

Die Runzelschicht — ein Leichtbauelement der Ammonitenschale

ULF BAYER, Deizisau*

Mit Tafel 1—3 und 2 Abbildungen im Text

Zusammenfassung: Die Runzelschicht ist eine spezielle Bildung der Inneren Prismenschicht der Ammonitenschale. Sie entsteht durch eine Wellung der Prismenschicht und nicht durch Verdickung dieser Lage. Bei mesozoischen Ammoniten ist sie i. a. auf den inneren Windungsabschnitt beschränkt. Die Innere Prismenschicht wird als Haftgrund für Bänder und Muskeln gedeutet, die gewellte Form als Haftgrund für den gesamten vorderen Mantel. Die Differenzierung der Inneren Prismenschicht trägt dazu bei, daß das Ammonitengehäuse wesentlich leichter gebaut ist als das des rezenten *Nautilus*.

Summary: It is shown that the wrinkle-layer is originated from the inner prismatic layer by waving — not by thickening — of this shell-layer. In mesozoic ammonites we find the wrinkled inner prismatic layer only in the dorsal part of the shell, that means only on the overlapped part of the preceding whorl. The function of the inner prismatic layer is explained as a structure to adhere ligaments and muscles. Its special form as wrinkle-layer is interpreted as basis to attach the whole anterior mantle. Because of the morphological differentiation of the inner prismatic layer, this layer could unite different functions, and therefore the shell must not be so heavy as the *Nautilus*-shell.

Einleitung

Die Runzelschicht oder »wrinkle-layer« ist ein bei Ammonoideen schon recht lange bekanntes Strukturelement der Gehäuseinnenwand. Vor allem bei paläozoischen Ammonoideen tritt sie häufig auf. Bei mesozoischen Ammonoideen dagegen wurden bisher nur wenige Gruppen mit typischer Runzelschicht bekannt. Sie wurde vor allem von Amaltheen, von *Asteroceras* und *Graphoceras* beschrieben. Daneben wurde sie von SENIOR (1971) von Perisphincten erwähnt, und ich konnte sie in typischer Ausbildung bei *Sonninia* und *Liparoceras* feststellen. Trotz der wenigen Beobachtungen liegt diese Struktur damit von verschiedenen Familien vor, und es ist zu erwarten, daß sie sich bei genaueren Untersuchungen als ein verbreitetes Element der Ammonitenschale erweist. Auch von einigen triassischen Ammoniten wurde die Runzelschicht beschrieben.

Hier sollen der Bau dieser Schalenschicht und einige damit verknüpfte Fragen an besonders gut erhaltenen Amaltheen, insbesondere der Gattung *Amauroceras* untersucht werden. Die Ammonitengehäuse sind unverfüllt, und die Schalensubstanz zeigt keinerlei Spuren der Umkristallisation. Das Material stammt aus dem Pliensbachium von Lühnde bei Hannover.

Die Untersuchungen konnte ich am Rasterelektronenmikroskop des Geologisch-Paläontologischen Instituts Tübingen durchführen, wofür ich Prof. Dr. SEILACHER, Dr. HEMLEBEN und insbesondere Frl. FREUND, die das Gerät bediente und die Aufnahmen machte, meinen besten Dank ausspreche. Dr. W. SIEWERT und Prof. Dr. B. ZIEGLER danke ich für die Diskussion des Manuskripts.

*Anschrift des Verfassers: Ulf BAYER, 7301 Deizisau, Neue Straße 2.

Die Stellung der Runzelschicht im Gehäuse

Die Ammonitenschale besteht aus drei Schalenschichten, der Äußeren Prismenschicht, der Perlmuttschicht und der Inneren Prismenschicht. Daneben tritt die Runzelschicht auf, die im allgemeinen nach Ablösen der Schale auf dem Steinkern durch kleine Vertiefungen sichtbar wird. Diese liegen sehr dicht nebeneinander und zeigen eine mehr oder weniger deutliche Ordnung. Bei den paläozoischen Ammonoiten variiert dabei die Verteilung im Gehäuse sehr stark (WALLISER, 1970), während sie bei den mesozoischen Ammoniten meist auf den inneren Windungsabschnitt beschränkt ist, d. h. nur den überlappten Bereich der vorhergehenden Windung bedeckt. Nur bei *Sonninia* konnte ich bisher eine schwach ausgebildete Runzelschicht auch in unmittelbarer Nähe des Hohlkiels beobachten.

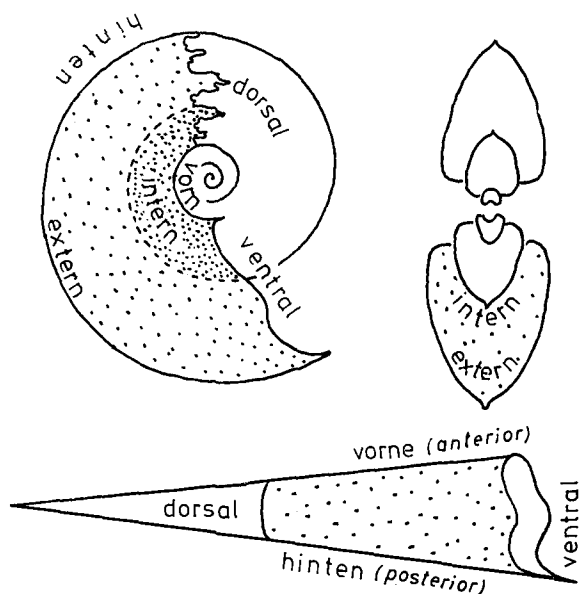


Abb. 1 Die im Text benützten Lagebeziehungen am Ammonitengehäuse.

Fig. 1 The orientation of the conch used in the text.

Die Schalenschicht selbst zeigt auf der Oberfläche scharf abgesetzte Runzeln, die sich in der Art von »Tafelbergen« erheben, wobei auf der Unterseite der Schicht jeder Runzel ein Hohlraum entspricht. Die Unterseite konnte sehr gut untersucht werden, da die Runzelschicht wesentlich fester an Wohnkammerfüllungen haftet als an der liegenden Gehäuseschale, der sie nur relativ locker aufgelegt ist. Die Schrägaufsicht an einigen Bruchflächen zeigt schließlich, daß die Schalenschicht, die diese Runzeln ausbildet, gewellt ist, die Runzeln also keine Verdickungen darstellen, sondern Aufwölbungen (Taf. 1 u. 2). Die Wellung ist bei den Amaltheen streng auf den überlappten Bereich der vorhergehenden Windung beschränkt, und sie setzt dort sehr schnell aus und geht in eine glatte Lage über, wo sie die Seitenwand des Gehäuses erreicht. Die Gehäusewand wird nur noch im Umbilicalbereich von der Fortsetzung der Runzelschicht bedeckt.

Die Feinstrukturanalyse der Runzelschicht ergab, daß es sich um eine prismatische (semiprismatische) Lage handelt. Es lag daher nahe, nach weiteren prismatischen Bildungen auf der Gehäuseinnenwand zu suchen. Bei Stücken der Gattung *Amauroceras*, an denen die wesentlichen Beobachtungen gemacht wurden, trat eine solche mit völlig identischer Feinstruktur, allerdings weitaus geringerer Dicke in einem schmalen Band an der Externseite des Gehäuses auf (Taf. 1 u. 2). Diese prismatische Schicht ist offensichtlich

mit der Inneren Prismenschicht identisch (s. ERBEN et al. 1969). Die Runzelschicht zeigt in ihrer Feinstruktur ebenfalls keinen Unterschied zur Inneren Prismenschicht; sie weicht nur durch die Wellung der gesamten Schalenlage ab. Da sie weiterhin randlich in eine glatte prismatische Lage übergeht, bevor sie auskeilt, besteht kein Grund, sie als etwas anderes als eine besondere Ausbildungsform der Inneren Prismenschicht anzusehen.

