

Organische Lamellen in Steinkern-Phragmokonen der germanischen Ceratiten (Muschelkalk, Trias)

SIEGFRIED REIN, Erfurt

1. Einleitung

In den letzten Jahren gelang mehrfach der Nachweis vielfältiger organischer Strukturen im gekammerten Gehäuseabschnitt (=Phragmokon) der Ammonoideen (u.a. SCHINDEWOLF 1967, BAYER 1975, WEITSCHAT 1986, REIN 1989, WEITSCHAT & BANDEL 1991). Vor allem die durch WEITSCHAT in Spitzbergen geborgenen und publizierten Ammonoideen-Faunen erbrachten eine Fülle neuer Erkenntnisse. Durch frühzeitige Phosphatisierung aller Schalenbestandteile wurden ihre einstigen Formen, auch die der organischen Innenstrukturen, detailgetreu konserviert. Da sich die leeren Gehäuse erst später mit Kalzit verfüllten, war dieser chemisch leicht herauszulösen. Die somit entstandene Möglichkeit der räumlichen Betrachtung der inneren Kammerstrukturen konkretisiert unsere Vorstellung über die Funktionsmorphologie der Ammonoideen-Gehäuse und läßt wertvolle Rückschlüsse auf die Lebensweise ihrer Bewohner zu. Wie beim rezenten Nautilus wird die gesamte Kammeroberfläche (Septen und Innenwand) von einer dünnen organischen Schicht bedeckt. Sie spielt eine wesentliche Rolle beim osmotischen Pumpvorgang der Kammerflüssigkeit vom und zum Siphonalrohr. Damit ist das Tier in der Lage in unterschiedlichen Wassertiefen seinen Körper im Gleichgewicht zu halten und sich dabei vertikal zu bewegen.

Besonders wichtig erscheint jedoch der vereinzelte Nachweis organischer Lamellen, die flächig in die Kammern reichen und offenbar diesen Pumpvorgang unterstützen konnten. WEITSCHAT & BANDEL (1991) unterscheiden je nach Lage und Form in der Kammer drei Lamellen-Typen: 1. Siphonal-Lamellen, 2. Transversal-Lamellen und 3. Horizontal-Lamellen.

Mit Ausnahme der Horizontal-Lamellen konnten ähnliche organische Bildungen des apikalen Mantels auch auf bzw. in den Steinkernen der germanischen Ceratiten beobachtet werden (HAGDORN & MUNDLOS 1983, REIN 1988a;b, 1989, 1993).

Besonderheiten in ihrer Anlage ermöglichen eine abweichende Deutung ihrer Rolle im Ceratitenorganismus. Die Interpretation ihrer Funktion erschließt weitere Aspekte für die Lebensweise der Ceratiten.

Alle Belegstücke befinden sich in der Sammlung des Naturkundemuseums Erfurt (NKME). Es bedeuten: DPhr = Durchmesser des Phragmokons; DS = Durchmesser des Siphos; adoral = zur Wohnkammer gerichtet; Si = Siphon; 1. (2. 3. usw.) S = Jeweiliges Septum von der Wohnkammer aus gezählt.

2. Beschreibung

2.1. Fossildiagenese/Erhaltung

Das Phänomen der Erhaltung organischer Strukturen ist immer an besondere Fossilisationsbedingungen gebunden. Sie sind für die nachfolgend beschriebenen Bildungen noch nicht untersucht. Im Unterschied zu den phosphatisierten, primär unverfüllten Gehäusen, erfolgte bei

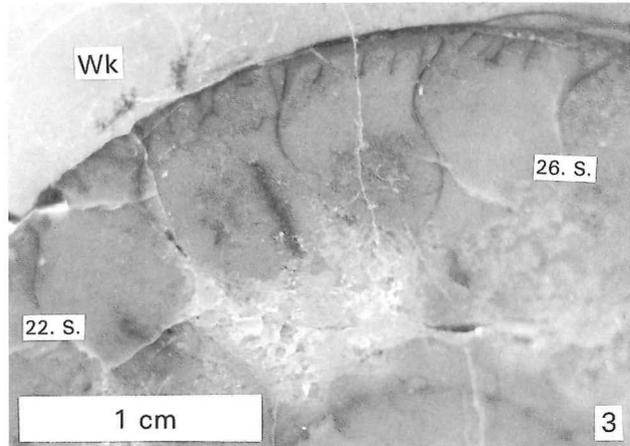
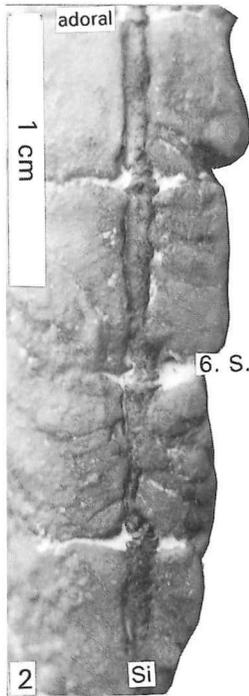


Abb. 2: *Ceratites robustus* RIEDEL, forma *septadeformata*, *robustus*-Zone Tiefurt, leg. Gensel (Nr. 88012), NKME Nr. 95;2, Original REIN 1990; DPhr: 58 mm; DS: 1 mm.

