

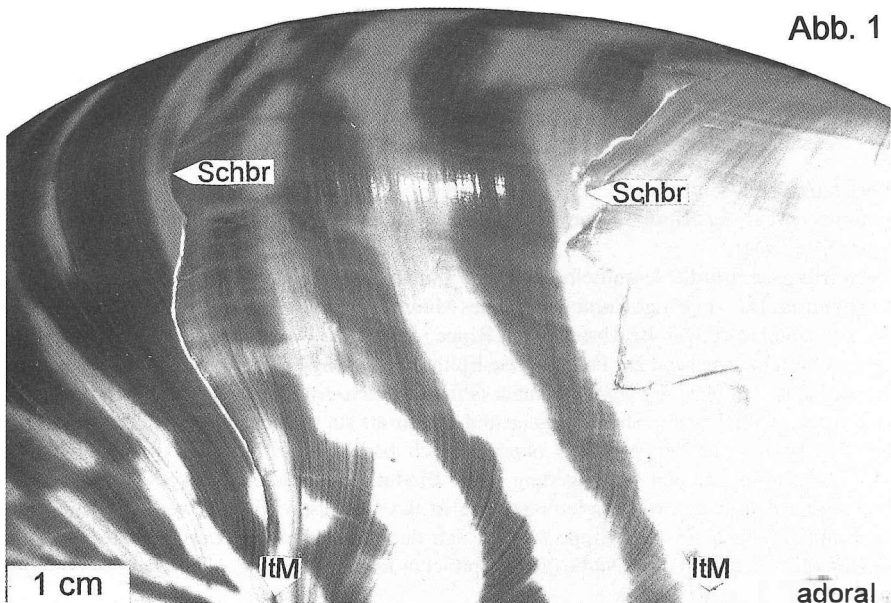
Über eine interessante Gehäuseregenerierung der Ceratiten

SIEGFRIED REIN, Erfurt-Rhoda

1. Einleitung

Die häufigsten Verletzungen beim rezenten Nautilus sind Schalenfrakturen des mundrandnahen Gehäuses. Ihre Verheilung erfolgt unproblematisch, indem nach dem Zurückziehen des Weichkörpers hinter den betroffenen Gehäuseabschnitt vom Mundrandepithel eine neue Schale angesetzt und anschließend normal weitergebaut wird. Lediglich die außen sichtbare Bruchkante und eine beeinträchtigte Pigmentierung erinnern an die Verletzung (Abb. 1). Wird gleichzeitig das schalenbildende Mundrandepithel mit verletzt, so entsteht eine der Gehäusewindung folgende Narbe in der äußersten Schalenlage, dem Ostracum. Die Gehäusesymmetrie bleibt in beiden Fällen unverändert. Auf ähnliche Weise reparieren rezente Weinbergschnecken (*Helix*) mundrandnahe Gehäusefrakturen und auch von fossilen Cephalopoden sind analoge Reaktionen bekannt. Diese Form der Schalenregenerierung setzt jedoch die Fähigkeit der Mollusken voraus, den Weichkörper bis hinter die Bruchkante in das Gehäuse zurückziehen zu können. Mundrandverletzungen sind auch bei den germanischen Muschelkalk-Ceratiten häufig zu beobachten. Allerdings sind sie auf Steinkernen anders ausgebildet als bei Schalenerhaltung, da die Steinkern-Oberfläche den Abdruck der im Gehäuse innen liegenden Perlmutschicht

Abb. 1



dokumentiert, während die vom Mundrandepithel ausgeschiedene äußere Prismenschicht nie direkt erhalten ist. Das Unterfangen der Bruchstelle mit einer neuen Schalenlage müßte demnach auf dem Steinkern als Vertiefung ausgebildet sein. Das Gegenteil ist jedoch der Fall, denn entlang der Bruchkante erhebt sich ein stufenförmig erhabener asymmetrischer Absatz. Er konnte nur durch Überwachsen des nicht vom Gehäuse eingegengten Weichkörpers vor der Schadstelle entstehen. Da dieses Erscheinungsbild biologisch bedingt ist, setzt es einen anderen Reparaturmechanismus voraus. Die Auswertung 64 phänotypisch recht unterschiedlicher Belegstücke mit gleichen Merkmalen ermöglicht eine erste funktionelle Deutung.

