

# documenta

naturae | no. 102

München 1996



Avinash Mathur

Über Ammoniten der Kössener Schichten und den  
Nachweis der Tintenbeutel-Substanz Melanin bei ihnen

**DOCUMENTA NATURAE**

**Nr.102**

**1996**

-----  
**ISSN**

**0732-8428**

**Herausgeber:**

**Dr. Hans-Joachim Gregor, Palsweiserstr. 5m, D-82140 Olching**

**Dr. Heinz J. Unger, Nußbaumstraße 13, D-85435 Altenerding**

Die Zeitschriftenreihe erscheint in zwangloser Folge mit Themen aus den Gebieten Geologie, Paläontologie, Botanik, Anthropologie, Domestikationsforschung, Vor- und Frühgeschichte, Stratigraphie, Lagerstättenkunde usw.

Die Sonderbände behandeln unterschiedliche Themen aus den Gebieten Kunst, Kochen, Reiseführer oder alte wissenschaftliche Werke usw.

Die Zeitschriftenreihe ist auch Mitteilungsorgan der Paläobotanisch-Biostratigraphischen Arbeitsgruppe (PBA).

Für die einzelnen Beiträge zeichnen die Autoren verantwortlich, für die Gesamtgestaltung die Herausgeber.

Überweisung des Heftpreises erbeten auf das Konto 1548460 bei der Sparkasse  
FFB (BLZ 700 530 70) - Inh. H.-J. Gregor.

Bestellungen bei Buchhandlungen und den Herausgebern.

Copyright: bei Verlag und Autoren.

Titelblatt: Juliane Gregor

## Vorwort des Herausgebers H.-J. GREGOR

Die Originalarbeit meines Kollegen A. C. MATHUR wurde 1977 als Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde des Fachbereichs für Geowissenschaften der Ludwig-Maximilian-Universität zu München vorgelegt. Da seither praktisch nichts Neues zum Thema publiziert wurde, haben sich der Autor und die Herausgeber der Documenta naturae entschlossen, die Arbeit trotz der verstrichenen fast 20 Jahre unverändert zu drucken und einem größeren Publikum zugänglich zu machen. Die Veränderungen betreffen nur persönliche Daten und die Seitenzahlen, sowie das Layout.

Nachdem vor kurzem unser verehrter Lehrer und auch der Betreuer der vorliegenden Arbeit, Herr Prof. Dr. Richard DEHM, verstorben ist, wurde ihm dieser Band "in memoriam" gewidmet. Er war immer ein Vorbild, ein hervorragender Wissenschaftler und menschlich integer, wie man es leider heute selten findet.

Dr. Hans-Joachim Gregor

### **In Memoriam**

**Herrn Professor Dr. Richard Dehm  
(1907-1996)**

**Über Ammoniten der Kössener Schichten  
und den Nachweis  
der Tintenbeutel-Substanz Melanin bei ihnen**

von A. C. Mathur

Adresse des Autors: Dr. Avinash C. Mathur (Faizabad, Indien)  
Am Kapuzinerhözl 9  
D-80992 München

### Vorwort

Für die Erteilung der Arbeit und rege Anteilnahme am Fortgang der Untersuchungen bin ich heute noch meinem soeben verstorbenen hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. R. DEHM - ehemaliger Vorstand des Instituts für Paläontologie und historische Geologie der Universität München - zu tiefem Dank verpflichtet. Außerdem verdanke ich ihm Hinweise auf neuere biochemische Untersuchungsverfahren.

Seinem Nachfolger, Herrn Professor Dr. D. HERM, möchte ich für die weitere Benutzung der technischen Einrichtungen des Instituts und sein Interesse am Gelingen der Arbeit danken.

Herrn Professor Dr. H. D. STACHEL, Vorstand des Instituts für Pharmazie und Lebensmittelchemie der Universität München, bin ich für die kritische Durchsicht des chemischen Teils meines Manuskripts, Korrekturhinweise und die Benutzung seiner Institutseinrichtungen zu großem Dank verpflichtet.

Herr Dr. P. LIPPERT, Institut für Pharmazie und Lebensmittelchemie der Universität München, erlaubte mir die Teilnahme an einem einwöchigen institutsinternen biochemischen Praktikum für Fortgeschrittene.

Von Herrn Dr. H. SCHÄFER, Leiter der Zentralbibliothek Degussa/Hanau, erhielt ich wertvolle Literaturhinweise.

Herr Dr. A. TANEEJA und Frau Dr. Chr. KREINER gaben mir Anregungen für die chemischen Untersuchungen. Frau Chr. SIGMUND war mir bei der IR-Spektroskopie behilflich.

Herr H. BURGER, München, fertigte die Röntgenfluoreszenzanalysen des Gesteins und der Ammonitentinte an.

Von einer Italienreise brachte meine Frau I. MATHUR geb. RATAJCZIK die für diese Untersuchungen notwendigen Sepiatintenproben mit.

Fräulein L. BEENKEN half mir bei der Manuskriptvorbereitung.

Meinen Kollegen Herrn R. BOLTEN, Frau I. HEROLD, Dr. E. D. MÜLLER, Dr. S. MUZAVOR, Dr. G. SCHAIRER und Frau H. THIELE verdanke ich manche Anregungen und Hinweise.

Für die Klärung einiger chemischer Fragen bin ich Frau Dr. KREINER besonders dankbar.

Herrn M. DRESSLER sei für die fototechnischen Arbeiten, Herrn H. Frank für graphische Betreuung und Herrn H. MERTEL für Anfertigung der Dünnschliffe gedankt.

Zu danken habe ich ferner Herrn H. ENZENSPERGER vom D. A. V., Sektion Ammersee, für die Erlaubnis zur Benutzung der Diessener Hütte/Farchant.

## Inhaltsverzeichnis

	Seite
Vorwort	2
Inhaltsverzeichnis	3
Abstract	4
1. Einleitung	5
2. A. Systematik	5
I. Material	5
II. Taxionomie	8
a. Beschreibung	10
b. Bemerkungen	11
c. Die Beziehungen des <i>Epsiloceras planorboides</i> zu den Neoammonoideen	12
d. Verbreitung	15
e. Stratigraphische Reichweite	15
B. Zur Stratigraphie	16
I. Geochronologie	16
II. Lithostratigraphie	16
III. Biostratigraphie	17
3. A. Biochemische Untersuchung	19
I. Bisherige Kenntnisse	19
II. Lage der schwarzen Substanz	21
III. Zur Untersuchungsmethodik	22
IV. Chromatographische Analyse	22
a. Sarcosin	23
b. Tyrosin	26
V. IR-Spektrum	27
VI. Röntgenfluoreszenzanalyse	27
VII. Untersuchung des Oxydationsprodukts	30
a. Chromatographischer Versuch	30
b. Eisen (III)-chlorid Reaktion	31
c. Massenspektrometrische Untersuchung	31
VIII. Diskussion des Untersuchungsergebnisses	32
a. <i>Epsiloceras</i> -Melanin	32
b. Unterschiede zu anderen Melaninen	34
c. Einwirkung geologischer Prozesse	35
d. Schlußbemerkungen über Melanine	37
IX. Experimenteller Teil	38
B. Phylogenetische Deutung	40
C. Biologisch-ökologische Deutung	44
4. Zusammenfassung	49
5. Literatur	50
Tafel 1	61
Anhang	

Abstract:

**On ammonites of the Koessen beds (Rhaetic), and identification of the black substance found in their shells as the ink material melanin**

The alpine Koessen beds of Lahnewiesgraben near Garmisch in Bavaria are known for rich finds of ammonites. Shells of both *Choristoceras marshi* HAUER, the index fossil for the uppermost Triassic zone, and *Eopsiloceras planorboides* (GUEMBEL) are to be found abundantly there. Tracks and burrows also occur prominently in the beds.

Shells of several *E. planorboides* specimens were discovered containing a black substance. This substance was identified to be melanin or the ink material produced also by Recent cephalopods. *Choristoceras* shells did not contain any ink. The analysis method is described in detail.

A series of deductions are drawn based on the occurrence of ink found exclusively in the shells of *Eopsiloceras*, the stratigraphic position of these ammonites and the then prevailing depositional environment.

The Koessen beds of this locality indicate shallow depositional depths and secluded environments. The presence of ink means a survival strategy against predators hunting by sight. The contention made is that this strategy was as much valid in the Triassic age as it is seen today being used by the Recent cephalopods.

This strategy was developed only by *E. planorboides* and not by other ammonites. Using this strategy enabled the *Eopsiloceras* to compete successfully for survival and food. They could thus also survive in the upper beds which are free of other ammonites. The immense variety of forms and modifications developed in other Upper Triassic ammonoids are interpreted to be strategies evolved by them for survival, which however, did not prove to be successful in the biologic competition.

Seen in an evolutionary context, *E. planorboides* was almost the only ammonoid well fitted to survive the natural selection process at the end of the Triassic. Because of its survival fitness this ammonoid is to be considered as the progenitor of the majority of ammonoids, grouped as Lytoceratina and Ammonitina suborders, of the immediately following Lower Jurassic. These occupied successfully the ecologic niches left vacant after the extinction of the other Triassic ammonoid genera. Morphologic similarities between *E. planorboides* and several Lower Jurassic ammonoid genera and the finds of ink remains in Jurassic and Cretaceous ammonoids support this contention.

## 1. Einleitung

Im Zusammenhang mit meiner Diplomarbeit beschäftigte ich mich besonders mit den Problemen der Kössener Schichten (alpine Obertrias, rhätische Stufe) in den bayerischen Nordalpen. Dadurch wurde ich angeregt, mich intensiver mit der Biostratigraphie der Kössener Schichten zu beschäftigen. Hierzu unternahm ich gezielte Grabungen an stratigraphisch besonders interessanten Lokalitäten, vor allem im Lahnewiesgraben bei Garmisch-Partenkirchen (Abb. 1). Seit GÜMBEL (1861) ist dieser bekannt durch seinen Fossilreichtum - vor allem Ammoniten - in den Kössener Schichten.

Besonders an einer Stelle fielen mir dabei Ammonitengehäuse auf, die schwarze Flecken enthielten. Dabei stieg in mir der Verdacht auf, es könnte sich dabei um Reste von Tinte handeln. Nachdem durch die paläontologische Bearbeitung der Ammoniten die systematische und stammesgeschichtliche Stellung geklärt und die biostratigraphischen Folgerungen daraus gezogen worden waren, schien es lohnend, die Herkunft dieser Flecken näher zu untersuchen. Da heutige Cephalopoden-Tinten aus Melaninen bestehen, lag die Vermutung nahe, es könnte sich auch bei den dunklen Flecken der Ammonitengehäuse um Reste von Melaninen handeln. Hinweise auf Melanine bei fossilen Cephalopoden finden sich schon in der früheren Literatur, z.B. bei NAEFF (1922). Chemische Nachweise stehen bisher noch aus.

Bei einer Bestätigung dieses Verdachts schien es ferner von Interesse, der systematischen, stammesgeschichtlichen und biologisch-ökologischen Bedeutung der Melanine nachzuspüren. Für die vorliegende Arbeit ergibt sich so als natürliche Gliederung:

- I. Das der Untersuchung zugrunde liegende Ammoniten-Material aus den Kössener Schichten, seine systematische und seine biostratigraphische Bedeutung.
- II. Nachweise der Tintenbeutelsubstanz Melanin bei solchen Ammoniten und die stammesgeschichtliche und biologische Bedeutung des Melanins.

## 2. A. Systematik

### I. Material

Das Cephalopoden-Material zu der vorliegenden Arbeit wurde aus verschiedenen Horizonten und Fundorten der Kössener Schichten im Neidernachtal und Lahnewiesgraben (Garmisch) horizontiert gesammelt.<sup>1</sup> Ein kombiniertes Profil aller Lokalitäten wird in Tabelle 1 gegeben. Bei den Aufsammlungen wurden folgende Beobachtungen gemacht: In den unteren Schichten kommen heteromorphe, berippte Mesoammonoidea (*Choristoceras*) zusammen mit planspiralen, glattschaligen (*Eopsiloceras*) vor. Auch ein nicht näher bestimmtes *Nautilus*-Exemplar wurde gefunden. Die oberen Schichten enthielten nur Gehäuse von *Eopsiloceras planorboides*. Andere Megafossilien treten in diesen Schichten sehr stark zurück. Nur vereinzelt finden sich Bivalven.

Die Ammonitenfunde sind zerdrückt und liegen in schaliger Erhaltung und verschiedenen Größen vor. Die Gehäusegrößen variieren zwischen einigen Millimetern und etwa fünf Centimetern. An einzelnen Stücken läßt sich ohne weitere Präparation die Wohnkammer von Phragmokon unterscheiden. Wohnkammern sind vollständig erhalten. Bewuchs von Ostreen und Serpeln, ebenso Abrasionsmarken, wurden auf den Gehäusen nicht beobachtet.

<sup>1</sup> Das Material wird an der Bayer. Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie unter der Inventarnummer 1977 VII aufbewahrt.

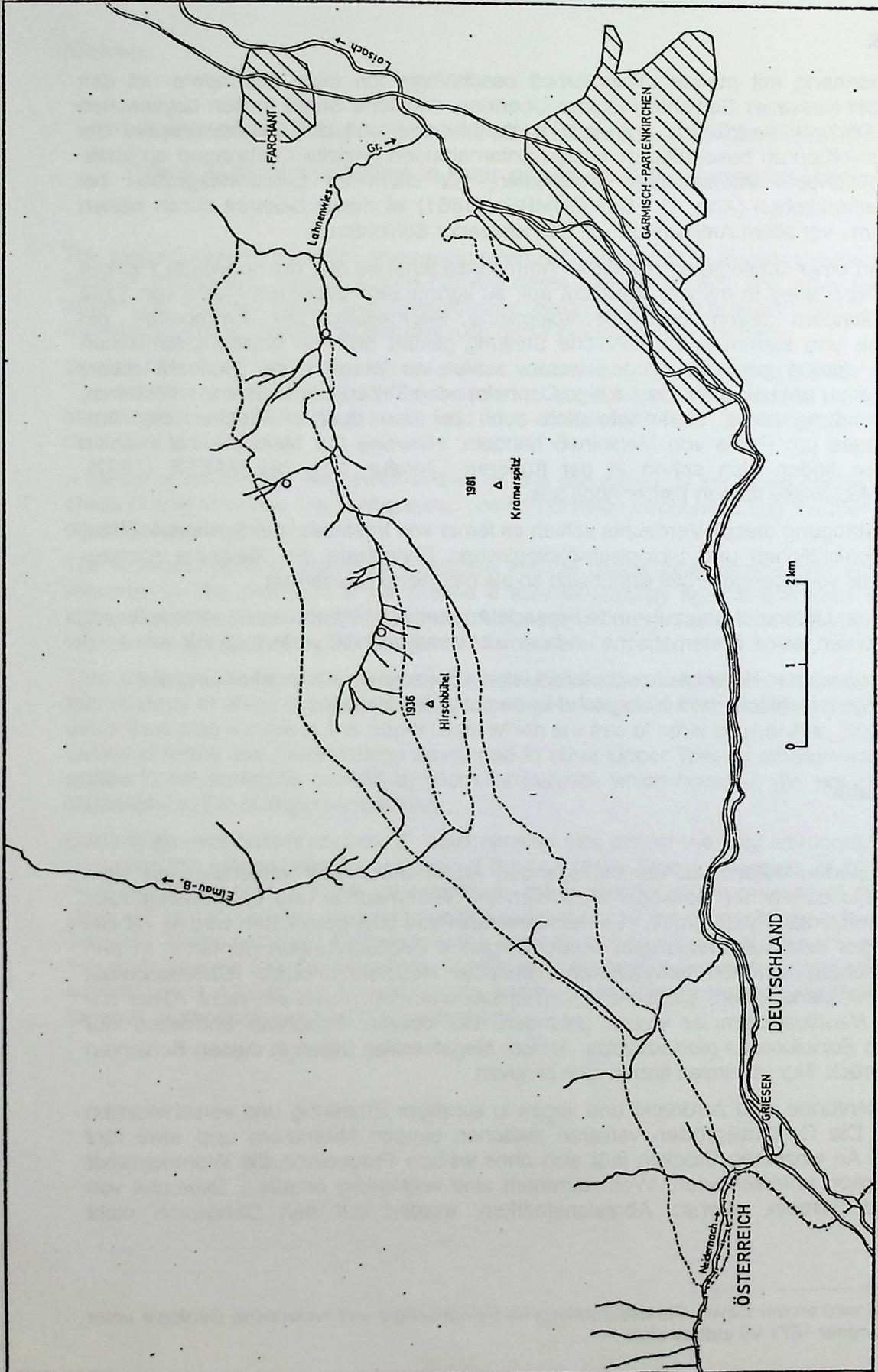


Abb. 1: Lageplan. Kössener Schichten (stark vereinfacht, jüngere Schichten abgedeckt).  
o Lage der Profilpunkte.

Tabelle 1: Stratigraphie der Kössener Schichten im Lahnewiesgraben

Alter	Schichtbezeichnung	Mächtigkeit in cm	Gesteinsfazies	Besondere Merkmale
Unterrjura (Hettangien + Sinemurien)	Jura-Fleckenkalk	2900	Dichter, feinkörniger, hellgrauer Kalk, mit Kieselknollen, dünnbankig (5-30 cm)	Fund eines Ammoniten - <i>Arietites</i> sp. - in der obersten Lage. Sehr viel Fossilschutt in der untersten Lage
		300	Aufschlußücke	
		15	Dichter, feinkörniger, hellgrauer Kalk	Zahlreiche Kieselknollen
		125	Dichter, feinkörniger, hellgrauer Kalk, dünnbankig	Einzelne Kieselknollen
		25	Dichter, feinkörniger, hellgrauer Kalk	Enthält dunkle Flecken
		120	Aufschlußücke	
		140	Dichter, feinkörniger, hellgrauer Kalk	Enthält dunkle Flecken sowie einzelne Kieselknollen (tiefste Lage im Profil)
Obertrias (Nor + Rhat)	Kössener Schichten	500	Dichter, feinkörniger, hellgrauer Mergelkalk, dünnbankig	Enthält dunkle Flecken
		22	Dunkelgrauer Mergelkalk	Enthält dunkle Flecken
		8	Dunkelgrauer Kalkmergel, feingeschichtet	Schichtparallele langgestreckte Flecken („Wurmgänge“)
		12	Schwachbituminöser, bräunlichgrauer Tonmergel (Papierschiefer), feinstgeschichtet	Auf bestimmten Schichtflächen massenhaftes Auftreten von Ammoniten ( <i>E. planorboides</i> ), vereinzelt Bivalven
		20-80	Dunkelgrauer, feinkörniger Kalkmergel	Enthält schichtparallele, langgestreckte Flecken
		12	Schwachbituminöser, bräunlichgrauer Tonmergel (Papierschiefer), feinstgeschichtet	Massenhaftes Auftreten von Ammoniten (Choristoceraten und Eopsiloceraten) <sup>1</sup> , vereinzelt Bivalven
		75	Dunkelgrauer Kalkmergel, mit einzelnen Lagen Papierschiefer, dünnbankig	Helle und dunkle schichtparallele, langgestreckte Flecken sowie Ammoniten (Choristoceraten und Eopsiloceraten) <sup>2</sup>
		95	Dunkelgrauer Mergelkalk, dünnbankig	Enthält dunkle Flecken
		115	Dunkelgrauer Mergelkalk, dünnbankig	Keine Flecken
		300	Dunkelgrauer, feinkörniger Mergelkalk, dünnbankig	Vereinzelt Flecken
		60	Aufschlußücke	
		250	Dichter, feinkörniger dunkelgrauer Kalk, dünnbankig (10-40 cm)	Enthält Flecken (dendritisch senkrecht zur Schichtfläche)

Obertrias (Nor + Rhät)	Kössener Schichten	60	Dunkelgrauer Mergelkalk, dünnbankig	Enthält dunkle Flecken
		65	Dichter, feinkörniger, hellgrauer Kalk	Enthält keine Flecken
		25	Dichter, feinkörniger, hellgrauer Kalk	Ein U-förmiger Wurmgang, vereinzelt Flecken
		220	Dichter, feinkörniger, hellgrauer Kalk, dünn- bis dickbankig (10-80 cm)	Vereinzelt Flecken
		260	Dunkelblaugrauer Tonmergel, dünn- bis feinstgeschichtet	
		500	Aufschlußücke	
		50	Dunkelblaugrauer Mergelkalk	
		300	Dichter, feinkörniger, dunkelblaugrauer Kalk	Fund einer <i>Rhätavicula contorta</i> aus der untersten Lage
		150	Aufschlußücke	
		350	Dichter, feinkörniger, dunkelblaugrauer Kalk, dünn- bis dickbankig (5-65 cm)	
		150	Aufschlußücke	
		150	Feinkörniger, dunkelblaugrauer Kalk	Zahlreiche Muscheln, insbesondere <i>Cassianella speciosa</i>
		150	Aufschlußücke	
		350	Dichter, feinkörniger, dunkelblaugrauer Kalk, dünn- bis dickbankig (8-40 cm)	Zahlreiche Muscheln
		4500	Aufschlußücke	
	Hauptdolomit	Dichter, feinkörniger, hellgrauer Dolomit, dickbankig bis massig (40-200 cm)		

<sup>1</sup> mit Melanin

<sup>2</sup> mit Melanin, Ausgangsmaterial für Untersuchungen

## II. Taxionomie

Für die Bezeichnung der Gattung und aller höheren taxionomischen Einheiten wurde als Grundlage die Arbeit von ARKELL, KUMMEL & WRIGHT (1957, Treatise) unter Berücksichtigung der Arbeiten von SWEET (1964, Treatise) und TOZER (1971) verwendet.

Klasse	Cephalopoda	CUVIER 1797
Unterklasse	Ammonoidea	ZITTEL 1884
Ordnung	Phylloceratida	ARKELL 1950
Überfamilie	Phyllocerataceae	ZITTEL 1884
Familie	Ussuritidae	HYATT 1900

Dem Vorschlag TOZERS (1971, S. 1005), die Familie Discophyllitidae SPATH 1927 mit der Familie Ussuritidae HYATT 1900 zusammenzufassen, möchte ich mich anschließen.

TOZER weist darauf hin, daß die Innenwindungen vieler zu dieser Familie gehörenden Arten Skulpturen zeigen. Auf das Auftreten siphonaler Kielbildungen bei den Innenwindungen der zu den Ussuritidae gehörenden Gattung *Wipfingites* WIEDMANN 1970 macht WIEDMANN (1970, S. 975) aufmerksam.

Gattung *Epsiloceras* SPATH 1930

1930 *Mojsvarites*, auct., partim. - L. F. SPATH: The Eotriassic Invertebrate Faunas of East Greenland. -- Meddelelser om Grønland, Band 83, Nr. 1, S. 9. Kopenhagen 1930

1934 *Epsiloceras*, SPATH - L. F. SPATH: Catalogue of the Fossil Cephalopoda, etc., Part IV, S. 313-314, London 1934

Typusart: *Ammonites planorboides* GÜMBEL 1861

*Epsiloceras planorboides* (GÜMBEL)

1859 *Ammonites planorbis* SOW. -- WINKLER, Schichten d. *Avicula contorta*, S. 3

1861 *Ammonites planorboides* GÜMB. -- GÜMBEL, Geogn. Beschreib. d. bay. Alpen, S. 410

1861 *Ammonites planorboides* GUEMB. -- WINKLER, Oberkeuper n. Stud. i. d. bay. Alpen, S. 489, Taf. 9, Fig. 3 a, b, c

1864 *Ammonites planorboides* GÜMBEL -- V: DITTMAR, Contorta-Zone, S. 136

1864 *Ammonites planorbis* SOW. (= *Ammonites planorboides* GÜMB.) -- WINKLER, Beitr. z. Geol. bay. Alpen, S. 300

1875 cf. *Ammonites planorboides* GÜMB. -- GÜMBEL, Abriss d. geogn. Verh. Miesbach, S. 63

1884 *Ammonites (Psiloceras) planorboides* GÜMBEL -- ZITTEL, Handbuch d. Pal., 1 Abt., II. Bd., S. 454

1888 *Psiloceras planorboides* -- v. GÜMBEL, Geologie v. Bayern, Bd. I, S. 456

1888 *Ammonites planorboides* -- v. GÜMBEL, Geologie v. Bayern, Bd. I, S. 695, Fig. 380-1

1888 *Ammonites (Aegoceras) planorboides* -- v. GÜMBEL, Geologie v. Bayern, Bd. I, S. 696

1890 *Psiloceras planorboides* GÜMBEL -- STEINMANN & DÖDERLEIN, Elemente d. Pal., S. 425

1893 *Psiloceras (Monophyllites) planorboides* GÜMBEL -- v. MOJSISOVICS, Cep. d. Hallstätter Kalke, S. 789

1894 *Ammonites planorboides* -- v. GÜMBEL, Geologie v. Bayern, Bd. II, S. 149

1894 *Ammonites (Psiloceras) planorboides* -- v. GÜMBEL, Geologie v. Bayern, Bd. II, S. 178 (= GÜMBEL 1875, S. 63)

1895 *Monophyllites (Mojsvarites) planorboides* GÜMBEL sp. -- POMPECKJ, Anm. d. Rhät, S. 16; Fig. 2, 3 c; Taf. 1, Fig. 1, 2

- 1895 *Monophyllites planorboides* GÜMB. spec. -- HEIMBACH, Geol. Neuaufn. Farchanter Alpen, S. 14
- ? 1897 *Monoph. planorboides* GÜMB. sp. -- MARIANI, Contrib. a. conoscenza d. fauna ret. Lombarda, S. 65, Fig. 1
- 1905 *Monophyllites planorboides* GÜMB. sp. (*Psiloceras* bzw. *Mojsvarites* POMP.) -- FRECH, Lethaea geognostica, II. Teil, Das Mesozoicum, S. 404 (= MARIANI 1897; POMPECKJ 1895, Fig. 2; Taf. 1 Fig. 1)
- 1914 *Mojsvarites planorboides* (GÜMBEL) -- SPATH, On the develop. of *Tragophylloceras loscombi*, S. 351, Taf. 50, Fig. 12 (= POMPECKJ 1895, Fig. 3 c)
- 1915 *M. (Mojsvarites) planorboides* GUEMBEL -- DIENER, Fossil. Catalogus, S. 206
- 1919 *Monophyllites planorboides* GÜMB. sp. -- MARIANI, Sulla fauna retica lombarda, S. 142 (= MARIANI 1897, S. 65)
- 1930 *Mojsvarites planorboides* (GÜMBEL) = *Eopsiloceras*, gen. nov. -- SPATH, The Eotrias. invert. fauna, S. 9
- 1934 *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL) -- SPATH, Catalogue foss. cephal. British Mus., S. 314, Fig. 106 a, b, e (=POMPECKJ 1895, Taf. 1, Fig. 1; Fig. 2, 3 c)
- 1957 *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL) -- KUMMEL, Treatise L Ammonoidea, S. L186, Fig. 215, 2 a, b (=POMPECKJ 1895, Taf. 1, Fig. 1; Fig. 2)
- p 1970 *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL) -- WIEDMANN, Über d. Urspr. d. Neoammon., S. 972, Taf. 4, Fig. 4; Taf. 6, Fig. 9; Fig. 19 a, b)
- non 1879 *Aeoceras* cf. *planorboides* GÜMB. -- NEUMAYR, Z. Kenntn. d. Fauna d. unterst. Lias, S. 26, Taf. 4, Fig. 7
- non 1970 *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL) -- WIEDMANN, Über d. Urspr. d. Neoammon., S. 972, Taf. 2, Fig. 5; Taf. 4, Fig. 3; Fig. 4 c, d; Fig. 19 c

a. Beschreibung: Die Gehäuse sind mittelgroß, die Windungen mäßig evolut bis schwach involut. Der Windungsquerschnitt ist hochoval, Venter gerundet und nicht „narrowly arched“, wie SPATH (1934, S. 314) angibt. Letzteres ist wahrscheinlich auf die plattgedrückten Formen zurückzuführen. Die Gehäuse zeigen sehr feine Anwachsstreifen (Abb. 2 a, Taf. 1, Fig. 3), sind ansonsten glattschalig. Die Form der Streifen ist sigmoidal, vom Nabel ausgehend eng konkav nach außen. Nach 1/5 Windungshöhe gehen diese zu einer geringen konvexen Form über, deren Maxima etwas über 1/3 Windungshöhe liegt. Von hier aus bilden sie einen weiten - nach der Mündung zu offenen - Bogen, dessen Maxima bei 2/3 der Windungshöhe liegt. Das obere Ende der Bogen greift ein wenig über den Radius hinaus; die Kurve wird sichelförmig.

Die Lobenlinie zeigt eine charakteristische monophyllitische Ausbildung. Die Sättel enden in kugeligen oder blattartigen Formen; der externe Stamm, wie der erste Lateralsattel, ist aufgerichtet. Auf beiden Seiten des gerundeten Endblattes befinden sich mehr oder weniger symmetrisch angeordnete kleinere Seitenblätter. Die Loben erscheinen zweispitzig gezackt.