Auf den hypothetisch angenommenen zeitweiligen Totalausfalls des hydrostatischen Apparates (forma *septadeformata* REIN 1990) reagierte der Organismus bei dessen Neuaufbau mit einem 4-5-fach dimensionierten Siphonal-Rohr (Si) und beidseitig dichtstehenden Siphonal-Lamellen. Der hohe Anteil organischer Bestandteile wird in der schwarzen kohligen Substanz sichtbar.

Abb. 3: *Ceratites evolutus* PHILIPPI, *evolutus*-Zone Hayn, leg. Rein, NKME Nr. 95;3, Medianschnitt; DPhr: 63 mm.

Am ventralen Kammerrand zwischen dem 22. - 26. Septum sind die kurzen, dunkel gefärbten Siphonal-Lamellen sichtbar. Direkt am Septum stehen gabelförmige Lamellen.

2.3. Transversal-Lamellen

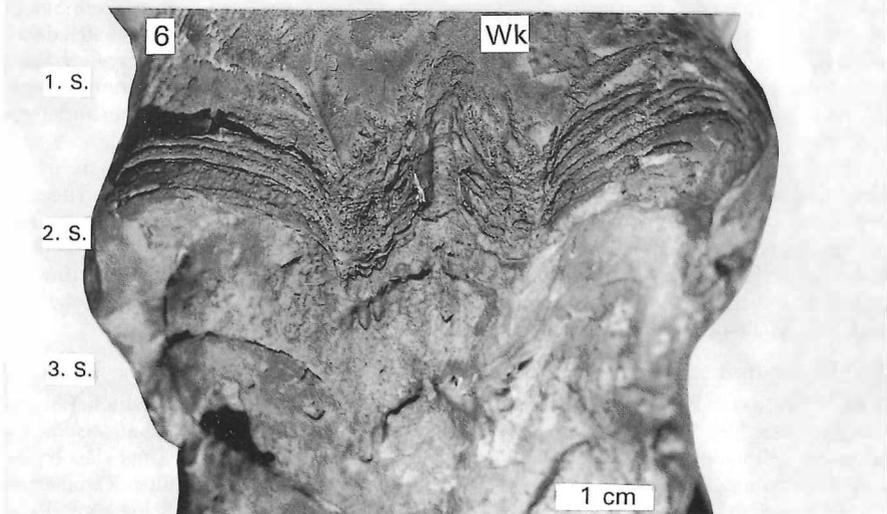
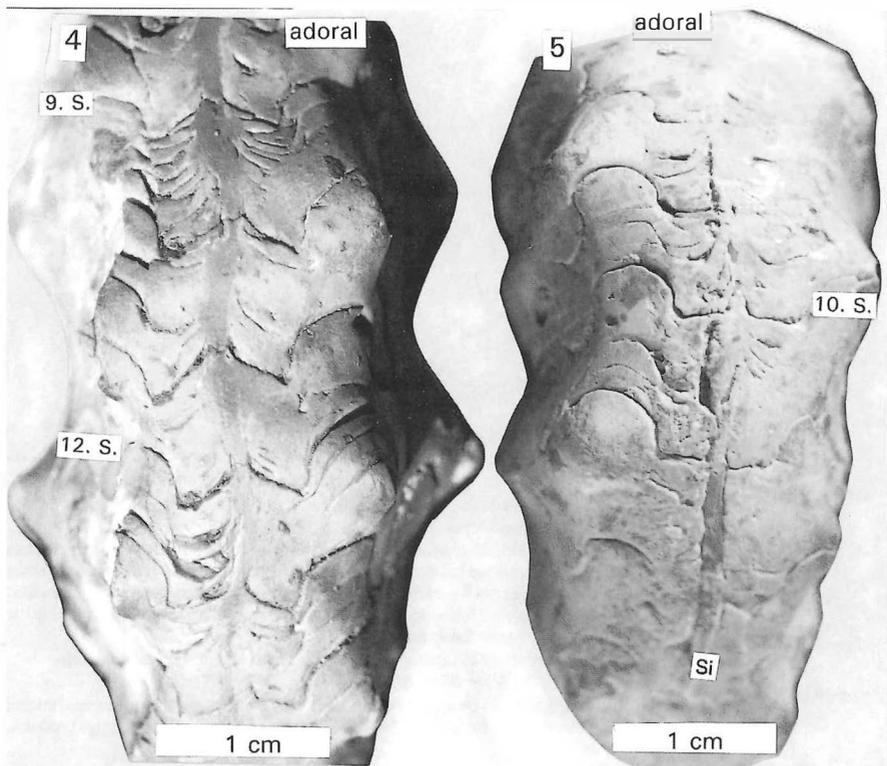
Transversale Lamellen (transverse sheets), die von der ventralen Lage über mehrere Suturelemente ziehen, werden an pathologischen Belegstücken beobachtet. Es handelt sich dabei hauptsächlich um ein großflächiges Unterfangen des Primärgehäuses (forma *conclusa*, REIN 1989;1994) mit einer Sekundärschale, das vielfach mit einer krankhaften Veränderung des apikalen Mantels einhergeht. Äußere Kennzeichen sind eine häufig aberrante Sutura, ein Verlagern der Siphonalröhre sowie eine deutlich vermehrte Conchiolinproduktion.

Die Lamellen erstrecken sich über mehrere laterale Suturelemente. Dabei wechseln mehrfach dünne organische Membranen mit durch Mineralisation verstärkten Lamellen. Abb. 10 zeigt, daß in Kammerbereichen mit Kalzitfüllung nur die vielfach verzweigten mineralisierten Lamellen-Skelette erhalten blieben.