Erläuterung zu den Abbildungen: Da nur Belegstücke von Bedeutung sind, die einen Heilungsprozeß erkennen lassen, ist der betroffene Mundrandabschnitt infolge des Wachstums auf dem Gehäuse bereits zurückversetzt. Diese zwischenzeitliche Gehäusemündung zur Verletzungszeit wird nach HÖLDER 1970 als „**interimistischer Mundrand**“ = **ItM** bezeichnet. Um eine Vorstellung vom Ausmaß der Verletzung zu bekommen, wird eine halbe Windung für die **normale Wohnkammerlänge** angenommen. Auf dieses Maß bezieht sich die prozentuale Angabe beim Zurückziehen des Mundrandepithels. Die prozentuale Angabe für die Überhöhung vermittelt eine Vorstellung von der Dimension der **Gehäuse-Asymmetrie**. Die Anzahl der nach der Verletzung eingebauten Septen entspricht dem Zeitraum der hypothetisch angenommenen **Überlebensdauer** (1 Septum 3 Wochen, REIN 1990). Das zum **Zeitpunkt der Verletzung** genetisch für das Mundrandepithel vorgegebene Skulpturmuster beeinflusst das phänotypische Erscheinungsbild.

Es bedeuten: **adoral** = in Richtung Gehäusemündung, **Brk** = Bruchkante bis zu der das Mundrandepithel zurückgeht, **Schbr** = Bruchstellen des Gehäuses die für das Mundrandepithel unerreichbar sind, da sie hinter der Bruchkante liegen, **C** = Conchiolin.

2. Beschreibung

1. Beispiel: Einseitig laterale Verletzung

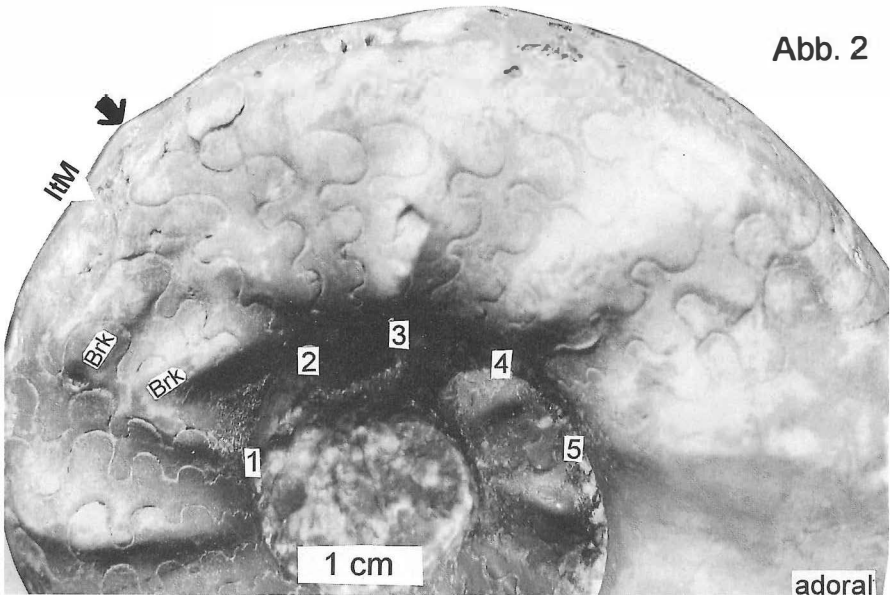
Abb. 2 *Ceratites (A.) compressus* PHIL., forma *refecta, compressus* -Zone, Haimbach, leg. W. Schulz, Slg.Nr. S 9217.

Verletzung: Einseitig lateral, 15 % zurückversetzt. Ausgehend von zwei punktförmigen Einbrüchen auf der Rippe (1) verlaufen die Bruchkanten (Brk) getrennt bis zum einstigen Mundrand (ItM).

Verletzungszeitpunkt: Unmittelbar vor dem Einbau der Rippe (2).

Verheilung: Das einseitige Zurückziehen des Mundrand-Epithels auf der rechten Seite bis zu den zwei punktförmigen Bruchstellen auf Rippe (1) hat eine Überdehnung der gegenüberliegenden Weichkörperseite zur Folge. Diese Epithel-Spannung bewirkt das Hinüberziehen der linken Rippe (2) über die Marginalkante (Pfeil). Gleichzeitig wird die Regenerierung des kleineren unteren Bruches abgeschlossen und der Ansatz zur rechten unteren Rippe (2) gelegt. Der Heilprozeß für den größeren oberen Bruch benötigt mehr Zeit, so daß der obere Rippenabschnitt erst mit Verzögerung ohne Bindung zum unteren ausgeschieden wird. Während der gesamten Regenerierungsphase ist das Gehäusewachstum weder verlangsamt noch unterbrochen. Erst ab Rippe (4) hat sich der Skulpturbau wieder normalisiert. Das Weiterwachsen erfolgt ohne Narbe (keine Epithelverletzung) bei einer Überlebenszeit von 24 Septen ohne Sequenzstörung.

Abb. 2



2. Beispiel: Verletzung einseitig lateral mit der Ventralseite

Abb. 3 *Ceratites (D.) robustus* RIED., forma *refecta*, *robustus* -Zone, Isseroda, leg. P. Thieme, Slg. Nr. 9301.

