansätze, finden sich auch bei Belemnoiden und- in der Regel oval geformt- den Ammonoiten, wo sie im Zentrum des Internlobus auftreten (vergl. z.B. Keupp, 2000b: S.104). Bei einem Strandfund einer *Spirula spirula* von Mozambique (leg. F. Riedel) konnten D. Fuchs & J. Jürgensen einen pathologischen Gewebeansatz nachweisen (Abb. 437 rechts). Die durch eine myoadhäsive Kallusbildung und einen pentagonalen Umriss als anomal gekennzeichnete Gewebeansatzstelle wurde abgelöst und um etwa 20° rotiert und disloziert neu angesetzt.

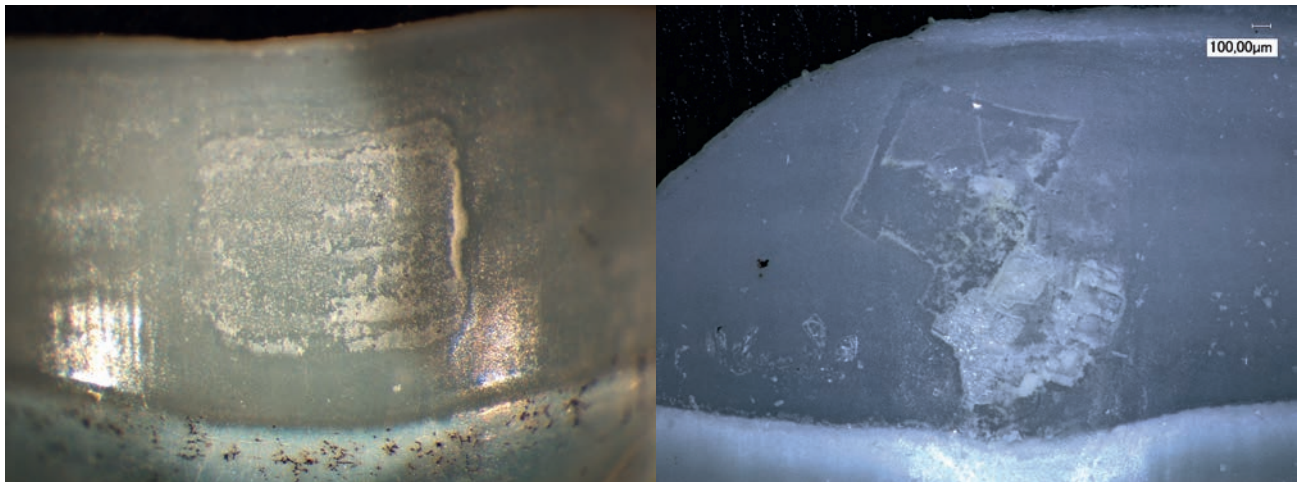


Abb. 437: Die dorsalen Gewebeansatzstellen auf der Innenseite der rezenten *Spirula*-Kammern sind stets rechtwinklig (links). Rechts: zu Lebzeiten abgerissener Gewebeansatz, der zu einem dislozierten und leicht rotierten Neuansatz geführt hat. Küstenfund durch F. Riedel in Mozambique, Fotos D. Fuchs & J. Jürgensen, 2012, SHK PC-65.

**Anomalien bei Brutgehäusen von ARGONAUTA**

Die kahnartigen Papierboote der *Argonauta*-Weibchen, die eine Mantellänge von bis zu 30 cm erreichen können, sind Brutgehäuse, die schon im juvenilen Stadium angelegt und zeitlebens genutzt werden. Die sehr kleinen Männchen sind grundsätzlich unbeschalt. Papierboote sind eine Apomorphie der modernen Argonautiden. Ihr Fossilreport reicht in das Oligozän zurück (Young et al. 1998; vergl. Abb. 438 rechts). Die sehr dünnwandige Brutkammer wird im Gegensatz zu dem echten Gehäuse der Cephalopoden, das zum Grundmuster der Kopffüßer gehört, nicht in einer Mantelfalte gebildet, sondern durch lappenartige Verbreiterungen des ersten Armpaares sekretiert und geformt. Während des Schwimmens und Jagens mit Hilfe des Trichter-Antriebs wird die distale Verbreiterung der Arme netzartig über das gesamte Gehäuse gespannt (Norman & Reid 2000). Das *Argonauta*-Gehäuse unterscheidet sich von den echten Cephalopoden-Gehäusen durch die fehlende Kammerung -hat primär (vgl. Finn & Norman 2010) also keine hydrostatische Funktion- und die kalzitische Schale in sphärolithischer Feinstruktur (vergl. Fukuda et al. 1979; Bandel & Dullo 1985). Die Befestigung des Weichkörpers in der Schale erfolgt ausschließlich durch die Saugnäpfe, daher fehlen auch entsprechende Gewebe-Anheftungsmarken auf der Schaleninnenseite.



Abb. 438: Links: Brutkammer einer rezenten *Argonauta argo* Linné von der marokkanischen Atlantikküste, Ø 6 cm (aus Keupp 2000b). Mitte: Ein fossiler Vertreter *Argonauta* cf. *hians* Lightfoot aus dem Unter-Pliozän von Marecchia/Italien, Ø 9 cm (SHK MC-79).

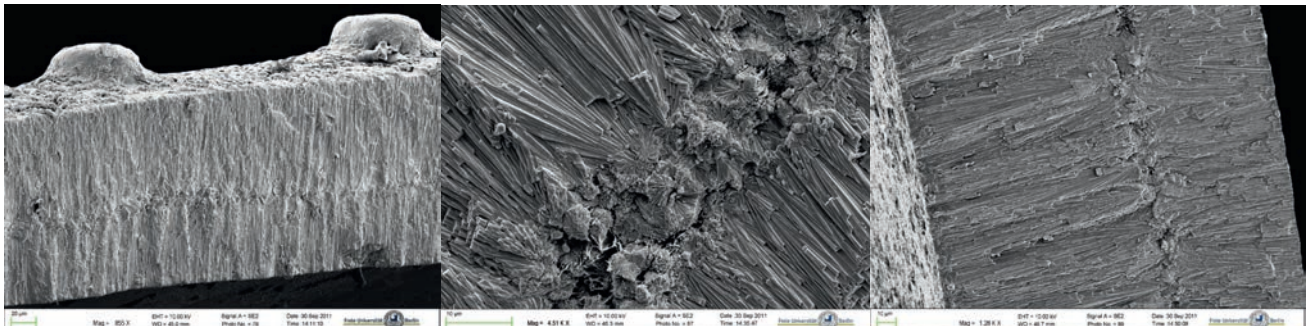


Abb. 439: Die REM-Aufnahmen der Schalenstruktur von *Argonauta argo* (links, Mitte) und *Argonauta hians* Lightfoot (rechts) zeigen deren sphärolithische Struktur, bei der ausgehend von der Mittelzone die dort angelegten Sphärolithe durch subradiales Weiterwachsen das Dickenwachstum der Wand bedingen.

## Traumatische Anomalien

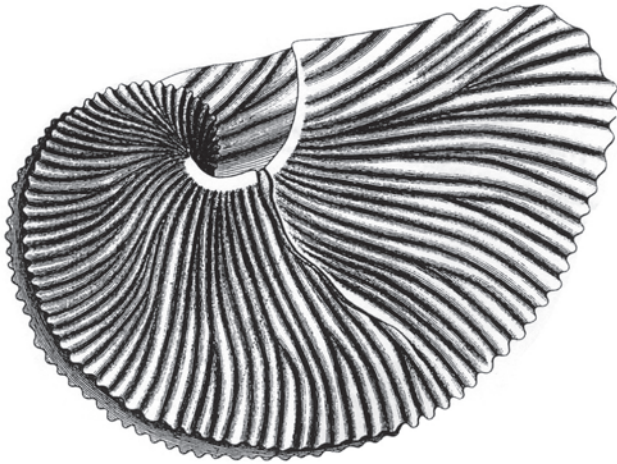


Abb. 440: Reproduktion einer frühen Abbildung eines anomalen Gehäuses von *Argonauta argo* Linné mit regenerierter Schalenlesion aus v. Beneden, 1839: Taf. 6.

Hinweise auf Schalenverletzungen bei *Argonauta* haben eine lange Tradition. So berichtet beispielsweise Rang (1837), dass er im Hafenbecken von Algier beobachtet hat, dass eine *Argonauta* ihr zerbrochenes Gehäuse innerhalb von den 6 Tagen, die das Tier nach dem Trauma überlebt hatte, wieder regeneriert und vollständig geschlossen hatte. Auch v. Beneden (1839) bildet auf seiner Taf. 6 ein Gehäuse von *Argonauta argo* ab, das einen Schalenausbruch seiner gesamten Flanke erfolgreich repariert hat. (Abb. 440). Adams (1848) berichtet von einem interessanten Fall, bei dem eine *Argonauta argo* beim Reparieren eines größeren, halbmondförmigen Schalenverlustes an der Gehäusemündung ein Fragment der ausgebrochenen Schale um ca. 90° verdreht und mit der Innenseite nach außen integriert hat. Ein solcher Reparaturmodus, bei dem vollständig abgelöste Fragmente in die regenerative Schale eingebaut werden, ist eher typisch für Endocochlia und wird bei *Argonauta* durch das flächige, netzartige Überstülpen der verbreiterten Endabschnitte des ersten Armpaares über die gesamte Schale ermöglicht. Der Reparaturmodus der Argonautiden ist somit nicht nur durch den extrapallialen Bildungsmechanismus der Schale selbst, sondern auch durch Anlagerung der Schale von außen nach innen von den überwiegend unterfangenden Regenerationsvorgängen der Nautiloideen- und Ammonoideen-Gehäuse unterschieden.

Das Gehäuse von *Argonauta hians* (Abb. 441) macht den Regenerationsprozess noch einmal deutlich: Die juvenile Schale wurde von der Mündung aus verletzt, indem ein Rest der abgebrochenen Schale etwas eingedrückt und im hinteren Teil geringfügig unter die Bruchkante geschoben wurde. Durch die Fixierung des Tentakel-Netzes konnte das allseitig aus dem ursprünglichen Verband gelöste Schalenfragment -leicht disloziert- wieder an die alte Schale angeschweißt werden. Die Unterschiebung des eingeschweißten Fragments unter die Bruchkante täuscht auf den ersten Blick eine unterfangende Reparatur entsprechend der *forma aegra substructa* Hölder 1973a vor. Die regenerierte Schale ist aber in den schmalen Spalten zwischen dem ausgebrochenen Schalenfragment und der verletzungsbedingten Bruchkante plattig aufgespannt. Eine unterbauende Regeneration von Schalenbrüchen ist bei den Argonautiden kaum möglich, da die schalensekretierenden Lappen der oberen Arme der Schale auflagern.

### Anomalien durch endogene Störungen

Über Ursachen endogen ausgelöster Anomalien im Bau des Brutgehäuses sind dem Autor keine Berichte aus der Literatur bekannt. Ohne kontrollierte Zuchtbedingungen in einem Aquarium wird es auch schwer sein, umweltbedingte und genetische Störungen eindeutig zu determinieren. Hier seien zwei Fälle endogener Anomalien vorgestellt, die einerseits eine Störung in der Skulptur-Ausbildung des Gehäuses zeigt, andererseits eine ontogenetisch bedingte Missbildung der Gehäusegestalt.

Ohne erkennbaren traumatischen Auslöser wird bei dem Brutgehäuse von *Argonauta hians* (Abb. 442) durch die zeitweise weitgehende Unterdrückung der linken Reihe von Marginalknoten eine Symmetropathie hervorgerufen. Von den langgezogenen, alternierend versetzt angeordneten Marginalknoten werden bei vorliegendem Exemplar entlang der linken Marginalkante neun Knoten nahezu vollständig unterdrückt bzw. nur rudimentär angelegt. Dadurch erscheint die linke Marginalkante deutlich gerundet, während die normal entwickelten Knoten entlang der rechten Seite die gewohnte Kantenbildung realisiert.

Das auf Abb. 443 gezeigte Gehäuse von *Argonauta hians*, dessen Bilder freundlicherweise von Dr. Yasunari Shigeta, Tokyo, zur Verfügung gestellt wurden, ist durch einen gestreckten, stumpf-konischen Anfangsteil gekennzeichnet, der außer kräftigen konzentrischen Anwachslineien keine Skulptur zeigt. Die normalerweise von Anbeginn des Schalenbaus spiralförmige Einrollung des Brutgehäuses erfolgt hier erst mit deutlicher ontogenetischer Verzögerung, so dass dem kahnartigen Endabschnitt, der auch die artspezifische Skulptur aufweist, der breit-konische jugendliche Gehäuseabschnitt im annähernd rechten Winkel aufsitzt.

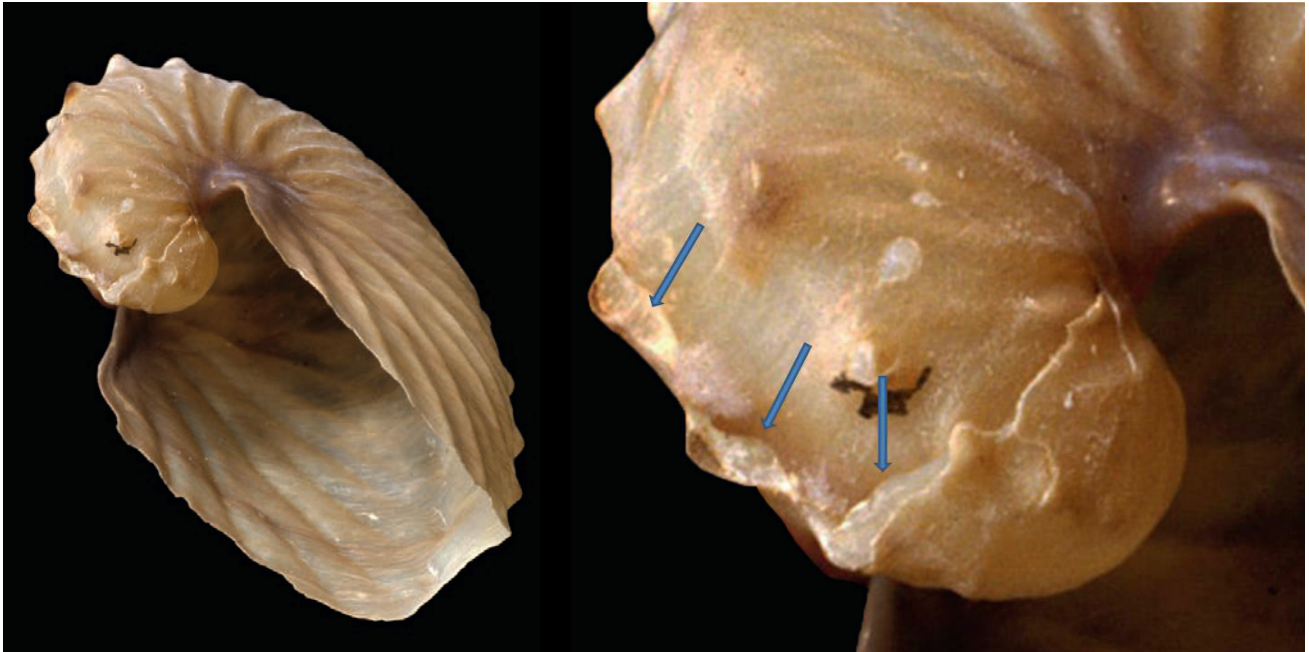


Abb. 441: *Argonauta hians* Lightfoot von den Philippinen, deren juvenile Schale verletzt und anschließend wieder regeneriert wurde: Ein eingedrücktes Fragment ist durch regenerative Neubildung von Schalenmaterial (in der Vergrößerung rechts: Pfeile) an die Bruchkante angeschweißt worden. Ø 5 cm, SHK PC-3.



Abb. 442: *Argonauta hians* Lightfoot von den Philippinen (Ø 55 mm) mit einseitiger Unterdrückung der Marginalknoten (don. R. Hoffmann, SHK PC-4).



Abb. 443: *Argonauta hians* von den Philippinen (Ø 5 cm) mit gestrecktem Anfangsteil des Brutgehäuses in Seiten-, Mündungs- und Ventralansicht. Sammlung Y. Shigeta, Fotos R. Hoffmann.

### Anomale Statolithe



Abb. 444: Fossile Coleoideen-Statolithe aus dem Unter-Jura (Ober-Pliensbachium) von Buttenheim in Oberfranken, links: Unterseite, rechts: Oberseite; Länge jeweils 2,5 mm.

Die paarigen, sehr kleinen, maximal wenige Millimeter großen, aragonitischen Statolithe spielen bei den Coleoideen eine wichtige Rolle bei der raschen Orientierung im Wasser und der Fähigkeit, erfolgreich Beute zu machen (Arkhipkin & Bizikov 2000). Während *Nautilus* noch ein sehr einfaches paariges Sinnesorgan seitlich des Gehirns zur Gleichgewichtsempfindung (Statozysten) hat, dessen Sinneshaare in einer ca. 2 mm großen flüssigkeitsgefüllten ovalen Kapsel von einer großen Zahl winziger, rundlicher bis kreuzförmiger kalkiger Körperchen (Statoconia) stimuliert werden (Buddelmann et al. 1997), haben die Coleoideen deutlich komplexere Statozysten-Systeme für vertikale und schräge Bewegungsdetektion entwickelt. Ähnlich den Otolithen der Fische wird bei ihnen pro Statozyste ein größerer Statolith aus lamellarem Aragonit gebildet. Die Gestalt der Statolithe ist artspezifisch und kann auf unterschiedlichen taxonomischen Niveaus zur Erkennung systematischer und phylogenetischer Beziehungen der Coleoideen genutzt werden (Clarke 1998, 2003). Isolierte Statolithe sind insbesondere seit dem Jura häufig in den mikropaläontologischen Schlämmrückständen toniger Sedimente zu finden (Abb. 444). Anomal veränderte Statolithe sind bei fossilem Material bisher meines Wissens nicht beschrieben worden. Hälterungsexperimente zur Reaktion von *Sepia* im Hinblick auf die aktuell zunehmende Versauerung der Ozeane zeigen jedoch eine deutliche Beeinflussung aller Kalzifikationsprozesse bei *Sepia* unter deutlich erhöhtem CO<sub>2</sub>-Partialdruck. So können Maneja et al. (2011) zeigen, dass die Statolithe bei Embryos und geschlüpften Tieren nach länger anhaltenden CO<sub>2</sub>-Gehalten von 4000<sup>µatm</sup> im Aquarium (der natürliche pCO<sub>2</sub> liegt derzeit bei ca. 700<sup>µatm</sup>) in ihrer Form und Struktur deutlich verändert sind. Die anomale Ausbildung der Statolithe führt bei den betroffenen Tieren zu auffälligen Bewegungsstörungen und infolge dessen zu Misserfolgen beim Ergreifen von Beutetieren.

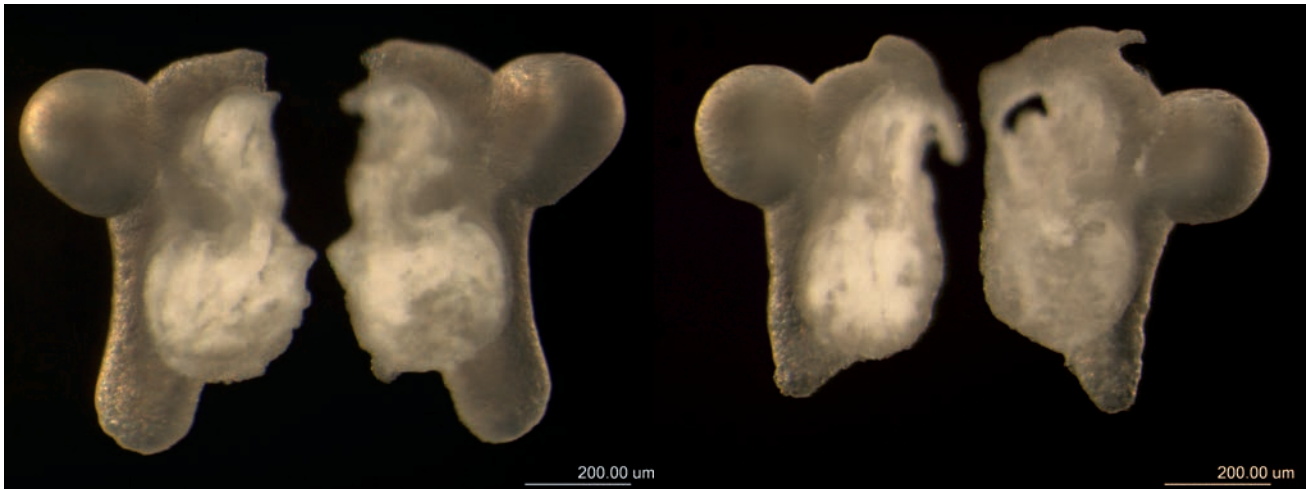


Abb. 445: Statolithe der rezenten *Sepia officinalis* aus einem Hälterungsexperiment von Rommel Maneja, Kiel. Links: Ungestörte Morphologie unter annähernd natürlichen rezenten Säurebedingungen des Ozeanwassers (380 ppm pCO<sub>2</sub>), rechts: Verkümmerte Ausbildung bei stark übersäuertem Wasser (4000 ppm pCO<sub>2</sub>). Fotos mit freundlicher Genehmigung von R. Maneja.

### ANOMALE VAMPYROMORPHA-GLADIEN

In Analogie zu den modernen zehnnarmigen Teuthiden, deren ursprünglich kalkiges Innenskelett auf einen hornigen Gladius reduziert ist, werden in Anlehnung an Naef (1922) die in den verschiedenen Fossilagerstätten des Mesozoikums verbreiteten Gladien mesozoischer Coleoideen oft gerne als „mesozoische Teuthiden“ zusammengefasst. Ähnlichkeiten des Gladius mit der rezenten Tiefseeform *Vampyroteuthis infernalis* Chun, Fossilfunde phylogenetischer, auf den Phragmoteuthiden der Trias aufbauender Entwicklungsreihen und Überlieferungen von Weichkörper-Elementen belegen aber übereinstimmend, dass die so genannten „mesozoischen Teuthiden“ den octopoden Vampyromorphen zuzurechnen sind (Bandel & Leich 1986, Fuchs 2006, 2011). Eine wesentliche Funktion der Gladien liegt in der Längenstabilisierung des Mantelsacks während des Rückstoß-Antriebs.

In Jura und Kreide waren die weltweit in den Schelfmeeren verbreiteten Vertreter der Vampyromorphen in das ozeanische Nahrungsnetz eingebunden und häufig Beute von räuberischen Fischen und vermutlich auch von Reptilien. Erfolge und Misserfolge solcher Räuber-Beute-Interaktionen in der Vergangenheit sind vor allem in verschiedenen Fossilagerstätten überliefert. Die Abb.446 gibt beispielsweise zwei Raubfische aus dem cenomanen Plattenkalk vom Libanon wieder, deren Mageninhalt jeweils einen vollständigen Gladius von *Rachiteuthis* enthält. Die Funde belegen somit, dass die Fische in diesen Fällen ihr Opfer erfolgreich erbeutet und verzehrt hatten.

Nur fragmentarisch eingebettete Plesiotеuthiden mit zum Teil phosphatisiert erhaltenen Weichteilresten aus dem Solnhofener Plattenkalk (Ober-Jura) lassen sich am ehesten als Reste eines Raubzuges größerer Prädatoren deuten, bei dem der Jäger das Tier zwar erlegt und zerbissen, aber nicht vollständig verzehrt hat (Abb. 447). Bei all diesen Fällen ist durch die letale Räuber-Attacke der Gladius in einzelne Stücke zerbrochen.

Selten finden sich aber auch Spuren von missglückten Räuber-Attacken, welche der Tintenfisch mit entsprechenden Verletzungen überlebt hat. Analog zu den subletalen Attacken bei Belemnoiden und Sepien (s.o.) hatten solche Bissverletzungen oft ähnliche Frakturen des Gladius hervorgerufen wie bei den tödlichen Attacken aus dem Solnhofener Plattenkalk (Abb. 447). Sie konnten anschließend wieder in Form leistenartiger Verdickungen quer zur Längsachse regeneriert werden. So bilden Dietl & Schweigert (2001: S. 98) einen *Plesiotеuthis* aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium) ab, dessen schmaler Gladius mehrere Frakturen wieder verheilt hat (Abb. 448). Ähnliche Fälle finden sich auch im Unter-Tithon des Solnhofener Plattenkalks (Abb. 449). Schweigert et al. (2011: Taf. 2) bilden einen Gladius von *Trachyteuthis nusplingensis* Fuchs et al. 2007 ab, dessen gekörntes Mittelfeld durch schräge Längsnarben eine regenerierte Prädatorenattacke dokumentiert.