Einen Sonderfall stellen die elastischen Vollseptal-Lamellen (Abb. 9) dar. Die letzten drei organischen Conchiolin-Membranen sind zwar ventral und umbilikal verstärkt, dazwischen jedoch hauchdünn/elastisch und trotzdem stabil.

2.4. Besonderheiten den Siphon betreffend

Nach WEITSCHAT & BANDEL (1991) ist der Siphon organischer Natur und dauerelastisch. Bei den Ceratiten kann der Siphon einerseits als dünner kohliger Belag (Abb. 2) und andererseits als ocker bis hellbraun gefärbte kompakte Röhre (Abb. 5) ausgebildet sein. Ungeklärt bleibt seine stoffliche Zusammensetzung, wenn er als stabile Röhre in kalzitverfüllten Kammerbereichen vor allem in Innenwindungen der Ceratiten häufig konserviert ist. Seine körperliche



Erhaltung korreliert i.d.R. mit der Bildung organischer Lamellen. Gleichfalls besteht ein kausaler Zusammenhang seiner Erhaltung mit pathologisch oder traumatisch bedingten Anomalien.

Nach BAYER (1977) ist die Größenzunahme des Ammoniten-Siphos negativ allometrisch, d.h. der Querschnitt nimmt nicht in dem Maße zu wie das Ammonitengehäuse. Das trifft sicherlich auch auf den Ceratitensiphos zu, konnte bislang jedoch wegen fehlenden Beleg-Materials noch nicht bestätigt werden.

HAGDORN & MUNDLOS (1983) geben für den Durchmesser des Ceratiten-Siphos ein Normal-Maß von 0,4-0,8 mm an. Eigene Messungen an Steinkernen von *Ceratites robustus* RIEDEL liegen zwischen $\approx 0,2$ - $\approx 0,4$ mm. Es ist ein Phänomen, daß mit der Bildung organischer Lamellen der Querschnitt des Ceratitensiphos sprunghaft um ein mehrfaches zunimmt und das Allometrie-Wachstum vorübergehend ausgesetzt wird.

3. Diskussion

Es ist allgemein üblich, Bau und Funktion des hydrostatischen Gleichgewichtorgans des rezenten Nautilus mit dem gekammerten Gehäuseabschnitt (Phragmokon) der Ammonoideen zu vergleichen. Der hydrostatische Apparat des rezenten Nautilus hat die Aufgabe, das Tier im Schwebezustand vertikal im Wasser zu bewegen und durch ständige Kompensierung des Körpergewichtes im Gleichgewicht mit der umgebenden Wassersäule zu halten. Das erfolgt durch die Regelung einer gewissen zum Gewichtsausgleich benötigten Flüssigkeitsmenge in den letzten Kammern des Phragmokons. Dabei dient der saugfähige organische Wandbelag nach dem „Fließpapiersystem“ (MUTVEI 1967) als Transportmedium und der gut durchblutete Siphos durch Nutzung des osmotischen Druckgefälles als Pumporgan (u.a. WARD 1985).

Analog dazu stellt sich mit dem exakten Nachweis der „organischen Tapeten“ (BAYER 1975, WEITSCHAT 1986) die Funktion des Ammoniten-Phragmokons als hydrostatisches Gleichgewichtsorgan dar. Die ammonitische Septalstruktur mit ihrer Fältelung wird primär nicht als stabilisierendes Element gesehen, sondern als Oberflächenvergrößerung des organischen Innenbelages (KULICKI 1979). Damit werden die zur Osmose verfügbaren Flüssigkeitsreserven in der Pellicula vergrößert und für schnelle Druckveränderungen einsatzbereit gehalten (WEITSCHAT & BANDEL 1991).

Die zusätzlichen interkameralen organischen Lamellen-Bildungen (JOHN 1909, SCHINDEWOLF 1968, HAGDORN & MUNDLOS 1983, WEITSCHAT & BANDEL 1991, KEUPP 1992) sind ausschließlich vom Ammoniten-Phragmokon bekannt. Sie stellen aus hydrostatischer Sicht eine

Abb. 4: *Ceratites posseckeri* ROTHE, *enodis/posseckeri* -Zone Willrodaer Forst, leg. Rothe, NKME Nr. 85;255, Medianrille; DPhr: 72 mm; DS: ≈ 2 mm.

Auf der Ventralseite der letzten 17 Kammern sind vertiefte „gefiederte“ suturähnliche Strukturen zu erkennen, die sich z.T. bis auf die Lateralseite erstrecken. Es handelt sich um Siphonal-Lamellen deren einstige organische Bestandteile von außen gelöst sind und sich indirekt auf dem Steinkern als Kerben dokumentieren. Der nicht direkt sichtbare, vertieft liegende und stark pendelnde Siphos ist überdimensioniert.

Abb. 5: *Ceratites evolutus* PHILLIPPI, forma *conclusa*, *evolutus* -Zone Schellroda, leg. Rein, NKME Nr. 95;4; DPhr: 57 mm; DS: 1,5 mm.

Eine pathologisch verursachte großflächige Unterfangung (forma *conclusa* REIN 1989) erstreckt sich von der Wohnkammer über 4 Septen des Phragmokons. Die Siphonal-Lamellen sind in Kerbenform auf 7 gekammerten Abschnitten des Phragmokons indirekt überliefert. Der Siphos ist überdimensioniert und als stabile hellbraun gefärbte Röhre erhalten. Teile der Steinkernoberfläche, die Lamellenkerben und die Siphossubstanz glänzen leicht perlmuttfarben.