Verletzung: Einseitig lateral mit der Ventralseite, 30% (vor allem ventral) zurückversetzt, Überhöhung 3 mm = 13%.

Verletzungszeitpunkt: Unmittelbar nach dem Skulpturbau.

Verheilung: Der großflächige Schalenbruch erfaßt vor allem die Ventralseite. Da die rechte Flanke unbeschädigt bleibt, entsteht durch das asymmetrische Zurückziehen des Weichkörpers eine Verspannung zur linken Marginalkante. Ventral (als Unterfangung?) und umbilikal (als Muskelansatz) wird zur besseren Haftung verstärkt Conchiolin (C) ausgeschieden. Da sich keine Narbe bildete, blieb das Mundrandepithel unverletzt. Die Überlebenszeit beträgt 7 Septen ohne Sequenzstörung.

3. Beispiel: Beidseitige Verletzung

Abb. 4 *Ceratites (A.) compressus* PHIL., forma *refecta*, *compressus* -Zone, Erkeln, leg. W. Schulz, Slg.Nr. S 9202.

Verletzung: Beidseitig lateral über zwei Rippen (2; 3) hinweg werden 34% der Wohnkammer betroffen. Weitere längliche Schalenbrüche (**Schbr**) liegen hinter der Bruchkante und konnten somit nicht vom Mundrandepithel erreicht werden. Das Loch unterhalb der Marginalkante an Rippe (4) ist nicht auf die Verletzung zurückzuführen.

Verletzungszeitpunkt: Verletzung unmittelbar vor der neuen Skulpturphase (4).

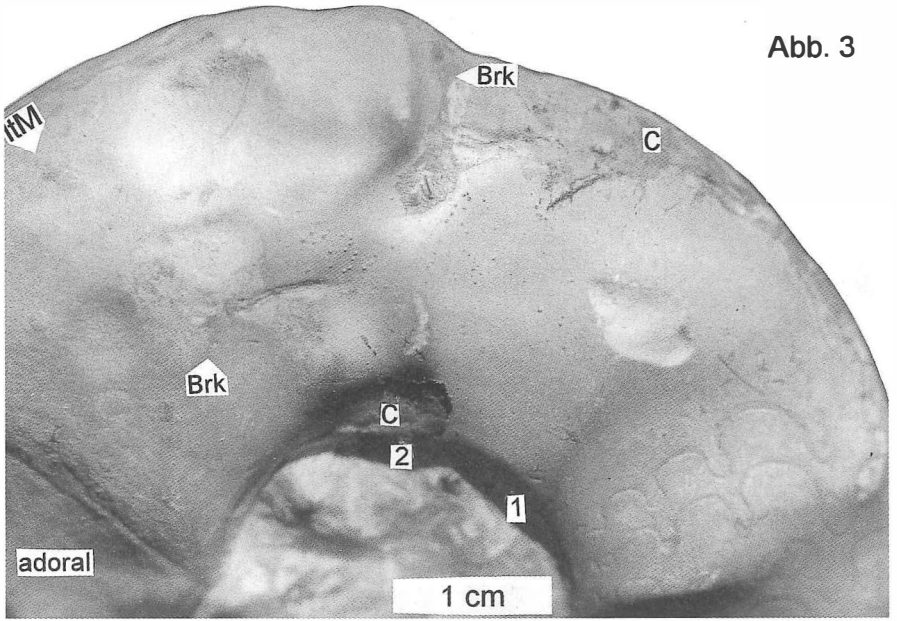


Abb. 3

Verheilung: Durch den unter Spannung stehenden Weichkörper entsteht vor der Bruchkante eine stark asymmetrische Querschnittszunahme (7,5 %). Die großflächige Verletzung wurde zwar mit 7 Septen ohne Störung und Narbenbildung überlebt, es erfolgte jedoch keine Alterslobendrängung.