Abb. 446: Zwei Raubfische aus dem Cenoman-Plattenkalk von Haqil/Libanon, die jeweils einen *Rachiteuthis donavani* (Fuchs) erbeutet hatten. Oben: 22,5 cm langer Raubfisch *Prionolepis cataphractus* (Pictet & Humbert) mit einem vollständigen, 52 mm langen Gladius im Magen. Unten: Unbestimmter elopomorpher Raubfisch (Länge 27 cm) mit einem vollständigen, 7,5 cm langen Gladius (Liegend- und Hangendplatte). Der in diesem Fall ebenfalls noch erhaltene Tintenbeutel belegt, dass der Fisch unmittelbar nach Einnahme seiner letzten Mahlzeit gestorben ist. SHK MC-134 und MC-135.

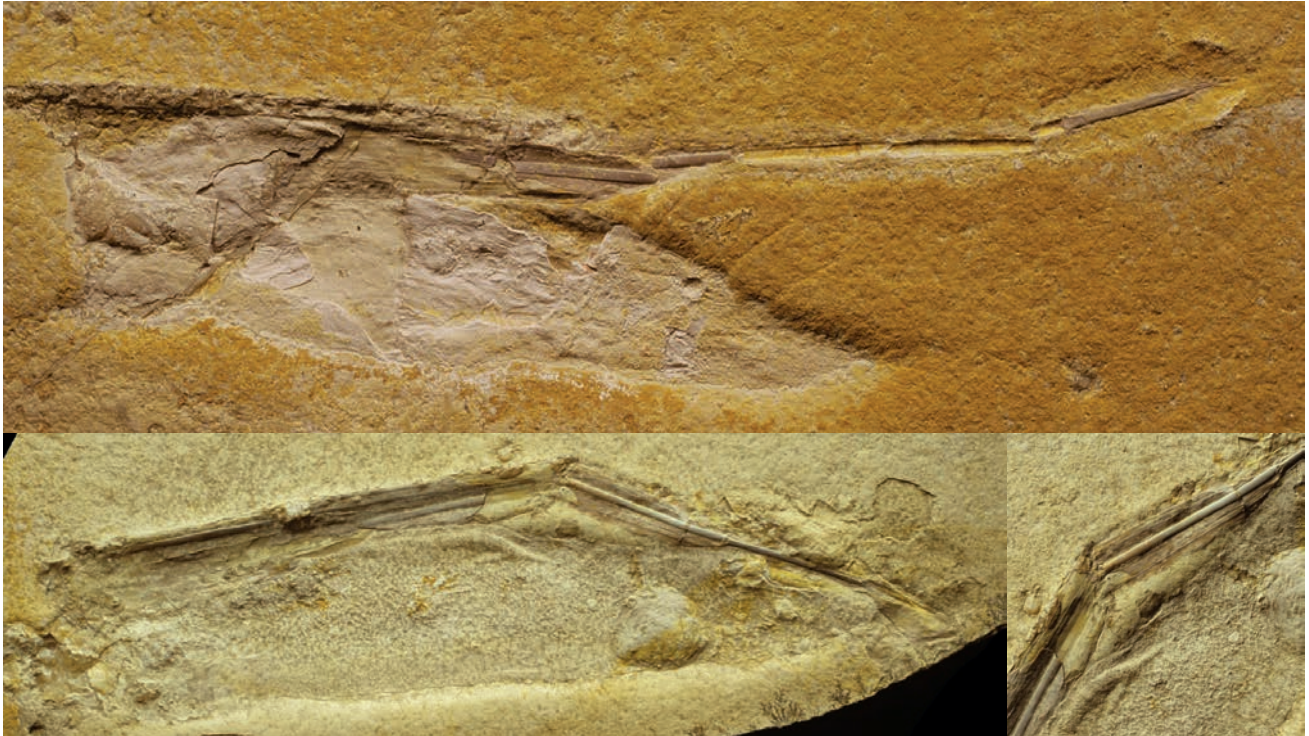


Abb. 447: Zwei Exemplare von *Plesiotheuthis prisca* (Rueppell) mit zerbissenem Gladius und Resten des Weichkörpers, die beide Opfer eines Prädators wurden. Solnhofener Plattenkalk von Eichstätt-Wintershof (Unter-Tithon), oben: SHK MC-31 (Länge 21 cm), unten: SHK MC-27, Länge 20 cm mit Detail des zerbissenen Gladius (rechts).

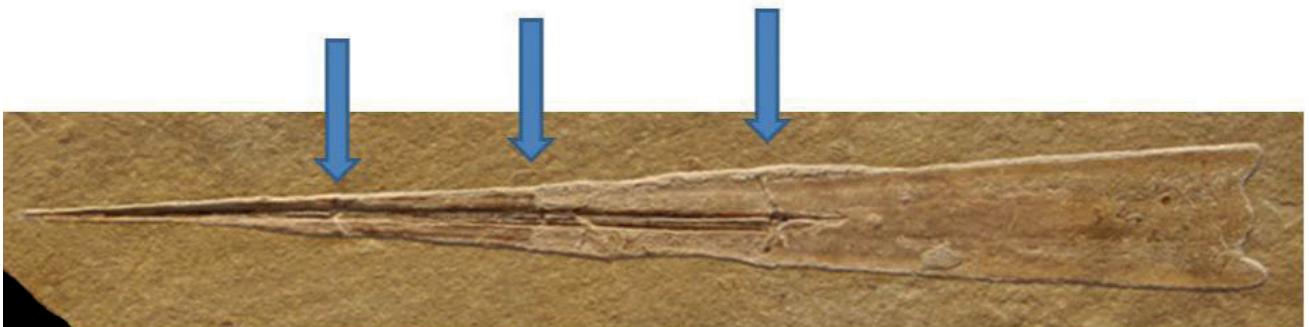


Abb. 448: *Plesiotheuthis prisca* (Rueppell) aus dem Nusplinger Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium) mit drei regenerierten Gladius-Brüchen, Länge 18,5 cm, Smlg. Staatl. Mus. f. Naturkunde Stuttgart, Foto G. Schweigert (aus Dietl & Schweigert 2001)

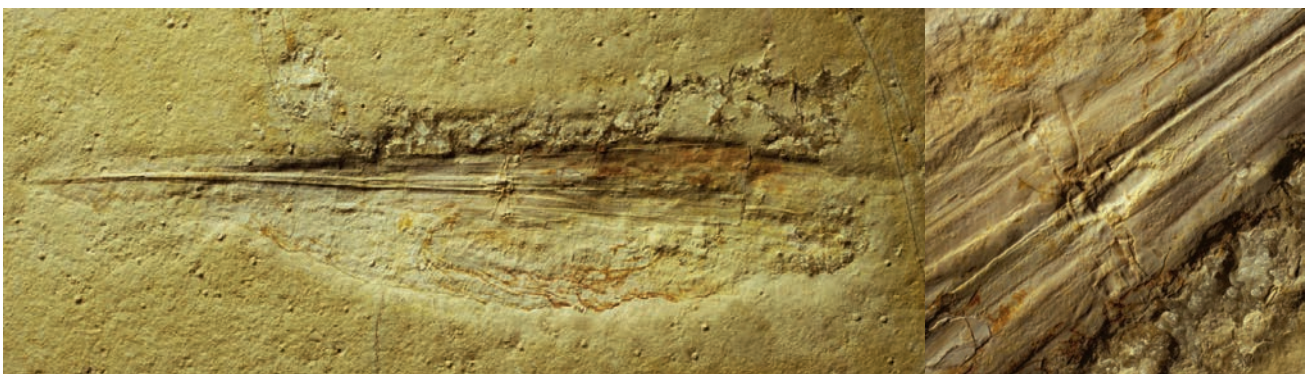


Abb. 449: Exemplar von *Plesiotheuthis prisca* (Rueppell) aus dem Solnhofener Plattenkalk von Eichstätt. Der 19 cm lange Gladius weist einen regenerierten Bruch auf (Detailvergrößerung rechts, Breite des Gladius an der Bruchstelle: 15 mm), der wohl auf eine überlebte Räuberattacke zurückgeht. SHK, MC-26.

## Ausblick

Die Vielseitigkeit pathologischer Phänomene bei Cephalopoden-Hartteilen eröffnet ein weites Forschungsfeld, das Antworten auf zahlreiche Fragestellungen zur Taxonomie, Systematik, Phylogenie, Biologie, Aut- und Synökologie fossiler und moderner Kopffüßer bereit hält. Ich hoffe, dass es gelungen ist, pathologische Phänomene nicht nur als Kuriositäten wahrzunehmen, sondern paläopathologische Aspekte als einen integralen Bestandteil bei der Rekonstruktion früherer Lebensgemeinschaften begreiflich zu machen und Wege aufzuzeigen, vergangene Organismen in einer lebensnahen Rekonstruktion wieder erstehen zu lassen. Während das phänomenologische Inventar ektocochliater Cephalopoden, insbesondere der Ammonoideen, bereits fest in das Bewusstsein vieler Cephalopodologen gerückt ist, wie die große Zahl entsprechender Publikationen mit recht unterschiedlichen Fragestellungen und Interpretationen belegt, steckt die paläopathologische Forschung endocochliater Cephalopoden noch weitgehend in den Anfängen. Die wenigen einschlägigen Berichte beschränken sich überwiegend auf deskriptive Darstellungen einzelner Phänomene, ohne dass deren Ätiologie für weiterreichende paläobiologische Fragestellungen genutzt werden. Gerade für die Belemnioidea, deren an vielen Lokalitäten gehäuftes Vorkommen quantitative Vergleiche ermöglichte, ist dieses Potential nicht einmal ansatzweise ausgeschöpft. Es wäre ein Erfolg dieses Atlases zur Paläopathologie der Cephalopoden, wenn es gelänge, künftig das Bewusstsein für das Interpretationspotential auch dieser bisher weitgehend vernachlässigten Gruppen zu fördern.

## ZITIERTE LITERATUR

- Abel, O. (1916): Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten.- 281 S.; Jena (Gustav Fischer Verlag).
- Adams, C.B. (1848): Notice on a fractured and repaired *Argonauta argo*.- *Annals and Magazine of Natural History*, 2. Series, 2: 217.
- Ager, D.V. (1963): Principles of Paleontology.- 371 S.; New York (McGraw Hill).
- Akpan, E.B., Farrow, G.E. & Morrios, N. (1982): Limpet grazing on Cretaceous algal-bored ammonites.- *Palaeontology*, 25 (2): 361-367.
- Alexander, R.R. & Dietl, G.P. (2003): The fossil record of shell-breaking predation on marine bivalves and gastropods.- in: Kelley, P.H., Kowalewski, M. & Hansen, T.A. (eds.): *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*: 141-176, *Topics in Geobiology*, 20 (New York (Kluwer Academic/Plenum Publishers)).
- Amme, R. (2005): Besonderheiten.- in: *Fossilien aus dem Canmpan von Hannover*: S. 83, Arbeitskreis Paläontologie Hannover.
- Ansorge, J. & Kopka, J. (1994): Rippenscheitel bei einem ordovizischen Nautiliden.- *Geschiebekunde aktuell*, 10 (1): 15-17.
- Appellöf, A. (1893): Die Schalen von *Sepia*, *Spirula* und *Nautilus*. Studium über den Bau und das Wachstum.- *Kongl. Svenska Vet. Akad. Handl.*, 25: 1-106.
- Arkell, W.J., Kummel, B. & Wright, C.W. (1957): Mesozoic Ammonoidea.- In: Moore, R.C. (ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology*, L: 80-437.
- Arkhipkin, A.S.I. & Bizikov, V.A. (2000): Role of the statolith in functioning of the acceleration receptor system in squids and sepioids.- *Journal of Zoology*, 250: 31-55.
- Arnold, J.M. (1985): Shell growth, trauma, and repair as an indicator of life history of *Nautilus*.- *Veliger*, 27: 386-396.
- Arnold, J.M. & Okerlund-Arnold, K.E. (1969): Some aspects of hole-boring predation by *Octopus vulgaris*.- *Am. Zool.*, 9: 991-996.
- Arnold, J.M., Landman, N.H. & Mutvei, H. (1987): Development of the embryonic shell of *Nautilus*.- in: Saunders, W.B. & Landman, N.H. (eds.): *Nautilus, the biology and paleobiology of a living fossil*: 373-400, New York/London (Plenum).

- Baird, G.C. Brett, C.E. & Frey, R. (1989): "Hitchhiking" epizoans on orthoconic cephalopods: preliminary review of the evidence and its implications.- *Senckenbergiana lethaea*, **69** (5/6): 439-465.
- Baluk, W. & Radwanski, A. (1996): Stomatopod predation upon gastropods from the Korytnica Basin, and from other classical Miocene localities in Europe.- *Acta Geologica Polonica*, **46** (3/4): 279-304.
- Bandel, K. (1982): Morphologie und Bildung der frühontogenetischen Gehäuse bei conchiferen Mollusken.- *Facies*, **7**: 1-198.
- Bandel, K. (1985): Composition and ontogeny of *Dictyoconites* (Aulacocerida, Cephalopoda).- *Paläontologische Zeitschrift*, **59** (3/4): 223-244.
- Bandel, K. (1986): The ammonitella: a model of formation with the aid of the embryonic shell of archaeogastropods.- *Lethaia*, **19** (2): 171-180.
- Bandel, K. & Dullo, W.-C. (1985): Zur Schalenstruktur fossiler und rezenter *Argonauta*-Gehäuse (Octopoda, Cephalopoda).- *Natur und Mensch, Jahresmitteilung der Naturhistorischen Gesellschaft Nürnberg*, **1984**: 33-38.
- Bandel, K. & Leich, H. (1986): Jurassic Vampyromorpha (dibranchiate cephalopods).- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **1986** (3): 129-148.
- Bandel, K. & Kulicki, C. (1988): *Belemnoteuthis polonica*: A belemnite with an aragonitic rostrum.- In: Wiedmann, J. & Kullmann, J. (eds.): *Cephalopods Present and Past*: 247-271; Stuttgart (Schweizerbart).
- Bandel, K. & Spaeth, Ch. (1988): Structural differences in the ontogeny of some belemnite rostra.- In: Wiedmann, J. & Kullmann, J. (eds.): *Cephalopods Present and Past*: 247-271; Stuttgart (Schweizerbart).
- Bandel, K. & Stinnesbeck, W. (2006): *Naefia* Wetzel 1930 from the Quiriquina Formation (Late Maastrichtian, Chile): Relationship to modern *Spirula* and ancient Coleoidea (Cephalopoda).- *Acta Universitatis Carolinae - Geologica*, **49**: 21-32.
- Barthel, K.W. (1978): Solnhofen, Ein Blick in die Erdgeschichte.- 393 S., Thun (Ott-Verlag).
- Barthel-Ludwig, D., Fahlbusch, V., Immel, H., Mayr, H., Moser, H. & Schairer, G. (1999): Ammoniten .... nicht nur eine schöne runde Sache.- In: *Mineralientage München '99, Messthemeneft*: 114-161.
- Barrande, J. (1868): *Système Silurien du centre de la Bohême: Première Partie, Recherches Paléontiques*, vol. 2. Classe des Mollusques, Ordre des Céphalopodes, Part 8: 245-250.
- Batt, R.J. (1991): Sutural amplitude of ammonite shells as an palaeoenvironmental indicator.- *Lethaia*, **24**: 119-125.
- Battiatto, A. (1983): Su un sepiostario aberrante di *Sepia officinalis* L. (Cephalopoda, Sepiidae).- *Thalassia Salentina*, **12-13**: 152-153.
- Bayer, U. (1970): Anomalien bei Ammoniten des Aaleniums und Bajociums und ihre Beziehung zur Lebensweise.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **135**: 19-41.
- Bayer, U. (1977a): Cephalopoden-Septen, Teil I: Konstruktionsmorphologie des Ammoniten-Septums.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **154**: 290-366.
- Bayer, U. (1977b): Cephalopoden-Septen, Teil II: Regelmechanismen im Gehäuse- und Septenbau der Ammoniten.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **155**: 162-215.
- Bayer, U. (1978): The impossibility of inverted suture lines in ammonites.- *Lethaia*, **11**: 307-313.
- Bayer, U. & McGhee, G.R.jr. (1984): Iterative evolution of Middle Jurassic ammonite faunas.- *Lethaia*, **17**: 1-16.
- Becker, R.T. & House, M.R. (1994): International Devonian goniatitic zonation, Emsian to Givetian, with new records from Morocco.- *Courier Forschungsinstitut Senckenberg (Willi Ziegler Festschrift II)*, **169**: 79-135.
- Becker, T.R., House, M.R., Menner, V.V. & Ovnatanova, N.S. (2000): Revision of ammonoid biostratigraphy in the Frasnian (Upper Devonian) of the Southern Timan (Northeast Russian Platform).- *Acta Geologica Polonica*, **50** (1): 67-97.

- Bello, G. & Paparella, P. (2002): The „wondrous“ cuttlebone of *Sepia orbignyana*.- Berliner Paläobiologische Abhandlungen, **1**: 10-11.
- Bello, G. & Paparella, P. (2003): Scar-bearing cuttlebones in wild-collected *Sepia orbignyana* (Cephalopoda: Sepiidae) and the effects of scar occurrence on morphometric relationships.- Berliner paläobiologische Abhandlungen, **3**: 13-18.
- Beneden, P.J.v. (1839): Memoir sur l'Argonaute.- Exercices Zootomiques: 1-24 + 6 Taf.; Bruxelles.
- Berckhemer, F. & Hölder, H. (1959): Ammoniten aus dem oberen Weißen Jura Süddeutschlands.- Beihefte zum Geologischen Jahrbuch, **35**: 1-135.
- Berthold, T. & Engeser, T. (1987): Phylogenetic analysis and systematization of the Cephalopoda (Mollusca) .- Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg, N.F. **29**: 187-220.
- Besosov, N.V. & Mitta, V.V. (1996): "Dwarf" Ammonites from the Calloviense Zone of the Great Balkhan (Callovian, Western Turkmenistan), their Ecological and Taphonomic Environments.- Paleontological Journal, **30** (4): 389-395.
- Bikelund, T. (1965): Ammonites from the Upper Cretaceous of West Greenland.- Grønlands Geologiske Undersøgelse, Bulletin, **56**: 1-192.
- Birkelund, T. (1980): Ammonite shell structure.- In: House, M.R. & Senior, J.R. (eds.): The Ammonoidea: 177-214; London (Academic Press).
- Bizikov, V.A. (2008): Evolution of the shell in Cephalopoda.- 445 S. Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moskow (in russisch).
- Blainville, D. (1827): Mémoires sur les bélemnites: 1-91; Paris.
- Blankenhorn, M. (1887): Über Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalks.- Verh. Naturhist. Ver. preuß. Rheinlande, Sitz.-Ber., **44**: 28.
- Blasio, F.V. de (2008): The role of suture complexity in diminishing strain and stress in ammonoid phragmocones.- Lethaia, **41**: 15-24.
- Blind, W. (1963): Die Ammoniten des Lias alpha aus Schwaben, vom Fonsjoch und Breitenberg (Alpen) und ihre Entwicklung.- Palaeontographica, **A 121**: 38-131.
- Blind, W. (1975): Über die Entstehung und Funktion der Lobenlinie bei Ammonoideen,. Paläontologische Zeitschrift, **49**: 254-267.
- Blind, W. & Jordan, R. (1979): „Septen-Gabelung“ an einer *Dorsetensia romani* (Oppel) aus dem nordwestdeutschen Dogger.- Paläontologische Zeitschrift, **53** (3/4): 137-141.
- Bockwinkel, J., Becker, R.T. & Ebbighausen, V. (2009): Upper Givetian ammonoids from Dar Kaoua (Tafilalt, SE-Anti-Atlas, Morocco).- Berliner paläobiologische Abhandlungen, **10** (Zum 60. Geburtstag von Prof. Dr. Helmut Keupp): 61-128.
- Boletzky, S. v. & Overath, H. (1989): Shell fracture and repair in the cuttlefish *Sepia officinalis*.- In: Boucaud-Camou, È. (ed.): La Seiche, The cuttlefish, 1. International Symposium on the Cuttlefish *Sepia*, Caen 1989: 69-78.
- Bond, P.N. (1984): Sublethal predation of Upper Mississippian (Chesterian) ammonoids.- Master-Thesis, Bryn Mawr College, Pennsylvania, 80 S. (unpubliziert).
- Bond, P.N. & Bukowski, F. (1960): A predator attacks *Sphenodiscus*.- The Mosasaur, **4**: 69-74.
- Bond, P.N. & Saunders, B. (1989): Sublethal injury and shell repair in Upper Mississippian ammonoids.- Paleobiology, **15** (4): 414-428.
- Boscheinen, J. (1992): Unsere Perlboote (*Nautilus pompilius*).- Löbbecke Museum + Aquazoo Düsseldorf, **91**: 63-65.
- Boston, W.B. & Mapes, R.H. (1991): Ectocochleate cephalopode taphonomy.- In: Donovan, S.K. (ed.): The Process of Fossilization: 220-240; London (Belhaven Press).

- Boston, W.B., Sims, M.S. & Mapes, R.H. (1987): Predation on cephalopods from the Finis Shale (Pennsylvanian-Virgilian) of Texas.- Geological Society of America, Abstracts with programs, **19**: 6.
- Böttcher, J. (1938): Versteinerungen des Oberen Muschelkalkes bei Ohrdorf als aufschlussreiche Dokumente für die Geschichte des deutschen Muschelkalkmeeres.- Beitr. Geol. Thüringen, **5**: 99-105.
- Branca, W. (1908): Sind alle im Inneren von *Ichthyosaurus* liegenden Jungen ausnahmslos Embryonen? - Abhandlungen der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften, Jg. **2007**: 1-34.
- Branco, W. (1880): Beobachtungen an *Aulacoceras* v. Hauer.- Zeitschrift der deutschen Geologischen Gesellschaft, **32**: 401-407.
- Branger, P., Nicolleau, P. & Vadet, A. (1995): Les ammonites et les oursins de l'Oxfordien du Poitou (faciès à spongiaires de l'Oxfordien moyen et supérieur).- Musées de la ville de Niort, A. P. G. P. Poitou-Charentes-Vendée: 1-149.
- Brauns, D.A. (1871): Der untere Jura im nordwestlichen Deutschland.- 493 S.; Braunschweig.
- Brinkmann, R. (1929): Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an mitteljurassischen Ammoniten über Artbegriff und Stammesentwicklung.- Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Mathem.-phys. Kl., N.F., **13**: 249 S.
- Brochwitz-Lewinski, W. & Rozak, Z. (1976): Some difficulties in recognition of sexual dimorphism in Jurassic perisphinctids (Ammonoidea).- Acta Palaeontologica Polonica, **21**: 115-125.
- Bromley, R.G. (1993): Predation habits of *Octopus* past and present and a new ichnospecies, *Oichnus ovalis*.- Bull. geol. Soc. Denmark, **40**: 167-173.
- Brown, C. (1899-1900): Über das Genus *Hybodus* und seine systematische Stellung.- Palaeontographica, **46** (5/6): 149-174.
- Brühwiler, T., Bucher, H. & Goudemand, N. (2010): Smithian (Early Triassic) ammonoids from Tulong, South Tibet.- Geobios, **43**: 403-431.
- Bucher, H., Chirat, R. & Guex, J. (2003): Morphogenetic origin of radial lirae and mode of shell growth in *Calliphylloceras* (Jurassic Ammonoidea).- Eclogae geol. Helvetiae, **96**: 495-502.
- Bucher, H., Landman, N.H., Klofak, S.M. & Guex, J. (1996): Mode and Rate of growth in ammonoids (Chapter 12).- in: Landman, N.H. et al. eds.: Ammonoid Paleobiology: 407-461; New York (Plenum Press).
- Buckman, S.S. (1918): Jurassic Chronology; I Lias.- Quart. J. Geol. Soc. London, **73**: 257-327.
- Buckman, S.S. (1909-1930): Yorkshire type Ammonites.- 7 Bände, 778 Taf., London (Weldon & Wesley).
- Buddelmann, B.U., Schipp, R. & Boletzky, S.v. (1997): Cephalopoda.- In: Harrison, F.W. & Kohn, A.J. (eds.): Microscopic Anatomy of Invertebrates, Vol. 6A: Mollusca II: 119-414.
- Bülow, E.v. (1915): Orthoceren und Belemniten der Trias von Timor.- In J. Wanner (Herausgeber): Paläontologie von Timor, **IV**: 1-118 + Taf. 57-62.
- Bülow, E.v. (1918): Über einige abnorme Formen bei den Ammoniten.- Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft, Monatsber. **69**: 132-139.
- Busse, E. (1954): Profil der Unteren und Mittleren Ceratitenschichten vom Eisenberg bei Hessisch-Lichtenau und Walburg.- Notizblatt hess. L.-A. Bodenforsch., **80** (3): 118-137.
- Busse, E. (1976): Eine Napfschnecke (Gastropoda, Cyclobranchia, Patelaceae) im Oberen Muschelkalk (Mittlere Ceratitenschichten/Ladin) Niederhessens.- Geol. Jb. Hessen, **104**: 5-7.
- Callomon, J.H. (1963): Sexual dimorphism in Jurassic ammonites.- Trans. Leicester Liter. Philos. Soc., **57**: 21-56.
- Carlson, B.A. (1987): Collection and Aquarium Maintenance of *Nautilus*.- In: Saunders, W.B. & Landman, N.H.: *Nautilus*, The Biology and Paleobiology of a Living Fossil: 563-578; New York (Plenum Press).
- Carlson, B.A., McKibben, J.N. & DeGruy, M.V. (1984): Telemetric investigation of vertical migration of *Nautilus belauensis* in Palau (Western Caroline Islands, Pacific Ocean).- Pac. Sci., **38**: 183-188.
- Caroll, R.L. (1993): Paläontologie und Evolution der Wirbeltiere.- (Übersetzung W.Maier & D.Thies).- 684 S. (Stuttgart, New York (Georg Thieme Verlag).