Abb. 6: *Ceratites nodosus* v. SCHLOTHEIM, *nodosus* -Zone Gügleben, leg. Rein, NKME Nr. 95;5; DPhr: 150 mm; DS: ≈ 5 mm.

Beim Bau des letzten Septums bildete das apikale Mantelepithel beim Vorrücken 10 innen mineralisierte organische Siphonal-Lamellen die sich weit auf die Lateralseite erstrecken. Sie gehen paarig von einem gleichfalls übermäßig dimensionierten Siphos aus.

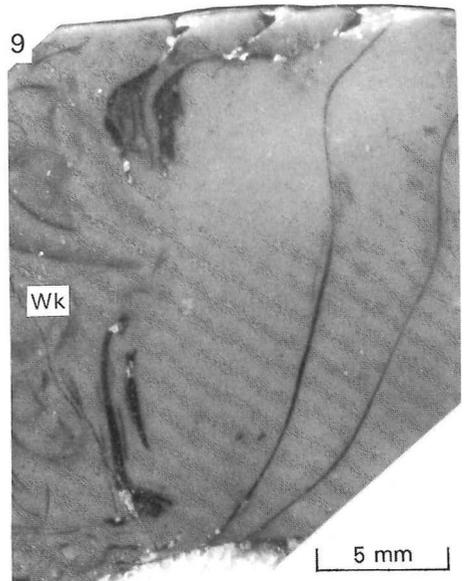
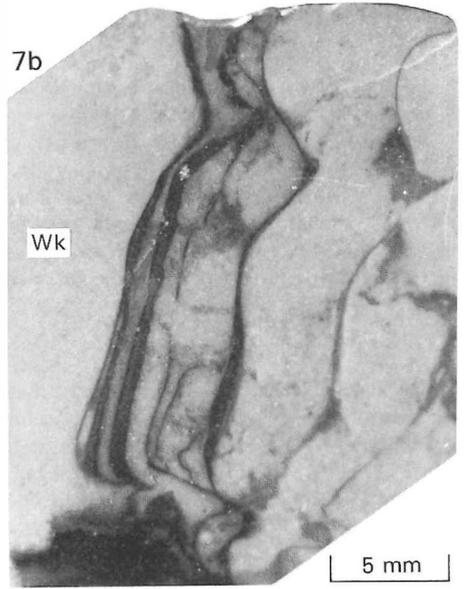
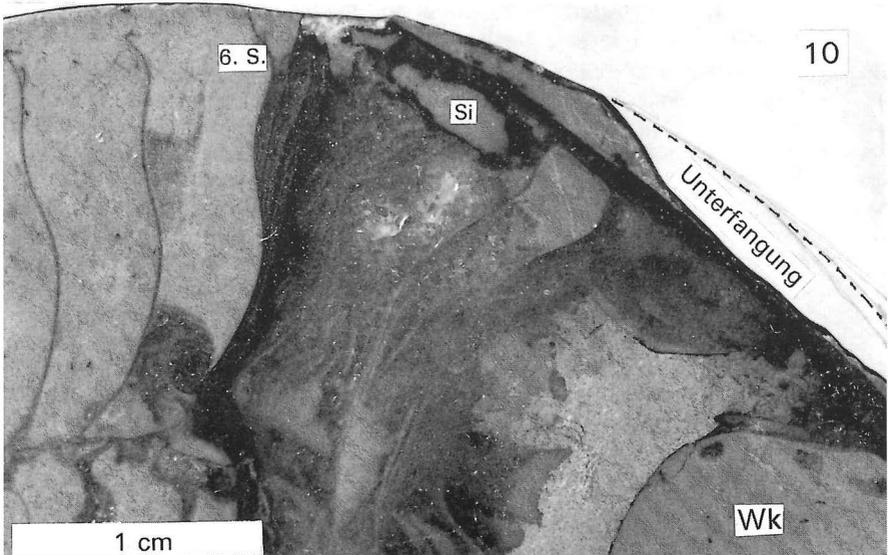


Abb. 7 a/b: *Ceratites robustus* RIEDEL, forma *conclusa, robustus* -Zone Tiefurt, leg. Gensel (Nr.871032a/b), NKME Nr. 95;6, Medianschnitt S. a / b; DPhr: 65 mm; DS: 1,6 mm.
 Im Medianschnitt sind beidseitig 3 mehrlagige organische Septen, von denen mehrere transversale Lamellen abzweigen, zu erkennen. Sie sind bis auf geringe Kammerteile (7a) vollständig sedimentverfüllt. In der Wohnkammer und im Nabel befinden sich größere Pyritanreicherungen.

Abb. 8: *Ceratites evolutus* PHILIPPI, forma *conclusa, evolutus* -Zone Tiefurt, leg. Gensel (Nr. 87879), NKME Nr. 95;7, Medianschnitt; DPhr: 64 mm.
 Im Medianschnitt sind 2 mehrlagige organische Septen mit mehreren transversalen Lamellen zu erkennen. Auffällig sind im ventralen Abschnitt die zum Siphon-Bildungszentrum gehörenden organischen Strukturen. Auf der Innenwindung werden zwei Gabel-Lamellen sichtbar.