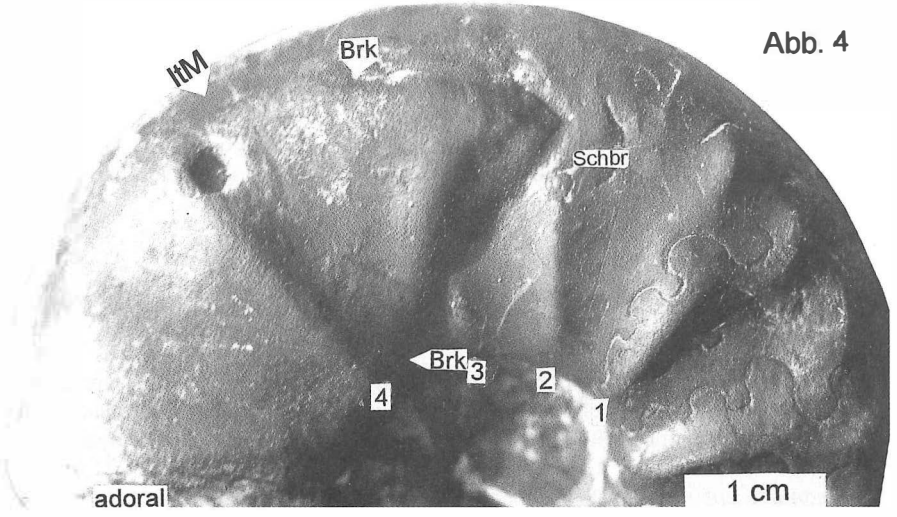


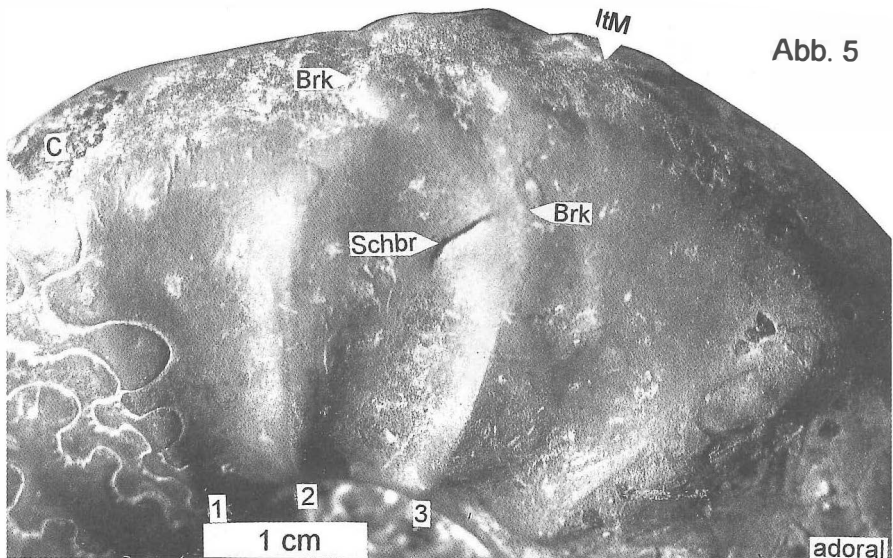
Abb. 4

4. Beispiel: Beidseitig laterale und ventrale Verletzung

Abb. 5 *Ceratites (A.) compressus* PHIL., forma *refecta*, *compressus*-Zone, Erkeln, leg. W. Schulz, Slg.Nr. S 9200.

Verletzung: Beidseitig lateral mit Ventralseite. 20 % der Wohnkammer betroffen. **Verletzungszeitpunkt:** Verletzung durch leicht asymmetrischen Skulpturbau kompliziert, rechte Seite Rippenbau (3) abgeschlossen, links unmittelbar vor Beginn der Skulpturausbildung.

Verheilung: Der regenerierte Gehäuseteil liegt beidseitig vor länglichen weiteren Schalenbrüchen (**Schbr**). Sie konnten vom Mundrandepithel nicht erreicht werden und wurden vom dahinterliegenden lateralen Epithel unterfangen. Rechts verläuft der Schalenbruch von der Mitte der voll ausgebildeten Rippe bis zur Ventralseite. Auf der linken Seite wird die umbilikal begonnene Rippe entlang der Bruchstelle schräg nach hinten bis zur Marginalkante angelegt. Die auf das ventrale Epithel wirkenden Zugkräfte führen an der Bruchkante (**Brk**) zu einer 10%igen Überhöhung und im Gehäuse zu einer erhöhten Conchiolinausscheidung (**C**). Die Verletzung wurde mit 8 Septen ohne Narbenbildung und Sequenzstörung überlebt.



5. Beispiel: Beidseitig laterale Verletzung nahe der Marginalkante

Abb. 6 *Ceratites (A.) compressus* PHIL., forma *refecta*, *compressus*-Zone, Erkeln, leg. S. Rein, NKME Nr. 93;10.

Verletzung: Beidseitig lateral im oberen Drittel über eine Rippe (2) hinweg ca. 16 % der Wohnkammer erfassend.

Verletzungszeitpunkt: Unmittelbar vor dem Skulpturbau.