- Chamberlain, J.A.Jr., Ward, P.D. & Weaver, J.S. (1981): Postmortem ascent of *Nautilus* shells: Implications for cephalopod paleobiogeography.- *Paleobiology*, **7**: 494-509.
- Checa, A. (1987): Sutural simplification in Physodoceratinae (Aspidoceratidae, Ammonitina).- *Estudios geol.*, **43**: 271-278.
- Checa, A. (1994): A model for the morphogenesis of ribs in ammonites inferred from associated microsculptures.- *Palaeontology*, **37** (4): 863-888.
- Checa, A. & Sandoval, J. (1989): Septal retraction in Jurassic Ammonitina.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, **1989** (4): 193-211.
- Checa, A. & Garcia-Ruiz, J.M. (1996): Morphogenesis of the septum in ammonites.- In: Landman, N.H. et al. (eds.): *Ammonoid Paleobiology*: 253-296, New York (Plenum Press).
- Checa, A. & Martin-Ramos, D. (1989): Growth and function of spines in the Jurassic ammonite *Aspidoceras*.- *Palaeontology*, **32** (3): 645-655.
- Checa, A. & Westermann, G.E.G. (1989): Segmental growth in planulate ammonites: inferences on costal function.- *Lethaia*, **22**: 95-100.
- Checa, A.G., Okamoto, T. & Keupp, H. (2002): Abnormalities as natural experiments: a morphogenetic model for coiling regulation in planspiral ammonites.- *Paleobiology*, **28** (1): 127-138.
- Chlupáč, I. & Turek, V. (1983): Devonian goniatites from the Barrandian area, Czechoslovakia.- *Rozpravy Ustředního ústavu geologického*, **46**: 1-159.
- Chun, C. (1888-1889): *The Cephalopoda, German Deep-Sea Expedition 1888-1889, Vol. 18*: 1-435 (Übersetzung aus dem Deutschen, Jerusalem 1975).
- Clarke, M.R. (1998): The value of statolith shape for systematic, taxonomy, and identification.- In Voss, N.A. et al. (eds.) *Systematics and Biogeography of Cephalopods, Vol. 1*, Smithsonian Contributions to Zoology, **586**: 69-76.
- Clarke, M.R. (2003): Potential of statoliths for interpreting coleoid evolution: a brief review.- *Berliner Paläobiologische Abhandlungen*, **3**: 37-47.
- Claus, W. (1992): Der Obere Muschelkalk des Coburger Landes.- *Fossilien*, **1992** (2): 122-127.
- Clausen, C.-D. (1968): Oberdevonische Cephalopoden aus dem Rheinischen Schiefergebirge, I Orthocerida, Bactritida.- *Palaeontographica*, **A 128**: 1-86.
- Club Millavois de Géologie (1982): *Ammonites des Terres Noires des Grands Causses. Tome I, Toarcien moyen et supérieur*.- XIV + 150 S. (anonym).
- Cobban, W.A. (1969): The Late Cretaceous ammonites *Scaphites leei* (Reeside) und *Scaphites hippocrepis* (Dkay) in the Western Interior of the United States.- *Prof. Paper US geol. Surv.*, **619**: 1-27.
- Cochran, J.K., Rye, D.M. & Landman, N.H. (1981): Growth rate and habitat of *Nautilus pompilius* inferred from radioactive and stable isotope studies.- *Paleobiology*, **7**: 469-480.
- Cope, R.N. (1959): The Silurian rocks of the Devilsbit Mountain, County Tipperary.- *Proceed. Roy. Irish Acad.*, **60 B**: 217-242.
- Cope, J.C.W. (1968): Epizoic oysters on Kimmeridgian ammonites.- *Palaeontology*, **11** (1): 19-20, pl.2.
- Cornelisse, F.B. (1996): *Paleontology of the Falaises Des Vaches Noires, Normandy, France*: 1-25; Amsterdam (Free University, Faculty of Earth Sciences).
- Cossmann, M. (1922): Paléochronologie.- *Rev. Crit. Paléozool., Paléophyt.*, **26**: 101-110.
- Courville, P., Marchand, D. & Lebrun, P. (2011): Les Cardioceratinae, des "monsters prometteurs".- *Fossiles, hors-série II*: 87-88.
- Cousteau, J.-Y. & Diolé, P. (1973): *Octopus and Squid: The soft intelligence*, 304 S.; New York (Doubleday, Garden City).

- Credner, G.R. (1875): *Ceratites fastigatus* und *Salenia texana*. - Zeitschrift der Gesellschaft für Naturwissenschaften, **46**: 105-116.
- Crick, G.C. (1898): On the muscular attachment of the animal to its shell in some fossil cephalopoda (Ammonoidea). - Transact. Linn. Soc. London, ser. 2, **7**: 71-113.
- Crick, R.E. (1983): The practicality of vertical cephalopod shells as paleobathymetric markers. - Bulletin of the Geological Society of America, **94**: 1109-1116.
- Cuffey, R.J. (1990): Cretaceous Bryozoans on Baculite Mesa, Colorado. - Geol. Soc. America, Abstracts with Programs, **22** (6): 7.
- Cuif, J.-P. & Dauphin, Y. (1979): Minéralogie et microstructures d'Aulacocerida (Mollusca - Coleoidea) du Trias Turquie. - Biomineralisation, **10**: 70-77.
- Currey, J.D. (1975): A comparison of the strength of echinoderm spines and mollusc shells. - J. Mar. Biol. Ass. U.K., **55**: 419-424.
- Dagys, A.S. & Keupp, H. (1998): Internal ventral keels in Triassic ceratid ammonoids: description and functional interpretation as muscle scars. - Z. dt. geol. Ges., **149** (1): 81-89.
- Daniel, T.L., Helmuth, B.S., Saunders, W.B., & Ward, P. (1997): Septal complexity in ammonoid cephalopods increased mechanical risk and limited depth. - Paleobiology, **23**: 470-481.
- Daqué, E. (1921): Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. - 777 S., Berlin (Borntraeger).
- Dauphin, Y. (1985): Implications on a microstructural comparison in some fossil and recent coleoid cephalopod shells. - Palaeontographica, **A 191**: 69-83.
- Dauphin, Y. & Cuif, J.P. (1980): Implications systématiques de l'analyse microstructurale des rostres de trios genres d'Aulacocérédés triasiques (Cephalopoda-Coleoidea). - Palaeontographica, **A 169**: 28-50.
- Davis, R.A. & Mapes, R.M. (1996): Phylum Mollusca, Class Cephalopoda. - In: Feldman, R.M. & Hackathorn, M. (eds.): Fossils of Ohio. - Ohio Div. Geol. Survey, Bull. **70**: 166-195.
- Davis, R.A. & Mapes, R.M. (1999): Pits in internal molds of Cephalopods. - Berichte der Geologischen Bundesanstalt Wien, **46**: 31.
- Davis, R.A. & Mohorter, W. (1973): Juvenile *Nautilus* from the Fiji Islands. - Journal of Paleontology, **47**: 925-928.
- Davis, R.A., Landman, N.H., Dommergues, J.-L., Marchand, D. & Bucher, H. (1996): Mature Modifications and Dimorphism in Ammonoid Cephalopods. - In: Landman, N.H. et al. (eds.): Ammonoid Paleobiology: 464-539; Topics in Geobiology, **13**, New York (Plenum Press).
- Davis, R.A., Mapes, R.H. & Kloak, S.M. (1999): Epizoa on externally shelled cephalopods. - In: Rozanov, A.Y. & Shevyrev, A.A. (eds.): Fossil Cephalopods: Recent Advances in their study: 32-40, 5 Taf.; Moscow.
- De Baets, K., Klug, C. & Korn, D. (2011): Devonian pearls and ammonoid-endoparasitic co-evolution. - Acta Palaeontologica Polonica, **56** (1): 159-180.
- Debelius, H. (2000): Krebs-Führer. - 319 S., Hamburg (Jahr Verlag).
- Denckmann, A. (1887): Über die geognostischen Verhältnisse der Umgebung von Dörnten nördlich Goslar, mit besonderer Berücksichtigung der Fauna des oberen Lias. - Abh. Geol. Spezialkarte Preussen, **8** (2): 106 S. + Atlas (10 Taf.).
- Denton, J.E. (1974): On buoyancy and the lives of modern and fossil cephalopods. - Proc. R. Soc. London, **185**: 273-299.
- Denton, J.E. & Gilpin-Brown, J.B. (1961a): The distribution of gas and liquid within the cuttlebone. - Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, **41**: 365-381.
- Denton, J.E. & Gilpin-Brown, J.B. (1961b): The buoyancy of the cuttlefish *Sepia officinalis* (L.). - Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, **41**: 319-342.

- Denton, J.E. & Gilpin-Brown, J.B. (1966): On the buoyancy of the pearly *Nautilus*.- Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, **46**: 723-759.
- Denton, J.E. & Gilpin-Brown, J.B. (1973): Floatation mechanisms in modern and fossil cephalopods. Advances in Marine Biology, **11**: 197-268.
- Dietl, G. & Schweigert, G. (2001): Im Reich der Meerengel, Der Nusplinger Plattenkalk und seine Fossilien.- 144 S.; München (Verlag Dr. F. Pfeil).
- Dietrich, B. (2005): Belemniten.- in: Fossilien aus dem Canmpan von Hannover: S. 26-29, Arbeitskreis Paläontologie Hannover.
- Diener C. (1912): Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten.- N. Jb. Min. Geol. Paläont., **1912**: 67-89.
- Dogouzaeva, L.A. (1982): Rhythms of ammonoid shell secretion.- Lethaia, **15**: 385-394.
- Dogouzaeva, L.A. (1996): Two early Cretaceous spirulid coleoids of the northwestern Caucasus, their shell ultrastructure and evolutionary implication.- Palaeontology, **39**: 681-707.
- Dogouzaeva, L.A. (2000a): A rare coleoid mollusc from the Upper Jurassic of Central Russia.- Acta Palaeontologica Polonica, **45** (4): 389-406.
- Doguzhaeva, L.A. (2000b): The evolutionary morphology of siphonal tube, in Spirulida (Cephalopoda, Coleoidea).- Revue Paléobiol. Genève. Spéc. Vol. **8**: 83-94.
- Doguzhaeva, L.A. & Mutvei, H. (1989): *Ptychoceras* - A heteromorphic Lytoceratid with truncated shell and modified ultrastructure (Mollusca: Ammonoidea).- Palaeontographica, Abt. A, **208**: 91-121.
- Doguzhaeva, L.A. & Mutvei, R. (1991): Organization of the soft body in *Aconeceras* (Ammonitina), interpreted on the basis of shell morphology and muscle-scars.- Palaeontographica, A, **218**: 17-33.
- Doguzhaeva, L.A. & Mutvei, H. (1993): Structural features in Cretaceous ammonoids indicative of semiinternal or internal shells.- In: House, M.R. (ed.): The Ammonoidea: Environment, Ecology and Evolutionary Change.- Systematics Association Spec. Vol., **47**:99-114; Oxford (Clarendon Press).
- Doguzhaeva, L.A. & Mutvei, H. (1996): Attachment of the body to the shell in ammonoids.- In: Landman, N. H. et al. (eds.): Ammonoid Paleobiology: 43-63, New York (Plenum Press).
- Doguzhaeva, L.A., Mapes, R.H. & Mutvei, H. (1999): A late Carboniferous spirulid coleoid from the Southern Mid-Continent (USA).- In: Olóriz & Rodriguez-Tovar (eds.) Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods: 47-57, New York (Kluwer Academic/Plenum Press).
- Doguzhaeva, L.A., Michailova, I.A. & Kabanov, G.K. (1990): Irregular forms of *Deshayesites* (Ancyloceratina) from the Volga Region near Uljanowsk (in Russisch).- Moskow Nauka, **243**: 120-127.
- Doguzhaeva, L.A., Mapes, R.H. & Mutvei, H. (2002): Early Carboniferous coleoid *Hematites* Flower and Gordon, 1959 (*Hematitida* ord. nov.) from Midcontinent (USA).- Abhandlungen der geologischen Bundesanstalt Wien, **57**: 299-320.
- Doguzhaeva, L., Mapes, R.H., Bengston, S. & Mutvei, H. (2008): The cephalic remains of the Late Carboniferous coleoid from Oklahoma, USA.- 3th International Symposium Coleoid Cephalopods through Time, Luxembourg, October 8-11, 2008. Abstract Volume: 101-103 (Musée National d'Histoire Naturelle, Luxembourg).
- Doguzhaeva, L.A., Mapes, R.H. & Mutvei, H. (2010): Evolutionary patterns of Carboniferous coleoid cephalopods based on their diversity and morphological plasticity.- in: Tanabe, K. et al. (eds.) Cephalopods - Present and Past: 171-180; (Tokai University Press).
- Donavan, S.K. (1989): Taphonomic significance of the encrustation of the dead shell of Recent *Spirula spirula* (Linné) (Cephalopoda: Coleoidea) by *Lepas anatifera* Linné (Cirripedia: Thoracia).- Journal of Paleontology, **63** (5): 698-702.
- Doyle, P. (1990): The British Toarcian (Lower Jurassic) Belemnites.- Monograph of the Palaeontological Society London, **144**: 1-49, pls. 1-17.

- Doyle, P., Donovan, D.T. & Nixon, M. (1994): Phylogeny and systematics of the Coleoidea.- Univ. Kansas Paleontol. Contrib. (n.s.), **5**: 1-15.
- Drushits, V.V. & Zevina, G.B. (1969): New Lower Cretaceous cirripeds from the northern Caucasus.- Paleontological Journal, **3**: 214-223.
- Drushits, V.V. & Khiami, N. (1970): Structure of the septa, protoconch walls and initial whorls in early Cretaceous ammonites.- Paleontological Journal, **1**: 26-38.
- Drushits, V.V. & Dogouzaeva, L. (1974): Some morphogenetic characteristics of phylloceratids and lycoceratids (Ammonoidea).- Paleontological Journal, **8**: 42-53.
- Dullo, C. (1981): Zur Erhaltung und Mikrostruktur der Ammonitenschalen aus Unterstürmig (Ofr.).- Geol. Bl. NO-Bayern, **31**: 75-83; Erlangen.
- Dumortier, E. (1874): Études paléontologiques sur les dépôts jurassique du Bassin du Rhône, **4** (Lias supérieur), 337 S., 62 Taf.; Paris.
- Dunbar, C.O. (1928): On an Ammonite Shell investing Commensal Bryozoa.- Am. J. Sci. (5) **16**: 164-165.
- Dunstan, A.J., Ward, P.D., Marshall, N.J. (2011): *Nautilus pompilius* Life History and Demographics at the Osprey Reef Seamount, Coral Sea, Australia.- PloS ONE ([www.plosone.org](http://www.plosone.org)), **6** (2): e16312.
- Duval-Jouve, J. (1841): Belémnites des Terrains crétacés inférieurs des environs de Castellane (Basses-Alpes).- Acad. Sci., 30. Aout 1841; Paris.
- Ebbestad, J.O.R. & Peel, J.S. (1997): Attempted predation and shell repair in Middle and Upper Ordovician gastropods from Sweden. Journal of Paleontology, **71**: 1047-1060.
- Eck, H. (1879): Ueber einige Trias-Versteinerungen.- Z. dtsh. Geol. Ges., **31**: 254-281.
- Ehrenberg, K. (1932): Besprechung von "W. Lange: Über Symbiosen von *Serpula* mit Ammoniten im unteren Lias Norddeutschlands".- Paläont. Zbl., **2**: 87, Nr. 261.
- Eichler, R. & Ristedt, H. (1966): Isotopic evidence on the early life history of *Nautilus pompilius* (Linné).- Science, **153**: 734-736.
- Eichwald, E.v. (1868): Cephalopodes.- In: Lethaea rossica, 2. Periode Moyenne, **2**: 973-1176; Stuttgart (Schweizerbart).
- Ekdale, A.A., Bromley, R.G. & Pemberton, S.G. (1984): Ichnology: The use of Trace Fossils in Sedimentology and Stratigraphy.- 317 p. Tulsa (S.E.P.M.).
- Engel, Th. (1894): Ueber kranke Ammonitenformen im schwäbischen Jura.- Nova Acta Kgl. Leop.-Carol., Deutsche Akad. Naturf., **61** (5): 326-384+Taf.XV-XVII; Halle.
- Engel, T. (1909): Paläontologische Abnormitäten (3 „Krüppel“).- Jahresh.Ver. vaterländische Naturkunde Württemberg, **65**: 162-170.
- Engeser, T. (1990): Phylogeny of the fossil coleoid Cephalopoda (Mollusca).- Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen, **A 124**: 123-191.
- Engeser, T. (1995): Phylogenie der fossilen Cephalopoden (Mollusca).- Habilitationsschrift, Universität Hamburg, 43 S. (unpubliziert).
- Engeser, T. & Keupp, H. (2002): Phylogeny of the aptychi-possessing Neoammonoidea (Aptychophora nov., Cephalopoda).- Lethaia, **34**: 79-96.
- Erben, K. (1964): Die Evolution der älteren Ammonoideen (I).- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **120**: 107-212.
- Erben, K. (1972): Die Mikro- und Ultrastruktur abgedeckter Hohlelemente und die Conellen des Ammoniten-Gehäuses.- Paläontologische Zeitschrift, **46** (1/2): 6-19.
- Erben, K. & Reid, R.E.H. (1971): Ultrastructure of shell, origin of conellae and siphuncular membranes in an ammonite.- Biomineralisation, **3**: 22-31.

- Erben, K., Flajs, G. & Siehl, A. (1969): Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden.-*Palaeontographica*, **A 132**: 1-54.
- Fernández-López, S. (1987): Necrocinesis y colonización postmortal en *Bajosphinctes* (Ammonoidea) de la Cuenca Ibérica. Implicaciones paleoecológicas y paleobatimétricas.- *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.)*, **82** (1-4): 151-184.
- Fernández-López, S. (1995): Taphonomie et interprétation des paléoenvironments.- *Geobios, M. S.* **18**: 137-154.
- Fernández-López, S. & Meléndez, G. (1994): Abrasion surfaces on internal moulds of ammonites as palaeobathymetric indicators.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **110**: 29-42.
- Finn, J.K. & Normann, M.D. (2010): The argonaut shell: gas-mediated buoyancy control in a pelagic octopus.- *Proceedings of the Royal Society of London, B: Biological Sciences*, **277**: 2967-2971.
- Finzel, E. (1963): Ein Zweispitz-Belemnit von Misburg - ein Unikum.- *Der Aufschluss*, **14**: 47.
- Fischer, J.C. (1994): Révision critique de la Paléontologie Française d'Alcide d'Orbigny.- 340 S., Paris-Milano-Barcelona (Masson).
- Fisher, I.St.J. & Hudson, D.J. (1987): Pyrite formation in Jurassic shales of contrastino biofacies.- In: Brooks, J. & Fleet, A.J. (eds.): *Marine Petroleum Source Rocks*.- Geological Society Special Publication, **26**: 69-78.
- Flower, R. H. (1955): Cameral deposits in orthoconic nautiloids.- *Geol. Mag.*, **92**: 89-103.
- Flower, R. H. & Mackenzie, G. (1959): More Mississippian Belemnites.- *Journal of Paleontology*, **33** (5): 809-842.
- Fraas, O. (1859): Über das Verwachsen zweier Belemniten.- *Württ. Jh. d. Ver. f. vaterl. Naturkunde*, **15**: .94.
- Fraas, O. (1863): Abnormitäten bei Ammoniten.- *Jahresverh. Ver. vaterländ. Naturkunde Wrttbg.*, **19**: 111-113.
- Fraaye, R. & Jäger, M. (1995): Decapods in ammonite shells: Examples of inquilinism from the Jurassic of Engand and Germany.- *Palaeontology*, **38** (1): 63-75.
- Frentzen, K. (1937): Ontogenie, Phylogenie und Systematik der Amaltheen des Lias Delta Südwestdeutschlands.- *Abh. Heidelberger Akademie. Wiss., mathem.- naturwiss. Kl.*, **23**: 1-136.
- Frerichs, U. (2003): Verheilte Verletzungen bei Ammoniten aus dem Hauterive im Großraum Hannover.- *Arbeitskreis Paläontologie Hannover*, **31** (2): 37-43.
- Frerichs, U. (2008): Wer hat hier zugebissen? Nachtrag zu Fossilien 2/2008, Seiten 109-112.- *Fossilien*, **2008** (4): 203.
- Frerichs, U. (2011): Epöken: Über Siedler und "Piraten".- *Fossilien*, **2011** (5): 295-298.
- Frey, R. (1988): Paleocology of *Treptoceras duseri* (Michelinoceratida, Proteoceratidae) from Late Ordovician of southwestern Ohio.- *New Mexico Bureau of Mines & Mineral Resources, Mem.* **44**: 79-101.
- Frey, R. (1989): Paleocology of a well-preserved nautiloid assemblage from a Late Ordovician shale unit, southwestern Ohio.- *Journal of Paleontology*, **63** (5): 604-620.
- Frickhinger, K.A. (1991): *Fossilien Atlas - Fische*.-1088 S., Melle (Mergus).
- Fritz, M.A. (1925): The stratigraphy and paleontology of Toronto and vicinity. Part IV, Hydrozoa, Echinodermata, Trilobita, and markings.- *Ontario Dpt. Mines, Ann. Rep. for 1923*, **23** (7): 1-46.
- Fuchs, D. (2006): Fossil erhaltungsfähige Merkmalskomplexe der Coleoidea (Cephalopoda) und ihre phylogenetische Bedeutung.- *Berliner paläobiologische Abhandlungen*, **8**: 1-115 +24 Taf..
- Fuchs, D. (2011): Multiple reasons why so-called "fossil teuthids" are early vampyropods.- 4<sup>th</sup> International Symposium Coleoid Cephalopods Through Time, Stuttgart 6.-9.9.2011, Abstracts: 14.
- Fuchs, D. & Niko, S. (2010): The first diplobelid coleoid from the Late Cretaceous (Turonian) of Hokkaido (Japan).- *Paleontological Research*, **14** (3): 169-178.
- Fuchs, D. & Tanabe, K. (2010): Re-investigation of the shell morphology and ultrastructure of Late Cretaceous spirulid coleoid *Naefia matsumotoi*.- In: Tanabe, K. et al. (eds.) *Cephalopods-Present and Past*, Tokyo (Tokai University Press): 195-207.