GÜMBEL (1861, S. 410) beschreibt Funde von Anptychen zusammen mit *E. planorboides*-Gehäusen. Zusätzlich zu diesen Merkmalen ist das Vorkommen von Melanin hervorzuheben (siehe Kap. 3. A.).

b. Bemerkungen: *E. planorboides* und *E. clio* wurden von WIEDMANN (1970) als *E. planorboides* zusammengefaßt. Bei der Bearbeitung des eigenen Materials ergaben sich indessen so gewichtige Gesichtspunkte für eine selbständige Stellung dieser Arten, daß der Ansicht WIEDMANNs widersprochen werden muß:

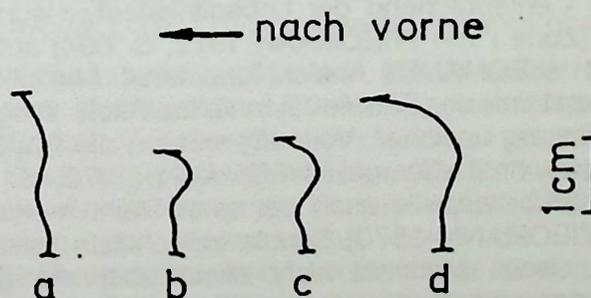
1. Anwachsstreifen
2. Melanin
3. Stratigraphische Verteilung
4. Räumliche Verteilung

1. Die Anwachsstreifen von *Eopsiloceras planorboides* sind deutlich verschieden von den Anwachsstreifen von *Eopsiloceras clio* (Abb. 2 a, b).
2. *E. planorboides* besitzt Melanin. Bei *E. clio* wurde es bisher nicht nachgewiesen.
3. *E. planorboides* ist beschränkt auf die *Choristoceras marshi* Zone des Rhät, während *E. clio* stratigraphisch tiefer im Oberrhin vorkommt.
4. Nach bisherigen Erkenntnissen unterscheiden sich *E. clio* und *E. planorboides* offensichtlich auch in ihrem Verbreitungsgebiet. Während *E. planorboides* bisher nur im Raum Garmisch nachgewiesen ist, liegen die Fundorte von *E. clio* im karpathischen Raum.

Anwachsstreifen von *E. planorboides* sind schwach sigmoidal, die von *E. clio* dagegen wesentlich stärker ausgebuchtet. *Eopsiloceras planorboides* und *Mojsvarites agenor* (MÜNSTER) zeigen im Verlauf ihrer Anwachsstreifen starke Ähnlichkeit. Die Anwachsstreifen von *Simonyceras simonyi* (HAUER) sind viel gewölbter als die von *M. agenor* oder *E. planorboides*. Der von WIEDMANN (1970, Taf. 4, Fig. 3) abgebildete *Eopsiloceras clio* zeigt größere Ähnlichkeit mit *S. simonyi*, ist jedoch wesentlich gewölbter im Verlauf seiner Anwachsstreifen. Auf die Ähnlichkeit der Anwachsstreifen von *E. clio* und *S. simonyi* auf der einen Seite und *E. planorboides* und *M. agenor* auf der anderen wiesen v. MOJSISOVICS (1893, S. 789), POMPECKJ (1895) und SPATH (1934) hin. Die Anwachsstreifen von *Wopfungites krystyni* WIEDMANN (Abb. 2 c) weisen starke Ähnlichkeit mit denen von *E. clio* auf.

Abb. 2: Anwachsstreifen der Ammoniten

- a. *Eopsiloceras planorboides*, b. *Eopsiloceras clio*, c. *Wopfungites krystyni*,  
d. *Simonyceras simonyi*.



Auf die Ähnlichkeit der Lobenlinien des rhätischen *E. planorboides* und des oberrheinischen *E. clio* wiesen schon v. MOJSIVOVICS (1893) und POMPECKJ (1895) hin. Auch WIEDMANN (1970) ist der gleichen Ansicht.

In seiner Arbeit 1970, S. 933, erhebt WIEDMANN einen Epsiloceraten zu einer neuen Gattung und Art: *Wopfingites krystyni* WIEDMANN. Nach WIEDMANN ist die Lobenlinie von *W. krystyni* ähnlich der von *E. clio* und *E. planorboides*. Der einzige Unterschied zwischen *E. clio* und *W. krystyni* besteht nach WIEDMANN (1970, S. 975) im Auftreten eines obtusen Siphonalkiels an den Jugendwindungen, der in den mittleren Wachstumsstadien von zwei feinen Marginalkielen begleitet wird und dann ausklingt. Es geht aus der Arbeit nicht hervor, welche nomenklatorische Bedeutung dem Wort „Epsilocerat“ beizumessen ist. Da WIEDMANN in dieser Arbeit mehrere neue Familien und Unterfamilien aufstellte, ist anzunehmen, daß der Begriff „Epsilocerat“ nicht als Familie oder Unterfamilie zu deuten ist. Auch ist bei WIEDMANN *Wopfingites* nicht als eine zu *Epsiloceras* gehörige Untergattung zu verstehen, denn *Wopfingites* wird als neue Gattung aufgestellt. Abgesehen von der nomenklatorischen Frage wäre hier die taxionomische zu stellen, ob die angegebenen geringen Abweichungen (Siphonalkiel bei Jugendwindungen) das Aufstellen einer neuen Gattung rechtfertigen. Die Familie Ussuritidae schließt mehrere Gattungen ein, bei denen die Jugendwindungen Skulpturmerkmale an der Peripherie zeigen (TOZER 1971, S. 1005); eine „Plastizität“ der Jugendformen (im Sinne von ARKELL 1957, Treatise, S. L110) wäre ebenfalls in Betracht zu ziehen.

#### c. Die Beziehungen des *Epsiloceras planorboides* zu den Neoammonoideen

Sich stützend auf die Ansichten älterer Autoren, stellt ARKELL (1957, Treatise: S. L232) *Epsiloceras planorboides* als unmittelbaren Vorläufer der unterjurassischen Psiloceraten dar. Nach ihm ist die Abstammung der Ammonitina wahrscheinlich polyphyletisch zu erklären. Demgegenüber steht die Auffassung SCHINDEWOLFS (1968), der hier eine monophyletische Entwicklung sieht. Allerdings stützt sich diese Auffassung ausschließlich auf die Morphogenese der Lobenlinie. In derselben Richtung interpretierend, geht WIEDMANN (1970, 1972) einen Schritt weiter. Nach ihm ist ausschließlich die Form des Internlobus maßgebend. Er sieht (1972) in *Phyllytoceras zlabachense* WIEDMANN den unmittelbaren Vorläufer der Psiloceraten und damit der Ammonitina (im Sinne WIEDMANNs 1970).

Bei der Aufstellung der neuen Ammonitengattung und -art *Phyllytoceras intermedium* WIEDMANN aus dem Karn sah WIEDMANN (1970, S. 962) in ihm einen Vertreter der Überfamilie Psilocerataceae. Die Aufstellung der Art und Gattung fußt auf der Erforschung der Lobenlinien anhand der Ammoniten-Nuklei. Er leitet daraus das Einsetzen der Ordnung Ammonitida schon in der Trias ab. Als unmittelbarer Vorläufer der Psiloceraten ist nach WIEDMANN (1972, S. 580) - entsprechend der Lobenlinienentwicklung - *Phyllytoceras zlabachense* aus dem Nor (Zone I von WIEDMANN 1972, S. 604) aufzufassen. TOZER (1971, S. 1001) widerspricht WIEDMANNs Ansicht und weist Ähnlichkeiten der Phyllytoceras-Lobenlinie mit den Ceratitina der Familie Gymnitidae nach. Wegen derer geringer Gehäusegröße sei die Bestimmung unsicher. Vorläufig wurden die Phyllytoceraten jedoch zu der Familie Gymnitidae gerechnet. Obwohl WIEDMANN (1972, S. 584) mit TOZER übereinstimmt, „daß bei *Phyllytoceras*, wie auch bei einer Reihe weiterer Ceratiten“ (im Sinne von KULLMANN & WIEDMANN 1970) bereits zerschlitze Internloben auftreten, kann seiner Meinung nach dieses Merkmal nicht allein über die Zugehörigkeit von *Phyllytoceras* zu den Gymnitiden entscheiden. In der Stammbaumzeichnung auf Abb. 21 leitet er (1972, S. 590) die Phyllytoceraten (wenngleich mit Fragezeichen versehen) aber

dennoch von den Gymnitiden - und nicht wie früher (1970, S. 962) von den Discophyllitidae - ab. Damit sieht er den Ursprung der Psiloceraten in der Ordnung Ceratitida (im Sinne von SWEET 1964) und der Überfamilie Pinacocerataceae MOJSISOVICS, 1879, und nicht mehr in der Überfamilie Phyllocerataceae. Die Pinacoceratiden sind aber nach KULLMANN & WIEDMANN (1970, S. 14) als phylogenetisch unbedeutend zu betrachten.

Im Wiener Symposium 1973 (ZAPPE 1974) berichtete KRYSTYN (1974, S. 142) anhand seiner Lobenlinienuntersuchungen, daß der Holotyp des *Phyllytoceras zlabachense* keinen „zerschlitzten Internlobus und triäniden U<sub>1</sub>“ besäße - wie von WIEDMANN beschrieben - sondern im Gegensatz dazu der Internlobus lituid sei. Auch die Sättel seien stärker phylloid. Der „triänide“ U<sub>1</sub> sei vergrößert skizziert. Nach Meinung KRYSTYNs ist die wiedergegebene Lobenlinie „verzeichnet“. Das Untersuchungsstück WIEDMANNs sei ein artlich nicht näher bestimmbarer *Rhacophyllites*.

Die obige Darstellung verdeutlicht die Problematik der Bestimmung anhand der Ammoniten-Nuklei, da bei ihnen nur wenige Merkmale zur Verfügung stehen. Alle Kriterien der erwachsenen Formen, wie: Gehäusegröße, Zahl der Windungen, Mündungsform, Skulpturmerkmale, Form/Dichte der Knoten und Rippen, sowie einige weitere, entziehen sich bei den Nuklei der Beobachtbarkeit. Hinzu kommt die große Variabilität der juvenilen Formen, auf die schon ARKELL (1957, Treatise: S. L110) hinwies.

Trotz aller umstrittenen Bestimmungen (cf. TOZER 1971, KRYSTYN 1974) muß aber festgehalten werden, daß WIEDMANN (1970, 1972) mehrere - in ihrer Gestalt verschiedene - Mesoammonoidea aus der Oberen Trias (Oberrhin/Rhät) bekanntgemacht hat. WIEDMANN (1972, S. 582) führt auch einige Ammoniten-Nuklei von der Lias-Basis („Rhät-Bonebed“) im Raum Tübingen an. Einen unterliassischen Anteil des „Rhät-Bonebeds“ in diesem Gebiet hat bereits E. v. HUENE (1933) anhand einiger Ammoniten-Juvenilformen (*Wähneroceras* sp. juv., *Psilophyllites* sp. juv.) belegt.

Nicht nur ist das Erkennen einzelner Elemente der Lobenlinie bei *Phyllytoceras* schwierig, sondern es sind auch große berechtigte Bedenken gegen eine Systematik vorzubringen, die nur auf einem einzigen Merkmal als Kriterium aufbaut. Bereits ARKELL (1957) wies darauf hin, daß die Form der Lobenlinie zwar ein wichtiges Merkmal für die taxionomische Unterscheidung bildet, jedoch nur im Zusammenhang mit weiteren Merkmalen herangezogen werden darf. Nur von Fall zu Fall (stratigraphisch wie taxionomisch) ist zu entscheiden, welcher Wert einem bestimmten Merkmal beigemessen werden kann.

Wahrscheinlich spielte die Gestalt des Internlobus in diesem zeitlichen Stadium der Ammonitengeschichte nicht die Rolle wie in der späteren Jura- und Kreidezeit. Der von SPATH (1924, S. 196) abgebildete Internlobus eines unterjurassischen *Wähneroceras* zeigt mehr Ähnlichkeit mit dem von WIEDMANN (1970, S. 941) für *Lytoceratina* typisch angesehenen Internlobus als dem der Ammonitina. Nach KRYSTYN (1974, S. 142) besitzt das *Phyllytoceras zlabachense*, das nach WIEDMANN unmittelbarer Vorläufer der Ammonitina (sensu ARKELL 1957 b) ist, einen lituiden Internlobus.

Der Nachweis von Melanin bei *Eopsiloceras* (Rhät) sowie Hinweise darauf bei *Elegantoceras* (Unterjura) und *Bochianites* (Unterkreide) (siehe Tabelle 2) bestätigt diese Ansicht. Der Ammonit *Eopsiloceras* besitzt einen lituiden Internlobus, *Elegantoceras* dagegen einen zerschlitzten. Beide haben planspiral aufgerollte Gehäuse. Im Gegensatz dazu ist der Kreideammonit *Bochianites* heteromorph. Daraus folgt, daß nicht die Form des Internlobus für das Fortbestehen der Ammonoidea über die Grenze Trias/Jura hinweg ausschlaggebend gewesen sein kann, sondern der Erwerb eines „Tintenbeutels mit Melanin“. Zeitlich läßt sich *Bochianites* von den Ammonitina ableiten.

Tabelle 2: Melanin-Untersuchungen aus fossilem Material

Fossil	Alter	Fundort	Untersuchungs- methode	Literatur
<i>Ichthyosaurus latifrons</i>	Unterer Jura	Lyme Regis, England	histochemisch	WITHEAR 1956
<i>Homo sapiens</i>	Jungholozän 350 v. Chr. 600 n. Chr.	Peru und Chile	"	POST & DANIELS 1969
<i>Alces</i> sp.	Jungpleistozän	Eldorado Creek, Alaska	"	DANIELS & POST 1970
<i>Bison</i> sp.	"	Eldorado Creek, Alaska	"	"
<i>Mammuthus</i> sp.	"	Fairbanks Creek, Alaska	"	"
Cephalopoden				
<i>Epsiloceras planorboides</i>	Obere Trias	Lahnwiesgraben, Deutschland	chemisch	MATHUR 1977
<i>Bochianites undulatus</i>	Untere Kreide	Deutschland	paläontologisch	WETZEL 1969
<i>Elegantceras elegantulum</i>	Unterer Jura	Ahrensburg, Deutschland	chemisch	LEHMANN 1967, cf. LEHMANN 1976
<i>Phragmoteuthis bisinuata</i>	Mittl. Trias	Raibl, Österreich	paläontologisch	NAEFF 1922
<i>Belemnites elongatus</i>	Unterer Jura	England	"	"
<i>Belemnites</i> sp.	"	Lyme Regis, England	"	CRICK 1907
<i>Acanthoteuthis (Odentobelus) sp.</i>	"	Holzmaden, Deutschland	"	WIESENAUER 1976
<i>Acanthoteuthis montefiorei</i>	"	England	"	NAEFF 1922
<i>A. conocauda</i>	"	"	"	"
<i>A. speciosa</i>	"	"	"	"
<i>Belemnoteuthis antiqua</i>	Mittlerer Jura	Christian Mailford, England	"	"
<i>Geoteuthis bollensis</i>	Unterer Jura	Ohne Angaben	chemisch	BEYERMANN & HASENMAIER 1973
Unsichere Deutungen				
<i>Orthoceras</i> sp.	Silur	Berau, Böhmen	paläontologisch	EHRENBERG 1942
Goniatitidae	ohne Angaben	ohne Angaben	ohne Angaben	v. SALVINI-PLAWEN 1970
<i>Rhyncholithus</i> sp.	Mittlere Trias	"	"	BRONN 1836 cf. NAEFF 1922
<i>Belemnites tubularia</i>	Unterer Jura	Balingen Deutschland	paläontologisch	RIEGRAF 1973

Die zeitliche und räumliche Verteilung der Eopsiloceraten bestätigt diese Überlegung. Die oberrhinische Form *Eopsiloceras clio* (MOJSISOVICS) wird zwar aus den verschiedensten Bereichen (West-Karpathen, Bulgarien und Kärnten) beschrieben, doch recht selten gefunden. Im Gegensatz dazu wurden sichere Funde des rhätischen *E. planorboides* nur aus einem sehr eng begrenzten Areal (Garmischer Gegend) bekannt. Dort kommen sie jedoch sehr zahlreich vor. Die einzige Beschreibung eines *E. planorboides* aus der Lombardei (MARIANI 1897) kann auch für *E. clio* aus stratigraphisch tieferen Schichten zutreffen.<sup>2</sup> Der begleitende Ammonit *Choristoceras rhaeticum* kommt ebenfalls schon in tieferen Schichten vor. Die zeitliche Spanne zwischen *E. clio* und *E. planorboides* war ausreichend für die Evolution des adaptiven Merkmals „Tintenbeutel“. Die kürzeste Lebensdauer einer Gattung der Ammonitina nach Berechnung HALLAMs (1975) beträgt etwa die Länge einer Zone (= 1 Million Jahre; nach MAUBEUGE 1972 wesentlich weniger - 2500 Jahre).

Auch eine Reihe anderer Merkmale sprechen für die phylogenetischen Beziehungen von *E. planorboides* zu den Ammonitida (im Sinne SWEETS 1964):

- a. GÜMBEL (1861, S. 398) beschreibt den Fund eines Anaptychus zusammen mit einem *E. planorboides*-Gehäuse. Anaptychen wurden auch zusammen mit Psiloceraten gefunden. Nach WIEDMANN (1970, S. 930) hat diese Gemeinsamkeit allerdings keine weitere Bedeutung (cf. SCHINDEWOLF 1962, S. 180; KAISER & LEHMANN 1971).
- b. Der unterjurassische *Psilophyllites* hat - ähnlich wie *Eopsiloceras* - einen lituiden Internlobus. Nach WIEDMANN (1970, S. 949) handelt es sich bei *Psilophyllites* um eine Rückentwicklung (cf. SCHINDEWOLF 1962, S. 123; cf. WIEDMANN 1972, S. 583).
- c. Die Sättel der Lobenlinien mehrerer unterjurassischer Ammonitina-Arten haben phylloiden Charakter, so z.B. *Psilophyllites*, *Euphyllites*, *Parapsiloceras* und einige *Psiloceras*-Arten.
- d. Beide Gattungen - *Eopsiloceras* und *Psilophyllites* besitzen schwache sigmoidale Streifung auf der Schale.
- e. Die Größe und Gehäuseform von *Eopsiloceras* ähnelt der der Psiloceraten. Die Gehäuse sind glattschalig, mit gerundetem Venter ohne Kiel- oder Schulterbildung. Der Involutionsgrad der Psiloceraten ist unterschiedlich; *P. planorbis* ist involuter als der jüngere *P. sampsoni* (beide aus der Planorbiszone).

#### d. Verbreitung

Kössener Schichten der Garmischer Gegend (Griesen, Neidernachtal, Lahnewiesgraben); Kotalm bei Miesbach.

#### e. Stratigraphische Reichweite

Rhät (*Choristoceras marshi*-Zone).

<sup>2</sup> Nach G. PINNA (1977, persönliche Mitteilung) ist das Material im Krieg zerstört worden.

## B. Zur Stratigraphie

### I. Geochronologie

Die Grenze Trias/Jura ist biologisch definiert. Die bisher vorliegenden physikalischen Meßwerte für diesen Zeitraum liefern sehr ungenaue geochronologische Werte, da die in Frage kommenden Gesteine für die radiometrischen Messungen im Zeitraum Trias/Jura zeitlich sehr ungleichmäßig und sparsam verteilt sind. Auch die wenigen Meßwerte selbst stehen stark unter Kritik (ARMSTRONG & BESANCON 1969). Die stratigraphische Stellung dieser Gesteine (u.a. Guichonpluton/British Kolumbien; Billiton/Indonesien) ist umstritten. So kommt es, daß die Grenze Trias/Jura mit jeder Neuveröffentlichung eine andere absolute Altersangabe erhält (HOLMES 1939:  $180 \pm 5$  m.a.; HOLMES 1959:  $180 \pm 5$  m.a.; KULP 1961: 181 m.a.; AFANASSY & RUBINSTEIN 1964: 195 m.a.; Geol. Soc. 1964: 190 - 195 m.a.; PECHERSKY 1970: 195 m.a.; HINTE 1976: 192 m.a.).

Nicht nur die Formationsgrenze, sondern auch die Zeitdauer der einzelnen Stufen und Zonen ist von Interesse. Um diese näherungsweise zu ermitteln, wird die Zeitlänge der Formation durch die Zahl der allgemein anerkannten Stufen oder Zonen geteilt. Für die Kreide werden alle Stufen als gleichlang angesehen (CASSY 1964, S. 199). Im Jura und in der Trias gilt dies auch für die Zonen. Das bedeutet, daß die unterste jurassische Zone (*Psiloceras planorbis*) wie auch die oberste triassische Zone (*Choristoceras marshi*) je einer Million Jahre entsprechen.

### II. Lithostratigraphie

Die hier beschriebenen Ammonitenfunde, die Choristoceraten und Eopsiloceraten, stammen alle aus Kössener Schichten des Lahnewiesgrabens und Neidernachtals. Im Gegensatz zu der Typuslokalität Kössen, wo die Schichten durchwegs kalkiger sind, werden sie in der Garmischer Gegend tonhaltiger. Das Hauptlager des *E. planorboides* liegt 20-100 cm über dem der letzten Choristoceraten und ist dünn- bis feinblättrig schiefrig. Eine andere Eigentümlichkeit ist das häufigere Auftreten der Ichnofossilien in diesen Schichten. Sie finden sich von Bank zu Bank wie folgt:

- a. U-förmiges Rohr 10 m unterhalb der Choristoceratenbänke;
- b. Bänke unterhalb der Choristoceraten mit dendritisch entwickelten Ichnofossilien (bis 5 mm Ø), die senkrecht zu den Schichtflächen stehen; und
- c. Ichnofossilien (10-18 mm Ø) parallel zu den Schichtflächen.

Damit wird das allmähliche Absinken des Meeresbodens deutlich. Das Ichnofossil-Vorkommen erstreckt sich weiter als das Hauptlager des *E. planorboides*, und dieses reicht ca. 5 m weiter als das letztgefundene *E. planorboides*-Ammonitenstück. Erst dann treten die ersten Kieselknollen im Gestein auf. Bei der Profilaufnahme wurde die Grenze zwischen Kössener Schichten und Jurakieselkalk mit dem Auftreten der Kieselknollen gezogen. Die Gesteine, die den oberen Teil der Kössener Schichten bilden und in der Hauptsache *E. planorboides* enthalten, sind den Allgäuer Fleckenkalken (ALBRECHT 1953, JACOBHAGEN 1959) zum Verwechseln ähnlich. Ein Großteil der von LINKE (1963) ausgeschiedenen Jurafleckenkalke dürfte wahrscheinlich mit dieser speziellen Faziesbildung der Kössener Schichten identisch sein. Eine exakte Grenzziehung zwischen Trias (Rhät) und Jura (Hettangien) ist in diesem Gebiet lithostratigraphisch nicht möglich. Der erste jurassische Ammonit - ein Arietit - wurde in Kieselkalkschichten ca. 60 m über den letzten *E. planorboides* gefunden.

### III. Biostratigraphie

Nach KUMMEL (1957, S. L 124) ist die oberste Stufe der Trias, das Rhät (Rhätische Gruppe - GÜMBEL 1861, S. 122; Rhaetic formation - MOORE 1861, S. 487; Étage rhétien - RENEVIER 1864, MARTIN 1865), mit der einzigen Zone des *Choristoceras marshi* vertreten. Als unterste Stufe des Jura gibt ARKELL (1946; 1957, S. L 125) Hettangien (RENEVIER 1864, S. 51) mit den Zonen des *Psiloceras planorbis* und der *Schlotheimia angulata* an. Schon seit Mitte des 19. Jahrhunderts wurde oft zur Diskussion gestellt, ob Rhät als unterste Stufe des Jura (Infralias) oder als oberste der Trias zu betrachten ist. Eine einhellige Meinung konnte nicht erzielt werden. Beim Literaturstudium führte dies zu Mißverständnisse, so z.B. (HERAK 1975), ob die Säuger erstmalig im Jura auftreten oder in der obersten Trias, je nachdem ob Rhät zum Jura oder zur Trias gerechnet wurde. In Diskussionen jüngeren Datums (BECHSTÄDT & MOSTLER 1972, ZAPFE 1974) lag das Schwergewicht auf der Untergrenze des Rhäts zum Obernor. Die Obergrenze des Rhäts zum Hettangien geriet dabei außer acht.

Sich stützend auf den Begriff „Hemerae“ von BUCKMAN (1898), teilt SPATH (1934, S. 20) das Rhät in das untere „Rhaetitan“ und das obere „Eopsiloceratan“ ein. „Hemera“ bedeutet das Hauptlager eines Fossils, und insofern ist die Beobachtung SPATHs richtig. Dies ist aber nicht identisch mit dem jetzt gebräuchlichen Begriff „Zone“. Da das erstmalige Auftreten von *E. planorboides* mit den Choristoceraten zusammenfällt, ist die Ausgliederung einer Planorboides-Zone neben der Marshi-Zone nicht sinnvoll.

Somit ist die Frage der Einstufung für diejenige Schichten zu stellen, die höher liegen als das höchstvorkommende Zonenindexfossil (*Choristoceras marshi*), denn in diesen Schichten ist das Hauptlager von *E. planorboides* zu finden. Nicht nur in der Garmischer Gegend, sondern auch in der Osterhorngruppe (PLÖCHINGER & OBERHAUSER 1956, KOLLMANN 1963, PISTOTNIK 1973) taucht dieselbe Frage auf. Im Kendelbachgraben (WIEDMANN 1974) liegen ca. 25 m mächtige Mergelschichten über denen mit *Choristoceras marshi*. Da über diesen Schichten das erste *Psiloceras planorbis* gefunden wurde, stufte man sie - dem Beispiel aus England folgend - als „Präplanorbis“-Zone ein. Auch aus Nordwest-Deutschland werden Präplanorbis-Schichten (LANGE 1941) mit dem Ammoniten *Neophyllites* beschrieben. In England wurden Präplanorbis-Schichten von mehreren Autoren (u.a. RICHARDSON 1911; TUTCHER 1917) nachgewiesen. Nach TUTCHER gliedert sich die Schichtenfolge des untersten Hettangien in das Langportensis- Tatei-, Liassica- und Planorbis-Lager. ARKELL (1956, S. 38) teilt das Hettangien in die Planorbis-Zone und Angulata-Zone ein, wobei erstere wiederum in eine Planorbis- und Johnstoni-Subzone unterteilt wird. DEAN, DONOVAN & HOWARTH (1961) schlagen eine Unterteilung des Hettangien in die Zonen des *Psiloceras planorbis*, *Alsatites liassicus* und der *Schlotheimia angulata* vor. Dieser Einteilung schließt sich HALLAM (1975) an. Hier ist zu bemerken, daß das nach den englischen Autoren für das Untere Hettangien namengebende Fossil „*Ostrea liassica* STRICKLAND“ (= *Liostrea hisingeri* NILSON) auch aus dem Rhät beschrieben wurde (SCHÄFLE 1929, S. 16; STENZEL 1971, S. N 1103; HUDSON & PALMER 1976, S. 87). Nach HUDSON & PALMER ist *Liostrea hisingeri* ein Faziesfossil, das zusammen mit *Dimyodon intusstratum*, *Modiola langportensis* und *Lima valoniensis* aus den rhätischen Schichten von Dorset, Somerset und Gloucestershire beschrieben wurde. Stenohaline Formen wie Korallen, Brachiopoden, Cephalopoden und Echinodermaten kommen in diesen Schichten nicht vor. Die Autoren schließen daraus, daß *L. hisingeri* eine euryhaline Art war. Ähnliche ökologische Verhältnisse werden von HALLAM (1971) auch für *L. hisingeri* im Unteren Jura Portugals angenommen. Das Fehlen von *L. hisingeri* - wie auch anderer Austernarten - in den Schichten des *E. planorboides* kann daher ökologisch gedeutet werden.

Die vorhergehende Darstellung zeigt, daß zwischen der *Choristoceras marshi*-Zone des Rhät und der *Psiloceras planorbis*-Zone des Hettangien im alpinen Raum, in Nordwestdeutschland und England ein Schichtpaket abgelagert wurde, das man bisher stratigraphisch nomenklatorisch nicht erfassen konnte. Diese Postmarshi-präplanorbis-Schichten werden im Kendelbachgraben 20 m, in Nordwestdeutschland ca. 5 m, in England (RICHARDSON 1911) 0,6 bis 5,5 m mächtig. Im Lahnewiesgraben beträgt ihre Mächtigkeit 6 m, vom höchsten *Choristoceras marshi*-Fund bis zum untersten Kieselknollenhorizont gerechnet. Anhand des Profils im Kendelbachgraben kann für diese Schichten eine Zeitspanne von ca. 800 000 Jahren angenommen werden. In diesen Zeitraum (Postmarshi-Präplanorbis-Zone) ist die Formationsgrenze Trias/Jura zu legen.