Verheilung: Das laterale Mundrand-Epithel zieht sich beidseitig in geringer Breite über die Rippe (2) bis an die Marginalkante zurück. Das ventrale Mundrand-Epithel bleibt an der

intakten Gehäusemündung (**ItM**) haften und bewirkt somit eine enorme Verspannung im Weichkörper zwischen den Marginalknoten der Rippen (1) und (2). Wahrscheinlich ging dabei zeitweilig der Kontakt zur ventralen Gehäusewand verloren, und die Bildung einer Sekundärschale durch das mittlere Epithel wäre als Folge denkbar. So ließen sich zumindest die sekundär entstandenen ventralen Vertiefungen erklären. Erst nach der Ausbildung der noch über die Marginalkante gezogenen Rippe (3) löst sich die Verspannung im Weichkörper. Die Überlebensdauer beträgt 12 Septen ohne sichtbare Beeinträchtigung der Ontogenie. Dieser seltene Sonderfall tritt jeweils auf, wenn die Bruchkanten beidseitig lateral dicht an die Marginalkante reichen, der ventrale Mundrand jedoch unversehrt bleibt.

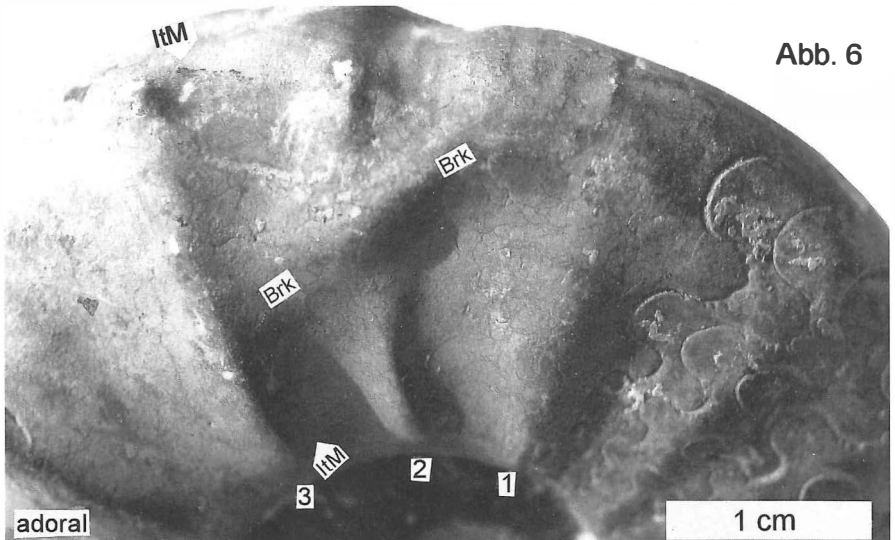


Abb. 6

6. Beispiel: Verletzung während des Skulpturbaus

Abb. 7 *Ceratites (A.) cf. spinosus* PHIL., forma *refecta*, *spinosus* -Zone
Ahlstadt, leg. W. Claus, ohne Nr.

Verletzung: Beidseitig lateral und ventral, ca. 10 % der Wohnkammer betreffend.

Verletzungszeitpunkt: Während der Skulpturbildung.

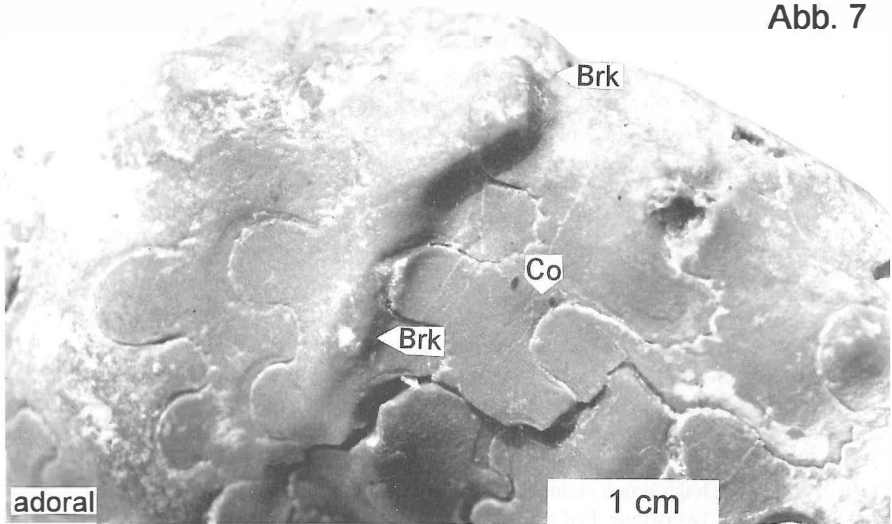
Verheilung: Die im Bau befindliche Rippe wird an der Bruchkante schräg nach hinten zur Marginalkante gezogen. In anderen Fällen führt es zum Zusammenwachsen marginaler Skulpturelemente oder weit nach hinten gezogener Einzelrippen. Bei allen Belegstücken wird die Skulptur danach wieder normal gebildet.

7. Beispiel: Verletzung der Schale und des mittleren Epithels

Abb. 8 *Ceratites (A.) cf. compressus* PHIL., forma *refecta*, *compressus* -Zone,
Müs; leg. W. Schulz, Slg.Nr. S 9217.