- Fuchs, D., Boletzky, S. v. & Tischlinger, H. (2010): New evidence of functional suckers in belemnoid coleoids (Cephalopoda) weakens support for the „Neocoleoidea“ concept.- *Journal of Molluscan Studies*, **76** (4): 404-406.
- Fuch, D., Engeser, T. & Keupp, H. (2007) *Gladius* shape variation in coleoid cephalopod *Trachyteuthis* from the Upper Jurassic Nusplingen and Solnhofen Plattenkalks.- *Acta Palaeontologica Polonica*, **52** (3): 575-589.
- Fuchs, D., Bracchi, G. & Weis, R. (2009): New octopods (Coleoidea) from the Late Cretaceous (Upper Cenomanian) from Hâkel and Hâdjoula, Lebanon.- *Palaeontology*, **52**: 65-81.
- Fuchs, D., Keupp, H. & Wiese, F. (2012a): Protoconch morphology of *Conoteuthis* (Diplobelida, Coleoidea) and its implication on the presumed origin of the Sepiida.- *Cretaceous Research*, **34**: 200-207.
- Fuchs, D., Keupp, H., Trask, P. & Tanabe, K. (2012b): Taxonomy, morphology and phylogeny of Late Cretaceous spirulid coleoids (Cephalopoda) from Greenland and Canada.- *Palaeontology*, **55** (2): 285-303.
- Fuchs, T. (1871): Über lokale Anreicherung kleiner Orgaismen und insbesondere über die Fauna von St. Cassian.- *Verh. k. k. geol. Reichsanstalt*, **1871**: 204-206.
- Fukuda, Y., Obata, I., Tanabe, K. & Hirano, H. (1979): Microstructure of the shell of *Argonauta argo* (Linné) (Cephalopoda).- *Gakujutsu Kenkyu, School of Education, Waseda University, Series in Biology and Geology*, **28**: 45-52.
- Fürsich, F. & Wendt, J. (1977): Biostratigraphy and palaeoecology of the Cassian Formation (Triassic) of the Southern Alps.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **22**: 257-323.
- Gabbott, S.E. (1999): Orthoconic cephalopods and associated fauna from the Late Ordovician Soom Shale Lagerstätte, South Africa.- *Palaeontology*, **42** (1): 123-148.
- Ganss, O. (1935): Crinoidenhaftscheiben auf Ammoniten.- *Zentralbl. Min. etc., Abt. B*, **1935**: 325-336.
- Ganss, O. (1937): Haftscheiben von Crinoiden und Cystoideen an ordovizischen Orthocerengeschieben.- *Z. f. Geschiebeforschung u. Flachlandsgeologie*, **13** (1): 16-27; Frankfurt/Oder.
- Geczy, B. (1965): Pathologische jurassische Ammoniten aus dem Bakony-Gebirge.- *Ann. Univ. Sci. Budapest, Sec. Geol.*, **9**: 31-37.
- Geiger, M. (2004): Sedimentary and stratal patterns in Jurassic successions of Western Madagascar: Facies, Stratigraphy, and Architecture of Gondwana Breakup and Drift Sequences.- *Diss. Univ. Bremen*, 1-142.
- Glaessner, M.F. (1965): Vorkommen fossiler Dekapoden (Crustacea) in Fischeschiefern.- *Senckenbergiana lethaea*, **46a** (Wilhelm-Weiler-Festschrift): 111-122.
- Godwin, M. (1998): Palaeoenvironments and cyclicity of the Beeston Chalk (Upper Campanian), Norfolk and their possible links with the nektonic paleoecology of *Belemnitella*.- *Bull. geol. Soc. Norfolk*, **47**: 23-60.
- Goldman, B. & Talbot, F.H. (1976): Aspects of the ecology of coral reef fishes.- in: Jones, O.A. & Endean, R. (eds.): *Biology and Geology of Coral Reefs*, Vol. 3, *Biology* 2: 125-154; New York (Academic Press).
- Gordon, M. Jr. (1965): Carboniferous cephalopods of Arkansas.- *Geol. Surv. Prof. Pap.*, **460**: 1-322.
- Götting, K.-J. (1974): *Malacozoologie (Grundriss der Weichtierkunde)*.- 320 S., Stuttgart (G.Fischer-Verlag).
- Götting, K.-J. (1979): Durch Parasiten induzierte Perlbildung bei *Mytilus edulis* L. (Bivalvia).- *Malacologica*, **18**: 563-567.
- Gould, S. J. & Vrba, E.S. (1982): Exaptation-a missing term in the science of form.- *Paleobiology*, **8**: 4-15.
- Greenwald, L. & Ward, P. (1987): Buoyancy in *Nautilus*.- In: Saunders, W.B. & Landman, N.H. (eds.): *Nautilus, The Biology and Paleobiology of a Living Fossil*: 547-562, New York (Plenum Press).
- Guey, J. (1967): Contribution à l'étude des blessures chez les ammonites.- *Bull. Lab. Géol. Univ. Lausanne*, **165**: 1-16.

- Guex, J. (1973): Observations sur la répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien supérieur de l'Aveyron (France).- Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat., Lausanne, **71**: 463-476.
- Gümbel, C.W.v. (1861): Geognostische Beschreibung des bayerischen Alpengebirges und seines Vorlandes. Band 1: 950 S.; Gotha (Perthes Verlag).
- Gustomesov, V.A. (1976): Basic aspects of belemnoid phylogeny and systematics.- Paleont. Journal, **2**: 170-179.
- Haan, G. de (1825): Monographiae Ammoniteorum et Goniatiteorum Specimen.- 168 S. Leyden (Hazenbergh).
- Haarländer, W. (1952): Die Spirale der Ammonoidea.- Geol. Bl. NO-Bayern, **2**: 1-15.
- Haas, W. (1997): Der Ablauf der Entwicklungsgeschichte der Decabrachia (Cephalopoda, Coleoidea).- Palaeontographica, **A 245**: 63-81.
- Haas, W. (2002): The evolutionary history of the eight-armed Coleoidea.- Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt Wien, **57**: 341-351.
- Haas, W. (2003): Trends in the evolution of the Decabrachia.- Berliner paläobiologische Abhandlungen, **3**: 113-129.
- Hagdorn, H. & Mundlos, R. (1983): Aspekte der Taphonomie von Muschelkalk-Cephalopoden. Teil I: Siphozierfall und Füllmechanismus.- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, **16**: 369-403.
- Hagdorn, H. & Simon, T. (1985): Geologie und Landschaft des Hohenloher Landes.- 186 S.; Sigmaringen (J.Thorbecke Verlag).
- Haggart, J.W. (1984): Upper Cretaceous (Santonian-Campanian) Ammonite and Inoceramid Biostratigraphy of the Chico Formation, California.- Cretaceous Research, **5**: 225-241.
- Hallam, A. (1965): Environmental causes of stunting in living and fossil marine benthonic invertebrates.- Paleontology, **8**: 132-155.
- Hamada, T. (1983): Preliminary report on some *Nautilus* drifts and the epifauna on *Nautilus* shells in a living state from the Tanon Strait, the Philippines.- In: Hayasaka, S. (ed.): Studies on *Nautilus pompilius* and its associated fauna from Tanon Strait, the Philippines, Kagoshima Univ. Res. Center S. Pac. Occas. Pap. **1**: 36-39.
- Hanlon, R.T. & Forsythe, J.W. (1990): Diseases of Mollusca: Cephalopoda. 1.1 Diseases Caused by Microorganisms.- In: Kinne, O. (ed.): Diseases of Marine Animals, **3**: 23-46; Hamburg (Biologische Anstalt Helgoland).
- Hansen, M.C. & Mapes, R.H. (1990): A predator-prey relationship between sharks and cephalopods in the Late Paleozoic.- In: Boucot, A. (ed.): Evolutionary Paleobiology of Behaviour and Coevolution: 189-192; Amsterdam (Elsevier).
- Hassan, M.A., Westermann, G.E.G., Hewitt, R.A. & Dokainish, M.A. (2002): Finite-element analysis of simulated ammonoid septa (extinct Cephalopoda): septal and sutural complexities do not reduce strength.- Paleobiology, **28** (1): 113-126.
- Hattin, D.E. & Hirt, D.S. (1991): Paleoecology of Scapellomorph Cirripeds in the Fairport Member, Carlile Shale (Middle Turonian), of Central Kansas.- Palaios, **6** (6): 553-563.
- Hauer, F. R.v. (1860): Nachträge zur Kenntnis der Cephalopoden-Fauna der Hallstätter Schichten.- Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, **41**: 113-150.
- Haug, C. & Haug, J.T. (2012): Die Evolution der Fangschreckenkrebe (Stomatopoda, Malacostraca) im Lichte neuer mesozoischer Fossilfunde.- Archaeopteryx, **29**: 13-19.
- Hauschke, N. (1994): Lepadomorphe Cirripedier (Crustacea, Thoracica) aus dem höchsten Cenoman des nördlichen Westfalen (Nordwestdeutschland), mit Bemerkungen zur Verbreitung, Palökologie und Taphonomie der Stramentiden.- Geol. Paläont. Westfalen, **32**: 5-39.

- Hauschke, N., Schöllmann, N. & Keupp, H. (2011): Oriented attachment of a stalked cirripede on an orthoconic heteromorph ammonite - implications for the swimming position of the latter.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **262** (2): 199-212.
- Haven, N. (1972): The ecology and behavior of *Nautilus pompilius* in the Philippines.- *Veliger*, **15**: 75-80.
- Heller, F. (1958): Gehäusemißbildungen bei Amaltheiden.- *Geol. Bl. NO-Bayern*, **8**: 66-71.
- Heller, F. (1964): Neue Fälle von Gehäusemißbildungen bei Amaltheiden.- *Paläontologische Zeitschrift*, **38** (3/4): 136-141.
- Henderson, R.A., Kennedy, W.J. & Cobban, W.A. (2002): Perspectives of ammonite paleobiology from shell abnormalities in the genus *Baculites*.- *Lethaia*, **35**: 215-230.
- Hengsbach, R. (1976): Über Sutur-Asymmetrie bei *Cymbites laevigatus* (Ammonoidea; Jura).- *Senckenbergiana lethaea*, **56** (6): 463-468.
- Hengsbach, R. (1977a): Cheiloceraten (Ammon., Devon) mit asymmetrischem Phragmocon.- *Sitzungsberichte Ges. Naturf. Freunde Berlin (N.F.)*, **17**: 69-72.
- Hengsbach, R. (1977b): Über die Sutur-Asymmetrie einiger Psiloceraten.- *Sitzungsberichte Ges. Naturf. Freunde Berlin (N.F.)*, **17**: 59-67.
- Hengsbach, R. (1977c): Zur Sutur-Asymmetrie bei *Platylenticeras* (Ammon., Kreide).- *Zool. Beitr. (N.F.)*, **23**: 459-468.
- Hengsbach, R. (1978): Zur Sutur-Asymmetrie bei *Anahoplites* (Ammonoidea, Kreide).- *Senckenbergiana lethaea*, **59**: 377-385.
- Hengsbach, R. (1979): Zur Kenntnis der Asymmetrie der Ammoniten-Lobenlinie.- *Zool. Beitr., N.F.*, **25**: 107-162.
- Hengsbach, R. (1980): Über die Sutur-Asymmetrie bei *Hecticoceras* (Ammonoidea; Jura).- *Senckenbergiana lethaea*, **60** (4/6): 463-473.
- Hengsbach, R. (1986a): Zur Kenntnis der Sutur-Asymmetrie bei Ammoniten.- *Senckenbergiana lethaea*, **67** (1/4): 119-149.
- Hengsbach, R. (1986b): Über *Ammonites dorsosulcatus* Quenstedt 1884.- *Senckenbergiana lethaea*, **67** (1/4): 331-336.
- Hengsbach, R. (1986c): Ontogenetisches Auftreten und Entwicklung der Sutur-Asymmetrie bei einigen Psilocerataceae (Ammonoidea; Jura).- *Senckenbergiana lethaea*, **67** (1/4): 323-330.
- Hengsbach, R. (1990): Studien zur Paläopathologie I: Die Paläoparasitologie, eine Arbeitsrichtung der Paläobiologie.- *Senckenbergiana lethaea*, **70** (4/6): 439-461.
- Hengsbach, R. (1991): Die Symmetriopathie, ein Beitrag zur Erforschung sogenannter Anomalien.- *Senckenbergiana lethaea*, **71** (3/4): 339-366.
- Hengsbach, R. (1996): Ammonoid Pathology.- In Landman et al. (eds.): *Ammonoid Paleobiology*: 581-605; New York (Plenum Press: Topics in Geobiology, 13).
- Heptonstall, W.B. (1970): Buoyancy control in ammonoids.- *Lethaia*, **3** (4): 317-328.
- Hewitt, R.A. (1988): Nautiloid shell taphonomy: Interpretations based on water pressure.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **63**: 15-25.
- Hewitt, R.A. & Jagt, J.W. (1999): Maastrichtian *Ceratissepia* and Mesozoic cuttlebone homeomorphs.- *Acta Palaeontologica Polonica*, **44**: 305-326.
- Hewitt, R.A. & Westermann, G.E.G. (1986): Function of complexity fluted septa in ammonoid shells. I Mechanical principles and functional models.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **172**: 47-69.
- Hewitt, R.A. & Westermann, G.E.G. (1987): Function of complexity fluted septa in ammonoid shells. II. Septal evolution and conclusions.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **174**: 135-169.
- Hewitt, R.A. & Westermann, G.E.G. (1990): Mosasaur tooth marks on the ammonite *Placenticeras* from the Upper Cretaceous of Alberta, Canada.- *Canadian Journal of Earth Science*, **27**: 469-472.

- Hiltermann, H. (1939): Stratigraphie und Paläontologie der Sonnienschichten von Osnabrück und Bielefeld. 1. Teil: Stratigraphie und Ammonitenfauna.- *Palaeontographica*, **A 90**: 109-209.
- Histon, K. & Gnoli, M. (1999): Nautiloid paleobathymetry from the Silurian „Orthoceras Limestone“ facies of SW Sardinia, Italy.- In: Oloriz, F. & Rotriguez-Tovar, F.J. (eds.): *Advanced Researches on Living and Fossil Cephalopods*: 281-293; New York (Kluwer Academic/Plenum Publishers).
- Ho, J.S. (1980): *Anchicaligus nautili* (Willey), a caligid copepod parasitic on *Nautilus* in Palau, with discussion of *Caligulina* Hagaard, 1972.- *Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.*, **25**: 157-165.
- Hochberg, F.G. (1990): Diseases of Mollusca: Cephalopoda. 1.2 Diseases caused by Protistans and Metazoans.- In: Kinne, O.(ed.): *Diseases of Marine Animals*, Vol. **3**: 47-227; Hamburg (Biologische Anstalt Helgoland).
- Hölder, H. (1952): Über den Gehäusebau, insbesondere den Hohlkiel jurassischer Ammoniten.- *Palaeontographica*, **A 102**: 18-48.
- Hölder, H. (1955a): Die Ammonitengattung *Taramelliceras* im südwestdeutschen Unter- und Mittelmalm.- *Palaeontographica*, **A 106**: 37-153.
- Hölder, H. (1955b): Belemniten und Ammoniten als Beutetiere.- *Aus der Heimat*, **63** (5/6): 88-92.
- Hölder, H. (1956): Über Anomalien an jurassischen Ammoniten.- *Paläontologische Zeitschrift*, **30**: 95-107.
- Hölder, H. (1960): Zur Frage des Wachstumsendes bei Ammoniten.- *Paläontologische Zeitschrift*, **34**: 61-68.
- Hölder, H. (1970): Anomalien an Molluskenschalen, insbesondere Ammoniten, und deren Ursachen.- *Paläontologische Zeitschrift*, **44**: 182-195.
- Hölder, H. (1972): Endo- und Epizoen von Belemniten-Rostren (*Megateuthis*) im nordwestdeutschen Bajocium (Mittlerer Jura).- *Paläontologische Zeitschrift*, **46** (3/4): 199-220.
- Hölder, H. (1973a): *Miscellanea cephalopodica*.- *Münster. Forsch. Geol. Paläont.*, **29**: 39-76.
- Hölder, H. (1973b): Auf Fluchtversuch weisende Narben eines Belemniten-Rostrums.- *Münster. Forsch. Geol. Paläont.*, **29**: 59-62.
- Hölder, H. (1975): Notizen über postmortale Belemniten-Schicksale.- *Geol. Bl. NO-Bayern*, **25** (1): 1-9.
- Hölder, H. (1977): Zwei ungewöhnliche Erscheinungsformen anomaler Jura-Ammoniten der forma aegra *verticata*.- *Paläontologische Zeitschrift*, **51** (3/4): 254-257.
- Hölder, H. (1980): Conellen als Relikte von Cephalopoden-Schalen - Objekte einer naheliegenden Verwechslung.- *Geol. Jb. Hessen*, **108**: 5-9.
- Hoffmann, R. (2010): New insights on the phylogeny of the Lytoceratoidea (Ammonitina) from the septal lobe and its functional interpretation.- *Revue de Paléobiologie*, **29** (1): 1-156.
- Holland, C.H. (1971): Some conspicuous participants in Palaeozoic symbiosis.- *The Sci. Proceed. Roy. Dublin Soc.*, **4** (2): 15.26; pl.2.
- Hollmann, R. (1961): *Simoceras* (*Simoceras*) *biruncinatum* (QUENSTEDT, 1845) forma aegra *calcar* ZIETEN, 1830 (Ammonoidea) aus dem Untertithon der Sette Comuni (Norditalien).- *Mem. Mus. Civ. Storia Nat.*, **9**: 267-271.
- Hollmann, R. (1964): Subsolutions-Fragmente.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **119** (1): 22-82.
- Hollmann, R. (1968): Diagenetische Gehäuse-Hypertrophie an Ammoniten aus dem Oberjura Ostafrikas.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **130** (3): 305-334.
- Hollmann, R. (1969): Die Entstehung fossilisationsfähiger Schalen-Fraßreste, dargestellt am Nahrungserwerb von *Homarus gammarus* (Crustacea, Decapoda).- *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **19**: 401-416.
- Holthuis, L.B. & Manning, R.B. (1969): Stomatopoda- In: Moore, R.C. (ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part R, Arthropoda, Vol. **4** (2): R535-R552.
- Horný, R.J. (1997): Shell breakage and repair in *Sinuitopsis neglecta* (Mollusca, Tergomya) from the Middle Ordovician of Bohemia.- *Casopis Národního muzea Rada prirodovedna*, **166** (1-4): 137-142.

- Hostettler, B. & Schweigert, G. (2011): Formenvielfalt ist nicht gleich Artenvielfalt.- *Fossilien*, **2011** (6): 327-329.
- House, M. R. (1960): Abnormal growth in some Devonian goniatites.- *Palaeontology*, **3** (2): 129-136.
- House, M. R. (1988): Extinction and survival in the Cephalopoda.- In: Larwood, G.P. (Ed.): Extinction and survival in the fossil record.- *System. Ass. Spec. Vol.*, **34**: 139-154 Oxford (Clarendon Press).
- Howarth, M.K. (1975): The shell structure of the Liassic ammonite family Dactylioceratidae.- *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, **26**: 45-67.
- Howarth, M.K. (1992): The Ammonite Family Hildoceratidae in the Lower Liassic of Britain, Part I.- *Palaeont. Soc. Monogr.*, **145**: 1-106.
- Hudson, J.D. & Palframan, D.F.B. (1969): The ecology and preservation of the Oxford Clay fauna at Woodham, Buckinghamshire.- *J. geol. Soc. London*, **124**: 387-418.
- Hüne, L. & Hüne, P. (2006): Des phénomènes paléopathologiques chez une faune d'Ammonites du Callovien supérieur de Bénerville-sur-Mer (Calvados, France).- *L'Echo des falaises*, **2006** (7): 33-37.
- Hüne, L. & Hüne, P. (2008): Des phénomènes paléopathologiques chez une faune de Bélemnites du Callovien supérieur de Bénerville-sur-Mer (Calvados, France).- *L'ècho des Falaises*, **12**: 67-70.
- Hungerbühler, A. (1992): *Fossilien*.- 96 S.; Stuttgart (Kosmos Naturführer)
- Hyatt, A. (1867): The fossil Cephalopods of the Museum of Comparative Zoology.- *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard College*, **1** (5): 71-102.
- Hyatt, A. (1889): Genesis of the Arietidae.- *Smithon. Contr. Knowledge*, **26**, Art. II + XI: 673 + 238 S.; Washington.
- Iba, Y., Sano, S., Mutterlose, J., Kondo, Y., (2012): Belemnites originated in the Triassic—A new look at an old group.- *Geology*, **40**: 911-914.
- Ifrim, C., Vega, F.J. & Stinnesbeck, W. (2011): Epizoic stramenid cirripedes on ammonites from Late Cretaceous platy limestones in Mexico.- *Journal of Paleontology*, **85** (3): 526-538.
- Ilovaisky, D. (1917): Les ammonites du Jurassique supérieur du pays de Liapine.- *Ouvrage Sect. Géol. Soc. Imper. Am. Sci. Nat.*, **1** (1-2): 1-180, 14 Taf..
- Ivanov, A.N. (1975): Late ontogeny in ammonites and its characteristics in micro-, macro- and megaconchs.- *Yarosl. Pedagog. Inst. Sb. Nauchn. Tr.*, **142**: 5-57 (in russisch).
- Jacobs, D.K. & Chamberlain, J.A. Jr. (1996): Buoyancy and hydrodynamics in Ammonoids.- In: Landman, N.H. (Hrg.): *Ammonoid Paleobiology: 170-124*, New York (Plenum Press).
- Jacobs, D.K. & Landman, N.H. (1993): *Nautilus* - a poor model for the function and behavior of ammonoids?.- *Lethaia*, **26**: 101-111.
- Jäger, M. (1991): Nicht alltäglich: Ein Ammonit mit zwei Spiralen.- *Fossilien*, **1991** (6): 351-353.
- Jäger, M. & Fraaye, R. (1997): The diet of Early Toarcian ammonite *Harpoceras falciferum*.- *Paleontology*, **40** (2): 557-574.
- James, U.P. (1884): Description of three species of fossils.- *J. Cincinnati Soc. Nat. Hist.*, **7** (1): 20-24.
- Janicke, V. (1967): *Fossil-Sediment-Strukturen in untertithonischen Plattenkalken der südlichen Frankenalb*.- 116 S., Dissertation LMU München.
- Jeletzky, J.A. (1966): Comparative Morphology, Phylogeny, and Classification of Fossil Coleoidea.- *The Universitas of Cansas Paleontological Contributions, Mollusca*, Article 7: 1-162.
- Jeletzky, J.A. & Zapfe, H. (1967): Coleoid and orthocerid cephalopods of the Rhaetian Zlambach Marl from the Fischerwiese near Aussee, Styria (Austria).- *Annalen des naturhistorischen Museums Wien*, **71**: 69-106.
- Johnson, J.G. (1984): Temperatur and biotic crisis in the marin realm.- *Geology*, **12** (12): 741.