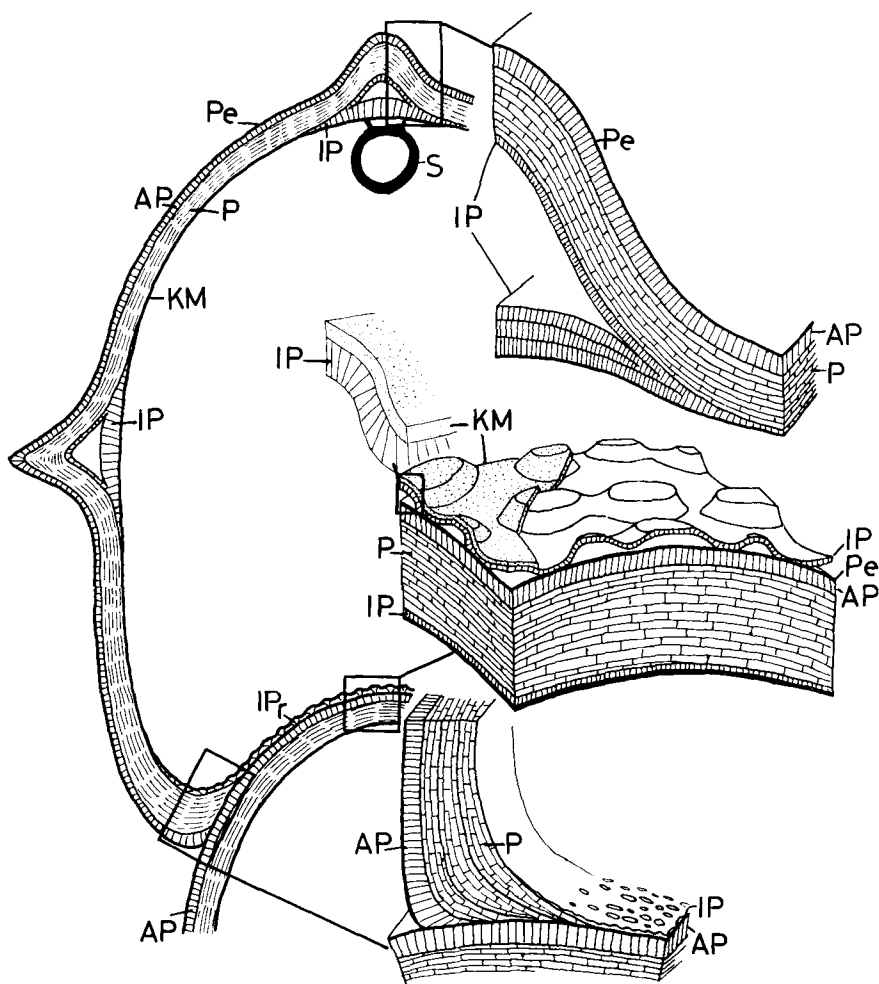


Abb. 2 Schematischer Querschnitt durch ein Ammonitengehäuse mit der Verteilung der Inneren Prismenschicht bzw. der Runzelschicht.

- AP — Äußere Prismenschicht (outer prismatic layer)
- IP — Innere Prismenschicht (inner prismatic layer)
- P — Perlmuttschicht (nacreous layer)
- KM — Kammermembran (membrane of camera)
- S — Sipho (Siphon)
- Pe — Periostracum

Fig. 2 A schematic section through an ammonite and the distribution of the inner prismatic layer resp. the wrinkle layer.

Die Frage nach dem Auftreten der Runzelschicht im Gehäuse erweitert sich damit zu der Frage nach dem Auftreten der Inneren Prismenschicht. In Anlehnung an ERBEN (1972) müssen als Bereiche des Vorkommens der Inneren Prismenschicht noch die Hohlkiel- und Hohlstachelböden erwähnt werden. Daraus ergibt sich, daß der gesamte Mantel befähigt war, die Innere Prismenschicht abzuscheiden. Allerdings erfolgte die Bildung gewöhnlich nicht über den gesamten möglichen Bereich oder nur in einer sehr dünnen, kaum nachweisbaren Lage. Dagegen kam es an besonderen funktionellen Stellen der Schale zu einer stärkeren Ausbildung. Zum Teil konnte die Sekretion wohl auch durch Reizung des Mantels angeregt werden, wofür einmal die Bildung der Hohlstachelböden spricht, zum anderen Beobachtungen, nach denen Verletzungen im hinteren Wohnkammerbereich durch eine verstärkte Bildung der Inneren Prismenschicht ausgebessert wurden (GUEX, 1968; BAYER, 1970).

Betrachtet man die Runzelschicht näher, so zeigt sich, daß an den jeweiligen Knickstellen die Prismen spitzwinklig aufeinander stehen müssen (»Meilerstellung«, ERBEN et al., 1969). Nach ERBEN (1972) treten innerhalb dickerer Lagen der Inneren Prismenschicht zusätzlich »Sphärolithsektoren« auf, in denen die Prismen ebenfalls gegeneinander verkippt sind. Gleichzeitig machte ERBEN wahrscheinlich, daß diese Kegel aus Aragonitprismen die »Keimzellen« der sogenannten Conellen bei der frühdiagenetischen Umkristallisation in Calcit bilden. Vergleicht man die Verteilung der zumindest dicker ausgebildeten Inneren Prismenschicht und die bevorzugte Lage der Conellen, so ergibt sich tatsächlich eine weitgehende Übereinstimmung. Conellen treten nach HÖLDER (1952) bevorzugt im Bereich von Hohlkiel- und Hohlstachelböden sowie im Umbilicalbereich auf. Ein enger Zusammenhang zwischen Innerer Prismenschicht, Sphärolithsektoren und Conellen erscheint damit wahrscheinlich.

Funktionsmorphologische Betrachtung

Wie sich aus der ungleichmäßigen Verteilung der Inneren Prismenschicht ergibt, bildet sie keinen direkten Bestandteil der Gehäuseschale. Eine Stütz- und Schutzfunktion wie sie der Äußeren Prismenschicht und der Perlmuttertschicht zukommt, kann ihr nur in Ausnahmefällen zugesprochen werden — z. B. als Hohlstachelboden oder als Füllmasse von Verletzungen der Wohnkammer.

Das externe Vorkommen zeigt eine enge Bindung an den Siphon, und es läßt sich zeigen, daß die Innere Prismenschicht in diesem Bereich als Haftgrund des Siphons und der Siphobänder diente. In Analogie zu anderen Mollusken hefteten die Ammoniten Bänder nicht direkt auf der Perlmuttertschicht fest, da diese durch ihre Struktur nur eine äußerst geringe Zugfestigkeit besitzt — so wie eine aus Platten aufgeschichtete Mauer nicht vertikal durch Zug belastbar ist. Die Dicke der externen Inneren Prismenschicht ist außerdem innerhalb der einzelnen Kammern des Phragmokons nicht konstant. Dicht vor den nach vorn gerichteten Siphonalduten der Septen ist sie etwas dicker als im restlichen Windungsabschnitt. Verständlich wird dies dadurch, daß der Weichkörper während der Bildung des Septums über einen längeren Zeitraum in Ruhe blieb und deshalb an dieser Stelle mehr Schalenmaterial konzentriert wurde. Daraus ergibt sich nach jedem Septum ein halbmondförmiger Bereich mit einer dickeren Inneren Prismenschicht. Auffallend ist, daß diese Schalenbildung dieselbe Form und Lage aufweist wie die von JORDAN (1968) beschriebene »Siphonstruktur«. Die Erhaltung dieser Struktur bei der Fossilisation kann durch einen relativ hohen Gehalt an organischer Substanz begünstigt werden. Ein *Liparoceras* zeigt deutlich Reste des Siphons und der Siphobänder entlang der externen Inneren Prismenschicht (Taf. 2, Fig. 4). Es liegt damit nahe, die »Siphonal-

Struktur« als Haftstelle des Siphos auf der Inneren Prismenschicht zu deuten und nicht als Ansatzstelle eines Muskels.

Entsprechend der Übereinstimmung zwischen der »Siphonal-Struktur« JORDAN's und der externen glatten Inneren Prismenschicht tritt auch im Umbilicalbereich mit der »paarigen Muskelansatzstruktur« JORDAN's eine glatte Lage der Inneren Prismenschicht auf als Fortsetzung der Runzelschicht. JORDAN (1968) machte es wahrscheinlich, daß hier die Retraktormuskeln ansetzten.

Der gerunzelte Teil der Inneren Prismenschicht ist auffallenderweise meist auf den inneren Gehäuseabschnitt beschränkt und kommt dort als einzige Schalenschicht der Gehäusewand vor. Dies legt zunächst den Schluß nahe, daß diese Schicht vor allem einer Glättung der Oberfläche der vorhergehenden Windung diene. Dieser Schluß wurde in neuerer Zeit von SENIOR (1971) und TOZER (1972) gezogen, die weiter folgerten, daß die Runzelschicht der »schwarzen Schicht« des Nautilus entspricht. Nach ihrer Struktur handelt es sich bei der Runzelschicht jedoch nicht um eine der »schwarzen Schicht« vergleichbare Bildung, sondern um die auch beim Nautilus vorhandene Innere Prismenschicht. Es kann daher höchstens davon gesprochen werden, daß beide Bildungen analoge Funktionen erfüllten. Daß der Inneren Prismenschicht unter anderem eine glättende Funktion zukam, wird schon an der Ausbildung von Hohlkiel- und Hohlstachelböden deutlich. Die Abscheidung der Runzelschicht hat sicher Unebenheiten der vorhergehenden Windung beseitigt. Damit ist jedoch die Wellung dieser Schalenschicht nicht erklärbar. Hier scheint mir eher die von WALLISER (1970) vorgetragene Deutung, daß die Runzelschicht als Haftgrund für den gesamten inneren Mantel diene, wahrscheinlich. In diesem Zusammenhang würde der Wellung und der damit verbundenen Oberflächenvergrößerung durchaus eine Funktion zukommen.