Abb. 9: *Ceratites* cf. *compressus* PHILIPPI, forma *conclusa, compressus* -Zone Eisenach, leg. Rein (Nr. 8302), Original zu REIN 1989, 1993, NKME Nr. 91;06a, Medianschnitt; DPhr:62 mm; DS: 1,8 mm.
 12 Septen nach einer ausgeheilten forma *conclusa* werden 3 organische Septen gebildet, die im mittleren Abschnitt als sehr dünne, aber äußerst elastische Membranen erscheinen. Ihre Konturen sind nur im unterschiedlich gekörnten Sediment und die durch den Druck der Schillfüllung erfolgte Ausbeulung von der Wohnkammerseite zu erahnen.

Abb.10: *Ceratites robustus* RIEDEL, forma *conclusa, robustus* -Zone Tiefurt, leg. Gensel (Nr.87880), NKME Nr. 95;1, Medianschnitt; DPhr: 66 mm; DS: \approx 2,2 mm.
 Eine großflächige Unterfangung erstreckt sich von der Wohnkammer bis zum 6. Septum des Phragmokons. Die ungewöhnlich dichtstehenden organischen (schwarzen) Lagen sind nur in sedimentverfüllten Kammerabschnitten erhalten. Die sekundär mit Kalzit verfüllten Räume enthalten jedoch mineralisierte Lamellenskelette. Im ventralen Abschnitt des 6. Septums ist wiederum die Gabelform zu erkennen. Sie scheint häufig bei einer Unterbrechung des gleichförmigen Vorrückens des ventralen apikalen Mantels ausgebildet zu werden. Besonders deutlich wird auch in diesem Beispiel wieder der aufgeblähte Siphonalraum (Si) sichtbar.



weitere Oberflächen-Vergrößerung der Pellicula dar (WEITSCHAT & BANDEL 1991), die die osmotischen Prozesse nochmals effektivieren. Nach dem Befund der Ceratiten wirft diese Deutung jedoch eine Reihe neuer Fragen auf.

3.1. Sind die organischen Lamellen ein normaler Bestandteil aller Kammern im Phragmokon, oder bilden sie die auf Einzelindividuen beschränkte Ausnahme?

SCHINDEWOLF (1967) bezeichnet die Kammerlamellen als „heterogene Einzelfälle“. WEITSCHAT & BANDEL (1991) schreiben: „In einer Anzahl von Exemplaren .. sind ... Lamellen enthalten..“. Sie verweisen darauf, daß es sich um ein allgemeines Phänomen handelt, das nicht auf triassische Arten beschränkt ist, sondern lediglich besonderer Fossilisationsbedingungen bedarf. KEUPP (1992) bezieht sich auf ein Belegstück und schließt nicht aus, „...“, daß alle mesozoischen Ammoniten entsprechende, mit dem Siphonalapparat in Verbindung stehende Lamellen besaßen.“

Bei den germanischen Ceratiten ist die Ausbildung organischer Lamellen nicht selten. Die > 60 Belegstücke zeigen eindeutig einen kausalen Zusammenhang mit pathologisch oder traumatisch bedingten Anomalien oder, bei Ceratiten der *enodis/posseckeri*-Zone, mit denkbaren ökologisch bedingten Ausnahmesituationen. Die organischen Lamellen sind als Bildungen des apikalen Mantels der Ceratiten sichere Indikatoren für kritische Situationen im Verlaufe der Ontogenie einzelner Individuen. Ihr Auftreten auf dem Phragmokon ist zeitlich begrenzt, reicht von einer Kammer bis selten mehr als 5 Kammern und ist jeweils mit der Ausbildung einer überdimensionierten Siphon-Röhre verbunden. Die Organsysteme der Ceratiten arbeiten demnach normal mit einem Kammerapparat ohne zusätzliche Lamellen und es ist denkbar, daß dies für alle triassischen Ammoniten zutrifft.

3.2. Welchen funktionellen Vorteil bringen die zusätzlichen organischen Lamellen dem Ceratiten-Organismus und bewirken sie tatsächlich eine zusätzliche Effektivierung der osmotischen Prozesse?

Mit der weiteren Oberflächenzunahme der organischen Innenstrukturen vergrößert sich die in ihr, wie in einem Schwamm, deponierte Kammerflüssigkeit. Sie allein optimiert aber noch nicht den osmotischen Prozeß, wenn die Osmosefläche am Siphon konstant bleibt. In der Regel geht die flächenmäßige Vergrößerung des „Fließpapiersystems“ der Ammoniten nicht mit einer analogen Vergrößerung des für den Abtransport zuständigen Systems einher (BAYER 1977).

Wie das Beispiel der germanischen Ceratiten zeigt, vergrößert sich jedoch gleichzeitig mit der Ausbildung organischer Lamellen auch Querschnitt und Oberfläche des Siphonalrohres um ein vielfaches. Mit diesem Verhalten des Ceratitenorganismus wäre eine weitere Effektivierung der osmotischen Abläufe verständlich. Als Folge könnte die Tauchleistung durch eine schnellere vertikale Lageveränderung verbessert werden, während die Reaktionszeit auf äußere Reize wegen der insgesamt langsam ablaufenden osmotischen Prozesse kaum verkürzt werden dürfte. Zusätzlich ist noch zu bedenken, daß durch den Einbau der z.T. mineralisierten Lamellen das Eigengewicht vergrößert sowie das Kammervolumen und damit die Gesamtmenge der Kammerflüssigkeit verringert wird. Die Kompensierung dieser Faktoren geht zu Lasten der Effektivität und dürfte lediglich bei den einfachen organischen Siphonal-Lamellen (Abb. 2./3.) zu einem positiven Ergebnis führen. So stellt sich zwangsläufig die Frage, ob die Bildung organischer Lamellen zum Zwecke einer weiteren Optimierung des hydrostatischen Apparates erfolgte oder ob diese heterogenen Strukturen grundsätzlich andere Funktionen im Organsystem hatten.