ItM

Abb. 7

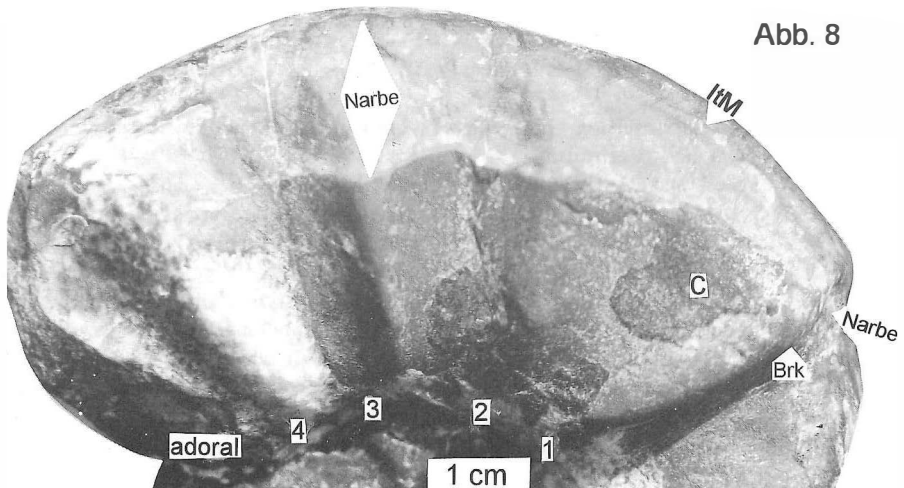


Verletzung: Schalenbruch beidseitig lateral bis an die Rippenscheitel und ventral zwischen die Rippen mit gleichzeitiger Verletzung des ventralen mittleren Epithels.

Verletzungszeitpunkt: Zwischen der Skulpturbildung.

Verheilung: Eine beidseitige Schalenfraktur (**Brk**) erfaßte Rippen (1) und Ventralseite, die nach der Regenerierung durch die 10% ige Überhöhung einer fastigen Ringrippe ähnelt. Am Marginalknoten der Rippe 1 (Narbe) wurde das mittlere Epithel, das die stabilisierende Perlmutterausscheidet, empfindlich verletzt. Die später nur auf dem Steinkern sichtbare Narbe entstand durch eine breite Conchiolin/Aragonit - Schwiele, die vom verletzten Epithel

Abb. 8



an der inneren Gehäusewand angelagert wurde. Darüberhinaus deuten die reichlichen Conchiolinreste (C) auf dem Steinkern auf eine generell erhöhte Conchiolinproduktion des lateralen Epithels nach der Verletzung. Die trotz durchgängiger Narbe normal ausgebildeten Rippen (2) und (3) und die noch nicht von der Schwiele erfaßte intakte Rippe (1) zeigen, daß das Mundrandepithel unverletzt blieb. Narbenbildungen dieser Dimension sind jedoch die Ausnahme. In der Regel sind solche Epithelverletzungen punktuell und erscheinen auf dem Steinkern als gleichbleibende Rille, die immer vor dem Mundrand endet (REIN 1988). Es ist also keine Erscheinungsform der „Rippenscheitelung“ (HÖLDER 1956).

3. Ergebnisse

Charakterisierung der Verletzung

Die Belege zeigen, daß diese Verletzung häufig auftritt und ihre Verheilung ohne größere ontogenetische Komplikationen vom Ceratitenorganismus erfolgt. Obwohl sich das phänotypische Erscheinungsbild der beschriebenen Fallstadien naturgemäß sehr vielgestaltig darstellt, wird ein allen gemeinsamer Reparaturmechanismus sichtbar. Er läßt sich wie folgt rekonstruieren:

Nach erfolgtem Schalenbruch zieht sich nur das dehnfähige Mundrandepithel an die Bruchkante zurück. Der betroffene Teil des Weichkörpers kann offenbar nicht in das schützende Gehäuse gezogen werden. Die phragmokonwärts gerichteten Zugkräfte wirken zusätzlich verbreiternd, so daß beim Überwachsen der Weichteile durch die neu gebildete Schale eine Stufe entsteht. Sie korreliert in ihrer Ausbildung mit dem Ausmaß der Verletzung. Diese hypothetische Rekonstruktion ermöglicht die einzige plausible Deutung für die Volumenzunahme entlang der Bruchkante. Das wird besonders durch die Fallbeispiele, bei denen die Regenerierung über zuvor fertiggestellte Rippen hinweg erfolgt, verdeutlicht. Eine derartige Reaktion des Ceratitenorganismus ist jedoch für gehäusetragende Mollusken ungewöhnlich. Die Schutzfunktion des Gehäuses ist eingeschränkt und die außen liegenden Körperteile müßten dieser Situation speziell angepaßt sein. Vielleicht sind die bei Ceratiten seltenen Verletzungen des Mundrandepithels bereits ein Indikator für diese These. Die Annahme einer abweichenden biologischen Organisation erscheint gewagt, so daß sie vorerst nur als eine spekulative Schlußfolgerung dem Fakt der besonderen Verheilung gegenüberstehen kann.