Die speziellen Abscheidungsformen der Inneren Prismenschicht im Ammonitengehäuse tragen dazu bei, daß dieses wesentlich leichter gebaut ist als ein Nautilusgehäuse. Durch die Runzelung wird die Innere Prismenschicht unter Gewichtersparnis relativ dick und vertritt die verhältnismäßig massig gebaute Äußere Prismenschicht und die Perlmuttertschicht auf dem überlappten Teil der vorhergehenden Windung. Schließlich konnte auf die Abscheidung einer der »schwarzen Schicht« entsprechenden Bildung ganz verzichtet werden, da deren Funktionen von der Runzelschicht mit übernommen wurden.

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.
 — (1972): Zur Ontogenie und Variabilität des jurassischen Ammoniten *Leioceras opalinum*. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **140**, 3, 306—327.
 BIRKELUND, T. (1967): Submicroscopic shell structures in early growth-stage of Maastrichtian ammonites (*Saghalinites* and *Scaphites*). — Medd. dansk geol. Foren, **17**, 1, 95—101.
 BIRKELUND, T. & HANSEN H. J. (1968): Early shell growth and structures of the septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites. — Medd. dansk geol. Foren, **18**, 71—78.
 BØGGILD, O. B. (1930): The shell structure of the mollusks. — Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Skrifter, Naturvidenskab. Math., Afd., **9**, Rk., 2, 231—326.
 COLLINS, D. H. & MINTON P. (1967): Siphuncular Tube of Nautilus. — Nature, **216**, 916—917.
 ERBEN, H. K. (1972): Die Mikro- und Ultrastruktur abgedeckter Hohlelemente und die Conellen des Ammoniten-Gehäuses. — Paläont. Z., **46**, 1/2, 6—19.
 ERBEN, H. K., FLAJS G. & SIEHL A. (1969): Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden. — Palaeontographica, A, **132**, 1—54.
 ERBEN, H. K., & REID R. E. H. (1971): Ultrastructure of shell, origin of conellae and siphuncular membranes in an ammonite. — Biomineralisation, 3, 22—29.

- GRANDJEAN, F.: Le siphon des ammonites et des bélemnites. — Bull. Soc. géol. Fr., **4**, 10, 496—519.
- GUEX, J. (1968): Sur deux conséquences particulières des traumatismes du manteau des ammonites. — Bull. Lab. Géol., Univ. Lausanne, Bull., **175**, 1—6.
- HÖLDER, H. (1952): Über den Gehäusebau, insbesondere den Hohlkiel jurassischer Ammoniten. — Palaeontographica, A, **102**, 18—48.
- (1952): Der Hohlkiel der Ammoniten und seine Entdeckung durch F. A. QUENSTEDT. — Jb. Ver. vaterl. Naturkunde Württ., Jg. 1952, 37—50.
- (1954): Paläontologische Nachlese zur Conellen-Frage. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., **9**, 418—426.
- (1957): Über die Siphon-Anheftung bei Ammoniten. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 372—379.
- HUBENDICK, B. (1958): On the molluscan adhesive epithelium. — Ark. Zool., **11**, 3, 31—36.
- JORDAN, R. (1968): Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach den Strukturelementen der Gehäuse-Innenwand. — Beih. geol. Jb., **77**, Hannover.
- MUTVEL, H. (1967): On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **129**, 157—166.
- SENIOR, J. R. (1971): Wrinkle-layer structures in Jurassic ammonites. Palaeontology, **14**, 1, London.
- TOZER, E. T. (1972): Observations on the shell structure of Triassic ammonoids. — Palaeontology, **15**, 4, 637—654.
- Treatise on Invertebrate Palaeontology. Part L, Mollusca 4, Ed.: R. C. MOORE. Kansas, 1967.
- WALLISER, O. H. (1970): Über die Runzelschicht bei Ammonoidea. — Göttinger Arb. Geol. Paläont., **5**, 115—126.
- WESTERMANN, G. E. G. (1971): Form, Structure and Function of Shell and Siphuncle in coiled Mesozoic Ammonoids. — Life Science Contr. Roy. Ontario Mus., **78**.

Manuskript bei der Schriftleitung eingegangen am 5. 8. 1973.

Tafelerklärungen

Tafel 1

Fig. 1. Die gewellte Innere Prismenschicht = Runzelschicht auf der Äußeren Prismenschicht der vorhergehenden Windung. G 22,1 × 3600

The thin inner prismatic layer, which shows a wavelike structure = wrinkle-layer, situated on the outer prismatic layer of the older whorl.

Fig. 2. Die Runzelschicht der 2. Windung und die darüber folgende Kammermembran. G 20 × 1700.

The wrinkle-layer of the second whorl and the membrane of camera, which follows over it.

Fig. 3. Die Runzelschicht eines *Pleuroceras* sp. von unten. Die Anwachsstreifen der vorhergehenden Windungen haben sich abgedrückt. G 21,1 × 16

The underside of the wrinkle-layer of a *Pleuroceras* sp. The growth lines of the older whorl are moulded in the wrinkle-layer.

Fig. 4. Vergrößerung aus Fig. 3. Die Hohlräume unter den Runzeln werden sichtbar, das Präparat zeigt allerdings schon eine beginnende Auflösung der Schalenschicht. G 21,1 × 850

Enlargement of Fig. 3. The hollow spaces under the wrinkles become visible, but the specimen shows symptoms of a beginning dissolution of the shell layer.

Die Präparate liegen unter den mit G gekennzeichneten Nummern im Geologischen Institut der Univ. Tübingen.

Tafel 2

Fig. 1. Ein Stück gut erhaltene Runzelschicht vom Ende der ersten Windung eines *Amauroceras* sp., die eine Bruchstelle in der vorhergehenden Windung überdeckt, was sich in einem deutlichen Absatz bemerkbar macht. Einige aufgebrochene Runzeln lassen die darunter liegenden Hohlräume erkennen. G 22,1 × 350

A well preserved wrinkle-layer at the end of the first whorl of an *Amauroceras* sp., which

covers a fracture of the older whorl, what is shown by a well visible step. Some broken wrinkles show the hollow spaces under those.

Fig. 2. Unterseite einer gut erhaltenen Runzelschicht mit den unter den Runzeln liegenden Hohlräumen. G 21,2 $\times$ 1850

Underside of a well preserved wrinkle-layer with hollow spaces, which are situated below the wrinkles.

Fig. 3. Schrägansicht der Runzelschicht (1. Windung). G 22,1 $\times$ 1400

Slanting view of the wrinkle-layer (first whorl).

Fig. 4. *Liparoceras* sp. Verlauf der Inneren Prismenschicht in der Externseite des Gehäuses und daran gebundene Spuren der Siphonanheftung. Der ehemalige Verlauf der Haftbänder des Siphos wird durch eine dunklere Färbung gekennzeichnet.

Liparoceras sp. The distribution of the inner prismatic layer in the external part of the conch. and prints of the fastening of the siphon. The former distribution of the lamellae of the siphon is characterized by a darker colour.

Fig. 5. Die Innere Prismenschicht nach einer Siphonaldute. Sie hebt sich mit einer leichten Kante halbkreisförmig von der Umgebung ab. G 22,2 $\times$ 200

The inner prismatic layer after a septal neck. It contrasts with the environment by a slight step.