3.3. Ist das hydrostatische Gleichgewichtsorgan des rezenten Nautilus wirklich ein Funktions-Modell für den ammonitischen Phragmokon?

Für die Mehrzahl der Ammoniten wird nicht nur eine „nekto-benthonische“ Lebensweise im flachen Schelfbereich (LEHMANN 1990, KEUPP 1992) angenommen, sondern sogar eine weitgehend „vagil-benthonische“ mit dem Meeresboden als Lebensraum (ZIEGLER 1962, EBEL 1985, REIN 1993) favorisiert. Wassertiefen bis lediglich 250 m bieten nicht die Voraussetzungen für täglich größere vertikale Migrationen wie sie vom rezenten Nautilus bekannt sind (MUTVEI 1975). Diese sind aber für den effektiven Einsatz eines funktionierenden hydrostatischen Systems Voraussetzung. Hat der gekammerte Abschnitt im Ammonitengehäuse wirklich diese Aufgabe? BAYER (1977) glaubt, daß es problematisch sein dürfte, generell eine Funktion der Septen zu ermitteln. EBEL (1983, 1985) zweifelt aufgrund mathematischer Modelle überhaupt an der Fähigkeit der meisten Ammoniten in den Schwebzustand zu kommen und bei Ceratiten konnte belegt werden, daß sogar der zeitweilige Totalausfall der Phragmokon-Funktionen toleriert wurde (REIN 1993). Wichtig für eine diesbezügliche Bewertung der Septen ist die Tatsache, daß die Bildung organischer Lamellen bei Ceratiten jeweils in Lebensabschnitten erfolgte, in denen der Gesamtorganismus durch innere oder äußere Faktoren zusätzlich belastet war. Es ist demnach ein physiologisch verursachtes Problem.

Die Morphologie der Lamellen ist sehr variabel und reicht von einfachen dünnen Conchiolin-Membranen bis zu aragonitstabilisierten Pseudosepten. Für die Anlage dieser z.T. komplizierten, flächigen Gebilde benötigte das apikale Epithel enorm viel Zeit, da es immer erst dann im Gehäuse weiterrücken konnte, wenn eine Lamelle vollständig ausgeschieden war. Zum Bau einer Luftkammer benötigte ein Ceratit hypothetisch 3-4 Wochen (GEISLER 1939, MEISCHNER 1968, REIN 1990). Während dieser Zeitspanne des Lösens vom letzten Septum bis zum Bau des neuen Septums wird der Weichkörper nur im ventral/marginalen Bereich kurzzeitig am Innengehäuse fixiert. Ein großer Abschnitt des lateralen apikalen Mantels haftet lediglich am Dichtungsring der Septalmuskulatur und bleibt elastisch. Bedingt durch das plastische Gewebe, verändert sich ständig das Volumen der Kammerflüssigkeit und damit der Bezugspunkt für ein ausgeglichenes Schwebgleichgewicht. Da auch die Subepithelial-Muskulatur nur eine begrenzte Haftung am Gehäuse hat, dürften weder kontrollierte vertikale und noch horizontale Bewegungen möglich gewesen sein.

Eine derartige Situation läßt sich mit den bisher beschriebenen Mechanismen eines normalen Vorrückens des Weichkörpers im Gehäuse (SEILACHER 1975, BLIND 1976, BAYER 1977, EBEL 1985) nicht erklären. Deshalb ist die Bildung der interkameralen organischen Lamellen ein Phänomen und der Zeitfaktor bei diesem anomalen Septenbau mit einer nektonischen Lebensweise unvereinbar.

3.4. Welche Funktion hatten die organischen Lamellen im Rahmen des Heilungsprozesses?

Die Suche nach der Funktion der organischen Lamellen im Ceratiten-Phragmokon ist verständlicherweise hypothetisch. Da es sich ursächlich um physiologische Prozesse, wie Atmung, Kreislauf und Stoffwechsel betreffend, handelt, sollte die funktionelle Deutung der Bildungen gleichfalls mit physiologischen Argumenten erfolgen. Sie geben weitere Impulse zum Nachdenken über Biologie und Lebensweise der germanischen Ceratiten. Bemerkenswert dabei ist, daß über die Deutung einer Anomalie der Rückschluß zur Normalität ermöglicht wird.

Organsysteme sind biologisch gesehen in ihrer ursprünglichen Anlage multifunktionell, ihre Hauptfunktion kann sich ändern. Beim gekammerten Apparat stellt sich die Frage zur Rolle des Zusammenspiels zwischen Siphon und organischem Wandbelag. War dieses Organ seit jeher auf den Austausch unterschiedlich gesättigter Lösungen fixiert oder ist, wie das folgende Modell zeigt, anstelle der Osmose auch ein Austausch von Gasen denkbar.

Diffusions-Modell

1. Funktion des Siphos: **Flüssigkeits- und Gastransport**

Voraussetzung dafür ist die Optimierung des Flüssigkeitstransports durch Vergrößerung des Querschnitts, eine poröse Oberfläche zur Effektivierung des Flüssigkeitsaustausches zwischen Siphon und Kammer sowie ein gut durchbluteter Siphon zum Transport der Atemgase.