- Jones, D.L. (1961): Muscle attachment impressions in a Cretaceous ammonite.- *Journal of Paleontology*, **35**: 502-50.
- Jordan, R. (1968): Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach den Strukturelementen der Gehäuse-Innenwand.- Beihefte zum Geologischen Jahrbuch, **77**: 64 pp.
- Jordan, R., Scheuermann, L. & Späth, C. (1975): Farbmuster auf jurassischen Belemniten-Rostren.- *Paläontologische Zeitschrift*, **49** (3): 332-343.
- Jordan, R. & Stahl, W. (1970): Isotopische Paläotemperatur-Bestimmungen an jurassischen Ammoniten und grundsätzliche Voraussetzungen für diese Methode.- *Geologisches Jahrbuch*, **89**: 33-62.
- Kabanov, G.K. (1967): Skelet belemnitid. Morfologiya i biologicheskii analiz.- *NAUK*, **114**: 1-100 + Taf. 1-16 (in russisch).
- Kakabadze, M.V. & Sharikadzé, M.Z. (1993): On the mode of life of heteromorph ammonites (heterocone, ancylocone, ptychocone).- *Geobios*, M.S. **15**: 209-215.
- Kanie, Y. & Hattori, M. (1983): Shell implosion depth of living *Nautilus*.- In: Hayasaka, S. (ed.): *Studies on Nautilus pompilius and its associated fauna from Tañon Strait, the Philippines*.- Kagoshima University Research Center for the South Pacific, Occasional Papers, **1**: 30-35.
- Kanie, Y., Fukuda, Y., Nakayama, H., Seki, K. & Hattori, M. (1980): Implosion of living *Nautilus* under increased pressure.- *Paleobiology*, **6** (1): 44-47.
- Kaplan, P. (1996): Epibiosis on ammonids of the Opalinus Clay (Aalenian, S. Germany): Implications for paleoenvironment.- 6th NAPC, Abstracts. *Paleont. Soc. Publ.*, **8**: 204.
- Kase, T., Shigeta, Y. & Futakami, M. (1994): Limpet home depressions in Cretaceous ammonites.- *Lethaia*, **27**: 49-58.
- Kase, T., Shigeta, Y. & Futakami, M. (1995): Limpet pits on ammonoids living in surface waters: reply.- *Lethaia*, **28** (4): 315-316.
- Kase, T., Johnston, P.A., Seilacher, A. & Boyce, J. (1998): Alleged mosasaur bite marks on Late Cretaceous ammonites are limpet (patellogastropod) home scars.- *Geology*, **26** (10): 947-950.
- Kaufman, E.G. (1978): Benthic environments and paleoecology of the Posidonienschiefer (Toarcian).- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **157**: 18-36.
- Kauffman, E.G. (1972): *Ptychodus* predation upon a Cretaceous *Inoceramus*.- *Paleontology*, **15** (3): 439-444.
- Kauffman, E.G. (1990): Mosasaur predation on ammonites during the Cretaceous - a evolutionary history.- In: Boucot, A. (ed.): *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*: 184-199; Amsterdam (Elsevier).
- Kauffman, E.G. & Kesling, R.V. (1960): An Upper Cretaceous ammonite bitten by a mosasaur.- *Contr. Michigan Univ. Mus. Paleont.*, **15**: 193-248.
- Kear, A.J. (1994): Morphology and function of the mandibular muscles in some coleoid cephalopods.- *Journal of the marine biological Association of the U.K.*, **74**: 801-822.
- Keferstein, W. (1861): Kopftragende Weichthiere (Malacozoa cephalophora).- In: Bronn's Klassen und Ordnungen der Weichthiere, Bd. 3; Leipzig/Heidelberg.
- Keller, T. (1977): Fraßreste im süddeutschen Posidonienschiefer.- *Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde Württemberg*, **132**: 117-134.
- Kelly, P.H. & Hansen, T.A. (2003): The fossil record of drilling predation on bivalves and gastropods.- in: Kelley, P.H., Kowalewski, M. & Hansen, T.A. (eds.): *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*: 113-139, Topics in Geobiology, 20 (Ney York, Kluwer Academic/Plenum Publishers).
- Kemper, E. (1961): Die Ammonitengattung *Platylenticeras* (= *Garnieria*).- *Beih. Geol. Jb.*, **47**: 195 S.
- Kennedy, W.J. (1971): Cenomanian ammonites from southern England.- *Spec. Pap. Palaeontol.*, **8**: 1- 133.

- Kennedy, W.J. & Cobban, W.A. (1976): Aspects of ammonite biology, biogeography, and biostratigraphy.- Paleontological Ass., Spec. Papers in Paleontology, **17**: 1-94.
- Kennedy, W.J. & Hall, A. (1967): The influence of organic matter on the preservation of aragonite in fossils.- Proceedings of the Geological Society of London, **1643**: 253-255.
- Kennedy, W.J., Cobban, W.A. & Klinger, H.C. (2002): Muscle attachment and mantel-related features in Upper Cretaceous *Baculites* from the United States Western Interior.- Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt Wien, **57**: 89-112.
- Kerley, E.R. & Bass, W.M. (1967): Paleopathology: Meeting ground for many disciplines.- Science, **157**: 638-644.
- Kerr, J.G. (1931): Notes upon the Dana specimens of *Spirula* and upon certain problem cephalopod morphology.- Dana-Report, **8**: 1-36.
- Kessler, P. (1926): Über Nautiliden mit unfertigen Septen.- Paläontologische Zeitschrift, **7**: 24-31.
- Keupp, H. (1973): Der Wert anomaler Perisphincten (Ammonoidea) für die Deutung der Parabelgenese.- Geol. Bl. NO-Bayern, **23** (1): 20-35.
- Keupp, H. (1976): Neue Beispiele für den Regenerationsmechanismus bei verletzten und kranken Ammoniten.- Paläont.Z., **50** (1/2): 70-77.
- Keupp, H. (1977): Paläopathologische Normen bei Amaltheiden (Ammonoidea) des Fränkischen Lias.- Jb. Coburger Landesstiftung, 1977: 263-280.
- Keupp, H. (1979): Nabelkanten-Präferenz der forma *verticata* Hölder 1956 bei Dactylioceraten (Ammonoidea, Toarcien).- Paläont. Z., **53**: 214-219.
- Keupp, H. (1984/85): Pathologische Ammoniten, Kuriositäten oder paläobiologische Dokumente? Teil 1 und 2.- Fossilien **1984/6**: 258-262, 267-275; **1985/1**: 23-35.
- Keupp, H. (1987): Perlen (Schalenkonkretionen) bei Dactylioceraten aus dem fränkischen Lias.- Jahresmitteilungen der Naturhistorischen Gesellschaft Nürnberg, **1986**: 97-102.
- Keupp, H. (1991): Bißmarken oder postmortale Implosionsstrukturen?.- Fossilien, **1991** (5): 275 - 280.
- Keupp, H. (1992a): Rippenscheitel bei Ammoniten-Gehäusen.- Fossilien, **1992/5**: 283-290.
- Keupp, H. (1992b): Wachstumsstörungen bei *Pleuroceras* und anderen Ammonoidea durch Epökie.- Berliner geowiss. Abh., **E 3**: 113-119.
- Keupp, H. (1992c): Organische Lamellen in einem Ammoniten-Gehäuse (*Craspedites*).- Fossilien **1992** (3): 141-146.
- Keupp, H. (1993): Fälle der forma aegra *calcar* (Zieten) bei mesozoischen Ammoniten.- Fossilien, **1993** (3): 140-144.
- Keupp, H. (1994a): Volumenvermindernde Gehäuse-Anomalien bei Jura-Ammoniten.- Fossilien, **1994** (1): 38-44.
- Keupp, H. (1994b): Warum opalisieren die „Goldschnecken“?.- Fossilien, **1994** (3): 159-162.
- Keupp, H. (1995): Volumenvergrößernde Anomalien bei Jura-Ammoniten.- Fossilien, **1995** (1): 54-59.
- Keupp, H. (1996): Paläopathologische Analyse einer Ammoniten-Vergesellschaftung aus dem Oberjura Westsibiriens.- Fossilien, **1996** (1): 45-54.
- Keupp, H. (1997a): Anomal kiellose Hildoceratidae (= "Subfamilie Monestierinae SAPUNOV 1965"): Ursache taxonomischer Konfusion (Ammonoidea, Toarcium).- Berliner geowiss. Abh., **E 25**: 233-241.
- Keupp, H. (1997b): Paläopathologische Analyse einer „Population“ von *Dactylioceras athleticum* (Simpson) aus dem Unter-Toarcium von Schlaifhausen/Oberfranken.- Berliner geowiss. Abh., **E 25**: 243-267.
- Keupp, H. (1998): Mundsaumverletzungen bei *Pleuroceras* (Ammonoidea).- Fossilien, **1998** (1): 37-42.
- Keupp, H. (2000a): Anomale Muskelleisten bei Ammoniten.- Berliner Geowiss.Abh., **E 34**: 279-289.
- Keupp, H. (2000b): Ammoniten- Paläobiologische Erfolgsspiralen.- 1-165; Stuttgart (Thorbecke Verlag).

- Keupp, H. (2000c): Chaos mit System.- Fossilien, **2000** (4): 138-245.
- Keupp, H. (2002a): Pathologische Belemniten: Schein und Wirklichkeit.- Fossilien.- **2002** (2): 85-92.
- Keupp, H. (2002b): Weichschwammflöße als Müllschlucker des Jurameeres.- Fossilien, **2002** (3): 167-171.
- Keupp, H. (2004): Aus der Trickkiste eines jurassischen Gauklers: Xenomorphie bei *Gryphaea*.- Fossilien, **2004** (1): 55-57.
- Keupp, H. (2005a): Gehörnte Hörner.- Fossilien, **2005** (1): 31-36.
- Keupp, H. (2005b): Das Geheimnis der Spiralbänder: Farbmuster auf Ammoniten-Gehäusen.- Fossilien, **2005** (6): 369-375.
- Keupp, H. (2006a): Sublethal punctures in body chambers of Mesozoic ammonites (forma aegra *fenestra* n.f.), a tool to interpret synecological relationships, particularly predator-prey interactions.- Paläontologische Zeitschrift, **80** (2): 112-123.
- Keupp, H. (2006b): Symmetrie trochospiraler Ammonoideen-Gehäuse.- Natur und Museum, **136** (9/10): 209-215.
- Keupp, H. (2007a): Complete ammonoid jaw apparatuses from the Solnhofen plattenkalks: Implications for aptychi function and microphagous feeding of ammonoids. N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **245** (1): 93-101.
- Keupp, H. (2007b): Komplex und doch flexible: Septen-Variabilität oder -Pathologie bei einem Perisphinctiden (Ammonoidea) von Madagaskar?.- [http://www.leitfossil.de/Abonnenten/Lehrreiches\\_2a.htm](http://www.leitfossil.de/Abonnenten/Lehrreiches_2a.htm) (17.06.2007).
- Keupp, H. (2007c): Anomale Nabelweiten bei Ammoniten und Nautiliden.- [http://www.leitfossil.de/Abonnenten/Lehrreiches\\_2a.htm](http://www.leitfossil.de/Abonnenten/Lehrreiches_2a.htm) (19. Oktober 2007).
- Keupp, H. (2007d): Ein ungewöhnlicher Rippenscheitel (forma aegra *verticata* Hölder, 1956) bei einem *Amaltheus* von Buttenheim.- [http://www.leitfossil.de/Abonnenten/Lehrreiches\\_2a.htm](http://www.leitfossil.de/Abonnenten/Lehrreiches_2a.htm) (5. 8. 2007).
- Keupp, H. (2008a): Wer hat hier zugebissen? Ammoniten-Prädation.- Fossilien, **2008** (2): 109-112.
- Keupp, H. (2008b): Trias-Ammoniten auf Timor/Indonesien: Durchs Fegefeuer ins Paradies.- <http://www.leitfossil.de/Abonnenten/Fundstellen5.htm>: 24.8.2008, 16 S.
- Keupp, H. & Dietze, V. (1987): Analyse eines pathologischen Perisphinctiden.- Fossilien, **1987** (6): 274-277.
- Keupp, H. & Freitag, D. (1993): Kiellos - und doch ein *Pleuroceras*?.- Jahresmitteilungen der Naturhistorischen Gesellschaft Nürnberg, **1992**: 131-136.
- Keupp, H. & Ilg, A. (1992): Paläopathologie der Ammonitenfauna aus dem Obercallovium der Normandie und ihre palökologische Interpretation.- Berliner geowiss.Abh., **E 3**: 171-189.
- Keupp, H. & Ilg, A. (1994): Paläopathologische Nachlese zur Ammonitenfauna aus dem Obercallovium der Normandie.- Berliner geowiss.Abh., Reihe E, **13**: 321-327.
- Keupp, H. & Mitta, V. (2004): Septenbildung bei *Quenstedtoceras* (Ammonoidea) von Saratov (Russland) unter anomalen Kammerdruckbedingungen.- Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg, **88**: 51-62.
- Keupp, H. & Richter, A.E. (2010): Napfschnecken-Fraßkuhlen als Ursache von blasenartigen Steinkernstrukturen bei mezoischen Ammoniten (*Kranaosphinctes*, *Eupachydiscus*) von Madagaskar.- [http://www.leitfossil.de/Abonnenten/Lehrreiches\\_2a.htm](http://www.leitfossil.de/Abonnenten/Lehrreiches_2a.htm) (20.7.2010).
- Keupp, H. & Riedel, F. (1995): *Nautilus pompilius* in captivity: a case study of abnormal shell growth.- Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen, **E 16/2** (Gundolf-Ernst-Festschrift): 663-681.
- Keupp, H. & Schobert, J. (2011): Gehäuseanomalien bei Klein-Ammoniten von Buttenheim/Oberfranken.- Fossilien, **2011** (3): 164-174.
- Keupp, H. & Schweigert, G. (2009): Scheinbare heteromorphe Ammoniten.- Fossilien, **2009** (6): 358-362.
- Keupp, H. & Veit, R. (1996): Ein *Phylloceras* mit Anaptychus.- Fossilien, **1996** (6): 343-351.

- Keupp, H., Röper, M. & Seilacher, A. (1999): Paläobiologische Aspekte von *syn vivo*-besiedelten Ammonoideen im Plattenkalk des Ober-Kimmeridgiums von Brunn in Ostbayern.- Berliner geowiss. Abhandlungen, **E 30**: 121-145.
- Keupp, H., Röper, M. & Rothgaenger, M. (2012): Serpuliden-Epökie auf Ammoniten aus dem Brunner Plattenkalk (Ober-Kimmeridgium) in Ostbayern.- *Archaeopteryx*, **29**: 1-12.
- Keupp, H., Engeser, T., Fuchs, D. & Haeckel, W. (2011): Ein *Trachyteuthis hastiformis* (Cephalopoda, Coleoidea) mit Spermatophoren aus dem Ober-Kimmeridgium von Painten (Ostbayern).- *Archaeopteryx*, **28**: 23-30.
- Kidwell, S.M. & Jablonski, D. (1983): Taphonomic feedback - Ecological consequences of shell accumulation.- In: Tevesz, M.J.S. & McCall, P.L. (eds.): *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*: 195-248; New York (Plenum Press).
- Kieslinger, A. (1926): Untersuchungen an triadischen Nautiloideen.- *Paläontologische Zeitschrift*, **7**: 101-122.
- King, S.D. (2009): The ability of Mosasaurs to produce unique puncture marks on ammonite shells.- Master Thesis, Graduate College at Bowling Green State University, 144 S.
- Kirchner, H. (1927): Perlbildung bei einem Ceratiten.- *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **1927**, B: 148-150.
- Klinger, H.C. (1980): Speculations on buoyancy control and ecology in some heteromorphy ammonites.- In: House, M.R. & Senior, J.R. (eds.): *The Ammonoidea*: 337-355, London (Academic Press).
- Kloc, G.T. (1987): Coprolites containing ammonoids from the Devonian of New York.- *Geol. Soc. America, Abstracts with Program*, **19**: 23.
- Klompmaaker, A.A., Waljaard, N.A. & Fraaije, R.H.B. (2009): Ventral bit marks in Mesozoic ammonoids.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **280**: 245-257.
- Klug, C. (1999): Devonian ammonoid biometry and global events.- preliminary results.- In Histon, K. (Herausg.): *V Intern. Symp. Cephalopods - Present and Past, Abstract Vol.*, Berichte der Geolog. Bundesanstalt Wien, **46**: 60.
- Klug, C. (2001): Functional morphology and taphonomy of nautiloid beaks from the Middle Triassic of Southern Germany.- *Acta Palaeontologica Polonica*, **46**: 43-68; Warszawa.
- Klug, C. (2002a): Quantitative stratigraphy and taxonomy of late Emsian and Eifelian ammonoids of the eastern Anti-Atlas (Morocco).- *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **238**: 1-109.
- Klug, C. (2002b): Conch parameters and ecology of Emsian and Eifelian ammonoids from the Tafilalt (Morocco) and their relation to global events.- *Berichte der Geologischen Bundesanstalt*, **57**: 523-538.
- Klug, C. (2007): Sublethal injuries in Early Devonian cephalopod shells from Morocco.- *Acta Palaeontologica Polonica*, **52** (4): 749-759.
- Klug, C. & Korn, D. (2001): Epizoa and post-mortem epicoles on cephalopod shells - Devonian and Carboniferous examples from Morocco.- *Berliner geowiss. Abh.*, **E 36**: 145-155.
- Klug, C. & Korn, D. (2002): Occluded umbilicus in the Pinacitinae (Devonian) and its palaeoecological implications.- *Palaeontology*, **45** (5): 917-931.
- Klug, C., Meyer, E., Richter, U. & Korn, D. (2008a): Soft-tissue imprints in fossil and Recent cephalopod septa and septum formation. *Lethaia*, **41**: 477-492.
- Klug, C., Schatz, W., Korn, D. & Reisdorf, A.G. (2005): Morphological fluctuations of ammonoid assemblages from the Muschelkalk (Middle Triassic) of the German Basin - indicators of their ecology, extinctions, and immigrations.- *Palaeogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, **221**: 7-34.
- Klug, C., Schweigert, G., Fuchs, D. & Dietl, G. (2009): First record of a belemnite preserved with beaks, arms and ink sac from the Nusplingen Lithographic Limestone (Kimmeridgian, SW-Germany).- *Lethaia*, **43**: 445-456.

- Klug, C., Kröger, B., Rücklin, M., Korn, D., Schemm-Gregory, M., De Baets, K., & Mapes, R.H. (2008b): Ecological change during the early Emsian (Devonian) in the Tafilalt (Morocco), the origin of the Ammonoidea, and the first African pyrgocystid edrioasteroids, machaerids and phyllocarids.- *Palaeontographica*, **A 283**: 1-94.
- Knoch, U. (1989): *Placunopsis* auf einem Ceratiten.- *Fossilien*, **1989** (6): 280.
- Kolb, A. (1955): Über zwei abnorme Ammonitengehäuse der Gattung *Paltopleuroceras*.- *Geol. Bl. NO-Bayern*, **5**: 148-150.
- Korn, D. (1988): Oberdevonische Goniatiten mit dreieckigen Innenwindungen.- *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, **1988** (10): 605-610.
- Korn, D. & Klug, C. (2002): Ammoneae Devonicae.- In: Riegraf, W. (ed).-*Fossilium Catalogus I: Animalia*, Vol. **138**: 1-375; Leiden (Backhuys).
- Kraus, W. (2000): Morphologieänderungen von Belemnitenrostren: Phänomene, Ursachen und Bewertung.- *Mitt. Ing.-u. Hydrogeol.*, **76**: 119-126; Aachen.
- Krause, R. (1997): Aktuelles-Informationen-Notizen, Cephalopoden.- *Fossilien* **1997** (1): 10.
- Kröger, B. (2000): Schalenverletzungen an jurassischen Ammoniten - ihre paläobiologische und paläo-ökologische Aussagefähigkeit.- *Berliner Geowiss. Abh.*, **E 33**: 1-97.
- Kröger, B. (2002a): On the efficiency to the buoyancy apparatus in ammonoids: evidences from sublethal shell injuries.- *Lethaia*, **35**: 61-70.
- Kröger, B. (2002b): On the ability of withdrawing of some Jurassic ammonoids.- *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt Wien*, **57**: 199-204.
- Kröger, B. (2000c): Antipretatory traits of the ammonoid shell - Interactions from Jurassic ammonoids with sublethal injuries.- *Paläontologische Zeitschrift*, **76** (2): 223-234.
- Kröger, B. (2004): Large shell injuries in Middle Ordovician Orthoceratida.- *GFF*, **126**: 311-316.
- Kröger, B. (2011): Size matters - Analysis of shell repair scars in endoceratid cephalopods.- *Fossil Record*, **14** (2): 109-118.
- Kröger, B. & Keupp, H. (2004): A paradox survival - report of a repaired *syn vivo* perforation in a nautiloid phragmocone.- *Lethaia*, **37**: 439-444.
- Kröger, B., Vinther, J. & Fuchs, D. (2011): Cephalopod origin and evolution: A congruent picture emerging from fossils, development and molecules.- *Bioessays* 00: 1-12. Online: DOI 10.1002/bies.201100001.
- Krüger, F.J. (1984): Professor Landois und die Riesenammoniten.- *Fossilien*, **1984** (6): 283-285.
- Krumbeck, L. (1943): Zur Stratigraphie und Faunenkunde des Lias zeta in Nordbayern, Teil 1.- *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **95**: 279-340.
- Kruta, I. & Landman, N.H. (2007): Injuries on *Nautilus* jaws: Implications for the function of ammonite aptychi.- *Veliger*, **50** (3): 241-247.
- Kruta, I., Landman, N., Pouget, I., Cecca, F. & Tafforeau, P. (2011): The Role of Ammonites in the Mesozoic Marine Food Web Revealed by Jaw Preservation.- *Science*, **331**, Nr. 6013: 70-72.
- Krymholts, G.Y., Mesezhnikov, M.S. & Westermann, G.E.G. (eds.) (1988): The Jurassic Ammonite Zones of the Soviet Union.- *The Geological Society of America, Spec. Pap.*, **223**: 1-116.
- Krystyn, L., Schäfer, G. & Schlager, W. (1971): Über die Fossil-Lagerstätten in den triadischen Hallstätter Kalken der Ostalpen.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **137**: 284-304.
- Kulicki, C. (1974): Remarks on the embryogeny and postembryonal development of ammonites.- *Acta Palaeontologica Polonica*, **19**: 201-224.
- Kulicki, C. & Szaniawski, H. (1972): Cephalopod arm hooks from the Jurassic of Poland.- *Acta Palaeontologica Polonica*, **17** (3): 380-419 + Taf.14-20.

- Kulicki, C., Tanabe, K., Landman, N.H. & Mapes, R. (2001): Dorsal shell wall in ammonoids.- *Acta Palaeontologica Polonica*, **46** (1): 23-42.
- Kuss, S.E. (1963): *Cyrtocrinus nutans* (GOLDF.) als Ammoniten-Epöke im Malm alpha von Blumberg (Baden).- *Berichte der naturforschenden Gesellschaft in Freiberg im Breisgau*, **53**: 205-212.
- Ladwig, J. (1993): Pathologischer Belemnit aus der Oberkreide.- *Fossilien*, **1993** (6): 332.
- Landman, N.H. (1983): Barnacle attachment on live *Nautilus*: Implications for *Nautilus* Growth rate.- *The Veliger*, **26** (2): 124-127.
- Landman, N.H. & Cochran, J.K. (1987): Growth and longevity of *Nautilus*.- In Saunders, W.B. & Landman, N.H. (eds.): *Nautilus- The Biology and Paleobiology of a Living Fossil*: 401-420; New York-London (Plenum Press: Topics in Geobiology, **6**).
- Landman, N.H. & Waage, K.M. (1986): Shell abnormalities in scaphitid ammonites.- *Lethaia* **19**: 211-224.
- Landman, N.H., Saunders, W.B., Winston, J.E. & Harries, P.J. (1987): Incidence and kinds of epizoans on the shells of live *Nautilus*.- In: Saunders, W.B. & Landman, N. (eds.): *Nautilus, The Biology and Paleobiology of a Living Fossil*: 163- 177, New York/London (Plenum Press).
- Lange, W. (1929): Zur Kenntnis des Oberdevons am Enkeberg und bei Balve (Sauerland).- *Abhandlungen der Preußischen Geologischen Landesanstalt, N.F.*, **119**: 1-132.
- Lange, W. (1932): Über Symbiosen von *Serpula* mit Ammoniten im unteren Lias Nordwestdeutschlands.- *Z. dt. geol. Ges.*, **84**: 229-234.
- Lange, W. (1941): Die Ammonitenfauna der Psiloceras-Stufe Norddeutschlands.- *Palaeontographica*, **A 93**: 186 S. + 20 Taf.
- Lange, W. (1951): Die Schlotheimiinae aus dem Lias Alpha Norddeutschlands.- *Palaeontographica*, **A 100**: 1-128 + 20 Taf.
- Lange, W. (1952): Der untere Lias am Fonsjoch und seine Ammonitenfauna.- *Palaeontographica*, **A 102**: 49-162.
- Larson, N. (2007): Deformities in the Late Callovian (Late Middle Jurassic) ammonite fauna from Saratov, Russia.-In: Landman, N.H. et al. (eds.): *Cephalopods Present and Past: New insights and fresh perspectives*: 344-374. New York etc. (Springer).
- Laube, G.C. (1869): Die Fauna der Schichten von St. Cassian.- *Denkschr. kaiserl. Akad. Wiss., mathem.-naturwiss. Klasse*, **30**: 1-106.
- Lehmann, U. (1967): Ammoniten mit Kieferapparat und Radula aus Lias-Geschieben.- *Paläontologische Zeitschrift*, **41** (1/2): 38-45.
- Lehmann, U. (1972): Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten.- *Paläontologische Zeitschrift*, **46**: 34-48.
- Lehmann, U. (1974): Ein pathologisches Gehäuse von *Eleganticerias elegantulum* (Ammonoidea) aus Ahrensburger Geschieben.- *Der Geschiebesammler*, **8** (2): 1-5.
- Lehmann, U. (1975): Über Biologie und Gehäusebau bei *Dactylioceras* (Ammonoidea) aufgrund einer Fraktur-Analyse.- *Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg*, **44**: 195-206.
- Lehmann, U. (1976): Ammoniten, Ihr Leben und ihre Umwelt.- 171 S., Stuttgart (Enke-Verlag).
- Lehmann, U. (1981): *The Ammonites, Their Life and Their World*.- 246 S.; Cambridge (Cambridge University Press).
- Lehmann, U. (1985): Zur Anatomie der Ammoniten: Tintenbeutel, Kiemen, Augen.- *Paläontologische Zeitschrift*, **59** (1/2): 99-108.
- Lehmann, U. (1990): Ammonoideen, Leben zwischen Skylla und Charybdis.- *Haeckel-Bücherei, Bd. 2*: 257 S.; Stuttgart (Enke-Verlag).
- Lehmann, U. & Kulicki, C. (1990): Double function of aptychi (Ammonoidea) as jaw elements and opercula.- *Lethaia*, **23**: 325-331.