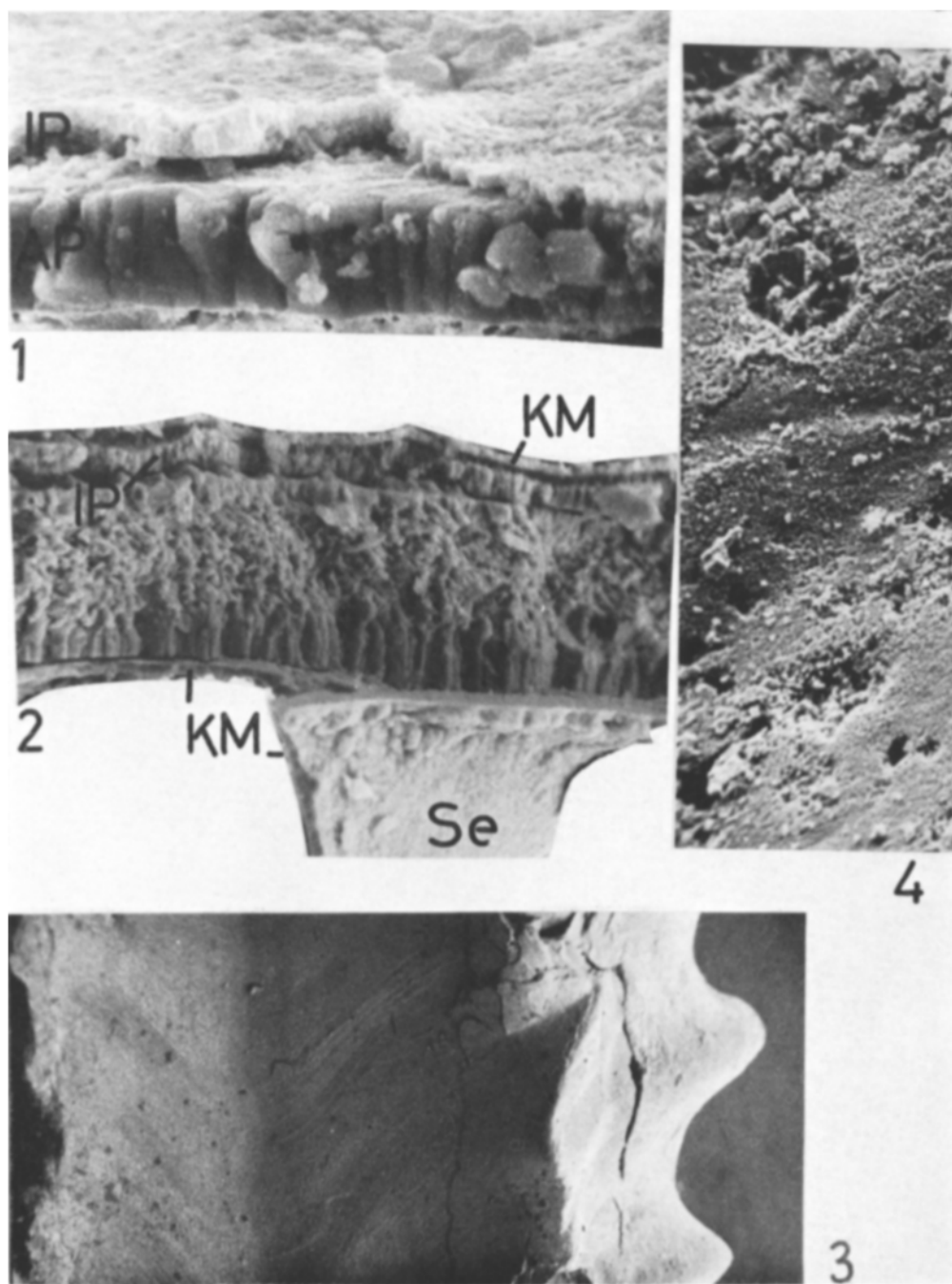
T a f e l 3

Fig. 1. Festheftung des Siphos an der Außenschale, die in der Umgebung des Siphos von einer sehr dünnen Inneren Prismenschicht bedeckt ist. G 86,1 $\times$ 400

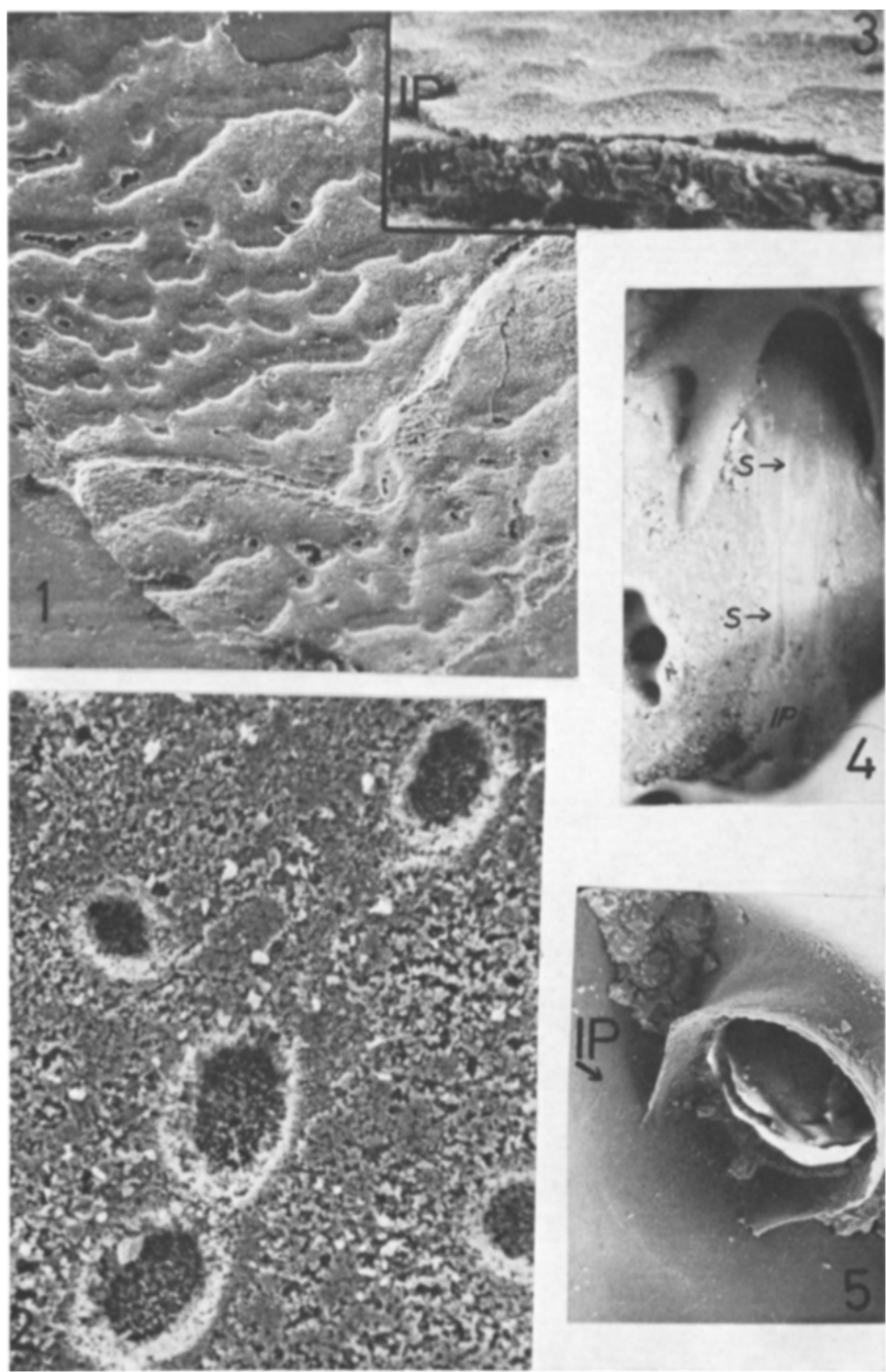
Fastening of the siphon to the shell wall, which is covered by a very thin inner prismatic layer in the environment of the siphon.

Fig. 2. Ausschnitt aus Fig. 1 (Rechteck) der die dünne, der Perlmuttertschicht aufsitzende Innere Prismenschicht zeigt. G 86,1 $\times$ 7500

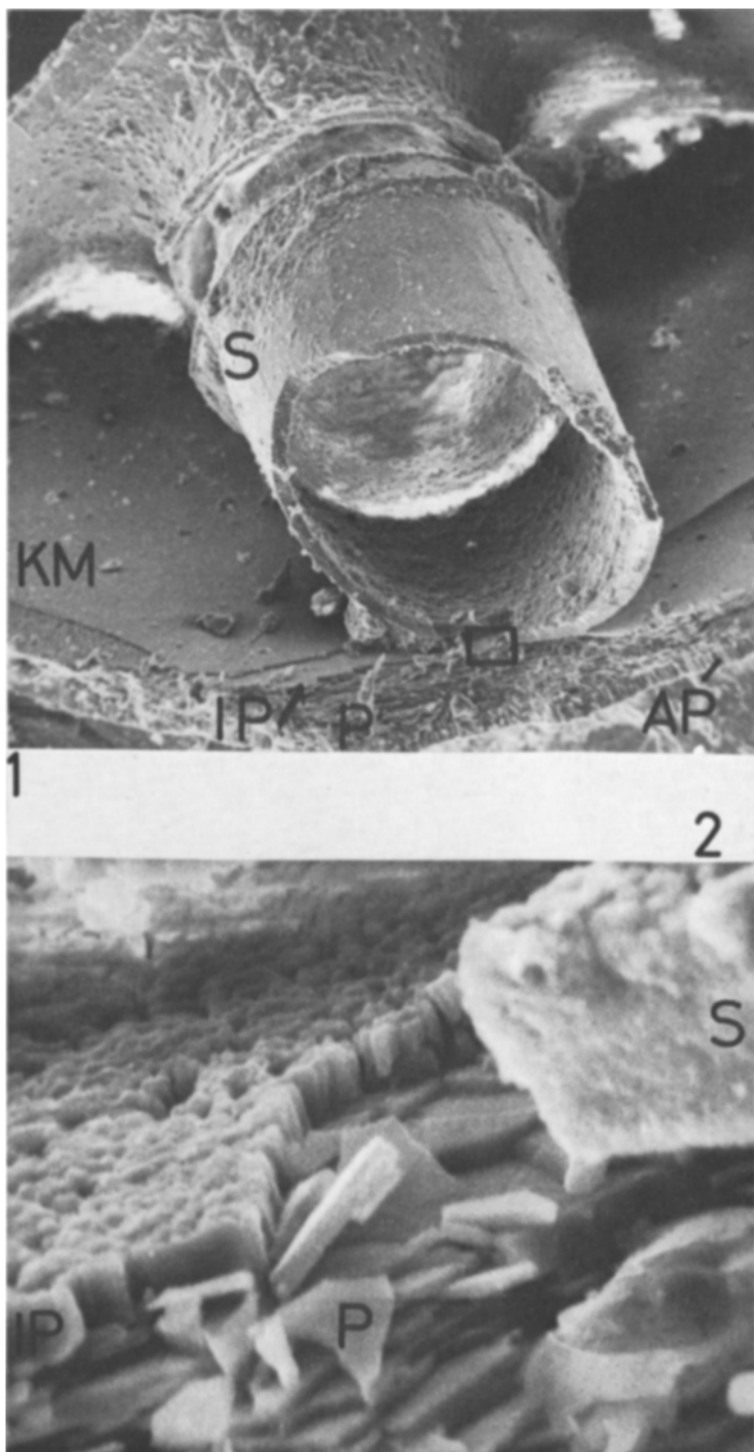
Part of Fig. 1 (rectangle), which shows the thin inner prismatic layer on the nacreous layer below the siphon.