Der Empfehlung des Colloque Jurassique Luxembourg 1962 (MAUBEUGE ed. 1964, S. 81) folgend, wären diese Schichten der Postmarshi-Präplanorbis-Zone, die auch das Hauptlager des *Eopsiloceras planorboides* enthalten, dem Jura zugehörig. Der Ammonit *Eopsiloceras planorboides* wäre dann der älteste Vertreter jurassischer Neoammonoidea. AGER und DONOVAN et al. schlugen im Colloque Jurassique Luxembourg 1967 (S. 84, in: MORTON, S. 83-93; MAUBEUGE ed. 1974) vor, die Basis des Hettangien mit dem Papierschieferhorizont (der frei von Megafossilien ist) als „Markerpoint“ gleichzusetzen. Obwohl dies eigentlich nur die Stratotypen Englands betrifft, dürfen nach dem Vorschlag dieser Autoren auch geeignete Markerpoints in anderen Ländern für die Jurastratigraphie herangezogen werden. Im Profil des Lahnewiesgrabens könnten Papierschiefer als Markerpoint angesehen werden. Diese Schichten enthalten aber zahlreiche Ammoniten: im unteren Teil *Choristoceras marshi*, im oberen *Eopsiloceras planorboides*. Die Papierschiefer sind daher als Markerpoint in diesem Gebiet nicht geeignet.

Nach den stratigraphischen Regeln von CALLOMON (1965) und CALLOMON & DONOVAN (1966) ist nur die Untergrenze der jeweiligen Zone durch das Vorkommen des Zonenfossils festzulegen. Die Formations- und Stufengrenzen müssen mit Zonengrenzen zusammenfallen. Diese Regeln erlauben weder Lücken noch Überlappen der Zonen. Die Obergrenze der Zone wird jeweils durch die Untergrenze der darauffolgenden Zone definiert. Ein striktes Einhalten dieses Schemas bedeutet, daß die ganzen Postmarshi-Präplanorbis-Schichten der Trias zuzurechnen sind, denn die Basis des Juras wäre dort zu ziehen, wo das Zonenfossil *Psiloceras planorbis* erstmalig auftritt. Diese Einteilung widerspricht der bisherigen Gepflogenheit, die Präplanorbis-Schichten (RICHARDSON 1911) zum Jura zu rechnen.

Die Untersuchungen WIEDMANNs (1970, S. 958) an den Ammoniten-Nuklei aus dem Zlambachgraben ergaben, daß die dort abgelagerten Schichten die Obergrenze des Rhät zum Jura nicht überschreiten. Anhand der Mikrofossil-Untersuchungen gelangten aber PLÖCHINGER & OBERHAUSER (1956) und KOLLMANN (1963) zu der Ansicht, daß ein Teil dieser Schichten als jurassisch anzusprechen wäre.

An der Grenze Trias/Jura sind keine Anzeichen weltweiter Veränderungen im Bereich des Klimas, der Transgression/Regression oder in anderen physikalisch-chemischen Bereichen zu verzeichnen. Es ist daher verständlich, daß die meisten Gruppen einschließlich der Gastropoden und Bivalven bei den Mollusken an dieser Grenze keine Zäsur zeigen. Der deutlichste Einschnitt ist bei den Cephalopoden, Ammonoideen und Nautiloideen, ausgeprägt. Auch innerhalb der Ammonoideen gibt es aber keine einzige Art, die diese Grenze wirklich präzise anzeigt. Auch andere Megafossilien und Mikrofossilien erfüllen diese Aufgabe nicht.

Durch verbesserte Untersuchungsmethoden gelang es in jüngster Zeit, Nannofossilien für die stratigraphische Bestimmung heranzuziehen. So konnten BARNARD & HAY (1974) den Coccolithen *Annulithus arkelli* ROOD, HAY & BARNARD 1974 aus den untersten Schichten des Jura (Liassica-Schichten) identifizieren. Nach diesen Autoren wird die „*Ostrea liassica*-Zone“ durch *Annulithus arkelli* und *Turbirhabdus patulus* PRINS ex ROOD, HAY & BARNARD vertreten. Die Planorbis-Zone ist charakterisiert durch *A. arkelli*, *T. patulus*, *Crepidolithus cavus* PRINS ex ROOD, HAY & BARNARD und *Vekshinella quadriarculla* (NOËL). Van HINTE (1976) hat (mit einigen wenigen Veränderungen) die Coccolithen-Biostratigraphie des Jura von BARNARD & HAY (1974) für seinen „Jurassic Time Scale“ übernommen. Er stellt die Nannofossil-Zonen des Ammoniten-Zonen gegenüber. Anhand der Coccolithenfunde scheint sich hier eine Möglichkeit weltweiter Korrelation anzubieten, insbesondere im Hinblick auf die Trias/Jura-Grenze.

In der Garmischer Gegend waren sämtliche untersuchte Proben mit *E. planorboides* von Coccolithen frei. Man könnte daraus schließen, daß *E. planorboides* zwar den Übergang zu den Jura-Ammonitina bildet, zeitlich gesehen jedoch noch der Trias (Rhät) zuzurechnen ist. Auch die Kössener Schichten würden dann gänzlich der Trias angehören.

Die unterschiedliche Bildung der Kössener Schichten in den nördlichen Kalkalpen deutet WILSON (1975) als Hinweis auf voneinander getrennte synchrone Kössener Becken. Die große Faunengemeinschaft zwischen Oberrhin und Rhät (URLICHS 1972, WIEDMANN 1972) und zwischen Rhät und Hettangien (MARTIN 1865, RICOUR 1960) sowie die allmähliche Entwicklung von Kieselkalken aus Mergelkalken läßt sich durch regionalpaläogeographische Überlegungen - allmähliche Meeresbodensenkung - erklären. Neuerdings werden auch Meeresströmungsänderungen (CITA 1976) oder die Meeresverschmutzung (JORDAN 1974, AGER 1976) für die besondere Fazies- und Faunenentwicklung im Rhät herangezogen. Die verbreiteten Meeresregressionen, die WIEDMANN (1970, 1972) daraus postuliert, sind hier nicht nachzuweisen. Dafür ist von Interesse zu vermerken, daß VAIL & MITCHUM (vide GUSSOW 1976) Regressionen größeren Ausmaßes an der Grenze Hettangien/Sinemurien feststellten.

### 3. A. Biochemische Untersuchung

#### I. Bisherige Kenntnisse

Der Name Melanin (gr. = schwarz) wurde erstmalig von BIZIO 1825 (vide FRÉDÉRIQUE 1924) für das Pigment des Sepiatintensekrets verwendet. Heute werden in der Natur vorkommende rote bis schwarze Pigmente als Melanine bezeichnet. Sie kommen bei zahlreichen Bakterien (z.B. *Microspira tyrosinatica*, *Bacterium symbiotivum* und *Bacillus salmonicida*), Pilzen (z.B. *Ustilago maydis*), höheren Pflanzen (z.B. in einigen Samen, in der Bananenschale, in einigen Hölzern) und Tieren vor. Beispiele im Tierreich gibt es bei Coelenteraten, Mollusken, Arthropoden, Echinodermen und Vertebraten (NOPP 1964). Außerdem entsteht Melanin im Menschen bei Melanosoma einfacher oder cancerogener Art. In fossiler Form sind Melanine bei Cephalopoden (NAEFF 1922, LEHMANN 1967, WETZEL 1969), Ichthyosauriern (WHITEAR 1956), Elchen, Mammuts und Bisons (DANIELS & POST 1970) und Menschen-Mumien (POST & DANIELS 1969) identifiziert worden.

Melanine werden nach NICOLAUS (1968) eingeteilt in Eumelanine, Allomelanine und Phaeomelanine. Eumelanine sind im allgemeinen braun bis schwarz und kommen nur im Tierreich vor. Die Allomelanine, ebenfalls normalerweise schwarz, kommen bei höheren Pflanzen (Samen, Bananenhaut usw), einigen Pilzen und Bakterien vor. Phaeomelanine sind verantwortlich für die Rotfärbung von Haaren bei Säugetieren und Federn bei Vögeln.

Das Hauptaugenmerk bisheriger Untersuchungen konzentrierte sich auf im Tierreich vorkommende Melanine (Eumelanine). Die dunkle Haut- oder Fellfärbung ist auf die Bildung von Melaninpigment zurückzuführen. Innerhalb des Tierreichs weisen nur die Cephalopoden Melanin als Hauptbestandteil ihres Tintensekrets auf, nämlich ca. 70 %. Die Malerfarbe „Sepia“ ist ein mit Natronlauge abgekochtes und mit Gummi arabicum vermishtes Produkt des Sepiatintensekrets.

Die Melanine tierischen Ursprungs sind Hochpolymere der Indolgruppe. Als Ausgangsstoff für deren Bildung dient die Aminosäure Tyrosin. Die Biosynthese vieler Melanine wird von KARLSON (1972) nach dem RAPER-MASON-Schema (1948) wie folgt dargestellt:

Tyrosin --> Dopa --> Dopachinon --> 5,6-Dihydroxyindol --> Indol-5,6-chinon --> Melanin.

Diese Reaktionsfolge findet in Anwesenheit bestimmter Enzyme (Tyrosinase, Peroxidase) statt. Erst PIATTELLI & NICOLAUS (1961) gelang es in ihren Arbeiten, die chemische Struktur des Melanins zu ermitteln, im Falle der Sepiatinte als ein Polymer des Indol-5,6-chinons. Durch Vergleiche zwischen natürlichen (Sepiamelanin) und synthetisch hergestellten Melaninen (Dopamelanin, 5,6-Dihydroxyindolmelanin) stellten PIATTELLI et al. (1962) fest, daß außer dem Indol-5,6-chinon auch noch andere Gruppen im Sepiamelanin - insbesondere 5,6-Dihydroxyindol-2-carbonsäure - vorkommen. Nach NICOLAUS (1968) ist Sepiamelanin ein Makromolekül oder eine Mischung der Makromoleküle, die hauptsächlich aus dem Polymer vom Typ  $[(C_8H_4NO_2)_x(C_8H_4NO_2 \cdot COOH)]_y$  bestehen. Hierbei liegt x zwischen 1 und 4 und y sehr hoch. Sepiamelanin unterscheidet sich von anderen Melaninen durch seine extreme Unlöslichkeit.

Bei den Cephalopoden wird das melaninhaltige Tintensekret (die Tinte) in einer dafür besonders vorgesehenen Tintendrüse gebildet. Unter den heute lebenden Cephalopoden wird, gemessen an der Körpergröße, die größte Menge der Tinte bei *Sepia officinalis* produziert. PIATTELLI & NICOLAUS (1961) konnten von durchschnittlich großen Sepien (300 bis 400 g) 1 bis 2 g Melanin gewinnen. Die Melaninproduktion anderer Cephalopoden - wie *Loligo* oder *Sepiolo* - ist wesentlich geringer. Die Cephalopoden der Tiefsee, einschließlich *Nautilus*, produzieren keine Tinte.

Die Produktionsweise von Tintendrüse und -beutel ist mehrfach beschrieben worden (FRÉDÉRIQUE 1924, PIATTELLI & NICOLAUS 1961 usw.). Bei den Sepien bildet die Tintendrüse gleichzeitig einen Teil des Birnenförmigen Tintenbeutels. Dieser mündet wiederum in einen verlängerten Röhrengang, dessen äußeres Ende mit einer in zwei Richtungen wirksam werdenden Schließmuskulatur ausgestattet ist. Der äußere Röhrengang endet am Darmkanale des Tieres. Die in der Drüse nur sehr langsam produzierte Tinte wird im Tintenbeutel gespeichert. Ist dieser völlig entleert, vergehen bei *Sepia* bis zu zwei Stunden, bis der Beutel wieder voll wird.

Als Ausgangsstoff für die Bildung von Melanin werden Tyrosin und ein Enzym - Tyrosinase bei *Sepia* - benötigt. Diese beiden Stoffe sind in der Drüse stets ausreichend vorhanden, in geringer Menge auch im Tintensekret nachweisbar. Die Drüse produziert Melanin, verknüpft mit einem Protein (Melanoprotein). Außer Melanoprotein enthält die Tinte auch einige andere Stoffe. Kurz bevor das Tier seine Tinte ausstößt, läßt die Schließmuskulatur der Rohre Meerwasser in den Tintenbeutel einfließen. Mit Hilfe eines bestimmten von der Drüse produzierten Stoffes, „Mucus carrier“, bildet sich daraufhin im Tintenbeutel eine Emulsion von Melanoprotein und Meerwasser. Diese wird mit Hilfe der Beutelwand und Röhrenschließmuskulatur in das Wasser der Umgebung ausgestoßen. Das ausgestoßene Tintensekret behält eine Weile die Form eines Fadens bei.

## II. Lage der schwarzen Substanz

Kleine schwarze Tintenflecken wurden auf und in mehreren Ammonitengehäusen beobachtet, häufig in unmittelbarer Nähe des Mundsaumes. Um eventuelles Fremdmaterial auszuschließen, wurden nur die Ammoniten näher untersucht, deren Tintenfleck sich vom Mundsaum aus weiter nach innen verfolgen ließ. Es wurde versucht, die größtmögliche Menge der schwarzen Substanz für die chemischen Untersuchungen zu gewinnen. Die Schale der tintenhaltigen Ammoniten wurde vom Mundsaum aus Stück für Stück mit einem spitzen Messer aufgebrochen. Die darunter liegende schwarze Substanz konnte dann mit der Messerspitze vom Gestein abgehoben werden. Die Substanz war spröde und ließ sich relativ leicht abheben. Abkratzen wurde vermieden, weil dadurch größere Mengen des Nebengesteins als Verunreinigung in die Materialprobe gelangt wären. Um die Verunreinigung so gering wie möglich zu halten, wurde diese Arbeit unter dem Binokular durchgeführt. Nach mehreren Vorversuchen, als die Untersuchungsreihe feststand, wurde nach dieser Methode aus acht Ammonitengehäusen die Tintensubstanz gewonnen. Jedesmal wurde das Material getrennt aufbewahrt.

Bei dieser Präparations- und Gewinnungsmethode wurden folgende Beobachtungen gemacht:

1. Die Substanz hatte eine schwarze glänzende Farbe und war durchsetzt mit polygonalen Trockenrissen. Das Material war in einer mehr oder weniger gleichmäßig dicken Schicht und ca. 0,5 mm ausgebreitet.
2. Vom Mundsaum aus gemessen, reichte die Substanz bis zu ca. 1,5 cm nach innen in das Ammonitengehäuse hinein.
3. Der Tintenfleck war am Mundsaum weniger breit (5-6 mm) als weiter innen. Seine Lage war subzentral nach der Dorsalseite gelegen. In mehreren Fällen konnte der Tintenfleck außerhalb und innerhalb der Gehäuse beobachtet werden. In einem Fall hatte sich die Tinte entlang der Umbilikalnaht ausgebreitet.
4. Es konnte nicht festgestellt werden, ob die Gesamtform des schwarzen Flecks eine Birnenform hatte oder nicht (cf. LEHMANN 1967). In den vorliegenden Stücken wurde eher der Eindruck erweckt, daß durch das Tintensekret die Wände der Drüse und deren gangförmige Öffnung zerplatzt waren. Die Peripherie des Flecks war nicht regelmäßig, wie bei einer Gangausfüllung zu erwarten wären. Die gleichmäßig dicke Ausbreitung der Tintensubstanz spricht auch für dieses Platzen. Nichtsdestoweniger wird hier für möglich gehalten, daß die Tintendrüse ursprünglich eine ähnliche Form hatte, wie LEHMANN es von seinen Ammoniten beschreibt, da der Fleck in Richtung Mundsaum enger wird.
5. Es wurden keine Hinweise (Abdrücke oder organische Reste) für andere Weichteile des Ammonits gefunden. MUTVEI & REYMENT (1973) schreiben, daß im Normalfall nach dem Tode des Tieres eine Gasentwicklung durch Verwesung in der Wohnkammer das Gehäuse sehr rasch auf die Wasseroberfläche trieb. Es kam zu einer Loslösung der Weichteile vom Gehäuse und anschließend zu dessen Wegfall. Für die vorliegenden Ammoniten muß man auf Grund der Tinte schließen, daß beim Bedecken derselben durch Sedimente die Weichteile noch im Ammonitengehäuse waren. Dies erklärt auch, warum keine Abdrücke der Weichteile im Gestein zu finden sind (KENNEDY & COBBAN 1976, S. 9). Das Vorhandensein von Tinte im Ammonitengehäuse widerlegt ferner die ältere Ansicht (THOMPSON 1942), das das Ammonitengehäuse ein Innengehäuse war, wie bei den heutigen *Spirula*.

6. Die Tintensubstanz wurde nur bei dem glattschaligen Ammoniten *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL) beobachtet. Heteromorphe Ammoniten, wie z.B. *Choristoceras marshi* v. HAUER enthielten keine Tinte. Auf manchen Schichtflächen, bei denen beide Ammonitenarten gleichzeitig zu beobachten waren, waren die Tintenflecken nur auf oder im Gehäuse von *E. planorboides* vorhanden. Das Vorkommen der Tinte bei *E. planorboides* war nicht auf einen bestimmten Horizont beschränkt. Exemplare mit Tinte sind innerhalb der gesamten stratigraphischen Reichweite der Art vorhanden.

### III. Zur Untersuchungsmethodik

Die Auswahl und Reihenfolge der Untersuchungsmethoden ist bedingt durch die Menge der zur Verfügung stehenden Probesubstanz und die Zielsetzung der Untersuchungen (Identifizierung der Substanz als eines der Melanine).

Wegen der geringen Menge und der Unlöslichkeit der Substanz schiedenen Verfahren wie UV-Spektroskopie, naßchemische Analyse usw. aus. Auch mußten bei der Reingewinnung niedrige Temperaturen eingehalten werden. Bei bisherigen Untersuchungen (BEYERMANN & HASENMAIER 1973) wurde die Probe durch Abrauchen mit HF in reinem Zustand gewonnen. PIATTELLI & NICOLAUS (1961) kochten die Sepiamelaninprobe mit konz. HCL auf, wobei eine Abgabe von CO<sub>2</sub> beobachtet wurde. FOX (1966) warnt vor zu drastischen Verfahren. Seiner Meinung nach darf die Temperatur bei Melaninuntersuchungen nicht erhöht werden.

Das „Handbook of Biochemistry“ (SOBER 1970) gibt an, daß für die Röntgenfluoreszenzanalyse nur eine geringe Menge an Substanz benötigt wird und für weitere Untersuchungen erhalten bleibt. Dagegen stellte KROEPIN (1964, S. 166) fest, daß durch Verwendung von anregender Bremsstrahlung (von 54 keV) die Komponenten der von ihm untersuchten Proben bei der Röntgenfluoreszenzanalyse zerstört wurden.

### IV. Chromatographische Analyse

Die Grundbegriffe der Chromatographie sind seit 1906 bekannt. Durch dieses Verfahren lassen sich sehr geringe Mengen von Substanzen (5 µg und darunter) voneinander trennen. Seit 1940 werden chromatographische Trennverfahren in der organischen Chemie immer häufiger angewandt. In den vorliegenden Untersuchungen wurde Dünnschichtchromatographie als positive wie auch als negative Nachweismethode verwendet.

1. Im Gelände entnommene Tintenproben wurden in 2 n HCl suspendiert und dann auf die Kieselgelträgerplatten aufgetragen. In zwei Fällen war das Ergebnis negativ, in einem weiteren Versuch waren Flecken durch Fluoreszenz im UV-Licht erkennbar. Sie konnten mit Ninhydrinlösung sichtbar gemacht werden. Obwohl der Verdacht besteht, daß es sich hierbei um Aminosäuren handelt, die sich während der Sedimentation syngenetisch abgelagert hatten, wurde die positive Reaktion als Kontamination gedeutet. Von der Lage der Proben im Gestein läßt sich sagen, daß die chemische Verwitterung viel weiter reicht, als optisch im Gelände erkennbar ist. Vom Zeitpunkt der Lithifikation bis zur Laboranalyse kann eine Kontamination jederzeit stattfinden. KVENVOLDEN (1975) gibt als Quelle für Kontaminationen u.a. die Reagenzien, Fingerabdrücke, Haut, Haare, Speichel, Staub und Zigarettenrauch an. Um zu vermeiden, daß vor und während des Transports durch Handberührung oder Packpapier fremde Aminosäuren übertragen werden, wurden ammonitenhaltige Gesteinsblöcke als Ganzes mitgenommen. Aus diesen wurden dann unter dem Binokular Fossilien freigelegt und Tintenproben gesammelt. Eine Kontrollanalyse der Tinte auf der Kieselgelplatte verlief negativ.

2. Um zu ermitteln, welche Aminosäuren bei den rezenten Tintensekreten mitbeteiligt sind, wurde eine Probe der Tinte von *Sepia officinalis* (Mittelmeer/Italien) in 2n HCl suspendiert und anschließend auf eine Kieselgelträgerplatte aufgetragen. Zur Kontrolle wurden auch Standardlösungen der Aminosäuren Glycin, Alanin, Tyrosin und Phenylalanin aufgetragen. Aufgrund der Fluoreszenz unter UV-Licht und der positiven Ninhydrinreaktion läßt sich durch Vergleich mit den Lösungen der Standard-Aminosäuren schließen, daß die Tinte von *Sepia* erhebliche Mengen von Tyrosin enthält.

Durch die beiden beschriebenen Voruntersuchungen wurde zweierlei ermittelt:

- a) Daß sich dabei eine Kontamination vermeiden bzw. sehr niedrig halten läßt.
- b) Daß Tyrosin eine wesentliche Beimischung des Sekrets des rezenten *Sepia* ist. PIATTELLI et al. (1963) geben bis zu 19 verschiedene Aminosäuren im Tintensekret an. Diese sind wahrscheinlich auf die Proteine zurückzuführen, die mit Melanin verknüpft vorkommen. Nach BEYERMANN & HASENMAIER (1973) liegt eine der Hauptschwierigkeiten der Melaninanalyse in der Trennung der Proteinanteile.

Um die Untersuchungsmenge zu erhöhen (cf. LEHMANN 1967, S. 134), wurden Tintenproben von zwei Ammoniten zusammengenommen. Zur Entfernung des Carbonats wurde die Probe zuerst mit 2n HCl behandelt und anschließend zum Hydrolysieren 108 Stunden in konz. HCl suspendiert. Nach dem Filtrieren wurde der Filterrückstand gewaschen, zentrifugiert und mit Methanol eluiert. Das HCl-Filtrat wurde getrocknet. Ein Infrarot-Spektrum zeigte keine charakteristischen Absorptionsbanden. Dies wurde als negativer Befund für Aminosäuren im HCl-Filtrat gedeutet.

Wegen des geringen Anteils an Aminosäuren wurde das Methanol-Eluat mehrmals (bis zu zwölfmal) auf die Kieselgel-Trägerplatte aufgetragen. Durch Vergleiche mit den mitaufgetragenen Standardlösungen bezüglich Fluoreszenz unter UV-Licht, Intensität der Ninhydrinanfärbung und gemessenen Rf-Werte (Abb. 3) wurde der stärkste Fleck als von Sarcosin gebildet gedeutet. Ein zweiter - sehr schwacher - rührt wahrscheinlich von Tyrosin her. Der dritte Fleck konnte nicht identifiziert werden, da die Trennschubstanz nur in sehr geringen Mengen vorlag.

Nach dem Rf-Wert kann der letztgenannte Fleck auch nicht mit Tyramin in Verbindung gebracht werden. Tyramin ist eines der zehn aktiven Gifte (RUSSELL 1965), die rezente Cephalopoden produzieren. Es tritt auch als Beimengung im Tintensekret der *Sepia* auf. Wegen des Tyramingehalts wirkt Sepiatinte toxisch lähmend auf Krebse, die zur Nahrung dienen. Für Tyramin, wie auch für einige anderen Cephalopodengifte, ist Tyrosin der biochemische Ausgangsstoff.

#### IV. a. Sarcosin

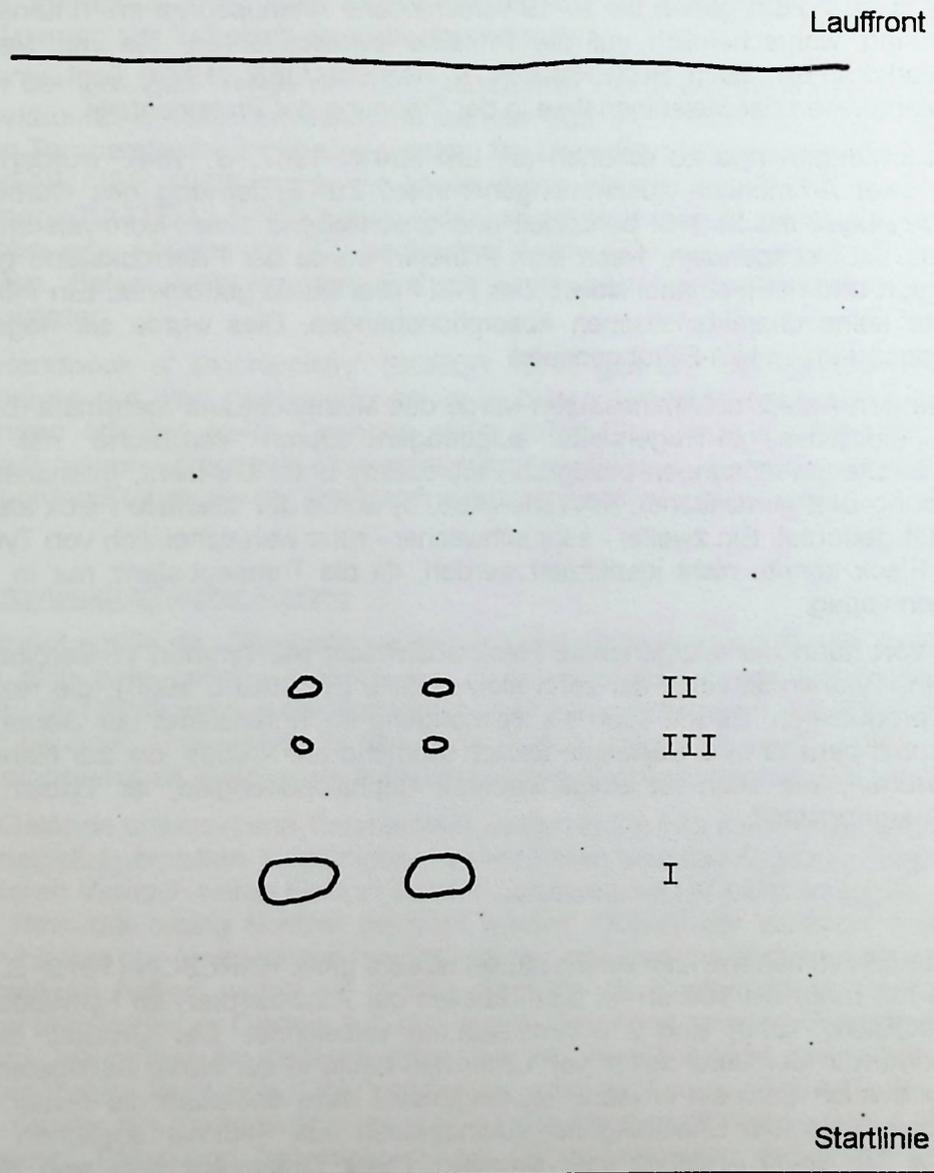
Die Zahl der natürlich vorkommenden Aminosäuren ist sehr groß. KARLSON (1972, S. 26) gibt deren Zahl mit mehr als 100 an. In den Tabellen der Aminosäuren im Handbook of Biochemistry (SOBER, 1970) sind 210 Aminosäuren verzeichnet. Der Großteil dieser Aminosäuren kommt in der Natur selten vor. Unter den heute in der Natur häufigsten 24 Aminosäuren wird auch Sarcosin erwähnt. Im Gegensatz dazu enthalten die bisher vorliegenden Berichte über die Erfassung der Aminosäuren aus Sedimentgesteinen und Fossilresten (nur 19) keine Angaben über Sarcosin. Diese Diskrepanz läßt sich damit erklären, daß Sarcosin zwar eine der 24 am häufigsten gefundenen Aminosäuren aus rezentem Material ist, ihr prozentualer Anteil aber geringer ausfällt als bei den anderen. Andererseits ist zu bedenken, daß in der Natur Sarcosin auch als Hydrolyseprodukt des Creatinins entsteht. Creatinin ist am Proteinaufbau erheblich beteiligt. Es liegen bisher nur wenig Berichte über Proteinuntersuchungen aus Fossilmaterial vor. (Die ersten Berichte

über Aminosäuren aus Sedimentgesteinen sind Arbeiten aus den fünfziger Jahren, z.B. ABELSON 1954).

Folgende drei Möglichkeiten bestehen für die Herkunft des Sarcosins:

1. Kontamination
2. Creatinin als Ausgangsstoff für Sarcosin
3. Eine spezielle physiologische Rolle des Sarcosins.

Abb. 3: DC-Chromatogramm von *Epsiloceras*-Tinte.  
I = Sarcosin, II = Unbestimmt, III = Tyrosin.