2. Funktion der organischen Lamellen: **Austausch der Atemgase O₂ und CO₂**

Voraussetzung für einen effektiven Gasaustausch ist eine maximale Oberflächenvergrößerung der organischen Lamellen und ihre optimale Durchblutung (Kapillarisation).

3. Funktion des apikalen Mantels: **als Pneu in der Gehäuse-Röhre**

Voraussetzung dafür ist eine elastische Mantelfläche, die wie ein Pneu mit der antagonistischen Septalmuskulatur als Pumpe arbeitet und damit die aktive Zirkulation der Kammerflüssigkeit bewirkt.

Der aberrante Siphon erfüllt alle Bedingungen für einen optimalen Flüssigkeits- und Gastransport. Die Vergrößerung des Siphon-Querschnitts ermöglicht eine erhöhte Transportleistung und die kohlige Substanz bestätigt seine organische Zusammensetzung. Sie macht eine Durchblutung wahrscheinlich. Der Nachweis eines porösen Siphonal-Rohres zum ungehinderten Wasserdurchtritt kann indirekt geführt werden. Nach HAGDORN & MUNDLOS (1985) erfolgte die Füllung der Kammern mit Sediment erst nach der Entkopplung der Siphon-Segmente über die Septalhäuse. Das trifft auf Phragmokon-Abschnitte mit Lamellen-Bildungen nicht zu. Da der Siphon jeweils vollständig ausgebildet ist, muß sich die Verfüllung der Kammern direkt durch das poröse Siphonsegment vollzogen haben.

Diese typische Erhaltungsform der intakten modifizierten Siphonal-Röhre ist ein untrüglicher Indikator für das Vorhandensein organischer Lamellen im jeweiligen Kammerabschnitt. Das heißt, ein poröser überdimensionierter Siphon und die Vergrößerung der interkameralen organischen Oberfläche bedingen einander. Hypothetisch bleibt lediglich die Annahme der Durchblutung der organischen Strukturen. Sie ist verständlicherweise wie beim Siphon nicht nachzuweisen, ihre Kapillarisation ist jedoch Voraussetzung für einen Austausch der Atemgase. Ungeklärt bleiben noch die detaillierten Vorgänge beim Vorrücken des apikalen Mantels. Zumindest im Umbilikalbereich ist jedoch, bis zur Ausscheidung des nächstfolgenden Septums, der Weichkörper nur am Dichtungsring der Septalmuskulatur befestigt und somit die ganze Zeit als Pneu wirksam. Nachteilig dabei ist, daß jeweils nur die letzte Kammer optimal von dieser Pumparbeit profitiert.

Eine derartige Betrachtung der Vorgänge setzt eine ausschließlich bodenbezogene Lebensweise, mit dem Vorteil eines Auftriebsgehäuses, voraus. Nur wenn das Zeitlimit für das Nachrücken des apikalen Mantels beim Septenbau entfällt, können die Diffusionsprozesse problemlos während der Anlage der Lamellen im präseptalen Raum ablaufen. Atmung, Kreislauf und Stoffwechsel werden ohne Verzögerung durch zusätzliche O₂-Aufnahme intensiviert und tragen zur Stabilisierung des geschwächten Organismus bei (s. Abb. 7; 8; 10). Auch kurzfristige ökologisch bedingte Grenzbelastungen, wie bei Sauerstoffmangel, wären durch eine effektivere O₂-Aufnahme zu überstehen (evtl. bei Ceratiten der *enodisposseckeri*-Zone denkbar). Nach abgeschlossener Regenerierung wird der Kammer- und Siphonbau wieder normalisiert und es stellt sich jetzt die Frage nach der Funktion des normalen Phragmokons.

Dank

Für die Bereitstellung von Belegmaterial und die Anfertigung der Medianschnitte möchte ich mich bei Frau Dagmar und Herrn Peter Gensel (Weimar) bedanken. Bei Übersetzungsarbeiten unterstützte mich Herr Otto Schuster (Heilbronn).

Zusammenfassung

Auf Krankheit, Verletzung und eventuell ökologisch bedingte Grenzbelastungen reagierte der Ceratitenorganismus mit der Bildung organischer Lamellen durch das apikale Mantelepithel. Gleichzeitig wurde der Siphon-Querschnitt im betroffenen Kammerabschnitt um ein vielfaches vergrößert. Dieses Phänomen kann einerseits als Effektivierung der osmotischen Prozesse des hydrostatischen Apparates gedeutet werden. Bei Annahme einer vagil-benthonischen Lebensweise wäre jedoch auch eine Funktion aller interkameralen organischen Strukturen als Atmung und Kreislauf stabilisierendes Organ denkbar.

Summary

The organism of *Ceratites* reacted against diseases, injuries and possibly ecologically conditioned extreme stress by building organic sheets through the apical mantle epithelium. At the same time the diameter of the siphuncle in the affected section of the septum was enlarged by many times.

This phenomenon can be interpreted either as a method of making the osmotic processes of the hydrostatic apparatus more efficient. Or - assuming a mobile benthic mode of life - one could interpret the function of all intracameral organic structures as a stabilizing organ for the animal's respiration and blood circulation.