- Lehmann, J. & Wippich, M.G.E. (1995): Oyster attachment scar preservation of the late Maastrichtian ammonite *Hoploscaphites constrictus*.- *Acta Palaeontologica Polonica*, **40**: 437-440.
- Leinfelder, R., Krautter, M., Laternser, R., Nose, M., Schmid, U., Schweigert, G., Werner, W., Keupp, H., Brugger, H., Herrmann, R., Rehfeld-Kiefer, U., Schroeder, J., Reinhold, C., Koch, R., Zeiss, A., Schweizer, V., Christmann, H., Menges, G. & Luterbacher, H. (1994): The origin of Jurassic reefs, Current research developments and results.- *Facies*, **31**: 1-56.
- Lenzenwenger, H. (1995): Nicht alltaglich: Ein groer Ammonit aus der alpinen Trias.- *Fossilien*, **1995** (1): 16-18.
- Leuchs, K. (1932): Eine anormale Belemnitenform.- *Centralblatt fur Mineralogie, Geologie und Palaontologie*, **1932**, Abt. B: 212-216.
- Lewy, Z. (1972): Xenomorphic growth in Ostreids.- *Lethaia*, **5** (4): 347-352.
- Lewy, Z. (1976): Morphology of the shell in Gryphaeidae.- *Israel Journal of Earth Sciences*, **25**: 45-50.
- Lewy, Z. (2002): The function of the ammonite fluted septal margins.- *Journal of Paleontology*, **76** (1): 63-69.
- Linck, O. (1956): Echte und unechte Besiedler (Epoken) des deutschen Muschelkalk-Meeress.- *Aus der Heimat*, **64**: 161-173.
- Lockley, M.G. & Antia, D.D.J. (1980): Anomalous occurrences of the Lower Palaeozoic brachiopod *Schizocrania*.- *Palaeontology*, **23**: 707-713.
- Longridge, L.M., Smith, P.L., Rawlings, G. & Klaptocz, V. (2009): The impact of asymmetries in the elements of the phragmocone of early Jurassic ammonites.- *Palaeontologica Electronica*, **12** (1): 1A, 15 S., [http://palaeo-electronica.org/2009\\_1/160/index.html](http://palaeo-electronica.org/2009_1/160/index.html).
- Losch, K.C.V. (1912): Eine fossile pathologische Nautiluschale.- *Neues Jahrbuch fur Mineralogie, Geologie und Palaontologie*, **1912** (II): 90-102.
- Lukeneder, A. (2008): The ecological significance of solitary coral and bivalve epibionts on Lower Cretaceous (Valanginian-Aptian) ammonoids from the Italian Dolomites.- *Acta Geologica Polonica*, **58** (4): 425-436.
- Maeda, H. & Seilacher, A. (1996): Ammonoid Taphonomy.- In: Landman, N. et al. (eds.): *Ammonoid Paleobiology*: 543-578; New York (Plenum Press).
- Makowski, H. (1963): Problem of sexual dimorphism in ammonites.- *Palaeontologia Polonica*, **12**: 1-92.
- Maneja, R.H., Piatkowski, U. & Melzner, F. (2011): Ocean acidification impacts statolith microstructure and prey capture efficiency in early life cuttlefish, *Sepia officinalis*.- 4th International Symposium Coleoid Cephalopods Through Time, Stuttgart 6.-9.9.2011, Abstracts: 35.
- Manger, W.L., Meeks, L.K. & Stephen, D.A. (1999): Pathological Gigantism in Middle Carboniferous cephalopods, southern midcontinent, United States.- In: Oloriz & Rodriguez-Tovar (eds.): *Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods*: 77-89; New York (Kluwer/Plenum).
- Mangold, C. (1970): Les Perisphinctidae (Ammonitina) du Jura meridional au Bathonien et au Callovien.- *Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon*, **41**: 1-246.
- Mapes, R.H. (1987): Upper Paleozoic cephalopode mandibles: Frequency of occurrence, modes of preservation, and paleoecological implications.- *Journal of Paleontology*, **61**: 521-538.
- Mapes, R.H. & Chaffin, D.T. (2003): Predation on cephalopods. A general overview with a case study from the Upper Carboniferous of Texas.- in: Kelley, P.H., Kowalewski, M. & Hansen, T.A. (eds.): *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*: 177-213, *Topics in Geobiology*, **20** (New York (Kluwer Academic/Plenum Publishers)).
- Mapes, R.H. & Davies, R.H. (1996): Colour patterns in Ammonoids.- In: Landman, N.H., Tanabe, K. & Davies, A. (eds.): *Ammonoid Paleobiology*: 103-127; New York/London (Plenum-Press).
- Mapes, R.H. & Hansen, M. (1984): Pennsylvanian shark-cephalopod predation: a case study.- *Lethaia*, **17**: 175-182.

- Mapes, R.H. & Sneek, D. (1987): The oldest ammonoid "colour" patterns: Description, comparison with *Nautilus*, and implications.- *Palaeontology* **30** (2): 299-309.
- Mapes, R.H, Sims, M.S. & Boardman, D.R.II. (1995): Predation on the Pennsylvanian ammonoid *Gonioloboceras* and its implications for allochthonous vs. autochthonous accumulations of goniatites and other ammonoids.- *Journal of Paleontology*, **69**: 441-446.
- Mapes, R.H., Hansen, M.C. & Boardman, D.R. II (1987): Evidence of predation in Midcontinent upper Paleozoic anoxic and dysaerobic marine environments.- *Geol. Soc. America*, **19**: 28.
- Mapes, R.H., Doguzhaeva, L.A., Mutvei, H., Landman, N.H. & Tanabe, K. (2010): The oldest (Lower Carboniferous-Namurian) protoconch of a rostrum-bearing coleoid (Cephalopoda) from Arkansas, USA: phylogenetic and paleobiologic implications.- *Ferrantia*, **59** (Proceedings of the 3rd international symposium Coleoid Cephalopods through time, ed. D. Fuchs): 114-125.
- Marchand, D., Courville, P., Bonnot, A., Rossi, J. & Scoufflaire, Q. (2002): Very Small Ammonites (Micromorphs) from Lower Oxfordian Marls (Mariae Zone).- *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt Wien*, **57**: 467-478.
- Mariotti, N. & Pignatti, J.S. (1993): *Delphinoteuthis aenigmatica* gen. nov., sp. nov., a new xiphoteuthid cephalopod (Coleoidea: Aulacocerida).- *Paleopelagos*, **3**: 155-163.
- Mariotti, N. & Pignatti, J.S. (1999): The Xiphoteuthididae Bather, 1892 (Aulacoceratida, Coleoidea).- In: Olóriz, F. & Rodriguez-Tovar, F.J. (eds.): *Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods*: 161-170; New York (Kluwer Academic/Plenum Publishers).
- Martill, D.M. & Barker, M.J. (2006): A Paper *Nautilus* (Octopoda, *Argonauta*) from the Miocene Pakhna Formation of Cyprus.- *Palaeontology*, **49** (5): 1035-1041.
- Martill, D.M. (1990): Predation on *Kosmoceras* by semionotid fish in the Middle Jurassic Lower Oxford Clay of England.- *Palaeontology*, **33** (3): 739-742.
- Martin, J. (1858): Notice paléontologique et stratigraphique ... du Lias inférieur de la Côte d'Or, de l'Yonne ... et de Luxembourg.- *Bull. Congr. Sci. France Auxerre 1858*: 377; Paris.
- Massare, J.A. (1987): Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles.- *Journal of Vertebrate Paleontology*, **7**: 121-137.
- Mathur, A.C. (1996): Über Ammoniten der Kössener Schichten und den Nachweis der Tintenbeutelsubstanz Melanin bei ihnen.- *Documenta Naturae*, **102**: 1-61.
- Mathyja, B.A. (1986): Developmental polymorphism in Oxfordian ammonites.- *Acta Geologica Polonica*, **36**: 37-68.
- Maubeuge, P.L. (1949a): Sur quelques échantillons anormaux d'Ammonites jurassiques.- *Arch. Inst. Grand-Ducal Luxembourg*, NS **18**: 127-147.
- Maubeuge, P.L. (1949b): Sur la nature des « conelles » (Quenstedt).- *Bull. Soc. Sci. Nancy*, 1: Not. Paléont. A.S.: 1-3.
- Maubeuge, P.L. (1957): Deux ammonites nouvelles du Lias moyen de l'Allemagne septentrionale.- *Bull. Soc. Sci. Nancy*, **1957**: 1-6.
- Mayer, G. (1966): Ein *Ceratites* (*Ceratites* ?) *sublaevigatus* WENGER *fastigatus* und zwei weitere Ceratiten mit *fastigatus*-Merkmalen.- *Der Aufschluss*, **17**: 295-298.
- Mayer, G. (1974): Ein anomaler *Ceratites* (*Acanthoceratites*) *spinosus spinosus* PHILIPPI aus dem mittleren Hauptmuschelkalk von Zuzenhausen (Kraichgau).- *Der Aufschluss*, **25**: 191-192.
- Mayer, G. (1975): Ein bemerkenswerter Ceratit aus dem Oberen Muschelkalk von Schöningen/Elm.- *Der Aufschluss*, **26** (7/8): 304-305.
- Mayer, G. (1978): Ceratiten mit Skulpturanomalien aus dem süddeutschen und französischen Muschelkalk.- *Der Aufschluss*, **29**: 71-75.
- Mayer, G. (1981): Zwei fastigate Ceratiten aus dem mainfränkischen Muschelkalk.- *Der Aufschluss*, **32**: 345-347.

- Mayr, E. (1963): Animal species and evolution.- 617 S.; Cambridge (Harvard University Press).
- Mayr, F.X. (1967): Paläobiologie und Stratinomie der Plattenkalke der Altmühlalb.- Erlanger Geologische Abhandlungen, **67**: 40 S..
- Mazurek, D. & Zaton, M. (2011): Is *Nectocaris pteryx* a cephalopod?.- *Lethaia*, **44**: 2-4.
- McCaleb, J.A. (1968): Lower Pennsylvanian ammonoids from the Bloyd Formation of Arkansas and Oklahoma.- *Geol. Soc. America Spec. Pap.*, **96**: 1-123.
- Mehl, J. (1978a): Anhäufungen scherbenartiger Fragmente von Ammonitenschalen im süddeutschen Lias und Malm und ihre Deutung als Fraßreste.- *Ber. Naturf. Ges. Freiburg i.Br.*, **68**: 75-93.
- Mehl, J. (1978b): Ein Kopolith mit Ammoniten-Aptychen aus den Solnhofener Plattenkalken.- *Jber. wetterau. Ges. Naturkunde*, **1978**: 85-89.
- Meischner, D. (1968): Perniciöse Epökie von *Placunopsis* auf *Ceratites*.- *Lethaia*, **1** (2): 156-174.
- Meischner, D. (2002): Aufwuchs von Muscheln auf Ceratiten - Ein Ärgernis?.- *Natur und Museum*, **132** (1): 23-29; Frankfurt/M.
- Merkt, J. (1966): Über Austern und Serpeln als Epöken auf Ammonitengehäusen.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **125**: 467-479.
- Metzdorf, R. & Sowiak, M. (2003): Neue Erkenntnisse über die Gehäusegestalt von *Hyphantoceras reussianum* (D'Orbigny, 1850) aus dem Bereich des Hyphantoceras-Event (Ober-Turonium) von Halle/Westf.- *Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen*, **29**: 45-52.
- Meyer D. (1986): Die Fauna des Unter-Hauteriviums (Unter-Kreide) von Engelbostel (N Hannover) - eine Kurzübersicht.- *Der Aufschluss*, **37**: 286-293.
- Miertzsch, E. (1964): Ein Belemnit mit fünf Spitzen.- *Der Aufschluss*, **15** (3): 74
- Mietchen, D., Keupp, H., Manz, B. & Volke, F. (2005): Non-invasive diagnostics in fossils- magnetic resonance imaging of pathological belemnites.- *Biogeosciences*, **2**: 133-140, European Geosciences Union: <http://www.biogeosciences.net/bg/2/1/SRef-ID:1726-4189/bg/2005-2-133>.
- Mignot, Y. (1993): Un problem de paléobiologie chez les ammonoids (Cephalopoda): Croissance et miniaturisation en liaison avec les environnements.- *Documents des Laboratoires de Géologie Lyon*, **124**: 1-113.
- Mignot, Y., Elmi, S. & Domergues, J.L. (1993): Croissance et miniaturisation de quelques *Hildoceras* (Cephalopoda) en liaison avec l'environnements contraignants de la Téthys Toarcienne.- *Geobios, Mém. Spec.*, **15**: 305-312.
- Miller, A.K. (1932): Commensals on tetrabranchiate cephalopods.- *American Journal of Sciences*, **24**: 505-506.
- Miller, A.K. (1938): Devonian ammonoids of America.- *Spec. Pap. Geol. Soc. America*, **14**: 1-202.
- Mitta, V.V., Michailova, I.A. & Sumin, D.L. (1999): Unusual Volgian Scaphitoid Ammonites from Central Russia.- *Paleontological Journal*, **33** (6): 614-619.
- Mojsisovics, E. (1871): Über das Belemnitiden-Geschlecht *Aulacoceras* Hauer.- *Jahrbuch der kaiserlich königlichen Geologischen Reichsanstalt*, **21**: S.95.
- Monestier, J. (1921): Ammonites rares ou peu connues et ammonites nouvelles du Toarcien supérieur de la région sud-est de l'Aveyron.- *Mém. Soc. Géol. France*, **54**: 1-44.
- Monestier, J. (1931): Ammonites rares ou peu connues et ammonites nouvelles du Toarcien moyen de la région sud-est de l'Aveyron.- *Mém. Soc. Géol. France. N. Sér.*, **7** (1): 5-79.
- Monks, N. (2000): Mid-Cretaceous heteromorph ammonite shell damage.- *Journal of Molluscan Studies*, **66**: 283-285.
- Moodie, R.L. (1926): La paléopathologie des mammifères du pléistocène.- *Biol. Médicale*, **16** (9): 431-440; Paris.

- Moosleitner, G. (2006): Meeresleben in der Unteren Kreide. Die Valanginiummergel im Raum Salérans - Col d'Araud.- Fossilien, **2006** (2): 79-86.
- Moosleitner, G. (2012): Fossilien Sammeln in der Provence: Die Unterkreide des Plan du Peyron.- Fossilien, **2012** (3): 176-184.
- Morard, A. (2002): Post-pathological keel-loss compensation in ammonoid growth.- *Lethaia*, **35**: 21-31.
- Morton, N. (1981): Aptychi: the myth of the ammonite operculum.- *Lethaia*, **14**: 57-61.
- Morton, N. (1983): Pathologically deformed *Graphoceras* (Ammonitina) from the Jurassic of Skye, Scotland.- *Palaeontology*, **26** (2): 443-453.
- Müller, A.H. (1954): Zur Entwicklungsgeschichte der Ceratiten des Germanischen Muschelkalks, mit einigen Bemerkungen über Abnormitäten.- *Geologie*, **3**: 28-41.
- Müller, A.H. (1963): Lehrbuch der Paläozoologie, Band **1**. Allgemeine Grundlagen (5. Auflage). 387 S., Jena (VEB G. Fischer).
- Müller, A.H. (1970a): Über die Fastigatus-Anomalie der Ceratiten (Ammonoidea, Cephalopoda) des Germanischen oberen Muschelkalkes.- *Monatsberichte der deutschen Akademie der Wissenschaft*, **12**: 303-321.
- Müller, A.H. (1970b): Weitere Aberrationen bei Ceratiten (Ammonoidea, Cephalopoda) aus dem germanischen oberen Muschelkalk und Bemerkungen zur Originalschale der Ceratiten.- *Monatsberichte der deutschen Akademie der Wissenschaft*, **12**: 219-231.
- Müller, A.H. (1970c): Neue Funde seltener Ceratiten aus dem germanischen Muschelkalk und Keuper.- *Monatsberichte der deutschen Akademie der Wissenschaft*, **12** (8): 632-642.
- Müller, A.H. (1976): Über einen besonderen Typ phylogenetisch deutbarer Aberrationen fossiler Tiere.- *Biologische Rundschau*, **14**: 190-204.
- Müller, A.H. (1978): Über Ceratiten mit fehlenden oder unvollständigen Kammerscheidewänden (Septen) und die Frage nach der Lebensweise der Ammonoidea (Cephalopoda).- *Freiberger Forschungsheft*, **C 334**: 69-83.
- Müller, A.H. (1982): Zur Morphologie, Taxonomie und Ökologie fossiler und rezenter Serpulimorpha (Polychaeta).- *Biologische Rundschau*, **20**: 330-351.
- Müller, A.H. (1985): Lehrbuch der Paläozoologie, Bd. III Vertebraten, Teil 1 (Fische im weiteren Sinne und Amphibien): 655 S.; Jena (Gustav Fischer, 2. Auflage).
- Müller, A.H. (1992): Lehrbuch der Paläozoologie, Bd. I (Allgemeine Grundlagen) (5. Auflage): 514 S., Jena (G. Fischer).
- Müller-Stoll, H. (1936): Beiträge zur Anatomie der Belemnioidea.- *Nova Acta Leopoldina*, N.F., **4** (20): 160-226.
- Mundlos, R. (1963): Fundgrube Schöningen (Braunschweig).- *Der Aufschluß*, **14** (3): 76-80.
- Mundlos, R. (1969): Medianrinne auf Ceratiten-Steinkernen.- *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **132**: 309-316.
- Münster, G. Graf zu (1839): Über die fossilen langschwänzigen Krebse in den Kalkschiefern von Bayern.- *Beiträge zur Petrefaktenkunde*, Heft **2**, 88 S.; Bayreuth.
- Mutvei, H. (1957): On the relation of the principal muscles to the shell in *Nautilus* and some fossil nautiloids.- *Arkiv Mineralogy an Geology*, Stockholm, **2**: 219-254.
- Mutvei, H. (1963): On the shells of *Nautilus* and *Spirula* with notes on the shell secretion in non-cephalopod molluscs.- *Archiv für Zoologi*, **16**: 221-278.
- Naef, A. (1922): Die fossilen Tintenfische: 322 S.; Jena (G. Fischer).
- Nicolesco, C.P. (1921): Étude sur la Dissymétrie de certaines Ammonites.- 102 S., Paris.
- Nicosia, U. (1986): Ammonites/Epizoans relationships in the Kimmeridgian of the central Appenines.- *Geol. Rom*, **25**: 155-164.

- Nixon, M. & Maconnachie, E. (1988): Drilling by *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda) in the Mediterranean.- *Journal of Zoology*, **216**: 687-716.
- Nixon, M. (1979): Hole-boring in shells by *Octopus vulgaris* Cuvier in the Mediterranean.- *Malacologia*, **18**: 431-443.
- Nixon, M. (1980): The salivary papilla of *Octopus* as an accessory radula for drilling shells.- *Journal of Zoology*, **190**: 53-57.
- Nixon, M. (1987): Cephalopod diets.- In: Boyle, P.R. (ed.): *Cephalopod Life Cycles*, Vol. II: Comparative Reviews: 201-219; London (Academic Press).
- Nixon, M., Maconnachie, E. & Howell, P.G.T. (1980): The effects on shells of drilling by *Octopus*.- *Journal of Zoology*, **191**: 75-88.
- Nopcsa, F. (1927): Vererbung erworbener Eigenschaften.- *Natur und Museum*, **57**: 124.
- Norman, M. & Reid, A. (2000): *Squid, Cuttlefish and Octopuses of Australasia*.- 96 S., Victoria (The Gould League of Australia, CSIRO Publishing).
- Oekentorp, C. (1989): Paläontologische Besonderheiten aus der Westfälischen Kreide.- *Münsterische Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, **69**: 128-159.
- Olóriz, F., Palmquist, P. & Péres-Claros, J.A. (1999): Recent advances in morphometric approaches to covariation of shell features and the complexity of suture lines in Late Jurassic ammonites, with reference to the major environments colonized.- In: Olóriz, F. & Rodriguez-Tovar, F.J. (eds.): *Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods*: 273-293 ; New York (Kluwer Academic/Plenum Publishers).
- Orbigny, A.de (1826): Tableau méthodique de la classe des Céphalopodes.- *Ann. Sci. Nat. Paris*, ser. 1, **7**: 245-314.
- Orbigny, A. de (1842-1851): *Paléontologie Française, Terrain Jurassique*, Tome 1: Céphalopodes: 433-464; Paris (Masson).
- Papp, A., Zapfe, H., Bachmeyer, F. & Tauber, A.F. (1947): Lebensspuren mariner Krebse.- *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien (mathem.-naturwiss. Abt. 1)*, **155**: 281-317.
- Parks, P. (1978): Was man sonst nicht sieht - Das Leben unter Wasser.- 128 S.; Hamburg (Tessloff).
- Parnes, A. (1983/84): Irregularly coiled Stephanoceratidae from the Upper Bajocian of Gebel Maghara, Sinai, Egypt.- *Geological Survey of Israel, Current Research*, **1983-84**: 29-32.
- Parnes, A. (1986): Middle Triassic cephalopods from the Negev (Israel) and Sinai (Egypt).- *Geological Survey of Israel, Bull.*, **79**: 9-59.
- Paulsen, A. (2004): Kreidefossilien aus Südschweden.- *Fossilien*, **2004** (1): 7.
- Pether, J. (1995): *Belichmus* new ichnogenus, a ballistic trace on mollusc shells from the Holocene of the Benguela region, South Africa.- *Journal of Paleontology*, **69** (1): 171-181.
- Petitclerc, M.P. (1926): Curieux cas de difformité chez une Ammonite de l'Oolithe Ferrugineuse du Laissey (Doubs).- *Bull. Soc. Grayloise d'Emulation*, **19** (1925): 81-84.
- Philippi, E. (1897): Ein interessantes Vorkommen von *Placunopsis ostracinna* v. Schloth. sp.- *Z. dt. geol. Ges.*, **51**: 67-69.
- Philippi, E. (1901): Die Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalks.- *Palaeontologische Abhandlungen*, N.F., **4**: 347-458.
- Pictet, F.J. & Campiche, G. (1858): Description des fossils du terrain crétacé des environs de Saint-Croix, 1ère partie. *Matériaux pour la Paléontologie Suisse*, **2**: 380 S., 46 Taf.
- Pignatti, J.S. & Mariotti, N. (1996): Systematics and phylogeny of the Coleoidea (Cephalopoda): a comment upon recent works and their bearing on the classification of the Aulacocerida.- *Palaeopelagos*, **5**: 33-44.
- Pollard, J.E. (1990): Evidence for diet.- In: Briggs, D.E.G. & Crowther, P.R. (eds.): *Palaeobiology: A Synthesis*: 362-367; Oxford (Blackwell Publishers).