Die unvermittelte Zunahme des Gehäusequerschnitts an der Bruchlinie ist das Hauptmerkmal der verheilten Verletzung.

Beim Wachstum der regenerierten Schalteile werden die zerbrochenen Gehäusereste abgestoßen und damit der direkte Nachweis für die Verletzungsursache beseitigt. Lediglich die für das Mundrandepithel nicht erreichbaren, hinter der Bruchkante liegenden Schalenfrakturen, bleiben als „Indiz“ erhalten. Sie können wertvolle Hinweise auf ihre Verursacher geben. Die phänotypische Ausbildung der verheilten Schalenfraktur wird zusätzlich durch die zum Verletzungszeitpunkt aktuelle Funktion des unverletzten Mundrandepithels entscheidend beeinflußt. Da keine sichtbare Wachstumsunterbrechung erfolgt, wird die genetisch bedingte Steuerung nach dem Gehäusebauplan auch während der Regenerierung beibehalten. Das kann zu kurzzeitigen aberranten Skulpturbildungen bzw. zum Verwachsen benachbarter Skulpturelemente führen. Dabei gewinnt man den Eindruck einer bilateralen Steuerung der Prozesse beim Gehäusebau.

Forma *substructa* (HÖLDER 1973)

Es ist üblich geworden, „genormte Anomalien“ bei fossilen Ammonoideen mit einem die Abweichung vom Normalen beschreibenden „forma“-Begriff zu belegen. Für Mundrandverletzungen führte HÖLDER 1973 den Begriff *forma substructa* ein und definierte ihn folgendermaßen:

„Die Verheilung größerer, wahrscheinlich stets in der Nähe des Mundrandes entstandener Bruchränder erfolgt hier dadurch, daß die abgebrochene Schalenpartie beim Weiterbau zunächst von hinten her unterfangen bzw. unterbaut wird. Der Bruchrand bleibt also als Stufe über der nach der Verletzung weiterwachsenden Schale stehen. ... Da, wenigstens bei mesozoischen Ammoniten, auch Fälle beobachtet sind, wo am Bruchrand stufenlos weitergebaut wurde, kommt die *forma substructa* vermutlich dann zustande, wenn das Epithel bei der Verletzung selbst in Mitleidenschaft gezogen und in der Fähigkeit der Kalkabscheidung an seinem Vorderrand beeinträchtigt war.“

Das entspricht dem Reparaturschema des rezenten Nautilus und vieler fossiler Ammonoideen, die Besonderheit der Regenerierung mundrandnaher Gehäuseabschnitte der Ceratiten mit der charakteristischen Querschnittszunahme wird damit nicht beschrieben. Trotzdem ist dieser eigenwillige Reparaturmechanismus auch bei jurassischen Ammoniten nicht unbekannt, wird jedoch sehr verschieden interpretiert. HELLER (1964) und BAYER (1970) beschränken sich auf die Beschreibung dieser Verletzung. KEUPP (1977;1984) stellt sie zu *forma substructa* (HÖLDER 1973). HENGSBACH (1979) beschreibt zuerst das äußere Erscheinungsbild während der Skulpturphase auf der Lateralseite als „Rippen-Zusammenlegung“ (s. Beispiel 6) und prägt dafür den Begriff *forma syncosta*. Anschließend stellt er jedoch die gleiche Epithel-Reaktion auf eine ventrale Schalen-Verletzung zu *forma inflata* KEUPP (1976).

Die Ammonoideen regenerierten demnach mundrandnahe Schalenfrakturen mit unterschiedlichen Methoden. Auffällig dabei ist, daß die ceratitentypische Verletzung auf wenige Ammonitengattungen beschränkt zu sein scheint und die Mehrzahl das Reparaturschema der rezenten Mollusken bevorzugt. Sollte sich diese Vermutung bestätigen, wäre damit die spekulativ angenommene unterschiedliche biologische Organisation zu beweisen.

Forma *refecta*, n.f.

Das durch alle Fallstadien zu verfolgende Verhaltensmuster rechtfertigt eine eigene Bezeichnung für diesen ungewöhnlichen Heilprozeß. Für mundrandnahe Gehäuseverletzungen, die nach dem Reparaturmechanismus der germanischen Ceratiten verheilt sind, wird der Begriff *forma refecta* n.f. (re-ficio = wieder von neuem machen) vorgeschlagen. Der Begriff *forma syncosta* HENGSBACH (1979) wird für das entsprechende Fallstadium beibehalten.