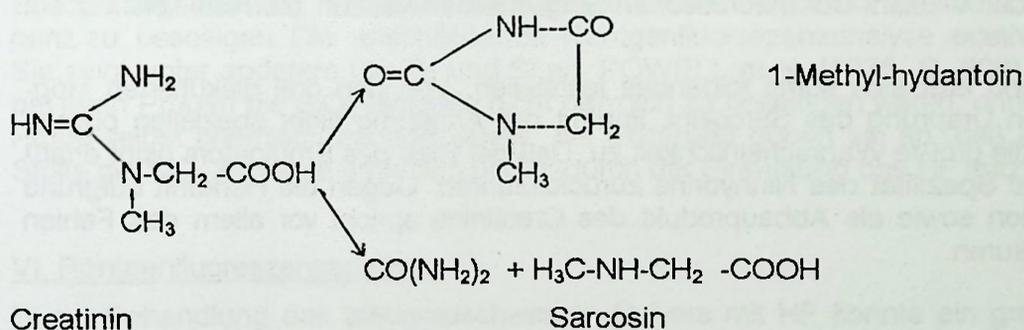


Zu 1: Bei den Materialaufsammlungen wurde immer darauf geachtet, daß es zu keiner „Hand Contamination“ kam. Seit dem Erscheinen der ersten Berichte über Identifizierung der Aminosäuren aus Sedimentgesteinen aus den fünfziger Jahren ist die Frage der Kontamination öfters diskutiert worden (z.B. HARE 1965, und 1969). Neue Aminosäurefunde aus fossilem Material scheinen die Möglichkeit von Kontamination zu bestätigen. In der Zwischenzeit liegen auch Berichte über Makromoleküle (Polypeptide, Proteine, Collagen usw.) vor (EGLINTON 1965, S. 354).

Eine gänzliche Vermeidung der Kontamination ist wahrscheinlich nicht möglich, jedoch kann sie weitgehend zurückgedrängt werden.

Gegen eine Herkunft des Sarcosins infolge Kontamination spricht die Tatsache, daß andere Aminosäuren wie Glycin und Alanin nicht nachzuweisen waren.

Zu 2: Rein theoretisch kann das Sarcosin durch Hydrolyse des Creatinins entstanden sein. Die Reaktion verläuft im Prinzip folgendermaßen:



Creatinin ist im Muskelgewebe enthalten und bei Hydrolyse dürften auch andere Aminosäuren aus dem Proteinkomplex freigesetzt werden. Daß Sarcosin hier mit solcher Intensität auf der chromatographischen Platte sichtbar wird, spricht gegen eine Hydrolyse des Proteinkomplexes, vor allem, weil andere Aminosäuren fehlen.

Zu 3: Die Möglichkeit, daß Sarcosin hier eine ganz spezielle physiologische Bedeutung zukommt, muß ebenfalls in Betracht gezogen werden. Ansätze hierfür bieten sich in der Tatsache, daß andere Aminosäuren, insbesondere Glycin und Alanin, fehlen. Als Erklärung für den Sarcosinfund wird die Wirkungsweise der Tinte der heutigen Tintenfische (*Sepia*) näher in Betracht gezogen. Im Tintensack der Tintenfische wird das hochmolekulare, schwarz gefärbte Pigment Melanin durch die Wirkung einiger spezifischer Enzyme gebildet.

Das Melaninpigment ist stets mit Proteinen (Sepiamelanoproteine) konjugiert (SWAN 1974, S. 555). Das Pigment liegt in Granularform vor und besteht aus zahllosen mikroskopischen Körnchen (0,2-0,3  $\mu$  Durchmesser). Außer Sepiamelanoprotein enthält das Tintensekret auch andere Stoffe. Beim Ausstoßen des Tintensekrets durch das Tier werden die Pigmentkörnchen in dem klaren Wasser fein verteilt und machen es dadurch augenblicklich undurchsichtig. Ein in dem Sekret vorhandener bestimmter Stoff (Enzym) ist hier wirksam. Durch ihn wird verhindert, daß die Pigmentkörnchen zusammenkleben oder dispersiv auseinander getrieben werden und dadurch der Schutzeffekt der so gebildeten und schwarzen Wolke verloren geht. NICOL (1964, S. 361) bezeichnet diesen Stoff als „mucus carrier“.

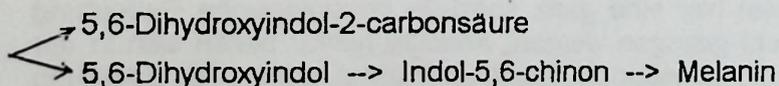
Die Menge des vorhandenen Pigments und des Enzyms bestimmen die Größe der von dem Tier hinterlassenen schwarzen Wolke. Die biologischen Studien über Cephalopoden sind noch im Anfangsstadium. Biochemische Untersuchungen über dieses Enzym sind bis jetzt nicht bekannt. Wahrscheinlich wirkt dieses Enzym als Emulgator, durch dessen Wirkung eine Emulsion des Sepiamelanoproteins mit Wasser gebildet wird. Einige der in der Natur vorkommenden Emulgatoren sind bisher bekannt; als Beispiel seien hier die Gallensäuren der Tiere erwähnt. In der Galle sind die Gallensäuren immer mit Taurin oder Glycin konjugiert. Diese konjugierten Säuren haben die Eigenschaft, die Oberflächenspannung herabsetzen zu können (KARLSON 1972, S. 226). Aus Fetten bilden sie Fett-emulsionen und werden dadurch bei der Fettverdauung physiologisch wirksam. Auch die Verdauungssekrete einiger wirbelloser Tiere - sie produzieren keine gesonderte Galle - sind bisher untersucht worden. HASLEWOOD (1964, S. 542) fand im Falle der Krabbe *Cancer pagurus*, daß die Gallensäuren mit Taurin oder Sarcosin (= Methylglycin) konjugiert sind. Die Biochemie der Cephalopoden-Verdauungssekrete ist bisher nicht bekannt. Sarcosin, das bei den Krabben mit der Gallensäure konjugiert vorkommt, ist möglicherweise auch im Falle der *Sepia* im Melanoprotein-Emulgator konjugiert vorhanden. Diese Überlegung stützt sich darauf, daß in der Biochemie - Gegensatz zur Chemie - die Zahl der Reaktionstypen sehr viel geringer ist (KARLSON 1972, S. 18). Die Spezifität der Zelle ist sehr groß. Aus der Vielzahl der theoretischen Möglichkeiten verläuft die Reaktion nur auf eine bestimmte Weise.

Zusammenfassend läßt sich somit folgendes feststellen: Von den drei diskutierten Möglichkeiten für den Ursprung des Sarcosins kommt der Annahme einer speziellen physiologischen Rolle die größte Wahrscheinlichkeit zu. Daß der Rest des Emulgators nicht erfaßt wurde, ist auf die Spezifität des Ninhydrins zurückzuführen. Gegen die Herkunft aufgrund von Kontamination sowie als Abbauprodukt des Creatinins spricht vor allem das Fehlen anderer Aminosäuren.

#### IV. b. Tyrosin

Als Ausgangsstoff für die Melaninbildung dient die Aminosäure Tyrosin. Die ersten Versuche der Melanogenese stammen von RAPER (1928). Er konnte die Bildung von Melanin aus Tyrosin unter Mitbeteiligung eines Enzyms Schritt für Schritt verfolgen. Dieses RAPER-Schema, das als RAPER-MASON-Schema der Melanogenese bekannt ist, verläuft folgendermaßen (SWAN 1974, S. 525):

Tyrosin --> Dopa --> Dopachinon --> Leucodopachrom --> Dopachrom.



Als Enzym nimmt Tyrosinase am Reaktionsverlauf teil. Nach neueren Untersuchungen (SWAN 1974, S. 532, KARLSON 1972, RILEY 1972) sind, besonders bei den Mammalia, auch andere Enzyme (z.B. Peroxidase) anstelle Tyrosinase bei der Melanogenese mitbeteiligt.

In der Tintendrüse der *Sepia* wurde zusammen mit Melanopigment stets auch Tyrosin gefunden. Die Tinte wird in der Drüse nicht kontinuierlich produziert, sondern je nach Bedarf. Ist das Tintensekret einmal ausgespritzt, kann das Tier diesen Vorgang nicht sofort wiederholen. Bis zu einer Stunde und mehr vergeht, bis die Drüse wieder erneut gefüllt ist. Da die Tinte in der Drüse aus Tyrosin produziert wird, ist stets Tyrosin in über schüssigen Mengen in der Drüse vorhanden. Mit dem Tintensekret werden auch kleinere Mengen Tyrosin ausgespritzt. Der in den Untersuchungen dünnschicht-chromatographisch festgestellte Tyrosinanteil ist wahrscheinlich auf den eben geschilderten Vorgang zurück-

zuführen. Im Vergleich zu Sarcosin ist die Farbintensität des Tyrosinflecks sehr schwach und erlaubt keine definitive Einordnung.

#### V. IR-Spektrum

Die Tintensubstanz wurde zuerst mit 2n HCl behandelt, um den Kalkanteil, anschließend mit konz. HCl, um Dolomit zu entfernen. Der unlösliche Filterrückstand wurde mit destilliertem Wasser gewaschen und getrocknet. Das IR-Spektrum (Abb. 4) wurde von der getrockneten Substanz in KBr aufgenommen. Dabei zeigten sich Absorptionsbanden bei 3615 (OH), 3420 (NH), 2915, 2845 (CH), 1700, 1640 (C=O, Chinon)  $\text{cm}^{-1}$ .

Der Filterrückstand wurde dann 48 Stunden bei 50° C konstant mit HF behandelt, danach bei 80° C getrocknet. Durch HF werden  $\text{SiO}_2$ -Anteile aufgelöst und beim Trocknen verdampft. Um die Zerstörung von Kohlenstoffgruppen zu vermeiden, wurde die Temperatur niedrig gehalten. Die Banden, die beim ersten IR-Spektrum (Abb. 4) im Bereich 1400-800  $\text{cm}^{-1}$  auftraten, fehlten im zweiten Spektrum (Abb. 5), da durch Behandeln mit HF der Kieselsäureanteil entfernt worden war.

Bei den angewandten Temperaturbedingungen waren die Carbonat- und Silikatanteile nicht ganz zu beseitigen. Die anschließende Röntgenfluoreszenzanalyse machte dies deutlich: Sie zeigt unter anderem Ca, Sr und Si an. POWELL et al. (1975, S. 620) schreiben, daß bei ihren Proben die  $\text{SiO}_2$ -Minerale nicht gänzlich zu beseitigen waren, ohne daß dabei die Probe selbst chemisch zerstört wurde. Als Erklärung geben sie an, daß die organischen Stoffe die  $\text{SiO}_2$ -Minerale umhüllen und dadurch der Einwirkung des HF entziehen.

#### VI. Röntgenfluoreszenzanalyse

Durch Behandlung des blaugrauschwarzen Pulvers mit HF konnte ein graues Pulver gewonnen werden. Nachdem von diesem mittels eines KBr-Preßlings ein IR-Spektrum gemacht worden war, wurde die Substanz einer Röntgenfluoreszenzanalyse unterzogen. Als Vergleichssubstanz wurde auch ein Stück vom Gestein an der Mündung des Ammoniten-Gehäuses für IR-Spektrum und RfA genommen. Da bei den einzelnen Untersuchungsvorbereitungen jedesmal ein Teil des Materials verloren ging, wurden diese auf ein Minimum beschränkt. Aus diesem Grunde mußte für die RfA auf die Eliminierung des KBr aus der Tinte wie aus der Gesteinsprobe verzichtet werden. Die RfA zeigte als Elementzusammensetzung der Tinte (außer C): Br, Fe, Ti, Ca, K, Cl, S, Si; und für das Gestein: Sr, Br, Fe, Ti, Ca, K, S, P, Si. Es ist hier bemerkenswert, daß kein Cu in der Tintenprobe erfaßt wurde. Dafür enthält sie Ti und Fe. Der Anteil an Mg im Gestein liegt unterhalb der Grenze der Erfäßbarkeit.

#### Diskussion

Der Negativbefund von Kupfer scheint von großer Bedeutung zu sein. Die heutigen Cephalopoden enthalten große Mengen an Kupfer und werden daher auch als Kupfertiere bezeichnet (VINOGRADOV 1953; vide TASCH 1973, S. 882). Kupfer spielt eine wichtige Rolle bei der Melaninbildung, und zwar als Elektronenüberträger (NOPP 1964, S. 19).

Aus diesem Grunde ist Kupfer auch für die Erhaltung der Fellfarbe bei Säugern unbedingt notwendig. Cu-Mangel in der Nahrung führt bei Ratten zu Pigmentausfall im Haar. Nicht nur in der Tyrosinase gebundenes Kupfer vermag Dopa zu oxydieren, sondern auch  $\text{Cu}^{2+}$ -Ionen und manche Kupfer (II)-Komplexe bewerkstelligen dies. Auch können andere Metallionen Cu für die Dopaoxydation unterstützen.

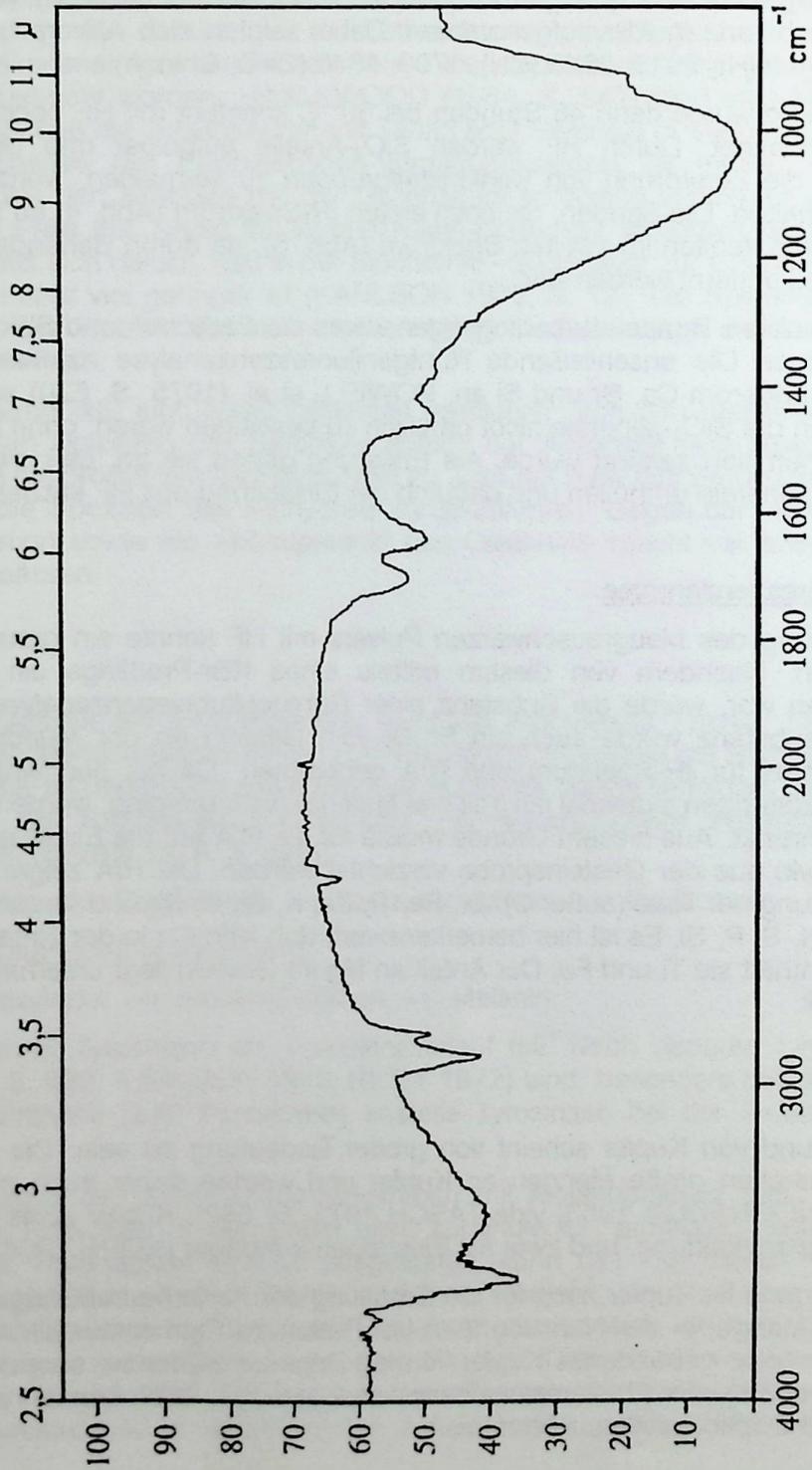


Abb. 4: IR-Spektrum I des *Epsiloceras*-Melanins nach HCl-Behandlung.

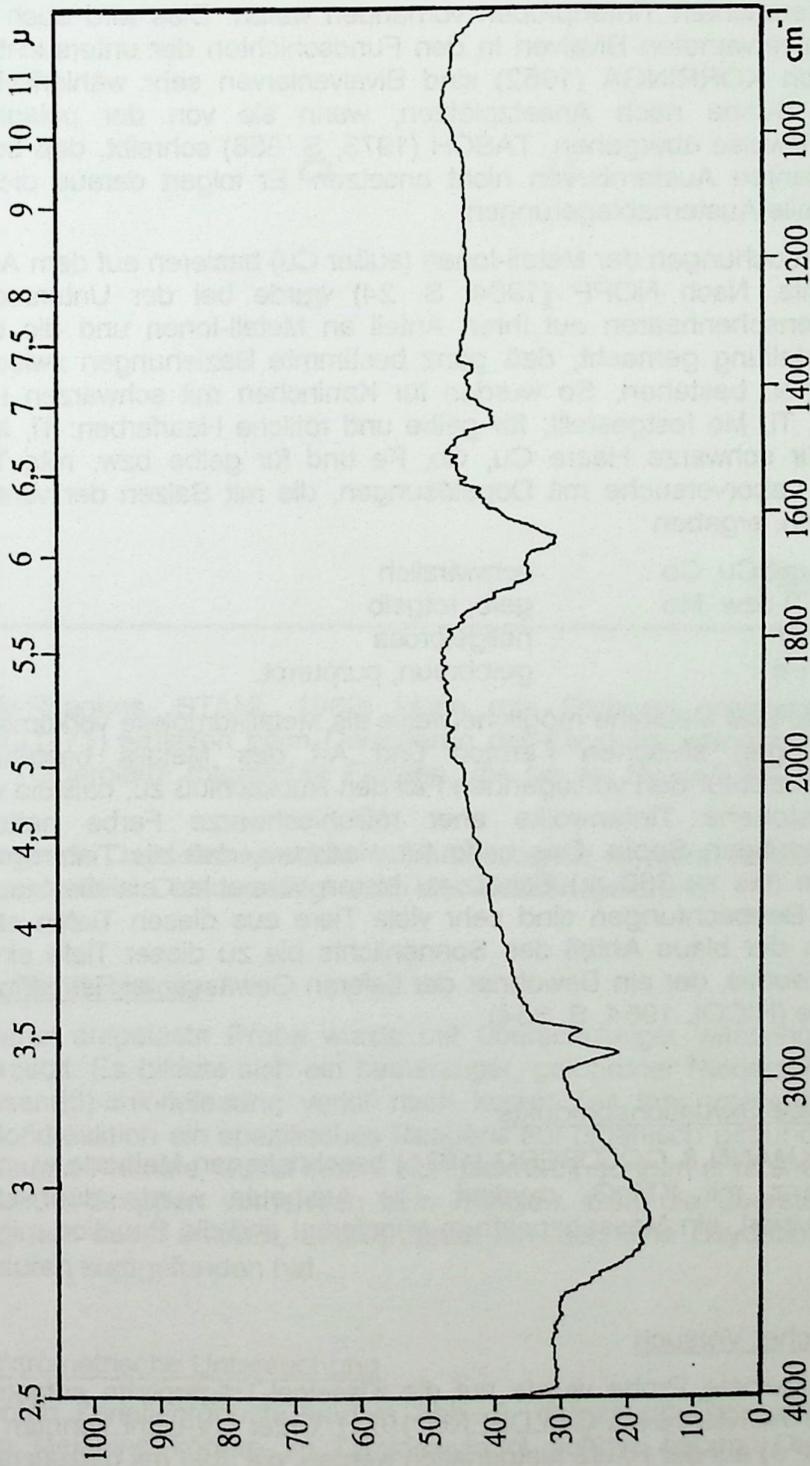


Abb. 5: IR-Spektrum II des *Epsiloceras*-Melanins nach HCl- und HF-Behandlung.

Neuerdings stellten OKUN et al. (1972) an lebenden Tieren im Labor („in Vitro“) fest, daß bei der Melaninbildung aus Tyrosin bei Säugern als Enzym Peroxidase anstelle von Tyrosinase wirksam wird. Ferner fanden sie, daß Kupferverbindungen dabei sogar hemmen. Da die Struktur des Sepiamelanins einen erhöhten Elektronenüberschuß (free radical content) aufweist (MASON et al. 1960), neigt es stark zu Chelatbildungen. Die Chelate sind bekanntlich sehr stabile Verbindungen. Daraus kann man folgern, daß Kupfer-Ionen wahrscheinlich nicht nachträglich aus der Tinte herausgelöst wurden, sondern von Anfang an nicht in den untersuchten Tintenproben vorhanden waren. Dies wird auch durch das Fehlen von Ostreen-verwandten Bivalven in den Fundschichten der untersuchten Ammoniten bestätigt. Nach KORRINGA (1952) sind Bivalvenlarven sehr wählerisch in ihrem Verhalten bei der Suche nach Ansetzplätzen, wenn sie von der pelagischen zur festsetzenden Lebensweise übergehen. TASCH (1973, S. 858) schreibt, daß beim Fehlen von Kupfer die rezenten Austernlarven nicht ansetzen. Er folgert daraus dieselbe Verhaltensweise für fossile Austernablagerungen.

Die bisherigen Untersuchungen der Metall-Ionen (außer Cu) basieren auf dem Aschegehalt des Melaninpigments. Nach NOPP (1964, S. 24) wurde bei der Untersuchung von Kaninchen- und Menschenhaaren auf ihren Anteil an Metall-Ionen und die betreffende Haarfarbe die Feststellung gemacht, daß ganz bestimmte Beziehungen zwischen Haarfarbe und Metall-Ionen bestehen. So wurden für Kaninchen mit schwarzen Haaren die Metalle Cu, Co, Fe, Ti, Mo festgestellt; für gelbe und rötliche Haarfarben: Ti, Mo, Ni. Bei Menschen waren für schwarze Haare Cu, Co, Fe und für gelbe bzw. rote Ti und Mo nachweisbar. Auch Laborversuche mit Dopalösungen, die mit Salzen der verschiedenen Metalle versetzt waren, ergaben

mit Cu, Co	schwärzlich
Ti bzw. Mo	gelb, rotgelb
Ni	hellgelbrosa
Fe	gelbbraun, purpurrot.

NOPP folgert daraus, daß Melanine möglicherweise als Metallkomplexe vorkommen, wobei bestimmte Beziehungen zwischen Farbton und Art des Metalls bestehen. Diese Feststellung NOPPs läßt für den vorliegenden Fall den Rückschluß zu, daß die von diesen Ammoniten ausgestoßene Tintenwolke eher rötlich-schwarze Farbe hatte als die blauschwarze der heutigen *Sepia*. Das bedeutet wiederum, daß die Tintenwolke bis zu einer größeren Tiefe (bis zu 350 m) Schutz zu bieten vermochte als die blauschwarze. Nach vorliegenden Beobachtungen sind sehr viele Tiere aus diesen Tiefen eher rot als schwarz gefärbt, da der blaue Anteil des Sonnenlichts bis zu dieser Tiefe einzudringen vermag. *Vampyrotheuthis*, der ein Bewohner der tieferen Gewässer ist, ist tiefrotbraun bis schwarz in der Farbe (NICOL 1964, S. 354).

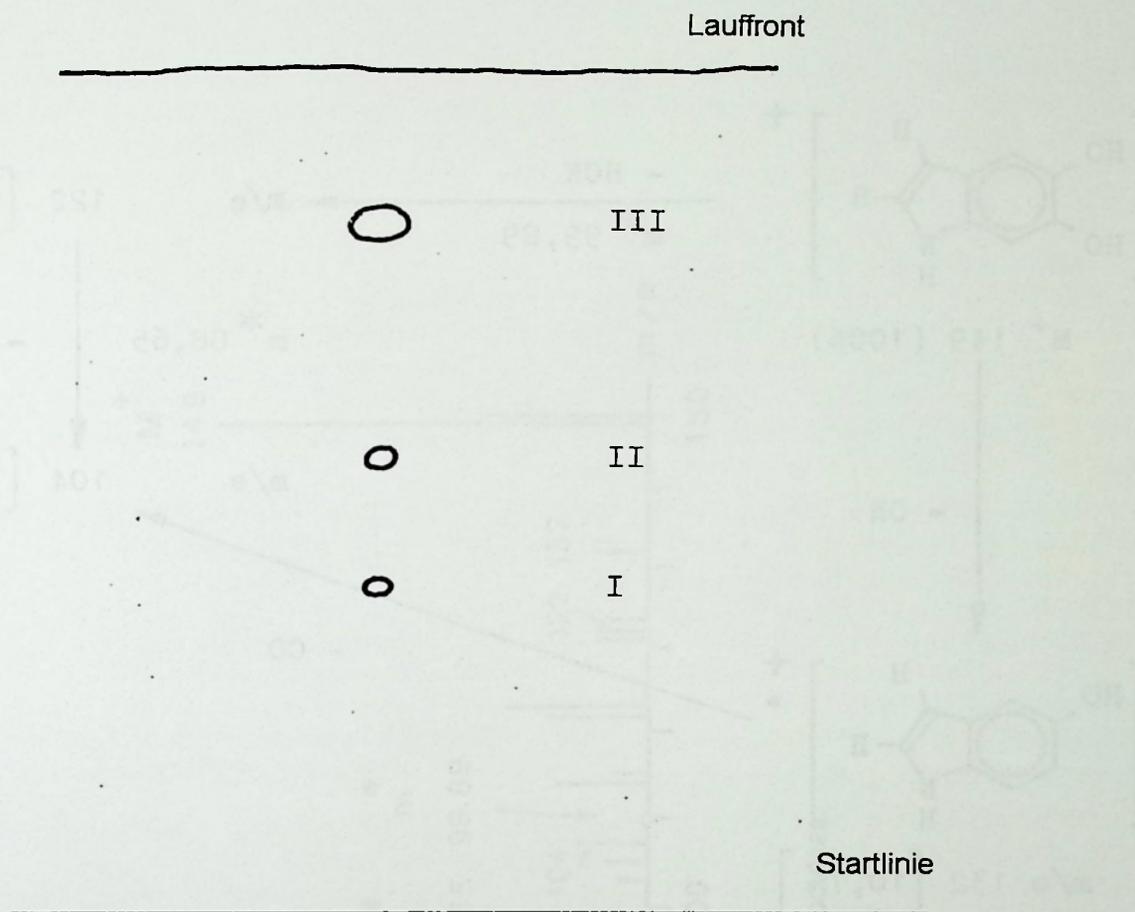
## VII. Untersuchung des Oxydationsprodukts

Nach der von HACKMANN & GOLDBERG (1971) beschriebenen Methode wurde die jetzt vorliegende Substanz mit  $\text{KMnO}_4$  oxydiert. Die Ausbeute wurde dünnschicht-chromatographisch analysiert, ein Massenspektrum angefertigt und die Reaktion mit Eisen(III)-chlorid geprüft.

### a. Chromatographischer Versuch

Die in Methanol aufgelöste Probe wurde auf die Kieselgel-Trägerplatte aufgetragen und chromatographiert (HACKMANN & GOLDBERG 1971). Unter UV-Licht konnten drei Fluoreszenzflecken (Abb. 6) auf der Platte festgehalten werden, die aber mit diazotierter Sulfanil

Abb. 6: DC - Chromatogramm des *Epsiloceras*-Melanin-Oxydationsproduktes. I, II und III wurden nicht näher bestimmt.



säure (Pauly-Reagens, STAHL 1960) keine rote Färbung ergaben. HACKMANN & GOLDBERG (1971) erhielten beim Diazotieren des Oxydationsprodukts ihrer Melaninproben auf der Trägerplatte rotgefärbte Flecken, die sie als Pyrrol-2,3,4-carbonsäure identifizierten.