Tafel 1



Tafel 2



Tafel 3

ВСЕСОЮЗНЫЙ ЦЕНТР ПЕРЕВОДОВ
НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ И ДОКУМЕНТАЦИИ

Рег. № _____

Перевод № А-52358

УДК _____

Байер У.

МОРЩИНИСТЫЙ СЛОЙ - ЛЁГКИЙ СТРУКТУРНЫЙ ЭЛЕМЕНТ

РАКОВИНЫ АММОНИТОВ

Перевод с немецкого языка статьи из журнала

Bayer U.

Die Runzelschicht-ein Leichtbauelement der Ammonitenschale.

- "Paläontologische Zeitschrift", 1974, Vol. 48, Nr. I/2,

S. 6-15

Аннотация. Описание морфологии, генезиса и функций гофрированной части внутреннего призматического слоя раковины аммонитов, именуемой морщинистым слоем

Переводчик В.Ф.Власова

Кол-во стр. 15

Кол-во ил. 5

Перевод выполнен 5.05.78

Москва 1978

Всесоюзный центр переводов не может обеспечить удовлетворительного качества иллюстративного материала в русском переводе в связи с плохим его качеством в оригинале..

МОРЩИНИСТЫЙ СЛОЙ - ЛЁГКИЙ СТРУКТУРНЫЙ ЭЛЕМЕНТ

РАКОВИНЫ АММОНИТОВ

У.Байер^{х/}

Краткое содержание

Морщинистый слой - это особое образование на поверхности внутреннего призматического слоя раковины аммонитов. Морщинистый слой образовывался путём развития гофрировки на призматическом слое, а не утолщением этого слоя. У мезозойских аммонитов морщинистый слой обычно ограничен внутренними оборотами раковины. Внутренний призматический слой являлся местом прикрепления связок и мускулов, а гофрированная часть - всей передней мантии. Дифференциация внутреннего призматического слоя приводила к тому, что раковина аммонитов оказывалась значительно легче построенной, чем раковина современного наутилуса.

Введение

Морщинистый слой, или "*wrinkle-layer*"^{хх/}, - давно уже известный структурный элемент внутренней стенки раковины аммоноидей. Чаще всего он встречается у палеозойских аммоноидей. У мезозойских же аммоноидей типичный морщинистый слой известен лишь у небольшого числа групп. Впервые он был описан у амальтеид, у родов *Asteroceras* и *Graphoceras*. Сениор /1971/¹⁹ отметил его также у перисфинктид, а автор этих строк установил этот слой в типичном развитии у родов *Sonninia* и

^{х/} Адрес автора: У.Байер, 7301, Дейцизау, ул.Нейе-штрассе, 2 /ФРГ/.

^{хх/} "морщинистый слой" /англ./. /Прим.перев./

Liparoceras. Таким образом, несмотря на недостаточность наблюдений, эта структура встречена у представителей различных семейств, и можно ожидать, что после детальных изысканий она окажется распространенным элементом раковины аммонитов. Описан морщинистый слой и у некоторых триасовых аммонитов.

В настоящей статье рассматривается строение этого слоя раковин и некоторые связанные с этим вопросы на примере хорошо сохранившихся амальтеид, особенно рода *Amauroceras*. Раковины аммонитов осадком не заполнены, вещество их не обнаруживает и следов перекристаллизации. Материал для исследования происходит из плинсбаха местечка Люнде под Гамновером /ФРГ/.

Исследования автор проводил на растровом электронном микроскопе в Геолого-палеонтологическом ин-те Тюбингена /ФРГ/.

Положение морщинистого слоя в раковине

Раковина аммонитов состоит из трёх слоёв: внешнего призматического^{х/}, перламутрового и внутреннего призматического. Кроме того, встречается морщинистый слой, наблюдающийся обычно в виде небольших углублений на внутреннем ядре после растворения раковины. Эти углубления расположены очень тесно друг к другу и обнаруживают более или менее заметную упорядоченность. Распределение их в раковине палеозойских аммоноидей варьирует очень сильно /Валлизер, 1970/²², тогда как у мезозойских аммонитов они обычно ограничены внутренним оборотом, т.е. покрывают лишь объемлемую область предыдущего оборота.

^{х/} Призматический слой часто называют фарфоровидным. Здесь специально дан перевод, близкий к тексту оригинала, чтобы подчеркнуть характер структуры слоя. /Прим.перев./

Только у рода *Sonninia* автору удалось наблюдать слабо развитый морщинистый слой и непосредственно вблизи полого

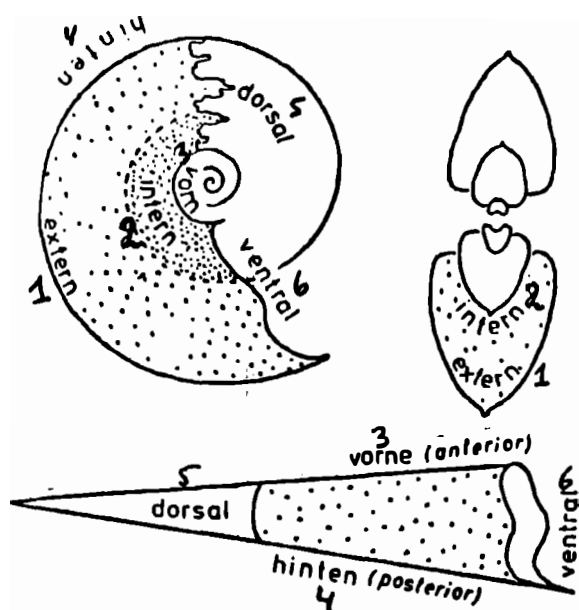


Рис. I. Стороны раковины аммонитов, называемые в тексте:
I - наружная; 2 - внутренняя; 3 - передняя; 4 - задняя; 5 - дорсальная; 6 - вентральная

Сам морщинистый слой представлен на поверхности четко отграниченными морщинами, поднимающимися на подобие "столовых гор"; на нижней стороне слоя каждой морщине соответствует углубление. Нижнюю сторону слоя можно изучить очень хорошо, поскольку морщинистый слой значительно прочнее связан с выполнениями жилой камеры, чем с подстилающим слоем раковины, на который изучаемый слой налегает сравнительно рыхло. Наконец, если взглянуть под углом на некоторые поверхности разлома, то будет видно, что слой, образующий морщины, гофриро-

ван, и следовательно, морщины - это не утолщения, а выпуклости гофрировки /табл. I и 2/. Гофрировка у амальтеид строго ограничена лишь объемлемой областью предыдущего оборота; гофрировка быстро исчезает и переходит в гладкий слой там, где она достигает боковой стенки раковины. Лишь в умбональной области на стенке раковины также наблюдается продолжение морщинистого слоя.

Микроструктурный анализ морщинистого слоя показал, что это часть призматического /полупризматического/ слоя. Поэтому целесообразно поискать на внутренней стенке раковины и другие призматические образования. У тех экземпляров рода *Amalthea*, на которых производились детальные наблюдения, было обнаружено одно такое образование с совершенно идентичной микроструктурой, но гораздо меньшей толщины - в виде узкой полосы на наружной стороне раковины /табл. I и 2/. Очевидно, этот призматический слой идентичен внутреннему призматическому слою /см. Эрбен и др., 1969⁸/. Морщинистый слой также не обнаруживает никаких отличий по микроструктуре от внутреннего призматического слоя и разнится от последнего лишь гофрировкой всего слоя. И поскольку к краю раковины, прежде чем исчезнуть, он переходит в гладкий призматический слой, нет никаких оснований считать его чем-то иным, а не особой формой развития внутреннего призматического слоя.