Zusammenfassung

Die Verheilung von Schalenfrakturen an der Gehäusemündung erscheint bei den germanischen Ceratiten ungewöhnlich. Der Reparaturmechanismus der häufigen Verletzung wird dahingehend gedeutet, daß der vordere Weichkörper nicht in das Gehäuse zurückgezogen werden konnte. Als Sammelbezeichnung für die beschriebenen Fallstadien wird der Begriff „*forma refecta*“ n.f. vorgeschlagen.

Summary

The regeneration of shell fractures on the body mouth of german ceratites appears unusually. The mechanisms of the regeneration of this frequent injury will be explained thereby, that the

body of the ceratit can't completely withdraw into the shell. It's suggested to call the described form with the term „forma refecta“ n.f.

Dank

Die o.a. Erkenntnisse basieren auf der Auswertung einer Vielzahl unterschiedlichster Belegstücke aus Privatsammlungen, Instituten und Museen. Für die mir dabei gewährte Unterstützung möchte ich mich bei den Herren R. Ernst (Göttingen), P. Gensel (Weimar), Dr. h.c. H. Hagdorn (Ingelfingen), Dr. Jahn (IMGP Göttingen), Prof. Dr. H. Keupp (FU Berlin), Dr. v. Knorre (Phyl. Mus. Jena), Dr. A. Lehmann (TU BAK Freiberg), M. Pleßker (Bielefeld), M. Schulz (Großenlütder) und P. Thieme (Weimar) ganz herzlich bedanken. Für anregende Diskussionen bin ich den Herren Prof. Dr. Walliser (Göttingen), Dr. U. Bößneck (Erfurt) und Dipl.-Biol. M. Hartmann (Erfurt) zu Dank verpflichtet.

Literatur

- BAYER, U. (1970): Anomalien bei Ammoniten des Aaleniums und Bajociums und ihre Beziehung zur Lebensweise.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **135**, 1: 19-41, 4 Taf., 2 Abb., 1 Tab., Stuttgart.
- HELLER, F. (1964): Neue Fälle von Gehäuse-Mißbildungen bei Amaltheiden.- Paläont. Z., **38**, 3/4: 136-141, Taf. 15, Stuttgart.
- HENGSBACH, R. (1979): Weitere Anomalien an Amaltheen-Gehäusen (Ammonoidea; Lias).- Senckenbergiana lethaea, **60**, 1/3: 243-251, 2 Taf., Frankfurt/M.
- HÖLDER, H. (1956): Über Anomalien an jurassischen Ammoniten.- Paläont. Z., **30**, 1/2: 95-107, 9 Abb., Stuttgart.
- (1970): Anomalien an Molluskenschalen, insbesondere Ammoniten, und deren Ursachen.- Paläont. Z., **44**, 3/4: 182-195, 12 Abb., Stuttgart.
- (1973): Miscellanea Cephalopodica.- II. Narben an Gehäusen devonischer Ammonoiten.- Münster. Forsch. Geol. Paläont., **29**: 47-51, Abb. 3-6, Münster.
- KEUPP, H. (1976): Neue Beispiele für den Regenerationsmechanismus bei verletzten und kranken Ammoniten.- Paläont. Z., **50**, 1/2: 70-77, 5 Abb., Stuttgart.
- (1977): Paläopathologische Normen bei Amaltheiden (Ammonoidea) des fränkischen Lias.- Jb. Coburger Landesstiftung: 263-280, 25 Abb., Coburg.
- (1984): Pathologische Ammoniten Kuriositäten oder paläobiologische Dokumente? 1. Teil.- Fossilien, **1**, 6: 258-275, 7 Abb., Korb.
- (1991): Bißmarken oder postmortale Implosionsstrukturen? - Fossilien, **8**, 15: 275 - 280, 7 Abb., Korb.
- (1992): Rippenscheitel bei Ammoniten-Gehäusen.- Fossilien, **9**, 15: 283-290, 8 Abb., Korb.
- (1994): Warum opalisieren die „Goldschnecken“? - Fossilien, **11**, 3: 159-162, 4 Abb., Korb.
- REIN, S. (1988): Rinnen-, Rillen- und Furchenbildungen auf Ceratitensteinkernen.- Veröff. Naturkundemus. Erfurt, **7**: 66-79, 5 Taf., Erfurt.
- REIN, S. (1990): Über Ceratiten (Cephalopoda, Ammonoidea) mit "fehlenden" Septen.- Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **5**, 22-25, 5 Abb., Schleusingen.

Anschrift des Verfassers:
Siegfried Rein
Hubertusstr. 69
D - 99094 Erfurt - Rhoda

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt \(in Folge VERNATE\)](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Rein Siegfried

Artikel/Article: [Über eine interessante Gehäuseregenerierung der Ceratiten 91-100](#)