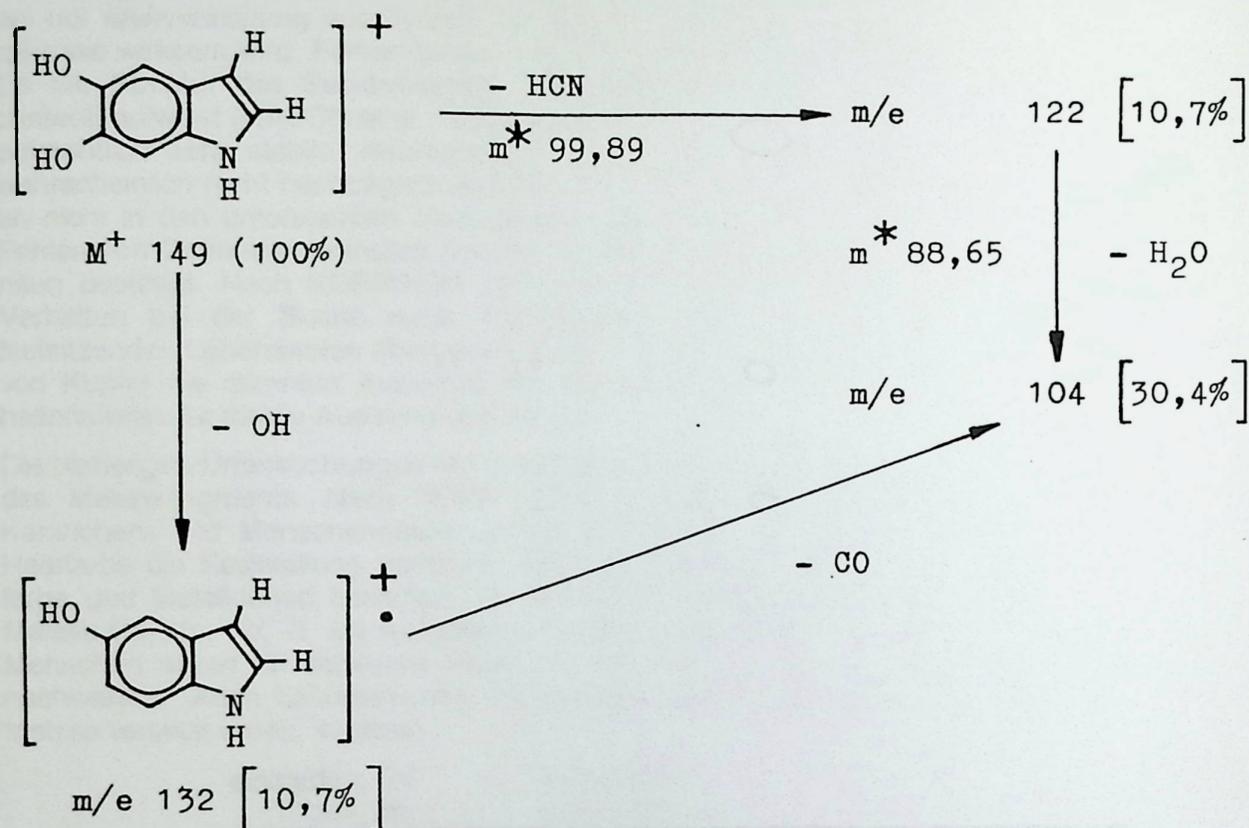
Da das vorliegende Oxydationsprodukt nicht diazotierbar ist, kann es sich nicht um Pyrrol-carbonsäuren handeln. Dies bestätigt auch das Massenspektrum.

#### b. Eisen(III)-chlorid Reaktion

Die in Methanol aufgelöste Probe wurde mit überschüssiger wässriger Eisen(III)-chloridlösung versetzt. Es bildete sich ein beständiger, gelbgrüner Niederschlag. Die darüberstehende Eisen(III)-chloridlösung verlor nach kurzer Zeit ihre rotorange Farbe. Da die Eisen(III)-chloridreaktion ein spezifisches Reagens auf organisch gebundene OH-Gruppen ist, z.B. Enole und Phenole, wobei innere Komplexverbindungen entstehen, zeigt dies, daß in der Probe OH-Gruppen vorhanden sein müssen. Daß die überstehende Eisen(III)-chloridlösung sich dabei entfärbt, deutet darauf hin, daß eine Oxydation z.B. zu chinonartigen Strukturen stattgefunden hat.

#### c. Massenpektrometrische Untersuchung

Die prominenten Zerfallsprodukte sind in Abb. 7 dargestellt. Der oxydative Abbau des vorgelegenen Melanins könnte zu Dihydroxyindol geführt haben. Dies steht auch in Übereinstimmung mit dem möglichen Zerfallsschema:



## VIII. Diskussion des Untersuchungsergebnisse

### a. *Epsiloceras*-Melanin

Die vorliegende Substanz ist unlöslich und schwarz in der Färbung. Nach den beiden vorliegenden IR-Spektren weist die Probe OH- und C=O (aromatisch) Gruppen auf. Der Verlauf der Kurve ist ähnlich der von BEYERMANN & HASENMAIER (1973) sowie BONNER & DUNCAN (1962) für Melanin gegebenen IR-Spektren. Nach dem Vorkommen innerhalb des Ammonitengehäuses ist zu schließen, daß es sich hierbei um Melanin handelt, welches den Großteil des Tintensekrets der heute lebenden Cephalopoden (*Sepia*, *Loligo*, *Octopus* u.a.) bildet.

Nach PIATTELLI & NICOLAUS (1961) sind Melanine tierischen Ursprungs Polymere mit der Grundeinheit 5,6-Dihydroxyindol. Es kommen aber auch einige andere Verbindungen - Indolcarbonsäure u.a. - in geringeren Mengen vor. Nach HACKMANN & GOLDBERG (1971) zeigen alle Melanine die charakteristischen Absorptionsbanden der Carbonyl-, Hydroxyl- und Chinongruppen im IR-Spektrum, entsprechend den Indol- und Catechol-einheiten. Auch die Untersuchungen der Abbauprodukte bestätigen, daß es sich hierbei um Indolverbindungen handelt. Im Massenspektrum zeigt die Polymer-Grundeinheit ein Molekulargewicht von 149.

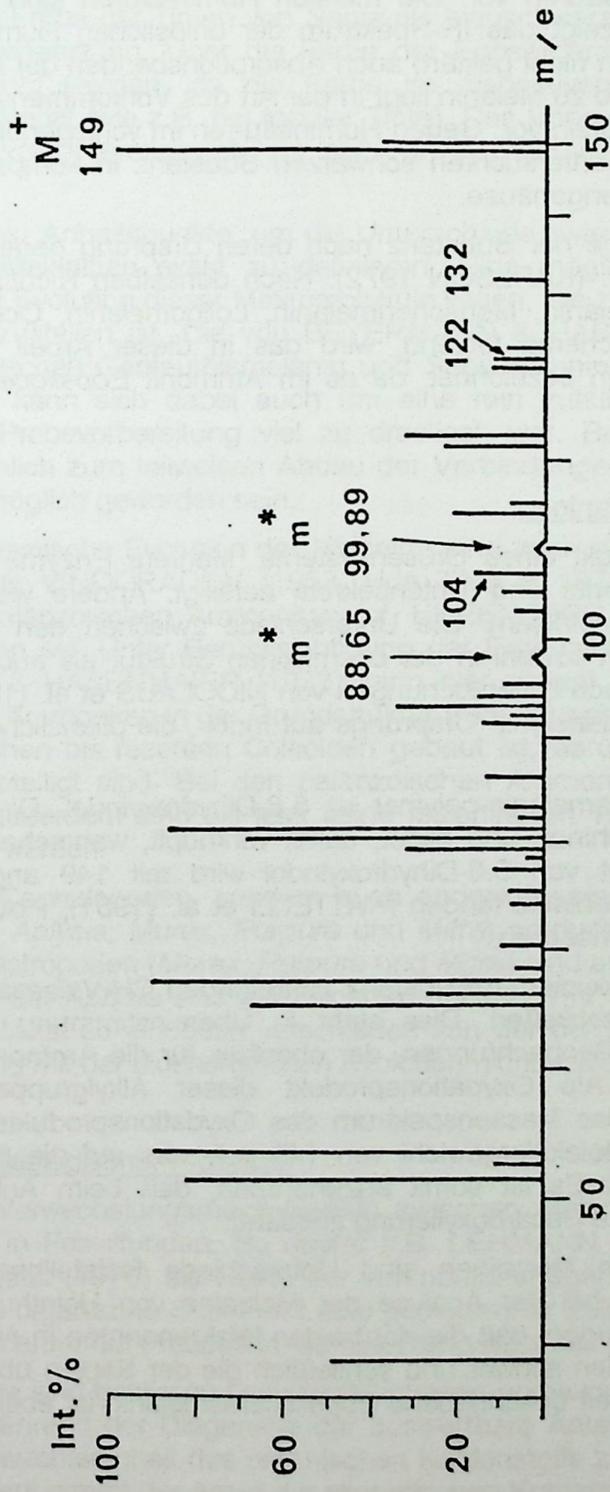


Abb. 7: Massenspektrum des Epsilloceras-Melanin-Oxydationsproduktes.

Fossilreste organischer Teile, Bitumen und Kerogen, können wegen ihrer dunklen Farbe sehr leicht mit Melanin verwechselt werden. Bitumen ist löslich in organischen Lösungsmitteln, Kerogen dagegen unlöslich. Melanin kann mit Hilfe des IR-Spektrum von Kerogen unterschieden werden. Das IR-Spektrum von Kerogen aus der Green River Formation (ROBINSON, W. E. 1969, S. 632) zeigt wesentliche Unterschiede der Bandenfrequenzen zu dem in dieser Arbeit beschriebenen IR-Spektrum von Melanin. In verwittertem Gestein kommen auch rezente Huminsäuren vor. Die meisten Huminsäuren sind löslich. Nach TOLLIN & STEELINK (1966) zeigt das IR-Spektrum der unlöslichen Huminsäuren (die Strukturen sind größtenteils noch nicht geklärt) auch Absorptionsbanden der OH, C=O und Chinongruppen. Der Unterschied zu Melanin liegt in der Art des Vorkommens: Huminsäure kommt immer feinverteilt im Gestein vor. Gegen Huminsäuren im vorliegenden Fall spricht das Auftreten der auf Melanin untersuchten schwarzen Substanz in kompakten Massen und nur innerhalb der Ammonitengehäuse.

Bei Polypeptiden wird der Name der Substanz nach deren Ursprung gegeben, wie z.B. Blutproteine, Milchproteine usw. (KARLSON 1972). Nach denselben Richtlinien benennt man auch Melanine: Rattenmelanin, Menschenmelanin, Loligomelanin, Octopusmelanin, Sepiamelanin usw. Diesem Schema folgend, wird das in dieser Arbeit beschriebene Melanin als *Epsilocerasmelanin* bezeichnet, da es im Ammonit *Epsiloceras* gefunden wurde.

#### b. Unterschiede zu anderen Melaninen

Das Tintensekret ist das Produkt eines Drüsensystems. Mehrere Enzyme sind bei der Biosynthese des Melaninpigments und Tintensekrets beteiligt. Andere werden bei der Emulsionsbildung mit Wasser wirksam. Die Unterschiede zwischen den *Epsilocerasmelaninen* und anderen können sowohl in der chemischen Struktur als auch in der physiologischen Wirkung liegen. Nach Untersuchungen von NICOLAUS et al. (1964) sind alle Melanine Polymere, davon die tierischen Ursprungs auf Indol-, die pflanzlichen Ursprungs auf Catecholbasis.

Die Grundeinheit für das Sepiamelanin-polymer ist 5,6-Dihydroxyindol. Dieses steht im Verhältnis 1 : 4 mit Indol-5,6-chinon und bildet, damit verknüpft, wahrscheinlich ein Copolymer. Das Molekulargewicht von 5,6-Dihydroxyindol wird mit 149 angegeben. Als Oxydationsprodukt des Sepiamelanins fanden PIATTELLI et al. (1961), PIATTELLI et al. (1962) u.a. mehrere Pyrrolcarbonsäuren.

Die im IR-Spektrum der nicht oxydierten Substanz auftretenden CH-Valenzschwingungen lassen auf eine Alkylgruppe schließen. Dies steht in Übereinstimmung mit den von LEHMANN (1967) gemachten Beobachtungen, der ebenfalls für die Ammonitentinte eine aliphatische Gruppe angibt. Als Oxydationsprodukt dieser Alkylgruppe wäre eine Carboxylgruppe zu erwarten. Das Massenspektrum des Oxydationsproduktes der *Epsilocerastinte* weist jedoch ein Molekulargewicht von 149 auf, was auf die Struktur eines Dihydroxyindols schließen läßt. Es ist somit anzunehmen, daß beim Aufarbeiten des Oxydationsproduktes bereits eine Decarboxylierung stattfand.

Zwischen Sepia- und anderen Melaninen sind Unterschiede feststellbar. So fanden BONNER & DUNCAN (1962) bei der Analyse der Melanine von Holothuriern, Sepien, *Arenicola*, Käfern und Ochsenaugen, daß die der beiden letztgenannten in Alkali teilweise, die von *Arenicola* und Holothuriern schwer und schließlich die der Sepien überhaupt nicht löslich waren. Das in dieser Arbeit beschriebene *Epsilocerasmelanin* ist ebenfalls in Alkali unlöslich.

Bei Röntgendiffraktions-Untersuchungen von Melaninen verschiedenen Ursprungs nach der Debye-Scherrer Methode stellten THATTACHARI & BLOIS (1969) Unterschiede in den Ringabständen fest. Nach SWAN (1974) ist die Melaninforschung noch nicht so weit, um genaue Unterschiede in der chemischen Struktur der einzelnen Melanine darstellen zu können.

Die Farben des Tintensekrets von *Loligo*, *Octopus* und *Sepia* sind verschieden. LEHMANN (1975) gibt die Farbe der Tinten von *Sepia* als blauschwarz, von *Loligo* als braun und von *Octopus* als schwarz an. Über die Farbe der Epsilocerastinte kann hier keine sichere Angabe gemacht werden, da die Farbe im dispersiven Zustand anders ist als bei kompaktem Material (wie z.B. bei fossiler Tinte). Das Vorkommen von Ti- und Fe-Ionen ist aber insofern von Interesse, als sie auf Farbschattierungen von rotgrau bis schwarz hinweisen.

Es gibt zu wenig Anhaltspunkte, um die Unterschiede zwischen den Epsiloceras-, Sepia- und anderen Melaninen exakt zu definieren. Eine mögliche Erklärung könnte in der biochemischen Evolution dieser Makromoleküle liegen, wie z.B. bei Hämoglobin und Insulin gleichfalls festzustellen ist. Die von BEYERMANN & HASENMAIER (1973) festgestellte Ähnlichkeit zwischen Geoteuthismelanin und Sepiamelanin kann auf eine Evolutionsreihe hindeuten. Es kann sich dabei auch um eine rein zufällige Analogie handeln, da die Methode der Probearbeitung viel zu drastisch war. Beim Abrauchen mit Flußsäure könnte es nämlich zum teilweisen Abbau der Verbindungen gekommen und somit deren Erfassung unmöglich geworden sein.

Über die biochemische Evolution der Melanine sind auch andere Überlegungen angestellt worden. So hat VINOGRADOV (1953, vide TASCH 1973) die Frage gestellt, ob das Melanin der paläozoischen Ammoniten (cf. EHRENBERG 1942) identisch mit dem der rezenten Sepien sei. Unter Berücksichtigung der Ergebnisse von LEHMANN (1967) und BEYERMANN & HASENMAIER (1973) kann hier gesagt werden, daß das Melanin der mesozoischen Ammoniten in der Grundstruktur (Indolgruppe) ähnlich wie das der Melanine der mesozoischen bis rezenten Coleoiden gebaut ist, darüber hinaus jedoch zusätzliche Gruppen mitbeteiligt sind. Bei den paläozoischen Ammoniten liegt keine Nachweis von Melanin vor. Außerdem sind bis jetzt keine Melanine im Tierreich aus dem Paläozoikum nachgewiesen worden.

Nicht nur die Cephalopoden, sondern auch andere Meeresbewohner (einige Fische und Gastropoden - *Aplysia*, *Murex*, *Purpura* und *Mitra*) produzieren Tinte für Tarnzwecke. Die Sekrete der Gastropoden (*Murex*, *Purpura* und *Mitra*) sind auf indigoider Basis (FOX 1966) aufgebaut, die der *Aplysia* sind ein Bilichrom (GOODWIN 1970). Die chemische Struktur dieser Pigmente ist so eindeutig verschieden von der der Melanine, daß ein genetischer Zusammenhang mit der biochemischen Evolution nicht vorstellbar ist.

### c. Einwirkung geologischer Prozesse

Es bestehen Verwechslungsmöglichkeiten zwischen Melanin und Resten anderer organischer Stoffe in Fossilfunden. So deutet z.B. LEHMANN die von ihm 1967 vermuteten Melaninfunde jetzt (1976) als Reste der Ammonitenmägen. Nach allgemeinen Beobachtungen werden organische Stoffe im Laufe geologischer Zeiträume dunkler und schließlich schwarz. Dies beruht auf Prozessen der Inkohlung oder Karbonisation.

Diese Vorgänge sind gewissen Gesetzmäßigkeiten unterworfen. So fanden POWELL et al. (1975), daß während der Diagenese der auswertbare Anteil löslicher organischer Verbindungen pro Gewichtseinheit des organischen Kohlenstoffs zunimmt. Mit dem Auflagedruck auf das Sediment nimmt der Anteil der aliphatischen Kohlenwasserstoffverbindungen zu.

Die Hauptveränderung bei Kerogen - der unlöslichen organischen Substanz - ist eine Verringerung Wasserstoff pro Kohlenstoff und ein Abbau anderer Gruppen. Der Grad der diagenetischen Veränderung steht vorwiegend in direktem Verhältnis zur Versenkungstiefe und dem lokalen geothermischen Tiefengradienten und ist nur in geringem Maße vom Alter abhängig.

Zu ähnlichen Schlußfolgerungen gelangten GRAY & BOUCOT (1975) bei der Analyse des Verhaltens von Sporen und Pollen unter verschiedenen geologischen Bedingungen. Bei Bedingungen in nicht sehr großer Tiefe der Erdkruste sind organische Verbindungen sehr stabil. Längere geologische Zeitabschnitte bringen keine sichtbare Einwirkung auf die organischen Stoffe, einschließlich der im Sediment feinverteilten organischen Partikel. Sporen und Pollen, die unter Druck in verschiedenen Zeitspannen erhitzt wurden, behielten ihre Farbe, solange die Temperatur unter 200° C gehalten wurde. Erst bei Temperaturen um 270° C und darüber zeigte sich ein deutlicher Farbunterschied innerhalb eines Tages. Auch Mikrofossilien zeigten ähnliches Verhalten, bei niedrigen Temperaturen keine Farbveränderungen, bei hohen schnellere Änderungen. Bei diesen Versuchen wurde die Farbveränderung als sichtbarer Maßstab für chemische Veränderungen genommen. GRAY & BOUCOT (1975) berichten von Sporen und Pollen silurischen Alters aus New York und Gotland, die von Ablagerung zu Ablagerung Farbunterschiede aufweisen und zum Teil noch ihre ursprüngliche gelbbraune Farbe beibehielten.

Als bei chemischen Veränderungen in organischen Stoffen ausschlaggebende Faktoren geben GRAY & BOUCOT (1975) Wärme und Druck an. Die Wärme ist hauptsächlich auf die Ablagerungstiefe und den lokalen geothermischen Tiefengradienten zurückzuführen. Außerdem wird Wärme zum Teil auch durch Reibung bei tektonischen Vorgängen erzeugt. Da es sich hierbei um einen Kurzzeiteffekt handelt - Wärme wird kurzfristig erzeugt und verursacht einen Wärmestau - führt dies zu höheren Temperaturen und damit zu einer „Karbonisation“ (im Sinne von GRAY & BOUCOT 1975) der organischen Stoffe. Auf der anderen Seite können tektonische Vorgänge so langsam sein, daß die erzeugte Wärme schnell weitergeleitet wird. Dadurch kommt es nicht zu einem Wärmestau und Temperaturerhöhungen. GUTJAHR (1966) berichtete, daß eng zusammengefaltete Schichten aus demselben Kohlebecken geringere Metamorphosen zeigen als weniger eng gefaltete Schichten. Daraus zieht GUTJAHR den Schluß, daß die chemischen Veränderungen während des Inkohlungsprozesses nicht durch tektonischen Druck beeinflußt werden. HUCK & KARWEIL (1962) sind der Meinung, daß höherer Druck sogar den Inkohlungsprozess verhindert. GRAY & BOUCOT folgern, daß sich der Druckeinfluß auf die Inkohlung nicht direkt bemerkbar macht, sondern einerseits der lokale geothermische Gradient durch endogene Vorgänge beeinflußt, andererseits durch diese Vorgänge auch der Auflagedruck erhöht werden kann, etwa bei Deckenüberschiebungen. Dadurch kann sich wiederum der geothermische Gradient verändern und somit die chemischen Veränderungen in organischen Stoffen verursachen.

Obwohl die Ammonitenfunde aus dem Lahnewiesgraben Beanspruchung durch Auflage- (Abflachung) und tektonischen Druck (Abscherung) aufweisen, ist eine Farbveränderung des enthaltenen Melanins - wegen seiner ursprünglichen schwarzen Farbe - nicht nachweisbar. Chemische Veränderungen sind aber insofern feststellbar, als in den IR-Spektren, trotz verschiedener Konzentration der Tintenmenge in den KBr-Preßlingen, die Bandenintensität nicht erhöht werden konnte, was indessen für die Identifizierungszwecke unerheblich war. BAJOR (1967) hat die thermische Abhängigkeit organischer Stoffe aus dem Green River Shale mit Hilfe der IR-Spektroskopie untersucht. Auch hier (BAJOR 1967, Fig. 8) sind Abflachungen der Bandenintensität bei höheren Temperaturen feststellbar.

Im Gegensatz zu hochmolekularen organischen Stoffen spielt für die Stabilität der Aminosäuren der Faktor Zeit eine erhebliche Rolle. Aus diesem Grunde teilt ABELSON (1959)

die Aminosäuren in drei Gruppen ein: 1. der relativ stabilen, 2. der einigermaßen stabilen und 3. der verhältnismäßig instabilen ein. Nach ihm ist die Aminosäure Alanin sehr stabil (ca.  $10^9$  Jahre). Im Vergleich dazu sind Aminosäuren wie Tyrosin kurzlebig und gehören demzufolge zur Gruppe der relativ instabilen Aminosäuren. Trotz dieser Ergebnisse, die auf theoretischen Berechnungen und Laborversuchen beruhen, sind in letzter Zeit mehrfach Aminosäuren aus Sedimenten großen Alters beschrieben worden. So hat LOWENSTAM (1964) aus der Schale eines paläozoischen Nautiloiden mehrere Aminosäuren beschrieben, die auch in heutigen Molluskenschalen zu finden sind. AKIYANA & WYCKOFF (1970) berichten von Aminosäuren aus jurassischen Muschelschalen. Unter Berücksichtigung sicherer Berichte über die Identifizierung der Aminosäuren aus Fossilfunden größeren Alters schließt KVENVOLDEN (1975), daß die zeitliche Stabilitätsfrage der Aminosäuren noch nicht geklärt ist. Wahrscheinlich können die Aminosäurefunde so gedeutet werden, daß freie Aminosäuren leichter angreifbar sind - daher schneller abgebaut werden - als Aminosäuren, die gebunden und dadurch geschützt vorkommen.

Die aus der Melaninprobe identifizierten Aminosäuren bleiben durch die Unlöslichkeit des Melanins vor Veränderungen des pH-Wertes und anderer Wirkungen des Porenwassers verschont und damit erhalten. Allein die Tatsache, daß Aminosäuren vorhanden sind, setzt nach ABELSON (1957) eine obere Temperaturgrenze fest, der das Fossil im äußersten Fall unterworfen war.

#### d. Schlußbemerkungen über Melanine

Die Melanine werden wegen ihrer äußerst geringen Löslichkeit als sehr stabile Makromoleküle betrachtet. Da sie außerdem noch Chelatbindungen mit Metall-Ionen eingehen, wird die Stabilität der Moleküle erhöht. BLOIS (1966, vide DANIELS, POST & JOHNSON 1972, S. 14) stellte zu Recht die Frage, warum fossile Melanine so selten beschrieben würden. Als extrem stabile Polymere müßten sie unter Fossilien sehr häufig anzutreffen sein. In der Tat kommen dunkle Pigmente in Fossilien öfters vor. ABEL (1927, S. 575) berichtet, daß in lithographischen Schiefen jährlich in etwa 40 Funden von *Plesioteuthis prisca* Tintenbeutel erhalten sind. In Bezug auf die Seegrasschiefer von Pliensbach beschreibt QUENSTEDT (1848, S. 532) daß „von den Säpien, wenn auch alles andere verloren sein mag, der Dintenbeutel gewiß überbleibt, daher liegen denn auch Säpiendintenbeutel häufig zerstreut im Schiefer, welche der Arbeiter nicht achtet, weil er sie nicht verwerten kann.“

Bis vor wenigen Jahren war der Kenntnisstand auch bei den Melaninen rezenter Bildung sehr dürftig. Obwohl seit Aristoteles immer wieder über Melanine berichtet wurde (Angaben über ältere Literatur siehe FRÉDÉRIQUE 1924), konnte erst in den sechziger Jahren (NICOLAUS 1968) die Struktur und Biochemie des Pigments (Sepiamelanin) geklärt werden. SWAN (1974, S. 523) schreibt, daß es immer noch keine Methode gibt, die den sicheren Beweis erbringt, ob zwei Melaninproben verschiedener Herkunft identisch sind oder nicht. Auch ist die Rolle des Melanins in der Medizin bei der Entstehung von Melanosoma im Krankheitsfall oder bei cancerogener Zellbildung nicht geklärt.

Fossile Melaninfunde können vielleicht zur Klärung dieser Frage beitragen und somit die Evolutionsgeschichte der Makromoleküle aufhellen.

Außerdem ist zu hoffen, daß dadurch die Erkenntnisse über die chemische Evolution in Einklang mit morphogenetischen phylogenetischen Theorien gebracht werden können. Allen bisherigen Untersuchungen über die Evolution einiger Makromoleküle - Hämoglobin, Insulin, Collagen usw. - lagen nur die rezenten Bildungen oder Abbauprodukte fossilen Materials, jedoch keine intakten fossilen Makromoleküle zugrunde.

### IX. Experimenteller Teil

1. Die Löslichkeit der Melaninproben (*Eopsiloceras*-Melanin) aus Ammonitengehäusen in verschiedenen Lösungsmitteln wurde mit Wasser, 5 % NaHO, 5 % Salzsäure, Äther, Benzol und Alkohol wie folgt untersucht: Geringe Mengen (ca. jeweils 1 mg) der Substanz wurden bei Zimmertemperatur mit verschiedenen Lösungsmitteln versetzt, gut geschüttelt und stehengelassen. Ergebnis: Auch nach längerem Schütteln und anschließendem Stehenlassen erwies sich die Substanz als nicht löslich.
2. Für eine chromatographische Versuchsreihe wurde die Methode der Dünnschicht-Chromatographie angewandt. Als stationäre Phase dienten DC-Fertigplatten Kieselgel 60 F - 254. Als Lösungsmittel wurde das Gemisch n-Butanol:Aceton:Eisessig:Wasser (35:35:10:20) verwendet entsprechend der Praktikumsanleitung des Instituts für Pharmazie und Lebensmittelchemie der Universität München, 1973. Die E.-Melaninprobe wurde 48 Stunden in wenigen Tropfen konz. HCl suspendiert. Mit Hilfe eines Kapillarrohrs wurde diese Suspension auf der Kieselgelplatte entlang der Startlinie mehrfach (bis zu 12 mal) aufgetragen. Auf derselben Platte wurde auch eine in konz. HCl suspendierte *Sepia*-Melaninprobe (rezent) und wässrige Lösungen der Aminosäuren Glycin, Alanin, Tyrosin und Phenylalanin aufgetragen. Nachdem die Lösungsmittelfront 2/3 der Platte hochgestiegen war, wurde die Platte an der Luft getrocknet. Die Trennflecken wurden auf der Platte unter UV-Licht markiert und mit Ninhydrinlösung besprüht.  
Ergebnis: Bei der E.-Melaninprobe, wie auch bei der *Sepia*-Melaninprobe wurden u.a. dem Tyrosin entsprechende Flecken festgestellt. Bei der E.-Melaninprobe ist die trennbare Menge sehr gering. An Punkten mit weniger als sechsmaligem Substanzauftrag waren keine Flecken identifizierbar.
3. Die E.-Melaninprobe aus zwei Ammonitengehäusen wurde mit einigen Tropfen konz. HCl versetzt und 108 Stunden stehengelassen.
  - a. Die Suspension wurde filtriert.
  - b. Der Filtrerrückstand wurde mit Methanol gewaschen.
  - c. Die Waschflüssigkeit wurde anschließend durch Vacuum-Destillation konzentriert.
  - d. Das Filtrat aus 3a. wurde mit Methanol eluiert. Wie unter 2. wurde diese Probe chromatographiert. Als Vergleichsproben wurden u.a. auch Sarcosin, Valin, Tyrosin und Tryptophan-Lösungen aufgetragen.
 Ergebnis: Die Probe trennte sich in drei Flecken; davon entspricht der stärkste (I) Sarcosin, der nächste (II) wahrscheinlich Tyrosin (Farbintensität sehr schwach); der letzte (III) kann nicht mit Sicherheit zugeordnet werden.

	I	II	III
Rf-Werte:	0,2666	0,433	0,38
	Sarcosin	Tyrosin	nicht identifizierbar

$$\text{Rf-Wert „Ratio of fronts“} = \frac{\text{Entfernung Start - Substanzfleck (Mitte)}}{\text{Entfernung Start - Lösungsmittelfront}}$$

4. Der Filtrerrückstand von 3b. wurde 50 Stunden in konz. HF suspendiert, anschließend bei 50° C 48 Stunden und bei 80° C einige Stunden getrocknet.  
Ergebnis: Die getrocknete Probe war in Pulverform, hatte eine dunkelgraue Farbe mit leicht bräunlichem Schimmer und wog 22 mg.

5. Proben aus 3b, 3c und 4 (nach RFA - siehe 6) wurden zur Infrarot-Spektroskopie mit KBr verrieben und daraus unter  $10 \text{ kg/cm}^2$  Druck Preßlinge hergestellt. Auch aus dem Nebengestein des Ammonitengehäuse-Mündungsbereichs wurden KBr-Preßlinge hergestellt.