Таким образом, вопрос о наличии морщинистого слоя у раковины становится шире, переходя в вопрос о наличии внутреннего призматического слоя. По Эрбену /1972⁷/, областями развития внутреннего призматического слоя являются также днища полых килей и полых шипов. Отсюда следует, что внутренний призматический слой была способна выделять вся мантия. Однако, он об-

разовывался обычно не по всей возможной области и не в виде лишь очень тонкого, едва заметного слоя. Наоборот, он наиболее интенсивно формировался лишь в функционально определённых местах раковины. Частично выделение могло быть вызвано даже раздражением мантии, о чём говорят образования на днищах полых шипов. По другим данным, усиленному формированию внутреннего призматического слоя способствовали повреждения задней части жилой камеры /Гюе, 1968^{II}; Байер, 1970^I/.

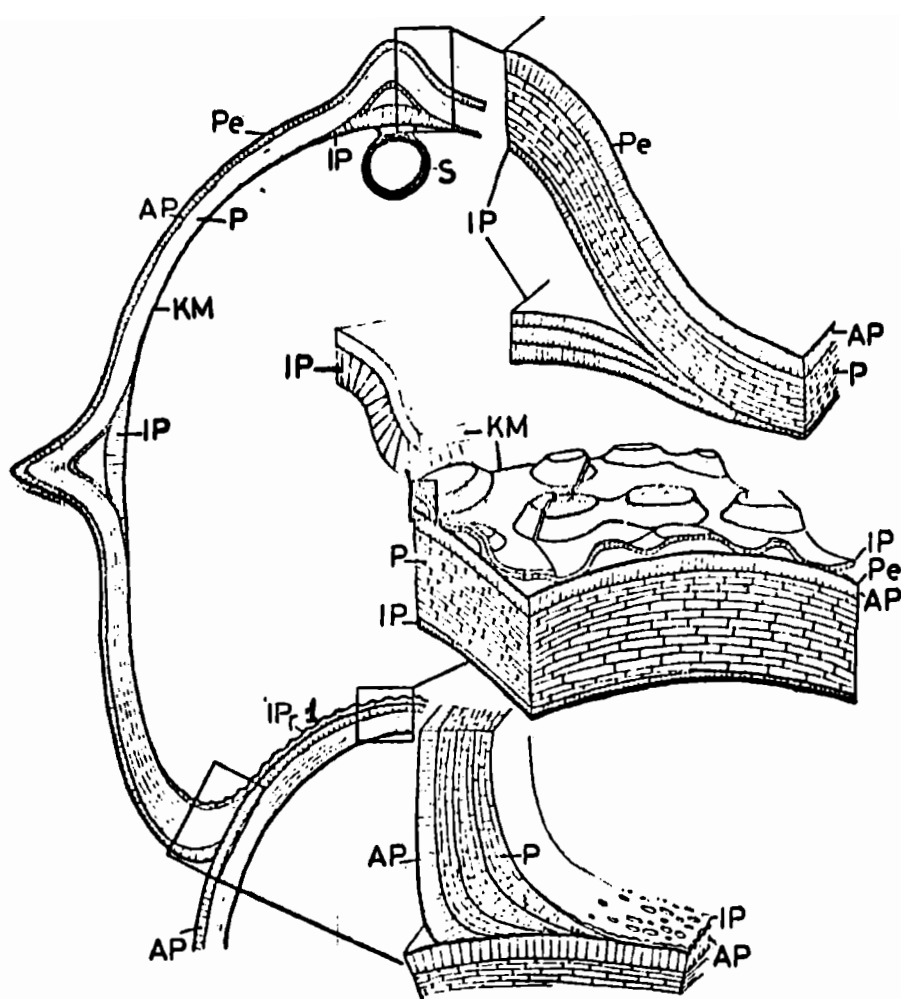


Рис.2. Схематическое поперечное сечение раковины аммонита с указанием распределения внутреннего призматического и морщинистого слоёв:

AP - внешний призматический слой; IP - внутренний призматичес-

кий слой; Р - перламутровый слой; КМ - камерная плёнка; § - сифон; Ре - периостракум; 1 - морщина

При детальном рассмотрении морщинистого слоя обнаруживается, что призмы слоя в местах перегиба располагаются под острым углом друг на друге /"положение стык в решётку" [Meilerstellung], Эрбен и др., 1969⁸/. По Эрбену/1972/⁷, внутри довольно толстых прослоев внутреннего призматического слоя имеются ещё "сферулитовые секторы", призмы в которых также расположены под углом друг к другу. При этом Эрбен предположил, что такие конусы из арагонитовых призм представляют собой "зародышевые клетки" т.н. конеллей при раннедиагенетической перекристаллизации в кальцит. Если сравнить распределение хотя бы довольно толстого внутреннего призматического слоя и преобладающего положения конеллей, то, действительно, обнаруживается значительное соответствие. По Гёльдеру /1952/^{12, 13}, конелли преимущественно развиты в области днущ полых килей и полых шипов, а также в умбональной области. Отсюда вероятна тесная связь между внутренним призматическим слоем, сферулитовыми секторами и конеллями.

Морфо-функциональный анализ

Как видно из неравномерного распределения внутреннего призматического слоя, он не является непосредственной составной частью раковины. Функцию опоры и защиты, такую как у внешнего призматического слоя и перламутрового слоя, внутреннему призматическому слою можно приписать лишь в исключительных случаях - например, когда он слагает днуща пологих шипов или является массой, выполняющей повреждения жилых камер.

Положение этого слоя в наружной части раковины указывает на тесную связь с сифоном, и можно заметить, что внутренний призматический слой в этой области служил основой для крепления сифона и сифонных связок. По аналогии с другими моллюсками, связки у аммонитов не прикреплялись непосредственно к перламутровому слою, поскольку последний из-за своей структуры имел чрезвычайно малую прочность на растяжение: образованная из наслаивающихся пластинок стенка не выдерживает вертикального растяжения. Кроме того, толщина внутреннего призматического слоя в наружной части раковины внутри отдельных камер фрагмокона непостоянна. Непосредственно у направленных вперёд перегородочных трубок этот слой несколько толще, чем в остальной части оборота. Очевидно, это связано с тем, что мягкое тело животного во время формирования перегородки довольно долгое время оставалось на месте и поэтому здесь сконцентрировалось больше раковинного материала. В результате после каждой перегородки появлялся серповидный участок с более толстым внутренним призматическим слоем. Весьма интересно, что это образование в раковине обнаруживает ту же форму и то же положение, что и описанная Иорданом /1968/¹⁷ "сифонная структура". Сохранность этой структуры при фоссилизации может быть связана со сравнительно высоким содержанием в ней органического вещества. У одного лапароцераса вдоль внутреннего призматического слоя в наружной части раковины обнаружались отчётливые остатки сифона и сифонных связок /табл.2, рис.4/. В связи с этим можно полагать, что "сифонная структура" служила местом прикрепления сифона, а не мускула.

Если в наружной части раковины "сифонной структуре" Иордана соответствует гладкий внутренний призматический слой, то

в умбональной области "парная структура для прикрепления мускулов" Иордана соответствует гладкому прослою внутреннего призматического слоя, как продолжению морщинистого слоя. Иордан /1968/¹⁷ предположил, что здесь прикреплялись ретракторы.

Интересно, что морщинистая часть внутреннего призматического слоя обычно ограничена внутренней частью раковины и является там единственным слоем стенки раковины. Из этого сразу же можно заключить, что этот слой служил прежде всего для сглаживания поверхности предыдущего оборота. Такое заключение в последнее время сделали Сениор /1971/¹⁹ и Тозер /1972/²⁰, пришедшие затем к выводу, что морщинистый слой соответствует "чёрному слою" наутилуса. По своей структуре, однако, морщинистый слой как образование соответствует не "чёрному слою", а имеющемуся и у наутилуса внутреннему призматическому слою. Поэтому, самое большее, можно утверждать, что оба образования выполняли аналогичные функции. То, что внутренний призматический слой, помимо прочего, выполнял сглаживающую функцию, ясно уже из строения днищ полых килей и полых шипов. Выделение морщинистого слоя, видимо, устраняло неровности предыдущего оборота. Однако, этим нельзя объяснить гофрировку этого слоя. Для этого автору представляется более вероятным объяснение Валлизера /1970/²², что морщинистый слой служил основой для прикрепления всей внутренней мантии. При этом представлении гофрировка и вызванное этим увеличение поверхности полностью подходили бы для такой функции.

Особые формы выделения во внутреннем призматическом слое раковины аммонитов способствовали тому, что раковина их оказалась гораздо легче построенной, чем у наутилуса. Благодаря морщинистости внутренний призматический слой становился срав-

нительно толще, сохраняя тот же вес и замещая относительно массивный внешний призматический слой и перламутровый слой объемлемой части предыдущего оборота. Наконец, формирование образования, соответствующего "чёрному слою", совсем прекращалось, так как его функции переходили на морщинистый слой.