Literatur

- BAYER, U. (1975): Organische Tapeten im Ammoniten-Phragmokon und ihr Einfluß auf die Fossilisation.- N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1: 12-25, 4 Abb., Stuttgart.
- (1977): Cephalopoden-Septen. Teil I: Konstruktionsmorphologie des Ammoniten-Septums.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 154/3: 290-366, 29 Abb., 1 Beilage, Stuttgart.
- (1977): Cephalopoden-Septen. Teil II: Regelmechanismen im Gehäuse- und Septenbau der Ammoniten.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 155/2: 162-215, 20 Abb., 7 Tab., Stuttgart.
- BLIND, W. (1975): Über die Entstehung und Funktion der Lobenlinie bei Ammonoideen.- Paläont. Z., 49/3: 254-267, 2 Taf., 3 Abb., Stuttgart.
- EBEL, K. (1983): Berechnungen zur Schwefähigkeit von Ammoniten.- N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1983, 10: 614-640, 15 Abb., Stuttgart.
- (1985): Gehäusespirale und Septenform bei Ammoniten unter der Annahme vagil benthischer Lebensweise.- Paläont. Z., 59, 1/2: 109-123, 5 Abb., Stuttgart.
- GEISLER, R. (1939): Zur Stratigraphie des Hauptmuschelkalks in der Umgebung von Würzburg mit besonderer Berücksichtigung der Ceratiten.- Jb. Preuß. geol. L.-A., 59 (f. 1938): 197-248, 16 Abb., 5 Taf., Berlin.
- HAGDORN, H. & MUNDLOS, R. (1983): Aspekte der Taphonomie von Muschelkalk -Cephalopoden.- Teil I: Siphonzerfall und Füllmechanismus. N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 166, 3, 369-403, 16 Abb., Stuttgart.
- JOHN, R. (1909): Über die Lebensweise und Organisation der Ammoniten.- Inaug. Diss. Uni. Tübingen, Privatdruck bei C. Grüniger Stuttgart, 53 S., 1 Taf..
- KEUPP, H. (1992): Organische Lamellen in einem Ammoniten-Gehäuse (*Craspedites*).- Fossilien; 9/3:141- 146, 4 Abb., Korb.
- KULICKI, C. (1979): The Ammonite Shell: Its structure, development and biological significance.- Palaeontologica Polonica 39: 79-142, Warszawa.
- MEISCHNER, D. (1968): Perniciöse Epökie von *Placunopsis* auf *Ceratites*.- Lethaia, 1 : 156-174, 11 Abb., Oslo.
- MUTVEI, H. (1967): On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids.- N. Jb. Geol. Paläont., Abh. 129; 2: 157-166, Stuttgart.
- (1975): The mode of life in ammonoids.- Paläont. Z., 49; 3 : 196-202, 4 Abb., Stuttgart.
- REIN, S. (1988a): Über die Stellung der Ceratiten (Ammonoidea, Cephalopoda) der *enodis/laevigatus* -Zone (Oberer Muschelkalk, Unterladin) Thüringens im Stammbaum der germanischen Ceratiten.- Freiberger Forschungsh., C, 101-112, Leipzig.
- (1988b): Rinnen-, Rillen- und Furchenbildungen auf Ceratitensteinkernen.- Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, 7: 66-79, 5 Taf., Erfurt.
- (1989): Über das Regenerationsvermögen der germanischen Ceratiten (Ammonoidea) des Oberen Muschelkalks (Mitteltrias).- Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, 4, 47-54, 3 Taf., 1 Abb., Schleusingen.

- (1993): Zur Biologie und Lebensweise der germanischen Ceratiten.- in: Muschelkalk. Schöntaler Symposium 1991, S. 279-284, 7 Abb., Stuttgart, Korb (Goldschneck).
 - (1994): Sekundärschalenbildungen (forma *conclusa*) bei germanischen Ceratiten.- Fossilien; **6/94**: 372-376, 10 Abb., Korb.
- SCHINDEWOLF, O. H. (1967): Analyse eines Ammoniten -Gehäuses.- Akad. Wiss. u. Lit., Abh. math.-naturw. Kl., **8**: 5-52, 2 Abb., 16 Taf., Wiesbaden.
- SEILACHER, A. (1975): Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten -Septums.- Paläont. Z., **49** ; 3: 268-286, 8 Abb., Stuttgart.
- WARD, P. (1985): Chamber formation periodicity in *Nautilus*.- Paleobiology, **11**: 438-450, Jacksonville.
- WEITSCHAT, W. (1986): Phosphatisierte Ammonoideen aus der Mittleren Trias von Central-Spitzbergen.- Mitt. a. d. Geol.-Paläont. Inst. d. Uni. Hamburg, **61**: 249-279, 7 Taf., 2 Abb., Hamburg.
- & BANDEL, K. (1991): Organic components in phragmocones of Boreal Triassic ammonoids: implications for ammonoid biology.- Paläont. Z., **65**; 3/4: 269-303, 23 Abb., Stuttgart.
- ZIEGLER, B. (1962): Die Ammoniten-Gattung *Aulacostephanus* im Oberjura (Taxonomie, Stratigraphie, Biologie).- Palaeontographica, A, **119**: 1-172, Stuttgart.

Anschrift des Verfassers:
 Siegfried Rein
 Hubertusstraße 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: 1995

Band/Volume: [14](#)

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

Artikel/Article: [Organische Lamellen in Steinkemphragmokonon der germanischen Ceratiten \(Muschelkalk, Trias\) 173-184](#)