Ergebnis:

IR-Spektrum I (von 3b): Bandenfrequenzen: 3615 (OH); 3420 (NH); 2915, 2845 (CH); 1700, 1640 (C=O aromatisch); 1450, 1030, 920, 800  $\text{cm}^{-1}$

IR-Spektrum II (von 4): Bandenfrequenzen wie oben.

Das breite Band bei  $3400 \text{ cm}^{-1}$  ist wahrscheinlich auf Wasserspuren zurückzuführen. 3c. lieferte kein brauchbares IR-Spektrum.

6. Probe von 3b. und eine Gesteinsprobe wurden einer Röntgenfluoreszenzanalyse (RFA) unterworfen. (H. BURGER, München). Da nur geringe Mengen der 3b-Probe vorlagen, wurde der für 5. angefertigte KBr-Preßling mitverwendet.

Ergebnis:

Nachgewiesene Elemente im Gestein: Sr, Br, Fe, Ti, Ca, K, S, P, Si,  
in der E.-Melaninprobe: Br, Fe, Ti, Ca, K, Cl, S, Si.

7. Die E.-Melaninprobe 4. bzw. 6. wurde in ca. 2 ml 2n wässer.  $\text{K}_2\text{CO}_3$ -Lösung suspendiert. Dann wurde so lange tropfenweise eine  $\text{KMnO}_4$ -Lösung zugegeben, bis die violette Farbe bestehen blieb. Das überschüssige  $\text{KMnO}_4$  wurde durch festes  $\text{Na}_2\text{SO}_3$  zerstört. Die Mischung wurde 5 Minuten mit kochendem Wasser erhitzt und danach filtriert. Der Filtrerrückstand wurde mit ca. 1 ml. heißem Wasser extrahiert und die vereinten Lösungen mit konz. HCl angesäuert. Danach wurde dreimal mit Äther ausgeschüttelt, die Ätherextrakte über  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  sicc. getrocknet und eingedampft. Der Rückstand wurde in 10%igem i-Propanol gelöst.

8. a. Eine Probe aus 7. wurde chromatographiert. Als Laufmittel wurde die Mischung n-Butanol:Ethanol:Ammoniak (spez. Gew. 0,88):Wasser (10:10:1:1 v/v) genommen. Nachdem die Laufrfront 2/3 der Platte erreicht hatte, wurde die Platte aus der Kammer herausgenommen und getrocknet. Unter UV-Licht wurden die drei Trennflecken mit Bleistift markiert. Zum Färben und Fixieren dieser Flecken wurde die Platte mit diazotierter Sulfanilsäure besprüht. Herstellung des Sprühreagenzes: 1,0 g Sulfanilsäure wurde in 3 ml 2n-Natronlauge gelöst und dazu eine Lösung aus 0,4 g Natriumnitrit und 5 ml Wasser gegeben. Nach Abkühlen der Mischung im Eisbad wurde mit 3 ml 2n HCl angesäuert. Ergebnis: Die Flecken ließen sich nicht anfärben.

Rf-Werte:	0,39	0,54	0,82
	I	II	III

- b. Die Lösung aus 7. (in Methanol) wurde mit überschüssiger  $\text{FeCl}_3$ -Lösung versetzt. Ergebnis: Es entstand ein grüngelber Niederschlag. Die darüber stehende rotorangene Eisen(III)-chlorid Lösung entfärbte sich nach kurzer Zeit.

- c. Ein Massenspektrum des Rückstands von 7. wurde angefertigt.

Ergebnis: Als prominente Zerfallsprodukte zeigten sich Peaks bei  $m/e$  149 ( $\text{M}^+$ , 100 %); 132 (11 %); 122 (11 %); 104 (31 %):  $m^*$  99,89;  $m^*$  88,65.

Für die Chromatographie wurden DC Fertigplatten-Kieselgel 60 F - 254 (20 x 20) der Firma Merck verwendet.

Die IR-Spektren wurden mit dem IR-Spektrometer Modell Acculab 6 (Fa. Beckman) gemacht. Die IR-Spektren beziehen sich auf KBr-Preßling mit jeweils ca. 10 ppm Probeansteil.

Für das Massenspektrum wurde der Massenspektrometer CH 7 (Fa. Varian) verwendet. Das Spektrum ist mit 70 eV und 100  $\mu$ A aufgenommen.

## B. Phylogenetische Deutung

Wie wichtig das Vorkommen des Tintenbeutels bei einigen fossilen Coleoideen genommen wurde, läßt sich aus der Literatur des 19. Jahrhunderts herauslesen. Nach dem ersten Bericht (BUCKLAND 1829) erschienen innerhalb kurzer Zeit mehrere Arbeiten über Tintenbeutelfunde, die zum Teil sehr stark von Fachkollegen angegriffen wurden. NAEFF (1922) weist auf die unterschiedlichen Ansichten (QUENSTEDT 1849 u.a.) über die Erhaltungsmöglichkeiten des Tintenbeutels bei fossilen Sepien hin.

Großer Wert wird dem Vorhandensein des Tintenbeutels bei der Aufhellung stammesgeschichtlicher Beziehungen beigemessen, so z.B. als Grundlage für die Dibranchiatennatur der Belemniten (NAEFF 1922, S. 194). Möglicherweise aus diesem Grund rief die Arbeit EHRENBERG'S (1942) über das mögliche Vorhandensein eines Tintenbeutels bei einem silurischen *Orthoceras* (= *Michelinoceras*) bisher keine Kritik hervor. Gestützt auf diese Arbeit, schließen SWEET, TEICHERT & KUMMEL (1964, Treatise, S. K 111) auf die engere Verwandtschaft der Nautiloideen mit den Belemnoiden und den rezenten dibranchiatischen Cephalopoden. Ähnliche phylogenetische Beziehungen sieht LEHMANN (1967) bei der Bewertung der von ihm beschriebenen Ammonitinentinte. Hieran anknüpfend, folgert v. SALVINI-PLAWEN (1970 und persönliche Mitteilung 1973), daß auch Goniatiten Tintenbeutel besaßen.

Der fragwürdige Befund des Tintenbeutels beim *Michelinoceras* führte zu der Annahme, daß deren Abkömmlinge - die Coleoideen, Nautiloideen und Ammonoideen - Tintenbeutel besaßen. EHRENBERG (1942) schreibt aber nur, daß er eine geschliffene polierte Platte, ohne Angabe des Fundorts und Alters (nach ihrer Fazies wahrscheinlich aus dem böhmischen Silur) in der Sammlung des Paläontologischen Instituts Wien entdeckte. Darauf war ein *Orthoceras* im Anschnitt zu erkennen, dessen Wohnkammer in der Mitte ein Loch auswies. Er vermutete, daß sich in diesem Loch ursprünglich ein Tintenbeutel befand, der beim Schleifen der Platte herausfiel.

Eine nähere Auseinandersetzung mit der Arbeit EHRENBERG'S läßt folgendes Argument gegen seine These aufkommen:

1. In seiner Arbeit erwähnt er (S. 417), daß kein Tintenbeutel in dem *Orthoceras*-Exemplar vorhanden war, sondern nur ein darin befindlicher Freiraum, der der Form nach Ähnlichkeit mit Tintenbeuteln anderer fossiler Coleoideen habe. EHRENBERG gibt dies als Mangel zu. Es dürfte sich hier um eine rein zufällige Ähnlichkeit handeln, denn der von EHRENBERG untersuchte *Orthoceras* zeigt deutlich die umhüllende Außenschale des Steinkerns. Die Außenschale wiederum zeigt keinerlei sekundäre Beanspruchung, so daß ein eventueller Tintenbeutel seine ursprüngliche Form weitgehend beibehalten hätte. Bei Coleoideen - Endocochliaten - wäre eher mit einer Verdrückung des Tintenbeutels zu rechnen, da er in diesem Fall nicht durch eine Außenschale geschützt war. Dies bedeutet, daß der angeführte Vergleich nicht stichhaltig ist und keine neuen Erkenntnisse mit sich bringt. In neuerer Zeit sind Tintenbeutel bei Ammoniten entdeckt worden (LEHMANN 1967, WETZEL 1969). Durch den Schutz der Außenschale ist hier die ursprüngliche Birnenform des Tintenbeutels erhalten geblieben. Einem Vergleich mit dieser Gestalt hält der EHRENBERG'sche Tintenbeutel nicht stand.

2. Auch aus der Farbe der Wohnkammerausfüllung (bräunlicher bis schwarzbrauner Steinkern) läßt sich nicht schließen, daß Tinte ausgelaufen und die nähere Umgebung

davon verfärbt worden sein. Dafür ist die Farbe in der Umgebung des mutmaßlichen Tintenbeutels viel zu gleichmäßig.

**3.** Knollenartige Gebilde der verschiedensten Entstehung sind auch in Wohnkammersteinkernen der außenschaligen Cephalopoden - bei entsprechender Fazies - sehr häufig zu beobachten. Auch der von EHRENBERG abgebildete *Orthoceras* zeigt Fremdkomponenten (S. 406: ganz kleine Orthoceren und andere Fossilien in der Füllmasse). Der Wohnkammersteinkern ist nicht gleichmäßig gefärbt, sondern zeigt (in der Abbildung) verschiedene Schattierungen. Insbesondere sind drei kleine runde Körper an der Basis der Wohnkammer zu erkennen. Diese Beobachtungen über die Inhomogenität der Wohnkammerausfüllung erhärten die Vermutung, daß es sich hierbei um eine herausgefallene Gesteinsknolle handelt.

In der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie - München - hängt eine Wandplatte, die zahlreiche Orthoceren und eingerollte Ammoniten (Oberdevon, Marokko) im Anschnitt zeigt. Es sind dabei mehrere knollenartige Gebilde zu erkennen, die sowohl außerhalb als auch innerhalb der Wohnkammer vorhanden sind. Die Formen der Gebilde sind so unterschiedlich, daß sie nicht mit einem Tintenbeutel in Zusammenhang gebracht werden können.

**4.** EHRENBERG führt das Vorhandensein des Tintenbeutels auf die selektive Verwesung der Weichteile zurück, die bei der Einbettung im Gehäuse des *Orthoceras* erhalten blieben. Diese würde einen kleinen zeitlichen Unterschied zwischen der Verwesung des Weichkörpers (außer Tintenbeutel) und dem Eindringen des Sediments bedingen. Der so entstandene Hohlraum um den Tintenbeutel sollte als Kalzitausfüllung erhalten geblieben sein, was nicht der Fall ist.

Alle von EHRENBERG angeführten Argumente lassen keinen Schluß zu, daß *Orthoceras* einen Tintenbeutel hatte.

Auch andere organische Reste, die geologischen Prozessen unterworfen sind, werden mit der Zeit dunkler und können daher sehr leicht mit Melanin verwechselt werden. So wird z.B. der von v. MEYER (1836) beschriebene Tintenrest bei Rhyncholithen von NAEFF (1922) als organische Spur und der von LEHMANN (1967) entdeckte Tintenbeutel jetzt (LEHMANN 1976) als Magenrest gedeutet. Es sind mittlerweile aber auch eindeutige Funde fossiler Tintenbeutel bekannt (Literatur siehe NAEFF 1922).

Berichte über fossile Melaninvorkommen bei anderen Tieren außer Coleoideen wurden erst aus der jüngsten Zeit bekannt, so bei Ichthyosauriern (WHITEAR 1956), Säugetieren (DANIELS & POST 1969, POST & DANIELS 1970) und Ammoniten (LEHMANN 1967, WETZEL 1969 und diese Arbeit). Ihr Wert für die Aufhellung der phylogenetischen Zusammenhänge ist deshalb noch nicht zur Genüge erfaßt worden. LEHMANN (1967, S. 136) schätzt den Wert der Melanine für die Phylogenie der Ammoniten nur gering ein. Zum einen liegt es daran, daß Tinte und Tintenbeutel bei Ammoniten sehr selten beobachtet wurden, zum anderen ist diese Ansicht auch auf die Arbeit EHRENBERGs (1942) zurückzuführen. Der Nachweis von Tintenbeuteln bei Ammoniten sei als Objekt interessant, für die Phylogenie jedoch von geringer Bedeutung.

Wie aus der kritischen Auseinandersetzung mit der Arbeit EHRENBERGs (1942) hervorgeht, rührt der von ihm beschriebene Hohlraum eines *Orthoceras* nicht von einem Tintenbeutel her. Eine chemische Untersuchung dieses fossilen Objekts ist nicht möglich, da (wie EHRENBERG selbst schreibt) von der ursprünglichen Substanz nichts übrigblieb als ein Hohlraum.

Es fällt noch stärker ins Gewicht, daß die chemische Struktur des *Sepia*-Melanins Unterschiede zu dem der Ammoniten aufweist. Diese lassen sich nicht ohne weiteres durch phylogenetischen Fortschritt erklären.

Für die phylogenetische Deutung ist auch zu berücksichtigen, daß Melanine bei einer Reihe von heute lebenden Pflanzen und Tieren vorkommen, wie z.B. bei Bakterien, Pilzen, höheren Pflanzen, Mollusken, Arthropoden, Echinodermaten, Fischen, Reptilien und Säugetieren. Auf Grund dieser weiten Verbreitung muß die Melanin-Entstehung entweder schon bei der Bildung der Urzelle oder direkt nach den ersten Generationen der Zellteilung vorausgesetzt werden, also vor der Bildung des Chlorophylls und Hämoglobins. Noch wahrscheinlicher ist die Annahme, daß in der Natur öfters Melanine entstanden. Der Möglichkeit, daß Makromoleküle ähnlicher Struktur mehrmals und unabhängig voneinander im Laufe der Evolutionsgeschichte entstanden sein können, stimmt Ernst MAYR (1969) zu. Sie wurde von WALD (1963) konkretisiert. Als Beispiel gibt er die Tatsache an, daß drei Tierstämme - die Arthropoden, Mollusken und Wirbeltiere - völlig unabhängig voneinander Augen als Sehorgane entwickelten. In jedem dieser Fälle ist das physikalisch-chemische Prinzip das gleiche: Durch die Lichtstrahlen reizbare Sehpigmente setzen sich aus einem bestimmten Protein - dem Opasin - und dem Vitamin-A-Aldehyd (Retinen) zusammen. Die Beobachtungen von WALD über die biochemische Evolution der Sehpigmente sind auch im Falle des Melanins anwendbar. Es kann daraus gefolgert werden, daß Melanin-Strukturen mehrmals im Laufe der Evolutionsgeschichte entstanden und es sich erübrigt, einen gemeinsamen Ursprung für Melanine zu suchen. Die Kupfer-Ionen bei den Coleoideen-Melaninen spielen ebenfalls eine Rolle, und das Fehlen von Kupfer bei den Ammonoidea weist auf verschiedene Wege der Melaninentstehung hin.

Auch die Form, in der Melanin auftritt, ist von Interesse. Beim Großteil der Tiere tritt Melanin feinverteilt in der Außenhaut auf und wird dadurch gegen Licht und Wärme wirksam. Das Besondere bei den Cephalopoden ist die Umgestaltung des Melanins in eine aktive Schutzwaffe. Zwar haben auch andere Tiere - einige Gastropoden und Fischarten - Tintenbeutel entwickelt, aber nur die Cephalopoden produzieren und speichern Melanin im Tintenbeutel. Der Tintenbeutel ist aber ein anatomisches Organ mit komplizierten Funktionsweisen und Vorrichtungen. Das bedeutet, daß Melanin und Tintenbeutel im Genotyp verankert sein müssen und als vererbungsfähiges Merkmal anzusehen sind.

Aus ökologischen Überlegungen heraus ist zu schließen, daß nicht jede Ammonitenart im Besitz eines Tintenbeutels war. Dies wurde auch durch die Gelände-Beobachtungen bestätigt. Die Choristoceraten-Gehäuse, die sich in und auf denselben Gesteinsbänken fanden wie die melaninhaltigen Epsiloceraten, waren frei von Melanin. Da beide Mesoammonoidea-Arten in Biocoenose (nicht Thanatocoenose) auftreten und auch die Ablagerungstiefe verhältnismäßig gering war (Ichnofossilien und miliolide Foraminiferen als Anzeiger für geringere Tiefe), muß gefolgert werden, daß die Fossilisationsbedingungen und deren Fortgang in beiden Fällen die gleichen waren. Das heutige Fehlen des Melanins bei den Choristoceraten entspricht sehr wahrscheinlich dem ursprünglichen Zustand.

Es ist hierbei wichtig, diese Überlegung in stammesgeschichtlichem Zusammenhang zu sehen. Nach der Krise der Ammonoidea an der Grenze Perm/Trias entfalten sich diese mannigfaltig während der gesamten Trias. Alle marinen Lebensbereiche werden dabei von den Mesoammonoidea erneut erobert, bis es an der Grenze Trias/Jura wieder zu einer Zäsur kommt. Nur eine kleine Gruppe der Mesoammonoidea überlebt diese Krise und setzt - als Neoammonoidea - den Stamm in den Jura fort. Diese Gruppe wird zur Familie der Ussuritidae gerechnet und weist von der Bauweise her keine „Besonderheiten“ auf. Ihre Arten sind planspiral, mäßig genabelt, glattschalig mit gerundetem Venter. Dieser „Normalbau“ ist umso augenfälliger, als andere Gruppen bereits im Karn hochspezialisierte Formen entwickelten, wie extrem scheibenförmig planspirale bis schraubenförmige Gestalten.

Diese Hochspezialisierung nimmt im Nor noch zu. Im Rhät erlischt die Formenfülle der Mesoammonoidea. ARKELL (1957, S. L 124) stellt die Frage: Welche Besonderheit befähigte die Ussuritiden, die Grenze Trias/Jura zu überdauern? Zu dieser Frage der Ammonitenkrise wurden, je nach Autor, mehrerer Theorien aufgestellt. Bisher fehlt dazu eine befriedigende Antwort. Vor allem konnte keine Erklärung dafür gefunden werden, warum die meisten Mesoammonoidea spezielle Formen entwickelten, die Gruppe der Ussuritiden jedoch von dieser Tendenz verschont blieb. In Wirklichkeit entwickelten die Ussuritiden auch einige interessante Merkmale. Diese konnten sich fossil nur schwer erhalten und wurden daher bisher nicht bekannt. So weist die jüngste Art der Gruppe - *Epsiloceras planorboides* - als spezielles Merkmal einen Tintenbeutel mit Melanin auf. Dieses Merkmal setzt sich offensichtlich bei den Ammonitina des Jura und den Lytoceratina (sensu ARKELL 1957b) der Kreide fort und wurde bis jetzt bei dem jurassischen *Elegantoceras* und dem kretazischen *Bochianites* beschrieben.

Durch den Nachweis eines Tintenbeutels bei *E. planorboides* klärten sich einige Probleme der Ammonitenstudien:

1. Die Tinte ist nur den Feinden gegenüber wirksam, die auf Sicht jagen. Daß die tintenproduzierenden Ammoniten fortbestehen konnten, andere jedoch ausstarben, läßt den Schluß zu, daß die Ammonitenkrise an der Grenze Trias/Jura primär biologischer Natur war.
2. Die mannigfaltigen Gehäusegestalten der Trias-Ammoniten sind als Adaptionen - Anpassung an bestimmte Lebensräume - zu deuten.
3. Für das Aussterben der Mesoammonoidea muß das Auftreten neuerer Feinde in Betracht gezogen werden. Da sich die biologische Antwort des Organismus auf die neue Lage immer stufenweise vollzieht, d.h. eine Adaption immer einen Schritt hinter dem natürlichen Selektionsvorgang eintritt (RICKLEFS 1973, S. 69), muß das Auftreten neuer Feinde zeitlich früher, nämlich im Nor, zu suchen sein. Das allmähliche Aussterben der Trias-Ammoniten erstreckt sich vom Nor bis ans Ende des Rhäts. Als Feinde der Ammoniten kommen eine Reihe von Reptilien und Fischen in Betracht, die ebenfalls an der Grenze Trias/Jura wieder aussterben.
4. Die explosionsartige Entwicklung der Neoammonoidea in den Jurameeren ist durch das Freiwerden dieser Lebensräume in der oberen Trias erklärbar. Die Neoammonoidea konnten sich besser an ihre Feinde anpassen.
5. Für den Ammonit selbst bedeutete der Erwerb des Tintenbeutels wahrscheinlich auch eine räumliche Umgestaltung der Weichteile, denn für die Funktionsfähigkeit des gesamten Organismus ist das Zusammenspiel der einzelnen Organe unerlässlich (RICKLEFS 1973, S. 20).
6. Im Gegensatz dazu ist die Gestalt des Ammonitengehäuses nur auf Optimierung des hydrodynamischen Wirkungsgrades gerichtet (CHAMBERLAIN 1976). Die Gehäuseform des *Epsiloceras* setzt sich in den Jura fort. Zwischen ihm und den untersten jurassischen *Psiloceras*-Formen besteht im Gehäuse kein Unterschied (SPATH 1934, S. 315).
7. Für die Taxonomie der Ammonoidea werden eine Reihe von Merkmalen in Betracht gezogen, so z.B. die Gehäuse-Skulptur, Mündungsform und besonders auch der Bau der Lobenlinie und deren einzelne Elemente. Bis heute jedoch ist die Funktion der Lobenlinien-Gestalt für das Tier nicht geklärt. Es wird sogar vermutet, daß der Internlobus selektionsunabhängiges Merkmal und deshalb als Hauptkriterium für die phylogenetische Verwandtschaft anzusehen sei.

Diese Ansicht wird durch die bisher vorliegenden Beobachtungen in der Natur nicht bestätigt, denn nach MAYR (1967, S. 177) findet die natürliche Auslese am Phänotypus statt. Im Falle der Ammoniten scheint die Antwort noch eindeutiger zu liegen. Nur wenige Mechanismen bewahrten die Tiere vor dem Aussterben. Entweder schützten sie sich vor ihren Feinden durch die Produktion von Tinte oder sie mußten sich andere Nischen suchen (z.B. in tiefere Meeresschichten abwandern). Diese beiden Methoden scheinen die Ammonoidea vor dem Aussterben an der Wende Trias/Jura bewahrt zu haben. Für die Lytoceraten und einige Phylloceraten werden tiefere marine Gewässer als Lebensraum angenommen (WESTERMANN 1971, S. 6).

Bei der Bewertung der stammesgeschichtlichen Beziehungen spielt die ökologische Trennung eine bedeutende Rolle. Auch aus dieser Sicht heraus sind die Neoammonoidea als direkte Nachkommen von *Eopsiloceras* zu verstehen, und es ist nicht die Deutung einzelner Merkmale, wie z.B. das der Lobenlinie, als alleiniges Kriterium anzusehen. Welche Vorteile auch immer eine bestimmte Form des Internlobus für das Tier mitbrachte, vor dem Gefressenwerden konnte es nur durch die Tinte geschützt werden.

8. Vielleicht liegt hier eine „Mosaic Evolution“ (DE BEER 1954) vor, wie sie ERBEN (1976, S. 171) für die Bacritideen, JELETZKY (1966, S. 44) für die Prototeuthina und Ögopscina und WIEDMANN (1972, S. 586) für Ammoniten beschrieben.
9. Eine Gemeinsamkeit zwischen *Eopsiloceras planorboides* und den übrigen Mesoammonoidea liegt in der Gestalt der Lobenlinie. Die Lobenlinie ist monophyllitisch gebaut, die Form des Internlobus wurde bis jetzt nur bei *E. clio* ermittelt und ist für *E. planorboides* noch unbekannt. Dieser Ammonit ist im Besitz eines Tintenbeutels, der auch bei Jura-Ammonit nachgewiesen ist. Das Gehäuse von *E. planorboides* ist glattschalig, ohne Skulptur, planspiralig und mäßig involut gebaut wie auch das des untersten jurassischen *Psiloceras planorbis* aus England. Innerhalb der Planorbis-Zone werden die Psiloceraten evoluter. Einige Arten entwickeln auch grobe Falten (Plicaten) im Jugendstadium, die bei späteren Psiloceraten auch auf der adulten Wohnkammer auftreten. Nach der Lobenliniengestalt ist *E. planorboides* der jüngste Trias-Ammonit, mit dem Tintenbeutel aber leitet er die Jura-Ammonitina ein.

### C. Biologisch-ökologische Deutung

„Survival of the fittest“ impliziert zwei Grundgedanken dazu: 1. Für den biologischen Erfolg ist das Suchen und Finden der Nahrung unerlässlich. 2. Die Chance des Überlebens hängt zum Teil von der Fähigkeit ab, sich vor dem Gefressenwerden und vor Parasiten zu schützen. Diese Wechselbeziehungen zwischen Jägern und Gejagten führen zu mannigfaltigen Adaptionen auf beiden Seiten, die sich in der Beziehung von Tier-Tier, Tier-Pflanze, Tier-Mikroorganismen, wie auch Pflanzen-Mikroorganismen verdeutlichen. Ein einfaches Beispiel für einen Schutzmechanismus bei der Jagd ist das relative Größenverhältnis von Tier zu Tier. Wenn der Gejagte im Verhältnis zum Jäger an Größe zunimmt, wird es schwieriger sein, ihn zu jagen. Der Jäger ist dann gezwungen, entweder subtilere Jagdmethoden zu entwickeln oder auf andere Jagdbeute auszuweichen.

Die zum Schutz dienenden Techniken sind genau so mannigfaltig wie die des Jagens und Beutefangens. Die Schutzadaption kann darin liegen, daß der Gejagte a. vor dem Jäger davonläuft, b. sich im Kampf verteidigt, c. Panzerung, Rippen, Dornen oder Knoten entwickelt, d. sich durch Farb- und Formwechsel der Umgebung anpaßt oder e. die Form des Jägers annimmt.

Daß die Ammoniten an der biologischen Nahrungskette ebenso mitbeteiligt waren wie heute lebende Organismen, ist vielfach beschrieben worden. Es sind viele Fälle bekannt (FRENTZEN 1936, KAUFFMAN & KESLING 1960 u.a.), wo Ammoniten in Mägen von

Reptilien gefunden wurden. Zahlreiche Ammonitenbruchstücke fanden sich in Fäkalien von Großtieren (REESIDE & COBBAN 1960, BARTHEL & JANICKE 1970). Alle diese Beispiele zeigen, daß die Ammoniten im Laufe ihrer langen Entwicklungsgeschichte auch gezwungen waren, Schutzvorrichtungen zu entwickeln, Schutzmaßnahmen zu ergreifen. Über ihre Fluchtmethode und -geschwindigkeit können nur Mutmaßungen getroffen werden, da beide nicht mehr direkt zu beobachten sind.

Auf einigen Ammonitenschalen wurden Farbmuster erkannt (SPATH 1935), denen Schutzfunktion zugeschrieben werden. Wie diese Tarnung wirksam wurde - ob kryptisch oder mimetisch - ist nicht geklärt. Neuerdings wird angenommen (COWEN et al. 1973), daß die Schalenskulptur (Ornamentierung) der Ammoniten auch eine Schutzfunktion hatte. Diese Skulpturen ließen im Lichtbereich des Wassers Schatten auf der Schalenoberfläche entstehen. Diesen Schattenmustern kann eine kryptisch-mimetische Bedeutung zugeschrieben werden. Die Wirksamkeit beider Schutzmethoden - a. der Farbmuster auf den Ammonitenschalen und b. der Ornamentierung - hatte spezifische Hintergründe zur Voraussetzung und war sehr stark von der Umwelt abhängig. So schlossen COWEN et al. (1973) nach den Farbmustern, daß sich der Lebensraum einiger fossiler Nautiloideen in der seichten photischen Zone befand. Sie gingen noch weiter und meinten, daß es sich - je nach dem Grad der Ornamentierung - um verschiedene Lebensräume handelte. Die berippten Ammoniten befanden sich demnach im photisch/nekto-benthonischen, die glatten Ammoniten im aphotischen Bereich der Gewässer.

Das Vorkommen der Tinte und die damit notwendige Bildung eines anatomischen Organs (Tintenbeutel) ist als weitere Schutzvorrichtung der Ammoniten zu deuten. Durch den Erwerb der Fähigkeit, Tinte nach Ort und Lage uneingeschränkt ausspritzen zu können, wurden die Ammoniten von Hintergrund- und Umweltfaktoren unabhängig. Aus diesem Grunde schreibt NAEFF (1922, S. 24) für Coleoideen: „Muskelmantel, innere Schale, Flossen, Tintenbeutel, Chromatophoren, Saugnäpfe, solides Trichterrohr geben dem Tier einen Aktionsradius, der ... die Dibranchiaten als einzige Wirbellose zum offenen Konkurrenzkampf mit den Wirbeltieren befähigt hat. Sie machen die Kammerschnecke zum Tintenfisch.“ Er schreibt weiter: „Die weitere Metamorphose dieses Organisationstypus ... liegt auf der Linie der Befreiung von passiven und der Ausbildung von aktiven Waffen im Kampf um das Dasein.“

Was NAEFF für die Beweglichkeit der fossilen Coleoideen schreibt, traf auch für die tintenproduzierenden Ammoniten zu. COTT (1940), TINBERGEN (1965) und ROBINSON, M. H. (1969) wiesen mehrfach darauf hin, daß ein Zusammenwirken von Schutzvorrichtung und Verhaltensweise des Tieres unbedingt erforderlich ist. Ein bestimmtes Tarnmuster verlangt für seine Wirksamkeit spezifischen Hintergrund und entsprechende Verhaltensweise. Sollte beides nicht vorhanden sein, bedeutet es ein leichtes Entdeckt- und Gefressenwerden für das Tier. Mit dem Erwerb der Fähigkeit, eine Tintenwolke ausstoßen zu können, erreicht das Tier zwar einerseits Unabhängigkeit vom Hintergrund, muß sich aber andererseits neue Verhaltensmuster aneignen. Diese sind: a. eine nektonische Lebensweise, b. ein Lebensraum innerhalb des Lichtbereiches, c. die Fähigkeit, sich schnell vom Fleck wegbewegen zu können (Wendigkeit, gute Schwimffähigkeit in allen Richtungen).