Пояснения к таблицам

Таблица I

Рис.1. Гофрированный внутренний призматический слой = морщинистый слой на внешнем призматическом слое предыдущего оборота. Экз. G 22, I. Увеличение x 3600.

Рис.2. Морщинистый слой второго оборота и покрывающая его камерная плёнка. Экз. G 20. Увеличение x 1700.

Рис.3. Морщинистый слой *Pleuroseras* sp. ; вид снизу. На нём отпечатались линии нарастания предыдущих оборотов. Экз. G 21, I. Увеличение x 16.

Рис.4. Увеличенный участок рис.3. Видны полости под морщинами. Однако, на препарате заметно уже начавшееся растворение этого слоя раковины. Экз. G 21, I. Увеличение x 850.

Все препараты хранятся в Геологическом ин-те Тюбингенского ун-та /ФРГ/ под номерами, указанными при букве G

Таблица 2

Рис.1. Часть хорошо сохранившегося морщинистого слоя от конца первого оборота *Amuroseras* sp. , перекрывающая место излома на предыдущем обороте, что заметно по чёткому отступу. На месте отломившихся морщин видны расположенные под ними полости. Экз. G 22, I. Увеличение x 350.

Рис.2. Нижняя сторона хорошо сохранившегося морщинистого слоя с расположенными под морщинами пустотами. Экз. G 21,2. Увеличение x 1850.

Рис.3. Вид под углом на морщинистый слой /первый оборот/. Экз. G 22,1. Увеличение x 1400.

Рис.4. *Liparoceras* sp. Расположение внутреннего призматического слоя на внешней стороне раковины и следы прикрепления сифона на нём. Бывшее направление прикрепляющих связок сифона видно по более тёмной окраске.

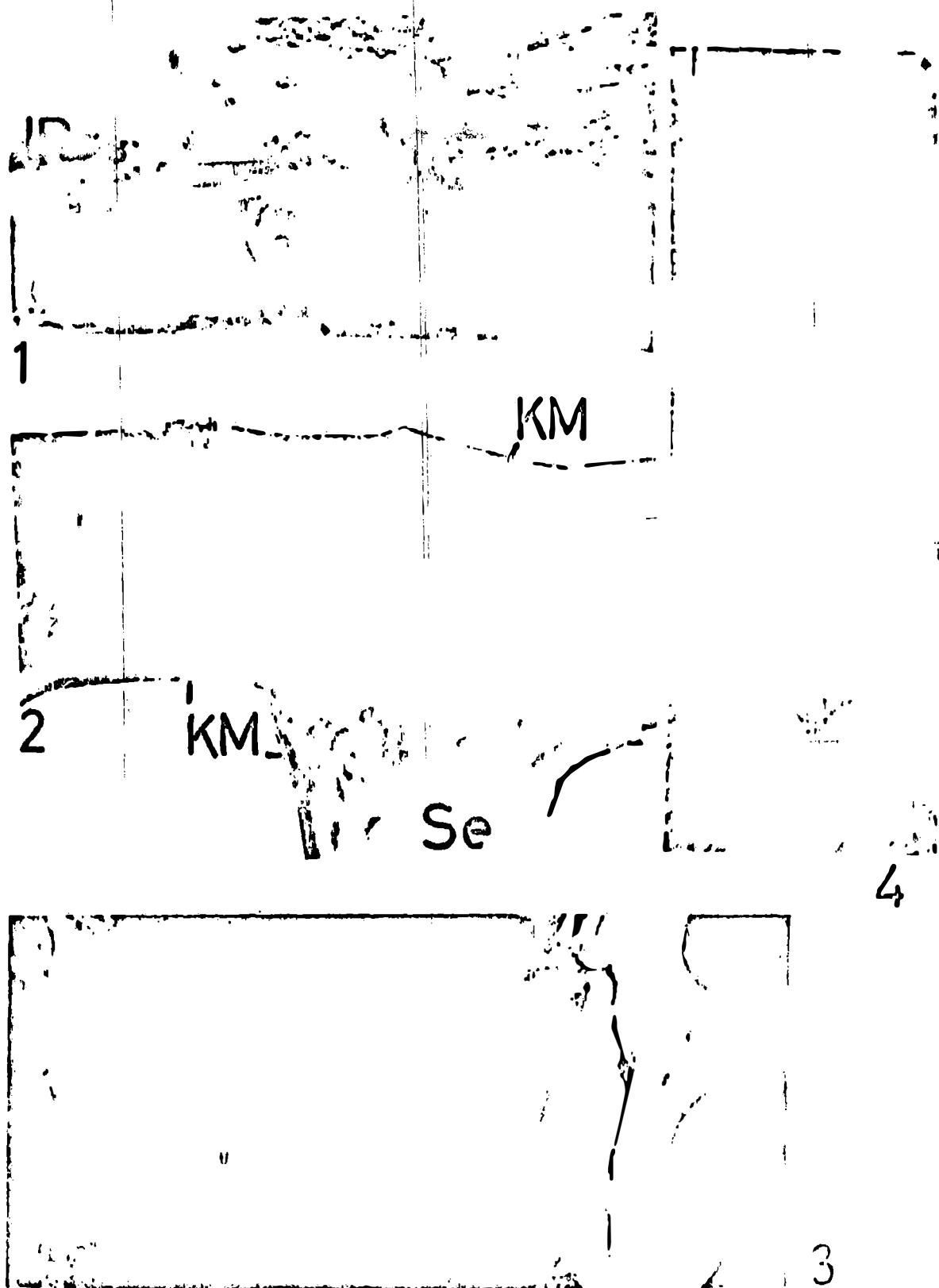
Рис.5. Внутренний призматический слой на перегородочной трубке. Он серповидно возвышается с небольшим уступом. Экз. G 22,2. Увеличение x 200.

Таблица 3

Рис.1. Прикрепление сифона у наружной части раковины, покрытой около сифона очень тонким внутренним призматическим слоем. Экз. G 86,1. Увеличение x 400.

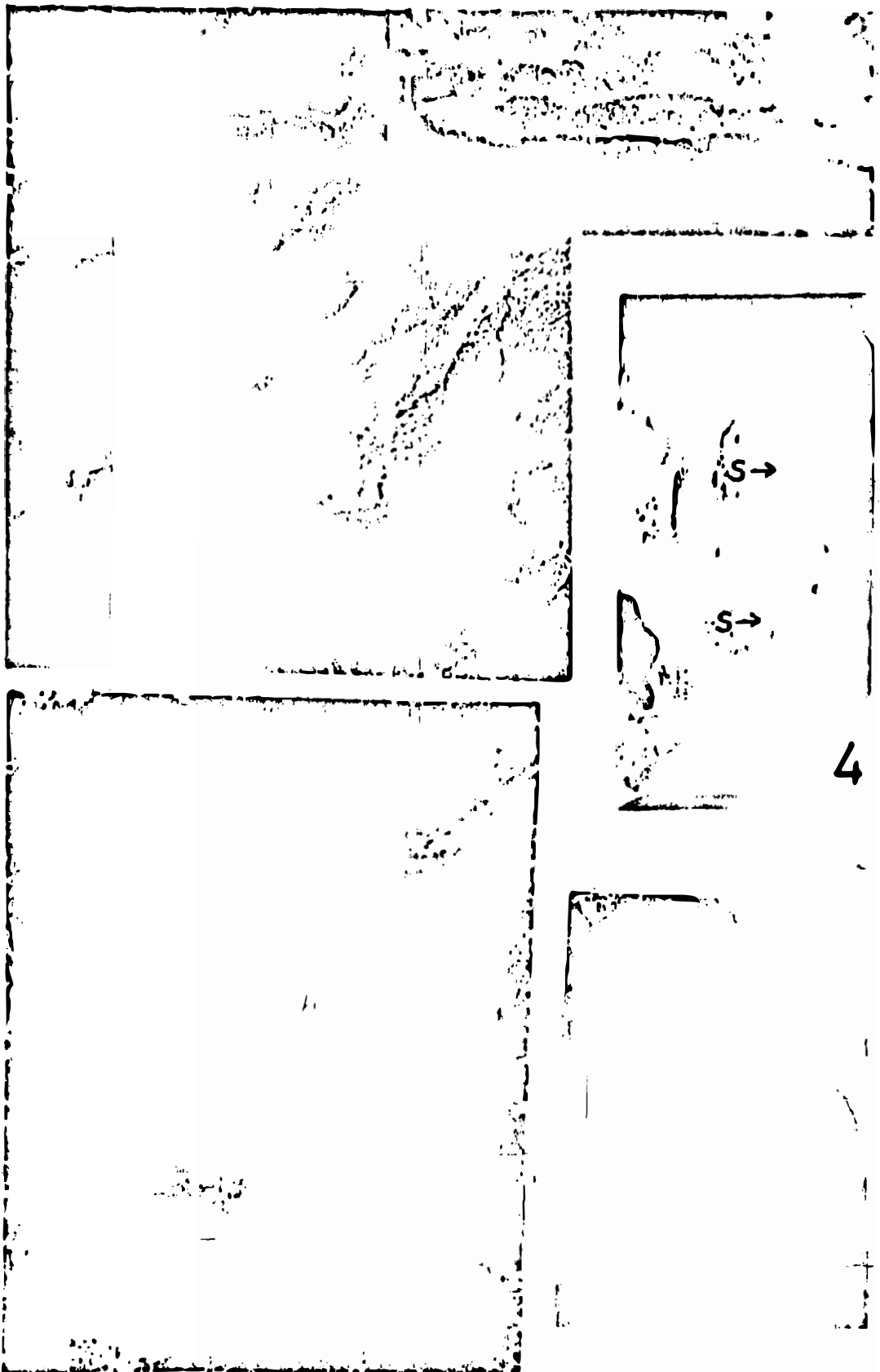
Рис.2. Часть рис.1. /прямоугольник/. Виден тонкий внутренний призматический слой на перламутровом слое. Экз. G 86,1. Увеличение x 7500.