- Pompeckj, J.F. (1894): Über Ammonoideen mit anormaler Wohnkammer.- Jh. Ver. vaterl. Naturkunde Württemberg, **49**: 220-290.
- Preston, S.J., Roberts, D. & Montgomery, W.I. (1996): Crab predation as a selective agent on shelled gastropods: A case study of *Calliostoma ziziphinum* (Prosobranchia, Trochidae).- In: Taylor, J. (ed.): Origin and evolutionary radiation of the Mollusca: 313-325, Oxford (Oxford University Press).
- Prokop, R.J. & Turek, V. (1983): Unikátní nález silurských flexibilních krinoidů, prisedlých na schranku orthokonního nautiloida.- Casopis Národního muzea-rada přírodovědná, **152** (4): 181-186.
- Quenstedt, F.A. (1846-1849): Petrefaktenkunde Deutschlands. Erste Abteilung, Band 1, Die Cephalopoden: 1-581; Tübingen.
- Quenstedt, F.A. (1951): Das Flözgebirge Württembergs.- 578 S., Tübingen (Laupp).
- Quenstedt, F.A. (1858): Der Jura.- 407 S.; Tübingen (Verlag Schweizerbart).
- Quenstedt, F.A. (1881-84): Petrefaktenkunde Deutschlands. Erste Abteilung, Bd.7: Gasteropoden.- 867 S.; Leipzig (Fues's).
- Quenstedt, F.A. (1885-1888): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura, I-III inkl. Taf. 1-126; Stuttgart (Schweizerbart).
- Radtke, G. (2012): Ultrastrukturelle Schalenuntersuchungen einschnürungstragender Ammoniten aus dem Mesozoikum.- Unveröffentl. Master-Arbeit, Freie Universität Berlin, Inst. für Geologische Wissenschaften, 260 S.
- Radwanska, U. & Radwanski, A. (2004): Chore i okaleczone zwierzęta jako ofiary pasożytów i drapieżców w jurze Polski-przegląd stanu wiedzy (Disease and trauma in Jurassic invertebrate animals of Poland-an updated review).- Tomy Jurajskie, **2**: 99-111.
- Radwanski, A. (1996): The predation upon, and the extinction of, the latest Maastrichtian populations of the ammonite species *Hoploscaphites constrictus* (J.SOWERBY, 1817) from the Middle Vistula Valley, Central Poland.- Acta Geologica Polonica, **46**: 117-135.
- Rakociński, M. (2012): The youngest record of „Housean pits“ in Late Devonian ammonoids.- Geological Quarterly, **56** (2): 387-390.
- Rakús, M. & Zítt, J. (1993): Crinoid encrusters of Ammonite shells (Carixian, Tunisia).- Geobios, M.S. **15**: 317-329.
- Rang, M. (1837): Bemerkung über das Thier der *Argonauta*.- Archiv für Naturgeschichte, **3** (1): 16-18.
- Raup, D.M. (1967): Geometric analysis of shell coiling in ammonoids.- Journal of Paleontology, **41**: 43-65.
- Raup, D.M. & Chamberlain, J.A. Jr. (1967): Equations for volume and center of gravity in ammonoid shells.- Journal of Paleontology, **41**: 566-574.
- Rein, S. (1987): Der mediane Fadenkiel der Ceratiten.- Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, **1987**: 71-74.
- Rein, S. (1988): Rinnen-, Rillen- und Furchenbildungen auf Ceratitensteinkernen.- Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, **1988**: 66-79.
- Rein, S. (1989): Über das Regenerationsvermögen der germanischen Ceratiten (Ammonoidea) des Oberen Muschelkalks (Mitteltrias).- Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen, **4**: 47-54.
- Rein, S. (1990): Über Ceratiten (Cephalopoda, Ammonoidea) mit „fehlenden“ Septen.- Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen, **5**: 22-25.
- Rein, S. (1991a): Die fastigaten Ceratiten in den Sammlungen des Erfurter Naturkundemuseums.- Veröffentl. Naturkundemuseum Erfurt, **10**: 66-79.
- Rein, S. (1991b): Über Ceratiten mit asymmetrischem Phragmokon.- Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **6**: 63-69.
- Rein, S. (1993): Zur Biologie und Lebensweise der germanischen Ceratiten.- In: Muschelkalk, Schöntaler Symposium 1991: 279-284; Korb (Goldschneck-Verlag).

- Rein, S. (1994a): Über eine interessante Gehäuseregenerierung der Ceratiten.- Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt, **13**: 91-100.
- Rein, S. (1994b): Sekundärschalenbildungen (forma *conclusa*) bei germanischen Ceratiten.- Fossilien, **1994** (6): 372-376.
- Rein, S. (1995): Organische Lamellen in Steinkernphragmokonen der germanischen Ceratiten (Muschelkalk, Trias).- Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt, **14**: 173-184.
- Rein, S. (1996): Über Epöken und das Schwimmvermögen der Ceratiten.- Veröffentlichungen des Naturhistorischen Museums Schleusingen, **11**: 65-75.
- Rein, S. (1997): Biologie und Lebensweise von *Germanonautilus* Mojsisovics 1902: Teil I: Das Schwimmvermögen von *Germanonautilus*.- Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen, **12**: 43-51.
- Rein, S. (2000): Zur Lebensweise von *Ceratites* und *Germanonautilus* im Muschelkalkmeer.- Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen, **15**: 25-40.
- Reinecke, J.C.M. (1818): Maris protogaei Nautilus et Argonautas vulgo Cornua Ammonis in Agro Coburgico et vicinio reperiundos.- 90 S., 13 Taf.; Coburg.
- Reitner, J. & Engeser, T. (1982): Phylogenetic trends in phragmocone-bearing coleoids (Belemnomorpha).- in: Seilacher, A. et al. (eds.): Studies in Palaeoecology. Report 1979-1981, SFB 53.- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, **164**: 156-162.
- Reitner, J. & Keupp, H. (1991): The fossil record of the haplosclerid excavating sponge *Aka* de Laubenfels.- In: Reitner, J. & Keupp, H. (eds.): Fossil and Recent Sponges: 102-120; Berlin, Heidelberg, New York (Springer).
- Richter, A.E. (1993): Die Belemniten- eine „langweilige Gesellschaft“.- Fossilien, **1993** (4): 227-236.
- Richter, A.E. (2006): Die Belemniten - hässliche Entchen unter den Fossilien? 41 S. (1. Januar 2006) <http://www.leitfossil.de/Abonnement/Lehrreiches.htm>.
- Richter, A.E. (2009a): Ammoniten-Gehäuse mit Bisspuren.- Berliner paläobiologische Abhandlungen, **10** (Zum 60. Geburtstag von Prof. Dr. H.Keupp): 297-305.
- Richter, A.E. (2009b): Geologische Notizen: Ammonitengehäuse mit Bisspuren.- Natur und Mensch, Jahresmitteilungen der Naturhistorischen Gesellschaft Nürnberg, **2008**: 169-175.
- Richter, G. (1998): Ein Riecher für Fossilien.- Band 1: Dem Leben auf der Spur; Augsburg (Ammon Rey Verlag).
- Richter, U. (2002): Gewebeansatz-Strukturen auf pyritisierten Steinkernen von Ammonoideen.- Geol. Beitr. Hannover, **4**: 1-113.
- Richthofen, F. von (1860): Geognostische Beschreibung der Umgebung von Predazzo, Sanct Cassian und der Seiser Alpe in Süd-Tyrol.- 327 S.; Gotha.
- Rieber, H. (1963): Ein *Cardioceras* (Ammonoidea) mit asymmetrischer Lage von Phragmokon und Kiel.- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte, **1963**: 289-294.
- Rieber, H. (1979): Eine abnorme, stark vereinfachte Lobenlinie bei *Brasilia decipiens* (BUCKMAN).- Paläontologische Zeitschrift, **53**: 230-236.
- Riedel, A. (1916): Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie der Ceratiten des deutschen oberen Muschelkalks.- Jb. Kgl. preuß. geol. L.-A., **37**: 1-116.
- Riegraf, W. (1973): Bisspuren auf jurassischen Belemnitenrostren.- N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1973** (8): 494-500.
- Riegraf, W. (1981): Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura.- Palaeontographica, Abt. A, **173**: 64-139.
- Riegraf, W. (1991) in Mantill, D.M. & Hudson, J.D. (Herausg.): Fossilien aus dem Ornatenton und Oxford Clay: 67-68; Korb (Goldschneck-Verlag).
- Riegraf, W. & Hauff, R. (1983): Belemnitenfunde mit Weichkörper, Fangarmen und Gladius aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) und Unteraalenium (Opalinuston) Südwestdeutschlands.- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, **165**: 466-483.

- Riegraf, W., Werner, G. & Lörcher, F. (1984): Der Posidonienschiefer. Biostratigraphie, Fauna und Fazies des südwestdeutschen Unter-Toarciums (Lias).- 195 S.; Stuttgart (Enke Verlag).
- Robba, E. & Ostinelli, F. (1975): Testimonianze di predazione sui molluschi pliocenici di Albenga.- *Revista Italiana di Paleontologica e Stratigrafia*, **81**: 309-372.
- Roll, A. (1935): Über Fraßspuren an Ammoniten.- *Zbl. Min. Geol. & Paläont., Abt.B*, **1935**: 120-124.
- Röper, M., Rothgaenger, M. & Rothgaenger, K. (1996): Die Plattenkalke von Brunn (Landkreis Regensburg).- 102 S. Eichendorf (Freunde u. Förderer des Naturkundemus. Ostbayern e.V.).
- Rothe, H.W. (1949): Zum Problem des *Ceratites fastigatus* CREDN. mit Beispielen von thüringischen Fundorten.- *Hallesches Jb. mitteldt. Erdgesch.*, **1**: 27-32 + Taf.1-5.
- Rothe, H.W. (1955): Die Ceratiten und die Ceratitenzonen des Oberen Muschelkalks (Trias) im Thüringer Becken.- *Beitr. Geol. Thüringen*, **8**: 255-323.
- Ruggiero, L. (1980): Un esemplare aberrante di *Sepia officinalis* L. (Cephalopoda, Sepiidae).- *Thalassia Salentina*, **10**: 131-132.
- Rummel, O. (1973): Fund eines dritten ringrippigen Ceratiten im Steinbruch Luxwinkel bei Schöningen.- *Der Aufschluss*, **24** (9): 367-368.
- Rungger, D., Rastelli, M., Braendle, E. & Malsberger, R.G. (1971): A viruslike particle associated with lesions in the muscles of *Octopus vulgaris*.- *Journal of Invertebrate Pathology*, **17**: 72-80.
- Sapunov, I.G. (1965): Monestierinae subfam. nov. Toarcian ammonites.- *Trav. Géol. Bulgarie, Sér. Paléont.*, **7**: 129-133.
- Sato, T. & Tanabe, K. (1998): Cretaceous plesiosaurs ate ammonites.- *Nature*, **394** (No. 6694): 629-630.
- Saul, L.E.R. (1979): A hollow spined *Anapachydiscus peninsularis* with possible Mosasaur bite impressions.- *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, **304**: 3-8.
- Saunders, W.B. (1973): Upper Mississippian ammonoids from Arkansas and Oklahoma.- *Geological Society of America Special Paper*, **145**: 1-110.
- Saunders, W.B. (1984): The role and status of *Nautilus* in its natural habitat: Evidence from deep-water remote camera photosequences.- *Paleobiology*, **10**: 469-486.
- Saunders, W.B. & Davis, L.E. (1985): A preliminary report on *Nautilus* in Papua Neuguinea.- *Sci. Papua New Guinea*, **11**: 60-69.
- Saunders, W.B. & Landman, N. (eds.) (1987): *Nautilus - The Biology and Paleobiology of a Living Fossil*.- 632 S., New York/London (Plenum Press).
- Saunders, B.W. & Ward, P.D. (1987): Ecology, Distribution, and Population Characteristics of *Nautilus*.- In: Saunders, B.W. & Landman, N.H. (eds.): *Nautilus, the biology and paleobiology of a living fossil*: 137-162; New York/London (Plenum).
- Saunders, B.W. & Wehmann, D.A. (1977): Shell strength of *Nautilus* as a depth limiting factor.- *Paleobiology*, **3**: 83-89.
- Saunders, W.B., Knight, R.L. & Bond, P.N. (1991): *Octopus* predation on *Nautilus*: Evidence from Papua New Guinea.- *Bull. Marine Science*, **49** (1/2): 280-287.
- Saunders, W.B., Spinosa, C. & Davis, L.E. (1987): Predation on *Nautilus*.- In: Saunders, W.B. & Landman, N.H. (eds.): *Nautilus- The Biology and Paleobiology of a Living Fossil*: 201-212 New York-London (Plenum Press: Topics in Geobiology, **6**).
- Schairer, G. (1967): Biometrische Untersuchungen an *Perisphinctes*, *Ataxioceras*, *Lithacoceras* der Zone der *Sutneria platynota* der Fränkischen Alb.- Fotodruck, Dissertation LMU München, 1-131.
- Schairer, G. (1989): Ammoniten aus dem Braunen und Weißen Jura von Sengenthal.- *Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. Hist. Geol.*, **29**: 109-131.

- Schäfer, W. (1954): Form und Funktion der Brachyuren-Schere.- Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, **489**: 1-65.
- Scherzinger, A. & Schweigert, G. (2002): Alarm! Wassereinbruch vor dem Maschinenraum.- Fossilien, **2002** (6): 371-373.
- Schindel, D.E., Vermeij, G.J. & Zipser, E. (1982): Frequences of repaired shell fractures among the Pennsylvanian gastropods of north-central Texas.- Journal of Paleontology, **56**: 729-740.
- Schindewolf, O.H. (1929): Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie.- Abh. preuß. geol. L.-A., N. F., **115**: 1-102.
- Schindewolf, O.H. (1934): Über Epöken auf Cephalopoden-Gehäusen.- Paläontologische Zeitschrift, **16** (1/2): 15-31.
- Schindewolf, O.H. (1950): Grundfragen der Paläontologie.- 506 S., 32 Taf.; Stuttgart (Schweizerbart).
- Schindewolf, O.H. (1958): Über Aptychen (Ammonoidea).- Palaeontographica, **A 111**: 1-46.
- Schindewolf, O.H. (1961): Die Ammoniten-Gattung *Cymbites* im deutschen Lias.- Palaeontographica, **A 117**: 193-232.
- Schindewolf, O.H. (1962): Parasitäre Thallophyten in Ammoniten-Schalen.- Paläontologische Zeitschrift, H.Schmidt-Festband: 206-215.
- Schindewolf, O.H. (1963): Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten, Lieferung III.- Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, **1963** (6): 261-406.
- Schlegelmilch, R. (1985): Die Ammoniten des süddeutschen Lias.- 212 S., Stuttgart (Gustav Fischer Verlag).
- Schlegelmilch, R. (1976): Die Ammoniten des süddeutschen Doggers.- 284 S., Stuttgart (Gustav Fischer Verlag).
- Schloenbach, U. (1865): Beiträge zur Paläontologie der Jura- und Kreideformation im nordwestlichen Deutschland. I Über neue und weniger bekannte jurassische Ammoniten.- Palaeontographica, **13**: 147-192.
- Schlotheim, E.T. (1813): Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in geognostischer Hinsicht.- Leonhard's Taschenbuch der Mineralogie **7**: 1-134.
- Schlüter, C. (1867-1876): Cephalopoden der oberen deutschen Kreide.- Reprint 1991: Korb (Goldschneck-Verlag).
- Schmid, F. (1949): Orientierte Anheftung von *Ostrea vesicularis* Lam., *Dimyon nilssoni* Hagenow und *Crania parisiensis* DeFrance.- Mitt. Geol. Staatsinstitut Hamburg, **27**: 5-49.
- Schmid, F. (1963): Ein Nachtrag zum „Zweisnitz-Belemnit“ aus dem Untercampan von Misburg bei Hannover, pathologische Ausbildung an *Goniot euthis quadrata* (BLAINVILLE).- Der Aufschluss, **14**: 294-296.
- Schmidt, H. (1926): Neotenie und beschleunigte Entwicklung bei Ammoneen.- Paläontologische Zeitschrift, **7**: 197-205.
- Schmidt, H. (1930): Über die Bewegungsweise der Schalencephalopoden.- Paläontologische Zeitschrift, **12**: 194-208.
- Schröter, J.S. (1774): Abhandlung von den Ammoniten der Weimarischen Gegend.-In: Der Naturforscher, 2.Stück: 177; Weimar (J.J.Gebauer's Witwe & J.J.Gebauer).
- Schumann, H.O. (1974): Die Belemniten des norddeutschen Lias gamma.- Geologisches Jahrbuch, **A 12**: 85 S.
- Schwegler, E. (1939): Eine merkwürdige Krankheitserscheinung bei einem Belemniten aus dem Braunen Jura epsilon Schwabens und ihre Deutung.- Zentralbl. Min.etc., **1939**, Abt. B: 74-80.
- Schweigert, G. (1997): Erstaunliches Regenerationsvermögen bei Ammoniten.- Fossilien, **1997** (1): 36-40.
- Schweigert, G. (1999): Belemniten-Schicksale im Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Schwäbische Alb).- Fossilien, **1999** (2): 123-125.
- Schweigert, G. (2009): Doppelt gescheitelt: Aus der Schatzkiste eines Sammlers.- Fossilien, **2009** (4): 250-252.

- Schweigert, G. (2012): Pathologischer oder exotischer Ammonit? Fossilien, **2012** (1): 9-10.
- Schweigert, G. & Dietl, G. (1999): Preservation of cephalopods in the Upper Jurassic Nusplingen Lithographic Limestone (Late Kimmeridgian, SW Germany).- Ber. Geol. Bundesanstalt, **46** (V. Intern. Symposium Cephalopods - Present and Past, Wien, Abstract Volume): 101.
- Schweigert, G. & Dietl, G. (2001): Die Kieferelemente von *Physodoceras* (Ammonitina, Aspidoceratidae) im Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Schwäbische Alb).- Berliner geowiss. Abh., **E 36**: 131-143.
- Schweigert, G. & Dietze, V. (1999): *Oecoptychius* - des Rätsels Lösung.- Fossilien, **1999** (1): 51-58.
- Schweigert, G., Dietze, V., Keupp, H. & Chandler, R.B. (2006): Die Laus im Pelz, ein Ammonit mit Parasitenbefall.- Fossilien, **2006** (6): 332-336.
- Schweigert, G., Dietl, G. & Dietze, V. (2003): Neue Nachweise von *Phlycticeras* und *Oecoptychius* (Ammonitina: Stringoceratidae: Phlycticeratinae).- Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B., **335**: 1-21.
- Schweigert, G., Dietl, G., Dietl, O., Kapitzke, M., Rieder, M., Ilg, A. & Russ, B. (2011): Der Nusplinger Plattenkalk (Weißer Jura ζ) - Grabungskampagne 2010.- Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde Württemberg, **167**: 191-211.
- Seilacher, A. (1953a): Studien zur Palichnologie I: N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **96**: 421-452.
- Seilacher, A. (1953b): Studien zur Palichnologie II.: N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **98**: 87-124.
- Seilacher, A. (1954): Ökologie der triassischen Muschel *Lima lineata* (SCHLOTH.) und ihre Epöken.- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte, **1954**: 163-183.
- Seilacher, A. (1960): Epizoans as a key to ammonoid ecology.- Journal of Paleontology, **34** (1): 189-193.
- Seilacher, A. (1966): Lobenlinien und Füllstrukturen bei Ceratiten.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **125**: 480-488.
- Seilacher, A. (1968): Swimming habits of belemnites - recorded by boring barnacles.- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **4**: 279-285.
- Seilacher, A. (1975): Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten-Septums.- Paläontologische Zeitschrift, **49**: 268-286.
- Seilacher, A. (1982): Ammonite shells as habitats in the Posidonia Shales of Holzmaden - floats or benthic islands?.- N. Jb. Geol. Paläont. Mh., **1982** (2): 98-114.
- Seilacher, A. (1988): Why are Nautiloid and Ammonite Sutures so different?.- Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, **177** (1): 41-69.
- Seilacher, A. (1993): Ammonite aptychi: How to transform a jaw into an operculum? Am. J. Sci., **293 A.S.**: 20-32.
- Seilacher, A. (1998): Mosasaurs, Limpets or Diagenesis: How *Placenticeras* Shells Got Punctured.- Mitteilungen des Museums für Naturkunde Berlin, Geowiss.Reihe, **1**: 93-102.
- Seilacher, A. (2004): Trittbrettfahrer im Muschelkalkmeer.- Fossilien, **2004** (3): 157-160.
- Seilacher, A. & La Barbera, M. (1995): Ammonites as Cartesian divers.- Palaios, **10**: 493-506.
- Seilacher, A. & Keupp, H. (2000): Wie sind Ammoniten geschwommen? - Fossilien, **2000** (5): 310-313.
- Seilacher, A., Andalib, F., Dietl, G. & Gocht, H. (1976): Preservational history of compressed Jurassic ammonites from Southern Germany.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **152**: 303-356.
- Seltzer, V.B. (2001): About anomal shells from the Callovian ammonites (in russisch).- Transact. Sci. Res. Geol. Inst. Saratov State Univ., N.S. **8**: 29-45.
- Seuss, B., Mapes, R., Klug, C. & Nützel, A. (2011): Exceptional cameral deposits in a sublethally injured Carboniferous orthoconic nautiloid from the Buckhorn Asphalt Lagerstätte in Oklahoma, USA.- Acta Palaeontologica Polonica, **57** (2): 375-390.
- Sharikadze, M.Z., Lominadze, T.A. & Kvantaliani, I.V. (1988): Traces of the attachment of muscles on the shells of Callovian and Aptian ammonites.- Bull. Acad.Sci. Georgian SSR, **132**: 325-328 (in Russisch).

- Sharpe, D. (1853-1857): Description of the fossil remains of Mollusca found in the Chalk of England, Cephalopoda.- Monogr. Palaeontogr. Soc. London, 1-68.
- Shigeno, S., Sasaki, T., Moritaki, T., Kasagai, T., Vecchione, M. & Agata, K. (2008): Evolution of the cephalopod head complex by assembly of multiple molluscan body parts: evidence from *Nautilus* embryonic development.- J. Morphology, **269**: 1-17.
- Shigeno, S., Takenori, S. & Boletzky, S.v. (2010): The origins of cephalopod body plans; A geometrical and developmental basis for the evolution of vertebrate-like organ systems.- In Tanabe, K., Shigeta, Y., Sasaki, T. & Hirano, H. (eds.): Cephalopods - Present and Past: 23-34; Tokai Univ. Press.
- Siemiradzki, J.v. (1898/1899): Monographische Beschreibung der Ammonitengattung *Perisphinctes*.- Palaeontographica, **45**: 69-352.
- Sih, A. (1985): Evolution, predator avoidance, and unsuccessful predation.- American Naturalist, **125**: 153-157.
- Sims, M.S., Boston, W.B. & Mapes, R.H. (1987): Predation on an Upper Carboniferous ammonoid *Gonioloboceras*.- Geol. Survey of America, **19** (Abstracts with Program): 57-58.
- Slotta, F., Korn, D., Klug, C., Kröger, B. & Keupp, H. (2011): Sublethal shell injuries in Late Devonian ammonoids (Cephalopoda) from Kattensiepen (Rhenish Mountains).- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **261** (3): 321-336.
- Smith, M.R. & Caron, J.-B. (2010): Primitive soft-bodied cephalopods from the Cambrian.- Nature, **465**: 469-472.
- Smith, W. (1817): Stratigraphical system of organized fossils, with reference to the specimens of the original geological collection in the British Museum explaining their state of preservation and their use in identifying the British strata.- 118 S.; London (Williams).
- Solem, A. & Richardson, E.S. (1975): *Paleocadmus*, a nautiloid cephalopod radula from the Pennsylvanian Francis Creek Shale of Illinois.- The Veliger, **17**: 233-242.
- Sornay, J. (1955): Nautilé fossile à coquille anormale.- Muséum Nat. Histoire, Bulletin, ser. 2, **27**: 260-261.
- Spaeth, C. (1975): Zur Frage der Schwimmverhältnisse bei Belemniten in Abhängigkeit vom Primärgefüge der Hartteile.- Paläontologische Zeitschrift, **49** (3): 321-331.
- Spaeth, C. (1983): Ergänzende Beobachtungen zu Farbmusterungen auf Belemniten-Rostren.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **165** (3): 438-449.
- Spaeth, C. (1985): Aufwuchs und xenomorphe Skulptur bei *Aetostreon latissimum* (Lamarck) (Ostreidae) aus dem Hauterivium von Helgoland.- Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg, **59**: 57-70.
- Sparks, A.K. (1972): Invertebrate Pathology.- 387 S., New York/London (Academic Press).
- Spath, L. F. (1919): Notes on ammonites.- Geol. Mag., **56**: 27-35, 65-74, 115-122, 170-177, 220-225.
- Sprey, A. (2002): Morphometrie und Paläoökologie von Ammonoideen vor, während und nach globalen Faunenkrisen.- Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie, **95**: 1-158.
- Stahl, K.F. (1824): Verzeichnis der Versteinerungen Württembergs.- Correspondenzbl. kgl. württemb. landwirtsch. Ver.: **6**: 1-91.
- Stenzel, H.B. (1964): Living *Nautilus*.- In: Teichert, C. et al. (eds.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3: K59-K93.
- Stephen, D.A. (1997): Possible reproductive mass mortality and pathologic gigantism in Middle Carboniferous (Chesterian-Morrowan) cephalopod assemblages, southern Midcontinent.- Oklahoma Geology, **57** (3): 113 (Oklahoma Geol. Serv.).
- Stevens, G.R. (1965): The Jurassic and Cretaceous belemnites of New Zealand and the review of the Jurassic and Cretaceous belemnites of the Indo-Pacific region.- New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin, **36**: 1-283.
- Stevens, G.R. (1979): New Zealand's record giant ammonite.- Explorer's Journ., **1979**: 166-171 (New York).