**a. Nektonische Lebensweise:** Die Tintenwolke ist als Schutzmaßnahme von Bedeutung für das frei schwimmende Tier, das von allen Seiten gesehen und angegriffen werden kann. Ein auf dem Boden kriechendes Tier ergreift andere Schutzmaßnahmen, z.B. Tarnmuster oder Verharren auf dem Platz. Diese sind geeigneter und energiesparender als das Produzieren und Verspritzen von Tinte.

**b. Lebensraum im Lichtbereich:** Damit sind nicht nur die photische Zone (bis ca. 50 m Tiefe gemeint, die beinahe alle Lichtstrahlen hindurchläßt, sondern auch größere Tiefen, in die

nur die kurzwelligen Blaustrahlen eindringen. Tiere aus dieser Tiefe sind häufig rot. Das Fehlen der Rotstrahlen läßt die Tiere schwarz erscheinen, wodurch sie für ihre Feinde schwer sichtbar werden. Da sich die Jäger wiederum optisch darauf einstellen, muß die Tintenwolke dieselbe Farbkomponente haben wie die anderen Tiere dieses Lebensraumes.

c. Die Fähigkeit, die nach allen Richtungen schnell vom Fleck wegbewegen zu können: Wenn sich das Tier nicht entfernen kann, bevor sich die Tintenwolkenfetzen im Wasser verteilt und aufgelöst haben, wird es eine leichte Beute für den Feind sein. Es braucht deswegen kein Langzeitschwimmer oder -taucher zu sein wie z.B. der rezente *Nautilus*. Andere heute vorkommende Cephalopoden, z.B. *Sepia* oder *Octopus*, veranschaulichen dieses Verhalten sehr deutlich. Nach dem Ausstoßen der Tinte schwimmen sie vom Fleck weg, vergraben sich nach nur ein oder zwei Metern im Sandboden oder setzen sich still auf den Untergrund, wobei sie sich mit Hilfe der Chromatophoren der Haut ein dem Untergrund angepaßtes Tarnmuster zulegen. Ein ähnliches Verhaltensmuster kann für die tintenproduzierenden Ammoniten (und nur für diese) postuliert werden. Hierfür ist nicht nur die Auflösungszeit der Tintenwolke ein bestimmender Faktor, sondern es liegt noch ein anderer Grund vor: *Sepia* kann nicht beliebig oft und viel Tinte ausstoßen. Wenn dies einmal geschehen ist, bleibt der Tintenbeutel zunächst leer. Die Tintendrüse setzt zwar sofort mit der Produktion von Melanin aus Tyrosin ein, doch ist es eine Frage der Zeit, bis wieder eine ausreichende Menge davon gebildet ist. Experimentell wurde festgestellt, daß dafür bis zu zwei Stunden benötigt werden. In diesem Zeitraum besitzt *Sepia* keinen wirksamen Tintenschutz und muß notfalls andere Schutzmaßnahmen ergreifen. Deshalb gehen die Tiere sparsam mit der Tinte um und entleeren den Tintenbeutel nur in seltenen Fällen ganz.

Nachdem die Lebensweise der Ammoniten - bedingt durch den Erwerb der Tinte - dargestellt wurde, ergibt sich nun die Frage, inwieweit Rückschlüsse aus anderen Merkmalen der Ammoniten mit diesen übereinstimmen. Bisher wurden Überlegungen im Hinblick auf die Lebensweise der Ammoniten durch Interpretationsversuche der Muskelansatzstellen, der Wohnkammerlänge, des Gehäusebaus und der Außenform angestellt.

Muskelansatzstellen: Ist ein Ammonit günstig erhalten, lassen Wohnkammersteinkerne eingekerbte Linien und Flächenbegrenzungen erkennen. Diese Linien und Flächen zeigen gewisse Regelmäßigkeiten, die artbedingt zu sein scheinen. Auf älteren Arbeiten fußend, beschrieb CRICK (1898) sie ausführlich und deutete sie homolog zum rezenten *Nautilus* als Muskelansatzstellen der Ammonitentiere. Schon CRICK unterschied die Muskelarten, so den ringförmigen Muskel „Annulus“ als festes Verbindungsglied zwischen Weichkörper und Schale, und die paarigen Muskel-Retraktoren, die es dem Weichkörper ermöglichen, sich aus der Schale vor- und in diese zurückzuziehen.

Bei der Untersuchung der Muskularbeitsweise bei rezenten Cephalopoden stellten MUTVEI & REYMENT (1973, S. 633) fest, daß die Retraktoren des *Nautilus* auch einen bedeutenden Einfluß auf die Schwimmfähigkeit des Tieres hatten. Durch Vergleich mit den Muskelansatzstellen des *Nautilus* - wo diese relativ groß sind - zogen MUTVEI (1964) sowie MUTVEI & REYMENT (1973) den Schluß, daß die Ammoniten keine guten Schwimmer waren. Diese Folgerung ist aber nur bedingt auf Ammoniten anwendbar, denn die Muskeln des *Nautilus* sind zwar kräftiger als die entsprechenden bei Ammoniten, doch spielt die Physiologie ebenfalls eine entscheidende Rolle. Wäre die Physiologie in beiden Fällen sogar die gleiche, könnte nur gefolgert werden, daß der Nautilusmuskel kurzfristig mehr Kraft entwickeln kann oder Last zu überwinden hat als der Ammonit.

Über die Physiologie des *Nautilus* ist aber nur wenig bekannt. Fest steht, daß bei Cephalopoden - im Gegensatz zu anderen Mollusken - die Funktion des Hämoglobins als Sauerstoffzubringer ausschließlich vom Hämocyanin übernommen wird. Der Wirkungsgrad des Hämocyanins als Sauerstoffträger ist jedoch stark vom Salzgehalt, pH-Wert und von

der Temperatur abhängig (GHIRETTI & GHIRETTI-MAGALDI 1972). Dies bedeutet, daß zu den Faktoren Herzschlag- und Atmungsfrequenz auch der Faktor Meerestiefe einbezogen werden muß, der Muskelkraft und Muskeldicke des *Nautilus* beeinflusst. Außerdem ist zu berücksichtigen, daß unter den zahlreichen Meerestieren der *Nautilus* einer der wenigen ist, der die Grenztiefe von 180 m überschreitet. An dieser Grenze (die eine fließende ist) ist der Außendruck so stark, daß die osmotischen Vorgänge in umgekehrter Richtung verlaufen. Die Tiere, die oberhalb oder unterhalb dieser Tiefengrenze leben, stellen ihre inneren Organe entsprechend ein. Für ein Tier, das diese Grenze überschreitet, ist dieses Problem von ganz anderer Bedeutung. Wie der *Nautilus* dies bewältigt, ist noch nicht geklärt. Fest steht nur, daß er einen erheblich höheren Proteingehalt im Blut aufweist als andere Tiere, was wiederum Einfluß auf die Effizienz der Muskel und des Muskelquerschnitts hat.

Mit Hilfe des Haftbands „Annulus“ wurde nach CRICK (1898) der Mantel an dieser Stelle mit der Schale fest verbunden. Der Weichkörper konnte aus der Schale herausragen oder mit Hilfe der Retraktoren wieder hereingezogen werden. Dies ist auch beim *Nautilus* beobachtbar. STEINMANN (1907, S. 344) berichtet aber, daß bei manchen Ammoniten, wie z.B. *Oppelia*, die Haftbandlinie nicht ringförmig, sondern spiralig verläuft. Ein spiralisches Haftband würde aber das Herausragen des Weichkörpers verhindern oder zumindest stark einschränken. In solch einem Fall bringen die Retraktoren keinen Vorteil für das Tier.

Bis jetzt hatte man am Beispiel des rezenten *Octopus* angenommen, daß das Herausragen und Zusammenlegen der Arme (Stromlinienform) beim Schwimmen den Körperwiderstand mindert und daher für das Tier von Vorteil wäre. An Modellversuchen stellte CHAMBERLAIN (1976, S. 555) jedoch fest, daß für den Geschwindigkeitsbereich von *Nautilus* und Ammonit das Herausragen des Körpers aus der Schale keinen Einfluß auf den Schalenwiderstand hat. Außer dem Annulus und den paarigen Retraktoren wurde bei Ammoniten auch ein unpaariger Muskelabdruck beobachtet, der beim *Nautilus* fehlt. Die Funktionsweise dieses Muskelabdrucks ist bisher unbekannt.

#### Wohnkammerlänge:

Im Gegensatz zum *Nautilus* ist die Wohnkammer der Ammoniten beträchtlich länger (STEINMANN 1907). Die Wohnkammerlänge liegt durchschnittlich bei  $\frac{1}{2}$  bis 1 Umgang, bei einigen Familien sogar 1 bis  $1\frac{1}{2}$  Umgänge. LEHMANN (1975, S. 189) interpretiert daraus, daß Ammoniten mit langen Wohnkammern nicht in der Lage waren, viel Kraft für energischen Rückstoß zu entwickeln.

Sehr viele Hypothesen über die Lebensweise der Ammoniten sind auf Analogien mit den heute lebenden Nautilusarten begründet. STENZEL (1964, S. K 66) schreibt, daß beim *Nautilus* der Mantel den ganzen Weichkörper umschließt. Der *Nautilus* besitzt auch ein posteroventrales - mit einer wässrigen Flüssigkeit gefülltes - Coelom und ein nach vorne gelegenes - mit Blut gefülltes - Hemocoelom. Ammoniten dürften auch ein Coelom besessen haben. STASEK (1972, S. 37) schreibt, daß die heutigen Cephalopoden wesentlich größere Coelome als andere Mollusken besitzen. Zur Funktion des Coeloms nimmt STASEK auf der einen Seite einen erhöhten Auftrieb durch Verteilung der Weichkörpermasse an, auf der anderen einen Druck, der beim Rückstoß auf das Wasser innerhalb der Mantelhöhle ausgeübt wird. TRUEMAN & PACKARD (1970) haben das Schwimmverhalten rezenter Cephalopoden (*Octopus*, *Loligo*, *Sepia* und *Eledone*) in vitro studiert. Sie berichten, daß durch Zusammenziehen der Mantelmuskulatur bei den Cephalopoden hoher hydrostatischer Druck im Mantelhohlraum erzeugt wird. Dadurch bildet sich ein Wasserstrahl aus der Düse, der dem Tier eine entgegengesetzte Bewegung möglich macht. Aus Messungen des Drucks, des Mantelhohlraumvolumens, des Düsenquerschnitts, der erzeugten Geschwindigkeit, der Druckzeit (für einen oder mehrere Impulse) und des Gesamtgewichtes schließen sie, daß die erzielte Geschwindigkeit des Tieres direkt vom

Volumen des Mantelhohlraums und indirekt vom Düsenquerschnitt und der Druckzeitlänge abhängt. Das bedeutet: Je größer der Mantelhohlraum (und das Tier), desto höher die erreichte Geschwindigkeit; je kleiner der Düsenquerschnitt, desto größer die erzielte Geschwindigkeit. Faktoren, die Geschwindigkeit und Beschleunigung beeinflussen, sind: a. die Mantelmuskulatur und deren Kontraktionsfähigkeit; b. der Düsenquerschnitt; c. das Volumen der Mantelhöhle. Im Vergleich zu anderen Cephalopoden zeigt sich *Octopus* als schlechter Schwimmer, denn 56 bis 70 % seines Körpergewichts bestehen aus Fangarmen, nur ein kleiner Teil aus dem Mantel. Bei Cephalopoden, die höhere Geschwindigkeiten erreichen, ist der erzeugte Druck an der Hohlraumwand auch wesentlich höher. Damit die inneren Organe keinen Schaden erleiden, nimmt das Haemocoelom diesen Druck auf, wobei sich die Größe des Haemocoeloms günstig auf dessen Verhalten auswirkt. So gesehen, bietet eine große Wohnkammer Vorteile für das Erzielen höherer Geschwindigkeiten. Durch eine lange Wohnkammer können die inneren Organe platzmäßig viel günstiger verteilt werden, und es bleibt genügend Raum für Coelom, Haemocoelom und den Mantelhohlraum. Auch Manteldicke und Düsenquerschnitt sind von Interesse. Der Mantel des *Nautilus* ist nicht gleichmäßig dick. Beim *Octopus* beträgt die Durchschnittsdicke beim erwachsenen Tier 0,22 cm, bei *Eledone* 0,64 cm, *Loligo* 0,52 cm und *Sepia* 0,75 cm. Die Düsenquerschnitte betragen für *Loligo* und *Sepia* 1,5 cm<sup>2</sup>, *Eledone* 1,6 cm<sup>2</sup> und *Octopus* 0,7 cm<sup>2</sup>. Diese Zahlen (TRUEMAN & PACKARD 1970) geben einen Eindruck von den in Frage kommenden Größen.

Eine wesentliche Rolle spielt beim Schwimmen ferner der Gehäusewiderstand. Bei Versuchen mit Cephalopoden-Modellen stellte CHAMBERLAIN (1976) fest, daß die Lage der Mundöffnung das Schwimmverhalten beeinflusst. Die Tiere, die die Lage der Mündung ändern können, reduzieren dadurch den Gehäusewiderstand. Ammoniten mit langen Wohnkammern können das durch Gewichtsverlagerung leichter bewerkstelligen.

#### Gehäusebau:

Bei seinen Versuchen fand CHAMBERLAIN ferner, daß glattschalige, involute, oxycone Ammonitengehäuse wesentlich günstigeres Schwimmverhalten (bei bestimmten Formen sogar besseres als beim *Nautilus*) zeigen als serpenticone oder stark skulpturierte. Heteromorphe Formen mit losgelöster letzter Windung bieten höheren Schwimmwiderstand bei schneller Geschwindigkeit.

Zu ähnlichen Schlußfolgerungen kommt SCOTT (1940) bei der Analyse der Ammonitengehäuseformen und der Gesteinsfazies in Kreideablagerungen Texas. Nach dem Gehäusebau teilt er die Ammoniten in sieben Gruppen ein, wobei *Epsiloceras* der Gruppe 3 und *Choristoceras* der Gruppe 7b entsprechen würden. Seinem Schema nach wäre der Habitat der Formen ähnlich den Choristoceraten in etwa 150-200 m Tiefe des infraneritischen und der der Epsiloceraten in etwa 200 m Tiefe innerhalb des epibathyalen Bereiches zu erwarten.

#### Folgerung:

Eine Rekonstruktion des Ablagerungsraums der Kössener Schichten der Garmischer Gegend zeigt auf Grund des Benthos (Ichnofossilien und miliolide Foraminiferen) sehr geringe Meerestiefe. Die Art der Ammonitenvorkommen zeigt, daß es sich hierbei um autochthone Vorkommen handelt, da die auf Verdriften der Gehäuse schließenden Merkmale fehlen. Dies wird auch durch das Vorkommen des Melanins bestätigt.

LANGE (1952) deutet gehäufte Vorkommen von Ammonitenkleinformen als Ammoniten-Laichplätze. Nach SCOTTs (1940) und CHAMBERLAINs (1976) Beobachtungen wäre der normale Lebensraum der Ammoniten im Adultzustand auch in tieferen Gewässern denkbar. Die Schutzfunktion des Melanins ist auch dort wirksam.

Für eine Fossilvergesellschaftung mit biologischem Gleichgewicht stellt TOZER (1971, S. 997) die Bedingung, daß verschiedenartige Ammonitengehäuseformen an einer Stelle vorkommen müssen. Nach seinen Erfahrungen handelt es sich dabei um kaum mehr als 10 Gattungen mit verschiedenen Formen, wie z.B. sphaerocone, oxycone, discocone, cadicone, serpenticone. Im Garmischer Raum treten dagegen überwiegend nur zwei Formen (*Choristoceras* und *Eopsiloceras*) auf. Da sie gänzlich verschiedenen Lebensräumen angehören, kann ihr gemeinsames Vorkommen nur als zeitweiliges Zusammentreffen, z.B. am Laichplatz, gedeutet werden.

#### 4. Zusammenfassung

Bei Profilaufnahmen der Kössener Schichten im Lahnewiesgraben, Farchant bei Garmisch-Partenkirchen wurden zahlreiche Ammoniten der Art *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL) gefunden, die zu systematischen und stratigraphischen Untersuchungen anregten. Bei vielen Exemplaren wurden schwarze Flecken entdeckt, die auf die Existenz von Tinte schließen ließen. Untersuchungen bestätigten diese Vermutungen, womit zum erstenmal bei triassischen Phylloceratina Tinte nachgewiesen ist:

1. Die Phylloceratina-Art *Eopsiloceras planorboides* (GÜMBEL) wird neu beschrieben. Da die Gattung *Eopsiloceras* einen lituiden Internlobus hat, andererseits aber die Ammonitina nach Arbeiten WIEDMANNs keinen lituiden Internlobus aufweisen dürfen, ist die Form des Internlobus als alleiniges Kriterium für die Taxonomie abzulehnen. Bei der Bewertung der taxionomischen Beziehungen müssen alle Merkmale gleicherweise in Betracht gezogen werden.
2. Trias/Jura-Grenze: Bei der Profilaufnahme wurden keine Anzeichen einer lithostratigraphischen Unterbrechung zwischen Trias- und Juraschichten beobachtet. Der Übergang ist kontinuierlich. Die Kössener Schichten im Lahnewiesgraben sind sehr tonhaltig und führen Ichnofossilien. Die Fazies ähnelt sehr der der Allgäuer Fleckenmergel. Im Hangenden treten Jurakieselkalke auf. Die Grenze zum Jura wurde mit den untersten Kieselknollen gezogen. Sie liegt ca. 5 m über den letzten *planorboides*-führenden Schichten.
3. Die oberste triassische Zone ist die des *Choristoceras marshi*, die unterste des Jura die des *Psiloceras planorbis*. Im Lahnewies- wie auch im Kendelbachgraben, in Nordwestdeutschland und England stehen Schichten an, deren Niveau über dem der *Marshi*- und unter dem der *Planorbis*-Zone liegt. Im Lahnewiesgraben liegt das Hauptlager des Ammoniten *E. planorboides* über dem letztvorkommenden *Choristoceras marshi*. Anhand der Coccolithen-Biostratigraphie von VAN HINTE (1976) für den Jura können diese Schichten noch zur Trias gerechnet werden.
4. Es wird ein Verfahren vorgestellt, um die chemischen Eigenschaften der bei *E. planorboides* vermuteten Tinte zu ermitteln. Dazu wurden Methoden der Dünnschicht-Chromatographie, Infrarot-Spektroskopie, Röntgenfluoreszenz-Analyse und Massenspektrometrie angewandt. Durch dieses Verfahren lassen sich auch Tintenproben untersuchen und identifizieren, bei denen das Ammonitengehäuse fehlt, wie z.B. dies bei Aptychen der Fall ist.
5. Die in den Ammonitengehäusen gefundene Tinte wird nach allgemein üblichen Regeln als *Eopsiloceras*-Melanin bezeichnet.
6. Die Analyse zeigt, daß die Tinte von *E. planorboides* einen ähnlichen Aufbau besitzt wie die rezente Sepiatinte. Doch zeigen sich auch deutliche Unterschiede:
  - a. Unterschiede liegen im Bereich der mit der Tinte verbundenen Metall-Ionen.
  - b. Aller Wahrscheinlichkeit nach treten in der chemischen Struktur des Polymers

- Phenole anstelle von Chinonen auf.
- c. Das Molekulargewicht des Oxydationsprodukts liegt entsprechend höher als das des Sepiamelanins.
  - d. Unterschiede liegen auch im IR-Spektrum und in der chromatographischen Analyse.
7. Die in der Tinte identifizierte Aminosäure Sarcosin wird als Teil des Stoffes gedeutet, der bei der Dispersion der Tinte im Wasser wirksam wird.
  8. Es konnten keine bei den heutigen Cephalopoden vorkommenden Giftstoffe festgestellt werden. Entweder produzierten die Ammoniten keine Giftstoffe, oder diese Adaption ist eine spätere Erwerbung in der Evolution der Ammoniten.
  9. Hier ergeben sich einige Rückschlüsse für die Bewertung des Eopsiloceras-Melanins in der Evolutionsgeschichte. Unter den Mollusken entwickelten nur Ammonoideen und Coleoideen Tintenbeutel mit Melanin als Schutzvorrichtung. Die Tinte, die einige Gastropoden erzeugen, ist chemisch anders aufgebaut und hat daher keine genetische Beziehung zu der der Cephalopoden. Der von EHRENBERG postulierte Tintenbeutel bei einem *Michelinoceras* wird hier abgelehnt.
  10. Melanine kommen bei einer Reihe von Pflanzen und Tieren vor. Nur Cephalopoden benutzen Melanine als Aktive Schutzwanne und entwickelten melaninhaltige Tintenbeutel. Die ältesten melaninhaltigen Coleoideen sind aus der Mitteltrias (Wengener Schichten) bekannt. Die tintenhaltigen Mesoammonoidea der Obertrias dagegen stammen aus dem Rhät. Die Melanine der Ammonoideen zeigen Unterschiede zu denen der Coleoideen. Alle diese Gründe sprechen dafür, daß die Ammoniten unabhängig von den Coleoideen melaninhaltige Tintenbeutel als Adaption entwickelten.
  11. Der Erwerb eines Tintenbeutels ermöglichte den Ammoniten einen besseren Schutz. Mit diesem „Adaptive Breakthrough“ (Adaptiver Durchbruch) wird die Zäsur der Ammonoidea in der obersten Trias und ihre explosive Neu-Entfaltung schon im unteren Jura verständlicher. Der Jura-Ammonit *Elegantoceras* und der Kreide-Ammonit *Bochianites* beweisen, daß dieses Adaptionsmerkmal - der Tintenbeutel - weiter vererbt wurde. Ammoniten, die keine Tinte besaßen, starben in der oberen Trias aus, es sei denn, sie bewohnten andere ökologische Nischen. Der Ausgangspunkt der Jura-Ammonitina ist demzufolge in dem rhätischen *Eopsiloceras planorboides* zu sehen.
  12. Die Tinte gewährte dem Ammoniten Schutz bis ca. 350 m Tiefe. Diese Schutzfunktion ist nur bei nektonischer Lebensweise wirksam. Bei nektobenthonischer Lebensweise kann die Tintenwolke sogar gefährlich für das Tier werden. Die Gesteinsfazies spricht eher für seichteres Wasser als Lebensraum.

## 5 Literatur

- ABEL, O.: Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. -- 714 S., 2. Aufl., Jena 1927
- ABELSON, P. H.: Organic constituents of fossils. -- Carnegie Institute Washington Yearbook, **53**, S. 97-101, Washington 1954
- : Organic constituents of fossils. S. 87-92. In: GOLDBERG, E. D. (ed.): Treatise on marine ecology and paleoecology. GSA Mem. **67**, vol. 2, 1957
- : Geochemistry of organic substances. S. 79-103. In: ABELSON, P. H. (ed.): Researches in Geochemistry. 511 S., Wiley, New York 1959
- : Status enhanced by global tectonics. IUGS Presidential Address: XXV. International Geol. Congress, Sydney. Geotimes, **21** (11), S. 16-19, Falls Church, Virginia 1976

- AFANASSYEV, G. D. & RUBINSTEIN, M. M.: Geochronological scale in absolute chronology upon the statistics (age determinations based on data) of the laboratories of the U.S.S.R. ( till to) April 1964 ( taking into account a consideration) of foreign datas. -- 22nd. International Geological Congress, Dokl. Sov. Geol., Problem 3: Absolute age of geological formations, S. 287-288, Nauka, Moscow 1964
- AGER, D. V.: The nature of the fossil record. -- Proc. Geologists Assoc., **87**, S. 131-159, London 1976
- AKIYAMA, M. & WYCKOFF, R. G. W.: The total amino acid content of fossil pecten shells. -- Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A., **67**, S. 1097-1100, Washington 1970
- ALBRECHT, F.: Das Synklinorium zwischen Isar und Schwarzenbach (Roß- und Buchsteingebiet bei Lenggries). -- Geol. Bavarica, **17**, S. 89-98, München 1953
- ARKELL, W. J.: Standard of the European Jurassic. -- Geol. Soc. Amer. Bull., **57**, S. 1-34, New York 1946
- : Jurassic geology of the world. 806 S., Oliver & Boyd, Edinburg und London 195
- : Sutures and septa in Jurassic ammonite systematics. -- Geol. Mag., **94**, S. 235-248, Hertford 1957 a
- : Superfamily Psilocerataceae HYATT, 1867, S. L232-L245, In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea, 490 S., Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, New York 1957 b
- ARKELL, W. J., KUMMEL, B. & WRIGHT, C. W.: Mesozoic Ammonoidea. S. L80L437. In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea, 490 S., Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, New York 1957
- ARMSTRONG, R. L. & BESANCON, J.: Triassic time-scale dilemma: K-Ar dating of Upper Triassic mafic igneous rocks, eastern U.S.A. and Canada and Post-Upper Triassic plutons, western Idaho, U.S.A. -- Eclogae Geol. Helvetiae, **63**, S. 15-28, Basel 1970
- BAJOR, M.: Extraktion und Verteilung der Aminosäuren in einigen kretazischen Kernproben. -- Geol. Rundsch., **56**, S. 844-865, Stuttgart 1967
- BARNARD, T. & HAY, W. W.: On Jurassic Coccoliths: A tentative zonation of the Jurassic of Southern England and North France. -- Eclogae Geol. Helvetiae, **67**, S. 563-585, Basel 1974
- BARTHEL, W. & JANICKE, W.: Aptychen als Verdauungsrückstand. -- Ein Fund aus den Solnhofer Plattenkalken, unteres Untertithon, Bayern. -- Neues Jb. Geol. Paleontol., Mh., Jg. 1970, S. 65-68, Stuttgart 1970
- BECHSTÄDT, T. & MOSTLER, H. (eds.): Symposium Innsbruck 1972: Mikrofazies und Mikrofauna der Alpinen Trias und deren Nachbargebiete. -- Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., **21**, 1016 S., Innsbruck 1972
- BEER, G. R. de: Archaeopteryx and evolution. -- Adv. Sci., **11** (42), S. 160-170, London 1954
- BEYERMANN, K. & HASEMAIER, D.: Identifizierung 180 Millionen Jahre alten, wahrscheinlich unverändert erhaltenen Melanins. -- Fresenius' Z. Anal. Chemie, 1973, **266**, S. 202-205, Berlin - Heidelberg - New York 1973
- BIZIO, Bartolomeo di: Ricerche chimiche sopra l'inchiostro della Seppia. Giorn. di fisica., **8**, S. 88-108, Pavia 1825

- BONNER, T. G. & DUNCAN, A.: Infra-Red Spectra of some melanins. -- Nature, **194**, S. 1078-1079, London 1962
- BRONN, H. G.: Siehe BUCKLAND, W., 1836, Fußnote auf S. 40
- BUCKLAND, W.: On the discovery of a new species of Pterodactyle; and also of the Faeces of the Ichthyosaurus; and of a black substance resembling Sepia, or Indian Ink, in the Lias at Lyme Regis. -- Philos. Mag. Annal. Chem. etc., **5**, S. 387-388, London 1829
- : Bemerkungen über das Genus *Belemnosepia* und über den fossilen Dinten-Sack in dem vorderen Kegel der Belemniten. -- Neues Jb. Mineral. etc., Jg. 1836, S. 38-40, Stuttgart 1836
- BUCKMAN, S. S.: On the grouping of some divisions of so-called Jurassic time. -- Quart. J. Geol. Soc., **54**, S. 442-462, London 1898
- : Chronology; I - Lias -- Quart. J. Geol. Soc., **73**, S. 257-327, London 1917
- CALLOMON, J. H.: Notes on Jurassic stratigraphic nomenclature. I. Principles of stratigraphic nomenclature. In: SPASSOV, H., GANEV, M., TENCOV, J., HRISCHEV, H. & CERNJAVSKA, S. (eds.): Carpatho-Balkan Geol. Assoc. VII Congr., Sofia, Rep., Part II (1), S. 81-85, Sofia 1965
- CALLOMON, J. H. & DONOVAN, D. T.: Stratigraphic classification and terminology. -- Geol. Mag., **103**, S. 97-99j, Cambridge 1966
- CASEY, R.: The Cretaceous Period. In: The Phanerozoic time-scale. -- Quart. J. Geol. Soc., **120 S** - Supplement, S. 193-202, London 1964
- CHAMBERLAIN, J. A.: Flow patterns and the drag coefficients of Cephalopod shells. -- Paleontol., **19**, S. 539-563, London 1976
- CITA, M. B.: Siehe ABELSON, P. H., 1976, S. 17
- COTT, H. B.: Adaptive coloration in animals. 508 S., Methuen, London 1957
- COWEN, R. GERTMAN, R. & WIGGETT, G.: Camouflage patterns in *Nautilus*, and their implications for cephalopod paleobiology. -- Lethaia, **6**, S. 201-213, Oslo 1973
- CRICK, G. C.: On the muscular attachment of the animal to its shell in some fossil Cephalopoda (Ammonoidea). -- Trans. Linn. Soc., sec. ser., **7**, S. 71-113, London 1898
- : The arms of Belemnites. -- Proc. Malac. Soc., **7**, S. 269-279, London 1907
- DANIELS, F. & POST, P. W.: The histology and histochemistry of prehistoric mummified skin. S. 279-292. In: MONTAGNA, W. (ed.): Biology of the skin. The Dermis. Appleton-Century-Crofts, New York 1970
- DANIELS, F., POST, P. W. & JOHNSON, B. E.: Theories of the role of pigment in the evolution of human races. S. 13-22. In: RILEY, V. (ed.): Pigmentation, its genesis and biological control. 682 S., Appleton-Century-Crofts, New York 1972
- DEAN, W. T., DONOVAN, D. T. & HOWARTH, M. K.: The Liassic ammonite zones and subzones of the north-west European Province. -- Bull. British Mus. (Natur. Hist.) Geol., **4**, S. 438-505, London 1961
- DIENER, C.: Pars 8: Cephalopoda triadica. 369 S., in: FRECH, F. (ed.): Fossilium Catalogus. I: Animalia. Junk, Berlin 1915
- DITTMAR, A. v.: Die Contorta-Zone (Zone der *Avicula contorta* PORTL.). Ihre Verbreitung und ihre organischen Einschlüsse. 218 S., Manz, München 1864