Таблица I



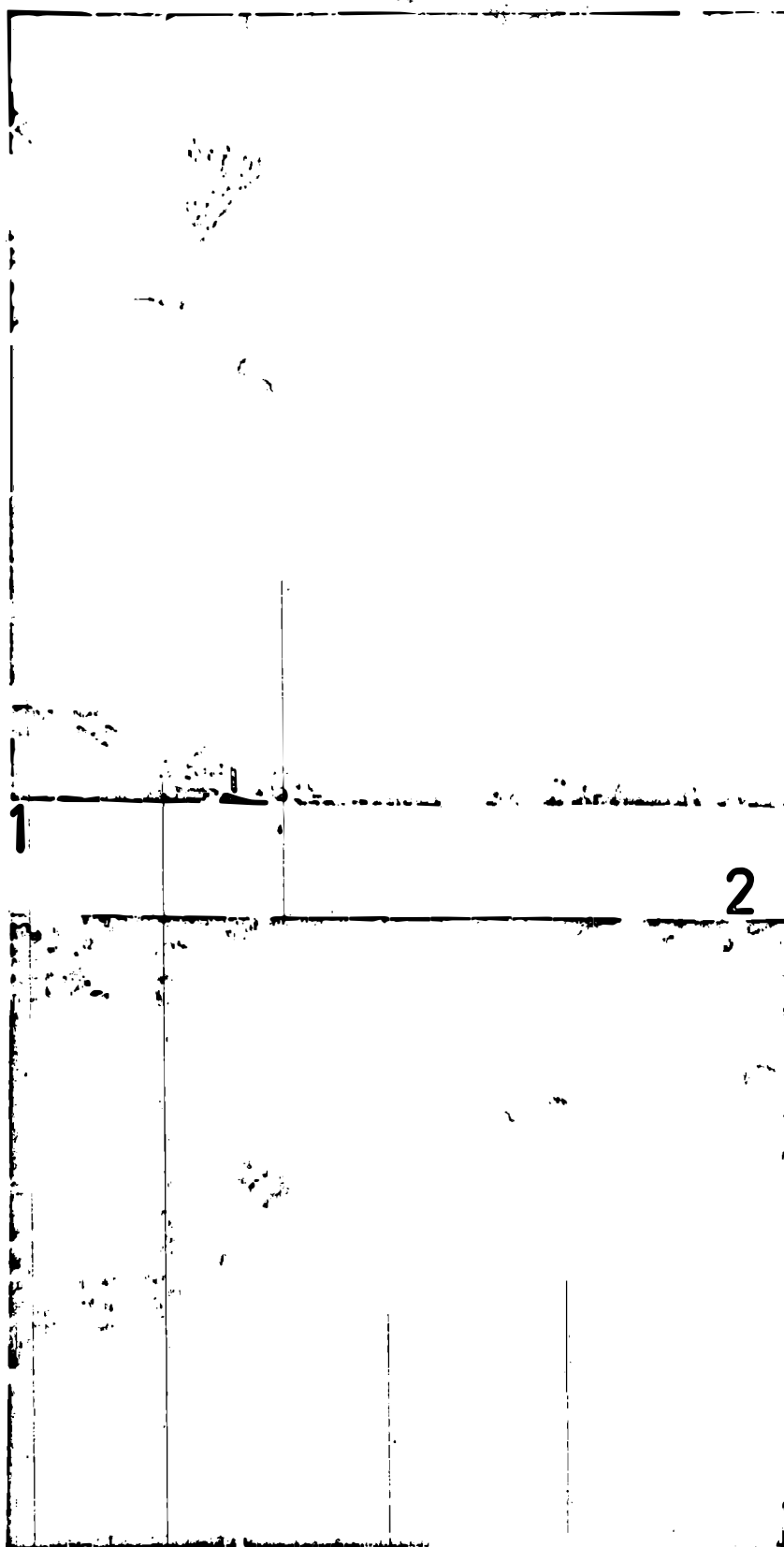
IP - внутренний призматический слой; KM - камерная плёнка;
Se - перегородка раковины

Таблица 2



IP - внутренний призматический слой; S - сифон.

Таблица 3



ТР - внутренний призматический слой; КМ - камерная плёнка;
Р - перламутровый слой; § - сифон

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. BÄR, U. (1970): Anomalien bei Ammoniten des Aaleniums und Bajociums und ihre Beziehung zur Lebensweise. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 135, 1, 19—41.
2. — (1972): Zur Ontogenie und Variabilität des jurassischen Ammoniten *Leioceras opalinum*. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 140, 3, 326—327.
3. JÄRLUND, T. (1967): Submicroscopic shell structures in early growth-stage of Maastrichtian ammonites (*Saghalinites* and *Scaphites*). — Medd. dansk geol. Foren, 17, 1, 95—101.
4. JÄRLUND, T. & HANSEN H. J. (1968): Early shell growth and structures of the septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites. — Medd. dansk geol. Foren, 18, 71—78.
5. JÖGGILD, O. B. (1930): The shell structure of the mollusks. — Kgl. Danske Videnskab. Selskap. Skrifter, Naturvidenskab. Math., Afd., 9, Rk., 2, 231—326.
6. JOLINS, D. H. & MINTON P. (1967): Siphuncular Tube of Nautilus. — Nature, 216, 916—917.
7. JÜRGEN, H. K. (1972): Die Mikro- und Ultrastruktur abgedeckter Hohllelemente und die Conellen des Ammoniten-Gehäuses. — Paläont. Z., 46, 1/2, 6—19.
8. JÜRGEN, H. K., FLAJS G. & SIRRI, A. (1969): Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocodileater Cephalopoden. — Palaeontographica, A, 132, 1—54.
9. JÜRGEN, H. K., & REID R. E. H. (1971): Ultrastructure of shell, origin of conellae and siphuncular membranes in an ammonite. — Biomineralisation, 3, 22—29.
10. LINDHOLM, E.: Le siphon des ammonites et des bélemnites. — Bull. Soc. géol. Fr., 4, 10, 496—519.
11. LÖNN, J. (1968): Sur deux conséquences particulières des traumatismes du manteau des ammonites. — Bull. Lab. Géol., Univ. Lausanne, Bull., 175, 1—6.
12. MÜLLER, H. (1952): Über den Gehäusebau, insbesondere den Hohlkiel jurassischer Ammoniten. — Palaeontographica, A, 102, 18—48.
13. — (1952): Der Hohlkiel der Ammoniten und seine Entdeckung durch F. A. QUENSTEDT. — Jb. Ver. vaterl. Naturkunde Württ., Jg. 1952, 37—50.
14. — (1954): Paläontologische Nachlese zur Conellen-Frage. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 9, 418—426.
15. — (1957): Über die Siphon-Anheftung bei Ammoniten. — N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 372—379.
16. MURDICK, B. (1958): On the molluscan adhesive epithelium. — Ark. Zool., 11, 3, 31—36.
17. NÄSÄN, R. (1968): Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach den Strukturelementen der Gehäuse-Innenwand. — Beih. geol. Jb., 77, Hannover.
18. NÄSÄN, H. (1967): On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 129, 157—166.
19. NOL, J. R. (1971): Wrinkle-layer structures in Jurassic ammonites. Palaeontology, 14, 1, London.
20. NOL, E. T. (1972): Observations on the shell structure of Triassic ammonoids. — Palaeontology, 15, 4, 637—654.
21. Treatise on Invertebrate Palaeontology. Part L, Mollusca 4, Ed.: R. C. MOORE. Kansas, 1967.
22. SCHNEIDER, O. H. (1970): Über die Runzelschicht bei Ammonoidea. — Göttinger Arb. Geol. Paläont., 5, 115—126.
23. STEINMANN, G. E. G. (1971): Form, Structure and Function of Shell and Siphuncle in coiled Mesozoic Ammonoids. — Life Science Contr. Roy. Ontario Mus., 78.