- Stevens, G.R. (1985): A revision of the Lytoceratinae (Subclass Ammonoidea) including *Lytoceras taharoense* n.sp., Upper Jurassic, New Zealand.- New Zealand Journal of Geology and Geophysics, **28**: 153-185.
- Stevens, G.R. (1988): Giant ammonites: a review.- In Wiedmann, J. & Kullmann, J. (eds.): Cephalopods-Present and Past: 141-166; Stuttgart (Schweizerbart).
- Stumbur, K.A. (1960): Life-time injuries in some nautiloid shells.- Palaeontol. Journal, **4**: 133-135; Moskau (in russisch).
- Stumbur, K.A. (1975): Biometrical characteristics of the shell of the living *Nautilus*.- Eesti NSV Tead. Akad. Toim. Keem. Geol., **24**: 76-89.
- Suchopar, J. (1997): Die Ceratiten der *semipartitus*-Zone von Gänheim.- Fossilien, **1997** (4): 222-224.
- Suess, E. (1865): Über Ammoniten (erste Abtheilung).- Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien, **52**: 1-19.
- Sun, Y.C. (1928): Mundsaum und Wohnkammer der Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalks.- Diss. Univ. Halle, 20 S. 2 Taf.; Leipzig.
- Surlyk, F. & Nielsen, J.M. (1999): The last ammonite? Contrib. Palaeont., Geol. Mus. Copenhagen, **480**: 115-119.
- Swinnerton, H.H. & Trueman, A.E. (1917): The morphology and development of the ammonite septum.- Quart. J. Geol. Soc. London, **73**: 26-58.
- Sylvester-Bradley, P. (1951): The subspecies in Palaeontology.- Geol. Magazine, **88**: 88-102.
- Tanabe, K. (1991): Early Jurassic macrofauna of the oxygen-depleted epicontinental marine basin in the Toyora area west Japan.- Saito Ho-on Kai Spec. Publ., **3**: 147-161.
- Tanabe, K. & Fukuda, Y. (1999): Morphology and function of cephalopod buccal mass.- In: Savazzi, E. (ed.): Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton: 245-262; London (John Wiley & Sons Ltd.).
- Tanabe, K. & Landman, N.H. (2002): Morphological diversity of the jaws of Cretaceous ammonioidea.- Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt Wien (Cephalopods -Present and Past), **57**: 157-165.
- Tanabe, K., Hikida, Y. & Iba, Y. (2006): Two coleoid jaws from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan.- Journal of Paleontology, **80** (1): 138-145.
- Tanabe, K., Shinomiya, A. & Fukuda, Y. (1988): Notes on shell breakage in *Nautilus pompilius* from Fiji.- Kagoshima University Research Center for the South Pacific, Occasional Paper, **15**: 5255 + Taf. 14-16.
- Tasch, P. (1953): Causes and paleontological significance of dwarfed fossil marine invertebrates.- Journal of Paleontology, **27**: 356-444.
- Tasnadi-Kubacska, A. (1962): Paläopathologie, Pathologie der vorzeitlichen Tiere.- 269 S. (Jena, G. Fischer Verlag).
- Taylor, P.D. (1979): Paleoecology and the encrusting epifauna of some British Jurassic bivalves.- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, **28**: 241-262.
- Taylor, J.D. & Layman, M. (1972): The mechanical properties of bivalve (Mollusca) shell structures.- Palaeontology, **15**: 73-87.
- Teichert, C. (1964): Endoceratoidea-Actinoceratoidea-Nautiloidea, Morphology of Hard Parts.- In Moore, R.C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3: K13-K53; The University of Kansas Press & Geol. Soc. America.
- Teichert, C. (1967): Major features of cephalopod evolution.- in: C. Teichert & E. Yochelson (eds.): Essays in Paleontology and Stratigraphy: 162-210, Lawrence.
- Teisseyre, L. (1889): Über die systematische Bedeutung der sogenannten Parabeln der Perisphincten.- Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilagen- Band **6**: 570-643.
- Thayer, C.W. (1974): Substrate specificity of Devonian epizoa.- Journal of Paleontology, **48**: 881-895.
- Thies, D. (1984/1985): Eine Gaumenbezeichnung von *Gyrodus* aus dem Malm Gamma Frankens.- Geol. Bl. NO-Bayern, 34/35 (Zum Gedenken an Prof. Dr. Bruno von Freyberg), Teil I: 389-406.
- Tintant, H. (1969): L'Espèce et le Temps. Point de Vue du Paléontologiste.- Bull. Soc. zool. France, **94**: 559-576.

- Tintant, H. (1980): Problématique de l'espèce et son application en stratigraphie.- Mém. B. R. G. M., Fr. **77**: 77-87.
- Todd, J.A. & Harper, E.M. (2011): Stereotypic boring behaviour inferred from the earliest known octopod feeding traces: Early Eocene, southern England.- *Lethaia*, **44**: 214-222.
- Tozer, E.T. (1994): Canadian Triassic Ammonoid Faunas.- *Geol. Surv. Canada, Bull.* **467**: 1-663.
- Tornquist, A. (1896): Die degenerierten Perisphinctiden des Kimmeridge von le Havre.- *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft*, **23**: 1-43.
- Trauth, F. (1927): Aptychenstudien I: Über die Aptychen im Allgemeinen.- *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien*, **1927**: 171-259.
- Trauth, F. (1928): Aptychenstudien II: Die Aptychen der Oberkreide.- *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien*, **1928**: 121-193.
- Trauth, F. (1930): Aptychenstudien III-V.- *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien*, **1930**: 329-411.
- Trauth, F. (1931): Aptychenstudien VI-VII.- *Annalen des Naturhistorischen Museums Wien*, **1931**: 17-136.
- Trauth, F. (1935): Anaptychi und anaptychus-ähnliche Aptychi der Kreide.- *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beil.-Bd. (B)* **74**: 448-468.
- Trauth, F. (1938): Die Lamellaptychi des Oberjura und der Unterkreide.- *Palaeontographica*, **A 88**: 115-229, Taf IX-XIV.
- 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*: **94** (4): 339-383.
- Tsujino, Y. & Shigeta, Y. (2012): Biological response to experimental damage of the phragmocone and siphuncle in *Nautilus pompilius* Linnaeus.- *Lethaia*, **45**: 443-449.
- Tucker, J.K. & Mapes, R.H. (1978): Possible predation on *Nautilus pompilius*.- *Veliger*, **21**: 95-98.
- Turek, V. (1987): On some epizoans of mollusc shells from the Upper Silurian (Pridoli) of the Barrandian area.- *Vestník Ústředního ústavu geologického, Prague*, **62** (2): 105-112.
- Urlichs, M. (1994): *Trachyceras* Laube 1869 (Ammonoidea) aus dem Unter-Karn (Obertrias) der Dolomiten (Italien).- *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, B*, **217**: 1-55.
- Urlichs, M. (2001): Die Zwergfauna aus der Obertrias von St. Kassian (Dolomiten).- In: Weidert, K. (Herausg.): *Klassische Fundstellen der Paläontologie, Bd. IV*: 76-86, Korb (Goldschneck-Verlag).
- Urlichs, M. (2004): Kümmerwuchs bei *Lobites* Mojsisovics, 1902 (Ammonoidea) aus dem Unter-Karnium der Dolomiten (Ober-Trias, Italien) mit Revision der unterkarnischen Arten. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B*, **344**: 1-37.
- Urlichs, M. & Reitner, J. (1983): Echte Weichteilbelemniten aus dem Unter-Toarcium (Posidonienschiefer) Südwestdeutschlands.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **165**: 450-465.
- Urlichs, M. & Mundlos, R. (1980): Revision der Ceratiten der *atavus*-Zone (Oberer Muschelkalk, Oberanis) von SW-Deutschland.- *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Ser. B*, **48**: 1-42.
- Urlichs, M. & Mundlos, R. (1987): *Rhizocorallium* als Begleiter der Bruchsaler Ceratiten-Pflaster (Südwestdeutschland, Mitteltrias, Oberer Muschelkalk, *evolutus*-Zone).- *Carolinea*, **45**: 7-11.
- Vadász, E. (1908): Über eine oberliassische *Lytoceras*art mit aufgelöster Wohnkammer.- *Zeitschrift der Ungarischen geologischen Gesellschaft*, **38**: 131-136.
- Vadász, E. (1909): Über anormale Ammoniten.- *Zeitschrift der Ungarischen geologischen Gesellschaft*, **39**: 215-219.
- Venturi, F. & Bilotta, M. (2001): Posizione tassonomica di *Galaticeras* (Ammonoidea): un genere medio-liassico della Tetide mediterranea.- *Buletino della Società Paleontologica Italiana*, **40** (3): 325-337.
- Vermeij, G.J. (1977): Mesozoic marine revolutions.- *Paleobiology*, **3**: 245-258.

- Vermeij, G.J. (1982): Gastropod shell form, breakage, and repair in relation to predation by the crab *Calappa*.- *Malacologia*, **23**: 1-12.
- Vermeij, G.J. (1983): Traces and trends of predation with special reference to bivalve animals.- *Journal of Paleontology*, **26**: 455-465.
- Vermeij, G.J. (1987): *Evolution and Escalation: An Ecological History of Life*, 527 S.; Princeton (University Press).
- Vialov, O.S. (1961): Javlenic žibbyx immurazii v periode.- *Akad. Nauk. Ukrains. RSR, Dopovidi*, **11**: 1510-1512 (in russisch).
- Vogel, K.-P. (1959): Zwergwuchs bei Polyptychiten (Ammonoidea).- *Geologisches Jahrbuch*, **76**: 469-540.
- Voigt, E. (1966): Die Erhaltung vergänglicher Organismen durch Abformung infolge Inkrustation durch sessile Tiere.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **125**: 401-422.
- Wagenplast, P. (1972): Ökologische Untersuchungen der Fauna aus Bank- und Schwammfazies des Weißen Jura der Schwäbischen Alb.- *Arbeiten aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut an der Universität Stuttgart*, N.F. **67**: 1-99.
- Wähner, F. (1894): Beiträge zur Kenntnis der tieferen Zonen des unteren Lias in den nordöstlichen Alpen. (Teil VII).- *Beitr. Paläont. u. Geol. Österr.-Ung. u. Orients*, **9**: 1-54, Taf. 1-10.
- Walker, S. & Brett, C.E. (2002): Post-Paleozoic patterns in marine predation: Was there a Mesozoic and Cenozoic marine predatory revolution?.- *Paleontological Society Papers*, **8**: 119-193.
- Wani, R., Jenkins, R.G. & Mapes, R.H. (2012): Preferential predatory peeling: Ammonoid vs. nautiloid shells from the Upper Carboniferous of Texas, USA.- *Geobios*, **45** (1): 129-137.
- Wannenmacher, N. (2010): Aus der Form geraten: Pathologische Lias-Ammoniten aus Schwaben.- *Fossilien*, **2010** (4): 225-228.
- Wanner, J. (1911): Triascephalopoden von Timor und Rotti.- *Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilagenband B* **32**: 117-196.
- Ward, P.D. (1981): Shell sculpture as a defensive adaptation in ammonoids.- *Paleobiology*, **7**: 96-100.
- Ward, P.D. (1983): *Nautilus* und Ammoniten.- *Spektrum der Wissenschaft*, **1983** (12): 68-83.
- Ward, P.D. (1985): Chamber formation periodicity in *Nautilus*.- *Palaeobiology*, **11**: 438-450.
- Ward, P.D. (1987): *The natural history of Nautilus*.- 267 S.; Boston (Allen & Unwin).
- Ward, P.D. (1996): Ammonoid extinction.- In: Landman, N.H. et al. (eds.): *Ammonoid Paleobiology*: 815-824; New York (Plenum-Press).
- Ward, P. & Boletzky, S. v. (1984): Shell implosion depth and implosion morphologies in three species of *Sepia* (Cephalopoda) from the Mediterranean Sea.- *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*, **64**: 955-966.
- Ward, P. & Greenwald, L. (1982): Chamber refilling in *Nautilus*.- *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*, **62**: 469-475.
- Ward, P. & Kennedy, J.W. (1993): Maastrichtian Ammonites from the Biscay Region (France, Spain).- *Journal of Paleontology*, **67**, Supplement 5 (The Paleontological Society Memoir 34): 1-58.
- Ward, P. & Martin, A.W. (1980): Depth distribution of *Nautilus pompilius* in Fiji and *N. macromphalus* in New Caledonia.- *Veliger*, **22**: 259-264.
- Ward, P. & Westermann, G.E.G. (1976): Sutural inversion in a heteromorphy ammonite and its implications for septal formation.- *Lethaia*, **9**: 357-361.
- Ward, P., Greenwald, L. & Rougerie, F. (1980): Shell implosion depth for living *Nautilus macromphalus* in New Caledonia.- *Lethaia*, **13**: 182.
- Ward, P.D., Carlson, B., Weekley, M. & Brumbaugh, B. (1984): Remote telemetry of daily vertical and horizontal movement by *Nautilus* in Palau.- *Nature*, **309**: 248-250.

- Warnke, K. & Keupp, H. (2005): *Spirula* - a window to the embryonic development of ammonoids? Morphological and molecular indications for a palaeontological hypothesis.- *Facies*, **51**: 60-65.
- Warnke, K.M., Meyer, A., Ebner, B. & Lieb, B. (2010): Assessing divergence time of Spirulida and Sepiida (Cephalopoda) based on hemocyanin sequences.- *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **58**: 390-394.
- Weitschat, W. & Bandel, K. (1991): Organic components in phragmocones of Boreal Triassic ammonoids: implication for ammonoid biology.- *Paläontologische Zeitschrift*, **65** (3/4): 269-303.
- Wenger, R. (1956): Über einige Aberrationen bei Muschelkalk-Ceratiten.- *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.*, **103**: 223-232.
- Wenger, R. (1957): Die germanischen Ceratiten.- *Palaeontographica*, **A 108**: 57-129, Taf. 8-20.
- Wendt, J. (1971): Genese und Fauna submariner sedimentärer Spaltenfüllungen im mediterranen Jura.- *Palaeontographica*, **A 136**: 121-192.
- Westermann, G.E.G. (1973): Strength of concave septa and depth limit of fossil cephalopods.- *Lethaia*, **6**: 383-403.
- Westermann, G.E.G. (1975): Model for origin, function and fabrication of fluted cephalopod septa.- *Paläontologische Zeitschrift*, **49**: 235-253.
- Westermann, G.E.G. (1977): Form and function of orthoconic cephalopod shells with concave septa.- *Paleobiology*, **3**: 300-321.
- Westermann, G.E.G. (1985): Post-mortem descent with septal implosion in Silurian nautiloids.- *Paläontologische Zeitschrift*, **59**: 79-97.
- Westermann, G.E.G. (1990): New developments in ecology of Jurassic-Cretaceous ammonoids.- In: Pallini, G. et al. (eds.): *Atti del secondo convegno internazionale: fossili, evoluzione, ambiente Pergola*, Ottobre 1987: 459-478.
- Wetzel, W. (1938): Die Schalenzerstörung durch Mikroorganismen, Erscheinungsform, Verbreitung und geologische Bedeutung in Gegenwart und Vergangenheit.- *Kieler Meeresforschungen*, **2**: 255-266.
- Wetzel, W. (1954): Untersuchung eines großen Jurafindlings von besonderem sedimentologischen Interesse.- *Palaeontographica*, **A 105**: 133-165.
- Wetzel, W. (1964): Schalen-Parasitismus bei Ammoniten (aufgrund schleswig-holsteinischer Funde).- *Meyniana*, **14**: 66-69; Kiel.
- Weyer, D. (1964): Ein ungewöhnlicher fastigater Ceratit aus dem germanischen Oberen Muschelkalk.- *Geologie*, **13** (4): 478-481.
- Wiedmann, J. (1963): Entwicklungsprinzipien der Kreideammoniten.- *Paläontologische Zeitschrift*, **37**: 103-121.
- Wiedmann, J. (1966): Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen, ein Überblick (Teil 2): *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **127**: 13-81.
- Wiedmann, J. (1972): Ammoniten-Nuclei aus Schlammproben der nordalpinen Obertrias, ihre stammesgeschichtliche und stratigraphische Bedeutung.- *Mitteilungen Ges. Geol. Berbaustudent*, **21**: 561-622.
- Wiedmann, J. (1973): Evolution or revolution of ammonoids at Mesozoic system boundaries.- *Biological Reviews*, **48** (2): 159-194.
- Wiedman, J. & Boletzky, S.v. (1982): Wachstum und Differenzierung des Schulpes von *Sepia officinalis* unter künstlichen Aufzuchtbedingungen - Grenzen der Anwendung im palökologischen Modell.- *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **164** (1/2): 118-133.
- Wiley, A. (1897): Zoological observations in the South Pacific.- *Q. J. Microsc. Sci. N., Ser.* **39**: 219-231.
- Wiley, A. (1902): Contribution to the natural history of the pearly *Nautilus*: Zoological results based on material from New Britain, New Guinea, Loyalty Islands and elsewhere, collected during the years 1895, 1896 and 1897: Part **6**: 691-830; Cambridge (University Press).

- Willmann, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit.- 207 S. Berlin/Hamburg (Paul Parey Verlag).
- Wittler, F. (1996): Erster Nachweis des lepadomorphen Cirripediers *Stramentum (Stramentum) pulchellum* (SOWERBY 1843) aus dem mittleren Turon des Dortmunder Stadtgebietes nebst Bemerkungen zur Palökologie und Überlieferungsproblematik der Strameniden.- Arbeitskreis Paläontologie Hannover, **24**: 85-118.
- Wittler, F. (1998): Ein weiterer Nachweis von *Stramentum (Stramentum) cf. pulchellum* (SOWERBY 1843) (Cirripedia, Lepadomorpha) aus dem mittleren Turon von Dortmund.- Arbeitskreis Paläontologie Hannover, **26**: 22-24.
- Wittler, F. & Roth, R. (2003): Fazies und Fauna der Oberkreidegesteine im Dortmunder Stadtgebiet.- I: Temporäre Aufschlüsse im Turon und Unterconiac zwischen 1988 und 2001. Stratigraphie, Fossilführung.- Dortmunder Beiträge zur Landeskunde, naturwissenschaftliche Mitteilungen, **36/37**: 247-340.
- Woodward, J. (1723): Essay towards a Natural History of the Earth.- 3. Aufl., 24 S.
- Wright, C.W. & Kennedy, W.J. (1980): Origin, evolution und systematics of the dwarf acanthoceratid *Protacanthoceras SPATH* 1923 (Cretaceous Ammonoidea).- Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (geol.), **34**: 65-107.
- Wundt, G. (1883): Über die Vertretung der Zone des *Ammonites transversarius* im schwäbischen Weißen Jura.- Jahrb.Ver. vaterl. Naturkunde Württemberg, **1883**: 96.
- Wunsch, P. (1957): Ein typischer *Ceratites fastigiotenuis* ROTHE aus der Umgebung von Göttingen.- Geol. Jb., **73**: 557-560.
- Xavier, C.J. & Cherel, Y. (2009): Cephalopod Beak Guide for the Southern Ocean.- 126 S. (British Antarctic Survey).
- Yochelson, E.L., Flower, R.H. & Weber, G.F. (1973): The bearing of the new late Cambrian monoplacophoran *Knightconus* upon the origin of the Cephalopoda.- Lethaia, **6**: 275-309.
- Young, R.E., Vecchione, M. & Donovan, D.T. (1998): The evolution of coleoid cephalopods and their present biodiversity and ecology.- South African Journal of Marine Science, **20** (1): 393-420.
- Zangerl, R. & Richardson, E.S. (1963): The paleoecological history of two Pennsylvanian black shales.- Fieldiana, Geology Memoir, **4**: 1-352.
- Zann, L. (1985): The rhythmic activity of *Nautilus pompilius*, with notes on its ecology and behavior in Fiji.- Veliger, **27** (1): 19-28.
- Zawischa, D. (1988a): Ein Belemnit, in dem die Spitze eines anderen steckt.- Arbeitskreis Paläont. Hannover, **16** (3): 69-71.
- Zawischa, D. (1988b): Lösung von Calcit unter Druck.- Arbeitskreis Paläont. Hannover, **16** (5/6): 134-137.
- Zhu, K. & Zhao-Xiang, B. (1984): Sinobelemnitidae, a new family of Belemnitida from the Upper Triassic of Longmenshan, Sichuan.- Acta Palaeontologica Sinica, **23** (3): 300-319.
- Ziegler, B. (1958): Monographie der Ammonitengattung im epikontinentalen Weißjura Mitteleuropas.- Palaeontographica, **A 110**: 93-164 + 7 Taf.
- Zieten, C.H.v. (1830-1833): Die Versteinerungen Württembergs.- 102 S.; Stuttgart.
- Zilch, A. (1936): Unsere Kenntnis von fossilen Perlen.- Archiv für Molluskenkunde, **68**: 238-252.
- Zimmermann, E. (1883): Über einen neuen Ceratiten aus dem Grenzdolomit Thüringens und über Glacialerscheinungen bei Klein-Pörthen zwischen Gera und Zeitz.- Z. dt. geol. Ges., **35**: 382-384.
- Zimniok, K. (1984): Tintenfische.- 128 S.; Hannover (Landbuch-Verlag).
- Zittel, K.A.v. (1884): Bemerkungen über einige fossile Lepaditen aus dem lithographischen Schiefer und der oberen Kreide.- Sitzungsberichte der königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Classe, **14**: 577-589.

---

**Published Volumes:**

**Band 1 / Kerstin Warnke (ed.):** International Symposium „Coleoid Cephalopods Through Time“. Program and Abstracts. 106 pp., 2002. € 9,-

**Band 2 / Steffen Mischke, Bernd Wünnemann und Frank Riedel (eds.):** International Symposium „Environmental Change in Central Asia - Climate - Geodynamics - Evolution - Human Impact“. Abstracts. 145 pp., 2003. € 19,-

**Band 3 / Kerstin Warnke, Helmut Keupp & Sigurd von Boletzky (eds.):** International Symposium „Coleoid Cephalopods Through Time“. Proceedings, 266 pp., 2003. € 59,-

**Band 4 / Alexei Ivanov, George Coulter, Oleg Timoshkin & Frank Riedel (eds.):** International Symposium „Speciation in Ancient Lakes, SIAL III“, Volume 1, Irkutsk, September 2-7, Proceedings, 200 pp., Berlin 2003. € 29,-

**Band 5 / Kerstin Warnke, Helmut Keupp & Sigurd von Boletzky (eds.):** Fossil Dibranchiate Cephalopods. A Paleozoological Monograph by Adolf Naef 1922. Translated from German (Original Title: „Die Fossilen Tintenfische 1922“). 209 pp., Berlin 2004. € 44,-

**Band 6 / Rolf Kohring & Benjamin Sames (eds.):** 15th International Symposium on Ostracoda, September 12-15 2005, Program and Abstracts, 160 pp., Berlin 2005. € 19,-

**Band 6 Supplement / Steffen Mischke, Anna Pint & Kerstin Zobel (eds.):** 15th International Symposium on Ostracoda, September 12-15 2005, Guidebook of Excursions. 168 pp., Berlin 2005. € 15,-

**Band 7 / Shixue HU:** Taphonomy and Palaeoecology of the Early Cambrian Chengjiang Biota from Eastern Yunnan, China. 197 pp., October 2005. € 39,-

**Band 8 / Dirk Fuchs:** Fossil erhaltungsfähige Merkmalskomplexe der Coleoidea (Cephalopoda) und ihre phylogenetische Bedeutung. 130 pp., 2006. € 29,-

**Band 9 / Annette Kossler, Rolf Kohring & Frank Riedel (eds.):** International Symposium „Speciation in Ancient Lakes, SIAL IV“, Berlin, September 4-8 2006, Abstracts, 70 pp., Berlin 2006. € 9,-

**Band 10 / Rolf Kohring, Frank Riedel & Kerstin Zobel (eds.):** Zum 60. Geburtstag von Helmut Keupp, Berlin, 2009, € 39,-

**Band 11 / Annette Kossler:** Faunen und Floren der limnisch-telmatischen Schichtfolge des Paddenluchs (Brandenburg, Rüdersdorf) vom ausgehenden Weichselhochglazial bis ins Holozän, 422 pp., Berlin 2010. € 39,-