- EGLINTON, G.: Recent advances in organic geochemistry. -- Geol. Rdsch., **55**, 1965, S. 551-567, Stuttgart 1966
- EHRENBERG, K.: Über einen möglicherweise von einem Tintenbeutel herrührenden Abdruck bei einem *Orthoceras* sp. aus dem böhmischen Obersilur. -- Palaeobiol., **7**, S. 404-427, Wien 1942
- ERBEN, H. K.: Die Entwicklung der Lebewesen: Spielregeln der Evolution. 518 S., Piper, München - Zürich 1975
- FOX, D. L.: Pigmentation of Mollusca. S. 249-274. In: WILBUR, K. M. & YONGE, C. M. (eds.): Physiology of mollusca, II, Academic Press, New York - London 1966
- FRECH, F.: Die Trias der Centralalpen und der Lombardei. S. 391-416, 1905. In: FRECH, F. (ed.): Lethea geognostica. II. Teil. Das Mesozoicum. I. Band, Trias. Schweizerbart, Stuttgart 1903-1908
- FRÉDÉRIQUE, L.: Cephalopoden. S. 76-87. In WINTERSTEIN, H. (ed.): Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. II, 2. Hälfte. Gustav Fischer, Jena 1924
- FRENTZEN, K.: Fossiler Mageninhalt aus dem Lias Delta (Amaltheen-Schichten) von Reichenbach, O. A. Aalen. -- Beitr. naturk. Forsch. Südwestdeutschland, **1**, S. 153-156, Karlsruhe 1936
- GEOLOGICAL SOCIETY OF LONDON 1964: Geological Society Phanerozoic time-scale 1964. S. 260-262. In: HARLAND, W. B., SMITH, A. G. & WILCOCK, B. (eds.): The Phanerozoic time-scale. 458 S. -- Quart. J. Geol. Soc., **120 S** - supplement, London 1964
- GHIRETTI, F. & GHIRETTI-MAGALDI, A.: Respiratory proteins in mollusks. S. 201-217. In: FLORKIN, M. & SCHEER, B. T. (eds.): Chemical Zoology, **7**, Mollusca, Academic Press, New York - London 1972
- GOODWIN, T. W.: Pigments of Mollusca. S. 187-199. In: FLORKIN, M. & SCHEER, B. T. (eds.): Chemical Zoology, **7**, Mollusca, Academic Press, New York - London 1972
- GRAY, J. & BOUCOT, A. J.: Color changes in pollen and spores: A review. -- Geol. Soc. Amer. Bull., **86**, Boulder 1975
- GÜMBEL, C. W.: Geognostische Beschreibung des bayerischen Alpengebirges und seines Vorlandes. 950 S., Justus Perthes, Gotha 1961
- : Abriss der geognostischen Verhältnisse der Tertiärschichten bei Miesbach und des Alpengebiets zwischen Tegernsee und Wendelstein. 76 S. Manuskriptdruck, München 1875
- GÜMBEL, K. W. v.: Geologie von Bayern, Bd. I. 1144 S., Theodor Fischer, Kassel 1888
- : Geologie von Bayern, Bd. II. 1184 S., Theodor Fischer, Kassel 1894
- GUTJAHR, C. C. M.: Carbonization measurements of pollen-grains and spores and their application. -- Leidse Geol. Meded., **38**, S. 1-29, Leiden 1966
- HACKMAN, R. H. & GOLDBERG, M.: Microchemical detection of melanins. -- Anal. Biochemistry, **41**, S. 279-285, New York - London 1971
- HALLAM, A.: Facies analysis of the Lias in West Central Portugal. -- Neues Jb. Geol. Palaeontol., Abh., **139**, S. 226-265, Stuttgart 1971
- : Evolutionary size increase and longevity in Jurassic bivalves and ammonites. -- Nature, **258**, S. 493-496, London 1975

- : Jurassic Environments. 269 S. Cambridge University Press. Cambridge - London - New York - Melbourne 1975
- HARE, P. E.: Amino acid artifacts in organic geochemistry. -- Carnegie Inst. Washington Yearbook, **64**, S. 232-235, Washington 1965
- : Geochemistry Proteins, Peptides and Amino Acids. S. 438-463. In: EGLINTON, G. & MURPHY, M. T. J. (eds.): Organic Geochemistry. Methods and Results. 828 S., Springer, Berlin - Heidelberg - New York 1969
- HASLEWOOD, G. A. D.: The biological significance of chemical differences in bile salts. -- Biological Review, **39**, S. 537-574, London - New York 1964
- HEIMBACH, H.: Geologische Neuaufnahme der Farchanter Alpen. 30 S., München 1895
- HERAK, M.: Some comments on stratigraphic classification and terminology. -- Geol. vjesnik, **28**, S. 55-63, Zagreb 1975
- HINTE, J. E. van: A Jurassic Time Scale. -- Amer. Assoc. Petroleum Geol. Bull., **60**, S. 489-497, Tulsa, Oklahoma 1976
- HOLMES, A.: The construction of a geological time-scale. -- Trans. Geol. Soc. Glasgow, **21**, S. 117-152, Glasgow 1947
- : A revised geological time-scale. -- Trans. Edinburgh Geol. Soc., **17**, S. 183-216, Edinburgh - London 1959
- HUCK, G. & KARWEIL, J.: Probleme und Ergebnisse der künstlichen Inkohlung im Bereich der Steinkohlen. -- Fortschritt. Geol. Rheinland und Westfalen, **3**, S. 717-724, Krefeld 1962
- HUDSON, J. D. & PALMER, T. J.: An euryhaline oyster from the middle Jurassic and the origin of the true oysters. -- Palaeontol., **19**, London 1976
- HUENE, E. v.: Zur Kenntnis des Württembergischen Rätbonebeds mit Zahnfunden neuer Säuger und säugerähnlicher Reptilien. -- Jh. Ver. vaterländ. Naturk. Württemberg, **89**, S. 65-128, Stuttgart 1933
- JACOBESHAGEN, V.: Zur Stratigraphie und Paläogeographie der Jura-Fleckenmergel im südöstlichen Allgäu. -- Notizbl. hess. L.-A. Bodenforschung, **87j**, S. 208-226, Wiesbaden 1959
- JELETZKY, J. A.: Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. -- Paleont. Contr. Univ. Kansas, Mollusca, Art. 7, S. 1-162, Lawrence, Kansas 1966
- JORDAN, R.: Salz und Erdöl/Erdgas-Austritt als Fazies bestimmende Faktoren im Mesozoikum Nordwest-Deutschlands. -- Geol. Jb., A, H. 13, 64 S., Hannover 1964
- KAISER, P. & LEHMANN, U.: Vergleichende Studien zur Evolution des Kieferapparates rezenter und fossiler Cephalopoden. -- Paläontol. Z., **45**, S. 18-32, Stuttgart 1971
- KARLSON, P.: Kurzes Lehrbuch der Biochemie. 8. Aufl., 412 S., Georg Thieme, Stuttgart 1972
- KAUFMANN, E. G. & KESLING, R. V.: An Upper Cretaceous ammonite bitten by a Mosasaur. -- Univ. Michigan Contr. Mus. Paleontol., **15**, S. 193-248, Ann Arbor, Michigan 1960
- KENNEDY, W. J. & CORBAN, W. A.: Aspects of ammonite biology, biogeography, and biostratigraphy. -- Special Pap. Palaeontol., **17**, 94 S., Palaeontol. Assoc., London 1976

- KOLIMANN, K.: Ostracoden aus der alpinen Trias. II: Weitere Bairdiidae. -- Jb. geol. B.-A., **106**, S. 121-203, Wien 1963
- KORRINGA, P.: Recent advances in oyster biology. -- Quart. Review Biol., **27**, S. 266-308, Baltimore 1952
- KROEPLIN, H.: Definierte chemische Verbindungen im Posid(on)ienschiefer. S. 165-167. In: COLOMBO, U. & HOBSON, G. D. (eds.): Advances in Organic Geo-chemistry. 488 S., Pergamon, Oxford - London - New York - Paris 1964
- KRYSTYN, L.: Probleme der biostratigraphischen Gliederung der Alpin-Mediterranen Obertrias. S. 137-144. In: ZAPFE, H. (ed.): Symposium Wien 1973: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. 251 S., Österr. Akad. Wiss.: Schr. Erdwiss. Komm., **2**, Springer, Wien - New York 1974
- KULIMANN, J. & WIEDMANN, J.: Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. -- Univ. Kansas Palaeontol. Contr. Pap., **47**, 32 S., Lawrence, Kansas 1970
- KULP, J. L.: Geologic time scale. -- Science, **133**, S. 1105-1114, Washington 1961
- KUMMEL, B.: Family Ussuritidae HYATT, 1900 und Family Discophyllitidae SPATH, 1927. S. L186-L187. In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea, 490 S., Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas, New York 1957
- KVENVOLDEN, K. A.: Advances in the geochemistry of amino acids. S. 183-212. In: DONATH, F. A., STEHLI, F. G. & WETHERILL, G. W. (eds.): Annual review of earth and planetary sciences, **3**, 466 S., Annual Review, Palo Alto, California 1975
- LANGE, W.: Die Ammonitenfauna der Psiloceras-Stufe Norddeutschlands. -- Palaeontographica, **93 A**, 192 S., Stuttgart 1941
- : Der Untere Lias am Fonsjoch (östliches Karwendelgebirge) und seine Ammonitenfauna. -- Palaeontographica, **102 A**, S. 49-162, Stuttgart 1952
- LEHMANN, U.: Ammoniten mit Tintenbeutel. -- Paläontol. Z., **41**, S. 132-136, Stuttgart 1967
- : Über Nahrung und Ernährungsweise von Ammoniten. -- Paläontol. Z., **49**, S. 187-195, Stuttgart 1975
- : Ammoniten: Ihr Leben und ihre Umwelt. 171 S., Ferdinand Enke, Stuttgart 1976
- LINKE, G.: Neue Ergebnisse zur Stratigraphie und Tektonik der Lahnewiesmulde und ihrer näheren Umgebung. 114 S., Diss. Freie Univ. Berlin, Manuskriptdruck, Berlin 1963
- LOWNSTAMM, H. A.: Systematic, paleoecologic and evolutionary aspects of skeletal building materials. -- Bull. Mus. Comp. Zool. (Harvard), **112**, S. 287-317, 1954
- MARIANI, E.: Contributo alla conoscenza della fauna retica lombarda. -- Rend. R. Ist. Lomb., Serie II, **30**, S. 62-67, Milano 1897
- : Sulla fauna retica lombarda. -- Atti Soc. Ital. So. Nat. di Milano, **58**, S. 104-146, Pavia 1919
- MARTIN, J.: Zone à *Avicula Contorta* ou Étage Rhaetien: État de la question. -- Mém. Acad. Sci., **12**, 292 S., Paris 1865
- MASON, H. S., INGRAM, D. J. & ALLEN, B.: the free radical property of melanins. -- Arch. Biochem. Biophys., **86**, S. 225-230, New York - London 1960

- MAUBEUGE, P. L. (ed.): Colloque du jurassique à Luxembourg 1962. 948 S., Luxembourg 1964
- : La carrière de Malancourt (Moselle): Une contribution à la sédimentation récifale et à la stratigraphie du Bajocien moyen Lorrain. -- Bull. Acad. et Soc. Lorraines Sci., **11** (4), S. 238-258, Nancy 1972
- : Colloque du jurassique à Luxembourg 1967. -- Mém. Bureau rech. géol. min., **75**, 1971, 757 S., Paris 1974
- MAYR, E.: Artbegriffe und Evolution. 617 S., Paul Parey, Hamburg - Berlin 1967
- : Principles of systematic zoology. 428 S., McGraw, New York 1969
- MEYER, H. v.: Palaeologica zur Geschichte der Erde und ihrer Geschöpfe. 560 S., Sigmund Schmerber, Frankfurt 1832
- MOJSISOVICS, E. v.: Das Gebirge um Hallstatt; Abt. I: Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. **2** -- Abh. k. k. geol. R.-A., VI. Bd., 2. Hälfte, S. 1-835, Wien 1893
- MOORE, C.: On the zones of the Lower Lias and the Avicula contorta zone. -- Quart. Geol. Soc., **17**, S. 483-516, London 1861
- MORTON, N.: The definition of the standard Jurassic stages. S. 83-93. In: MAUBEUGE, P. L. (ed.): Colloque du jurassique à Luxembourg 1967. -- Mém. Bureau rech. géol. min., **75**, 1971, 757 S., Paris 1974
- MUTVEY, H.: Remarks on the anatomy of recent and fossil Cephalopoda. -- Stockh. Contr. Geol., **11**, S. 79-112, Stockholm 1964
- MUTVEY, H. & REYMENT, R. A.: Buoyancy control and siphuncle function in Ammonoids. -- Palaeontol., **16**, S. 623-636, London 1973
- NAEF, A.: Die fossilen Tintenfische. 322 S., Gustav Fischer, Jena 1922
- NEUMAYR, M.: Zur Kenntniß der Fauna des untersten Lias. -- Abh. k. k. geol. R.-A., Bd. VII, H. 5, S. 1-46, Wien 1879
- NICOL, J. A. C.: Special Effects: Luminous organs, chromatophores, pigments, and poison glands. S. 353-381. In: WILBUR, K. M. & YONGE, C. M. (eds.): Physiology of mollusca, I, Academic Press, New York - London 1964
- NICOLAUS, R. A.: Melanins, 311 S., Hermann, Paris 1968
- NICOLAUS, R. A., PIATTELLI, M. & FATTUROSSO, E.: The structure of melanins and melanogenesis. IV: On some natural melanins. -- Tetrahedron, **20**, S. 1163-1177, Oxford 1964
- NOPP, H.: Melanine und ihre Rolle im tierischen Organismus. -- Verh. zool.-bot. Gesell. Wien, **103-104**, S. 16-54, Wien 1964
- OKUN, M. R., EDELSTEIN, L. M., OR, N., HAMADA, G., BLUMENTAL, G., DONNELAN, B. & BURNETT, J.: Oxidation of tyrosine and dopa to melanin by mammalian peroxidase: the possible role of peroxidase in melanin synthesis and catecholamine synthesis in vivo. S. 571-592. In: RILEY, V. (ed.): Pigmentation, its genesis and biological control. 682 S., Appleton-Century-Crofts, New York 1972
- PECHERSKY, D. M. & KHRAMOV, A. N.: Mesozoic palaeomagnetic scale of the U.S.S.R. - - Nature, **244**, S. 499-501, London 1973
- PIATTELLI, M.: The structure of melanins and melanogenesis. III: The structure of Sepiomelanin. -- Tetrahedron, **19**, S. 2061-2072, Oxford 1963

- PIATTELLI, M. & NICOLAUS, R. A.: The structure of melanins and melanogenesis. I: The structure of melanin in *Sepia*. -- Tetrahedron, **15**, S. 66-75, Oxford 1961
- PIATTELLI, M., FATTORUSSO, E. & MAGNO, S.: Isolation of Pyrrole-2,3,4-tricarboxylic Acid from Sepiomelanin oxidation products. -- Tetrahedron Letters, **20**, S. 718-719, Oxford 1961
- PIATTELLI, M., FATTORUSSO, E., MAGNO, S. & NICOLAUS, R. A.: The structure of melanins and melanogenesis. II: Sepiomelanin and synthetic pigments. -- Tetrahedron, **18**, S. 941-949, Oxford 1962
- PISTONIK, U.: Zur Mikrofazies und Paläogeographie der Zlambachschichten (O. Nor - ?U. Lias) im Raume Bad Goisern - Bad Aussee (Nördliche Kalkalpen). S. 279-286. In BECHSTÄDT, T. & MOSTLER, H. (eds.): Symposium Innsbruck 1972: Mikrofazies und Mikrofauna der Alpinen Trias und deren Nachbargebiete. -- Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., **21**, 1016 S., Innsbruck 1972
- PLÖCHINGER, B. & OBERHAUSER, R.: Ein bemerkenswertes Profil mit rhätisch-liassischen Mergeln am Untersberg-Ostfuß (Salzburg). -- Verh. geol. B.-A. 1956, S. 275-283, Wien 1956
- POMPECKJ, J. F.: Ammoniten des Rhät. -- Neues Jb. Min. etc., 1895, **2**, S. 1-46, Stuttgart 1895
- POST, P. W. & DANIELS, F.: Histological and histochemical examination of American Indian scalps, mummies and a shrunken head. -- Amer. J. Phys. Anthropol., n. s., **30**, S. 269-293, Philadelphia 1969
- POWELL, T. G., COOK, P. J. & MCKIRDY, D. M.: Organic geochemistry of phosphorites: relevance to petroleum genesis. -- Amer. Assoc. Petroleum Geol. Bull., **59**, S. 618-632, Tulsa, Oklahoma 1975
- QUENSTEDT, F. A.: Petrefactenkunde Deutschlands I, 1: Cephalopoden. 580 S., Fues, Tübingen 1846-1849
- REESIDE, J. B. jr. & COBBAN, W. A.: Studies of the Mowry Shale (Cretaceous) and contemporary formations in the United States and Canada. -- U. S. Geol. Surv. Prof. Pap., **355**, S. 1-126, Washington 1960
- RENEVIER, E.: Notices géologique et paléontologiques sur les Alpes vaudoises et les régions environnantes, I, Infralias et zone à *Avicula contorta*. -- Bull. Soc. vaud. Sci. natur., **8**, S. 1-60, Lausanne - Paris 1864
- RICHARDSON, L.: The Rhaetic and contiguous deposits of West, Mid, and part of East Somerset. -- Quart. J. Geol. Soc., **67**, S. 1-74, London 1911
- RICKLEFS, R. E.: Ecology. 861 S., Nelson, London 1973
- RICOUR, J.: Le problème de l'appartenance du Rhétien. S. 277-278. In: ROGER, J. (éd.): Colloque sur le Lias français, Chambéry 1960. -- Mém. Bureau rech. géol. Min., **4**, 860 S. Paris 1961
- RIEDGRAF, W.: Fund eines Belemniten mit Tintenbeutel. -- Neues Jb. Geol. Paläontol., Mh., Jg. 1973, S. 447-448, Stuttgart 1973
- RILEY, V. (ed.): Pigmentation, its genesis and biological control. 682 S. Appleton-Century-Crofts, New York 1972

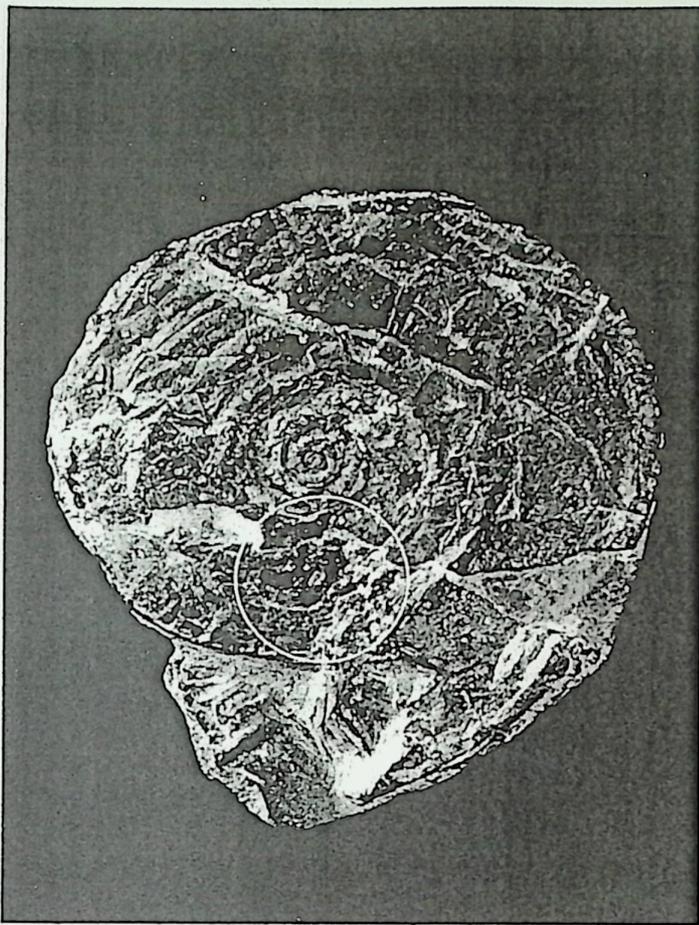
- ROBINSON, M. H.: Defenses against visually hunting predators. S. 225-259. In: DOBZHANSKY, T., HECHT, M. K. & STEERE, W. C. (eds.): *Evolutionary Biology*, **3**, Appleton-Century-Crofts, New York 1969
- ROBINSON, W. E.: Kerogen of the Green River Formation. S. 619-637. In: EGLINTON, G. & MURPHY, M. T. J. (eds.): *Organic Geochemistry. Methods and Results*. 828 S., Springer, Berlin -Heidelberg - New York 1969
- RUSSELL, F. E.: Marine toxins and venomous and poisonous marine animals. S. 255-384. In: RUSSELL, F. S. (ed.): *Advances in Marine Biology*, **3**, Academic Press, New York - London 1965
- SALVINI-PLAWEN, L. v.: Die Kopffüßer. S. 189-225. In: GRZIMEK, B. (ed.): *Grzimeks Tierleben. Enzyklopädie des Tierreichs. Bd. III: Weichtiere - Stachelhäuter*. Kindler, München - Zürich 1970
- SCHÄFLE, L.: Über Lias- und Doggeraustern. -- *Geol. Palaeontol. Abh., N. F.*, **17** (= 21 von ganzen), H. 2, S. 65-150, Jena 1929
- SCHINDEWOLF, O. H.: Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. II, S. 111-258. -- *Abh. math.-naturw. Kl., Jg. 1960*, **10**, Akad. Wiss. Lit. Mainz, Mainz 1962
- : Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. VII, S. 731-901. -- *Abh. math.-naturw. Kl., Jg. 1968*, **3j**, Akad. Wiss. Lit. Mainz, Mainz 1968
- SCOTT, G.: Paleocological factors controlling the distribution and mode of life of Cretaceous ammonoids in the Texas area. -- *J. Paleontol.*, **14**, S. 299-323, Tulsa, Oklahoma 1940
- SOBER, H. A.: *Handbook of Biochemistry*, 2. Aufl., CRC Press, Cleveland, Ohio 1970
- SPATH, L. F.: On the development of *Tragophylloceras loscombi* (J. Sowerby). -- *Quart. J. Geol. Soc.*, **70**, S. 336-362, London 1914
- : The ammonites of the Blue Lias. -- *Proc. Geol. Assoc.*, **35**, S. 186-211, London 1924
- : The Eotriassic invertebrate fauna of east Greenland. -- *Medd. Gronland*, **83** (1), S. 1-90, Kopenhagen 1930
- : Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History), Part IV: The Ammonoidea of the Trias. 521 S., British Museum, London 1934
- : On colour-markings in ammonites. -- *Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 10*, **15**, S. 395-398, London 1935
- STAHL, E.: *Dünnschicht-Chromatographie*. 979 S., Springer, Berlin - Heidelberg - New York 1960
- STASEK, C. R.: The Molluscan Framework. S. 1-44. In: FLORKIN, M. & SCHEER, B. T. (eds.): *Chemical Zoology*, **7**, Mollusca. Academic Press, New York - London 1972
- STEINMANN, G.: *Einführung in die Paläontologie*. 542 S., Engelmann, Leipzig 1907
- STEINMANN, G. & DÖDERLEIN, L.: *Elemente der Paläontologie*. 848 S., Engelmann, Leipzig 1890
- STENZEL, H. B.: Living *Nautilus*. S. K59-K93. In: MOORE, R. C. (ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3, Cephalopoda-General Features, Endocertoidea-Actinoceratoidea-Nautiloidea, Bactritoidea*. 519 S., Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas, New York 1964

- : Oysters. S. N953-N1224. In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Bivalvia 3. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas, New York 1971
- SWAN, G. A.: Structure, chemistry and biosynthesis of the melanins. -- Fortschritte Chemie organischer Naturstoffe, **31**, S. 521-582, Springer, Wien - New York 1974
- SWEET, W. C.: Cephalopoda-General Features. S. K4-K13. In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3, Cephalopoda-General Features, Endoceratoidea-Actinoceratoidea-Nautiloidea, Bactritoidea. 519 S., Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas, New York 1964
- SWEET, W. C., TEICHERT, C. & KUMMEL, B.: Phylogeny and Evolution. S. K106-K114. In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3, Cephalopoda-General Features, Endoceratoidea-Actinoceratoidea-Nautiloidea, Bactritoidea. 519 S., Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas, New York 1964
- TASCH, P.: Paleobiology of the Invertebrates. 946 S., John Wiley, New York - London - Sydney - Toronto 1973
- THATTACHARY, Y. T. & BLOIS, M. S.: Physical studies on melanins. II. X-Ray diffraction. - Biophys. J., **9**, S. 77-89, New York 1969
- THOMPSON, D'ARCY W.: On growth and form. 2. Aufl., 1116 S., Cambridge Univ. Press, Cambridge 1942
- TINBERGEN, N.: Behaviour and natural selection. S. 519-542. In: MOORE, J. A. (ed.): Ideas in modern biology. Proc. 15. International Congress of Zoology, **6**, Natural Hist. Press, New York 1965
- TOLLIN, G. & STEELINK, C.: Biological polymers related to catechol: electron paramagnetic resonance and infrared studies of melanin, tannin, lignin, humic acid and hydroxyquinones. -- Biochim. Biophys. Acta, **112**, S. 377-379, Amsterdam 1966
- TOZER, E. T.: Triassic Time and Ammonoids: Problems and Proposals. -- Canad. J. Earth Sci., S. 989-1031, Ottawa 1971
- TRUMAN, E. R. & PACKARD, A.: Motor performance of some Cephalopods. -- J. Experiment. Biol., **49**, S. 495-507, London 1968
- TUTCHER, J. W.: Appendix I - The Zonal sequence in the Lower Lias (Lower part), S. 278-281. In: BUCKMAN, S. S.: Jurassic Chronology; I-Lias. -- Quart. J. Geol. Soc., **73**, S. 278-281, London 1917
- URLICHS, M.: Ostracoden aus den Kössener Schichten und ihre Abhängigkeit von der Ökologie. S. 661-710. In: BECHSTÄDT, T. & MOSTLER, H. (eds.): Symposium Innsbruck 1972: Mikrofazies und Mikrofauna der Alpenen Trias und deren Nachbargebiete. -- Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., **21**, 1016 S., Innsbruck 1972
- VAIL, P. R. & MITCHUM, R. M.: Fig. 1: Eustatic supercycle chart of the Phanerozoic, and Fig. 2: Ages of major global unconformities. In: GUSSOW, W. C.: Sequence concepts in petroleum engineering. -- Geotimes, **21** (9), S. 16-17, Falls Church, Virginia 1976
- VINOGRADOV, A. P.: The elemental chemical composition of marine organisms. 647 S. (1935-1944), English Ed. Sears Foundation for marine research of Yale Univ., Mem. 2, New Haven 1953
- WALD, G.: Phylogeny and ontogeny at the molecular level. S. 12-51. In: OPARIN, A. I. (ed.): Evolutionary biochemistry. Macmillan, New York 1963

- WESTERMANN, G. E. G.: Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic Ammonoids. -- Life Sci. Contr., R. Int. Mus., **78**, 39 S., Toronto 1971
- WETZEL, W.: Seltene Wohnkammerinhalte von Neoammoniten. -- Neues Jb. Geol. Paläontol., Mh., Jg. 1969, S. 46-53, Stuttgart 1969
- WHITEAR, M.: On the colour of an Ichthyosaur. -- Annals Mag. Natur. Hist., Ser. 12, **9**, S. 742-744, London 1956
- WIEDMANN, J.: Über den Ursprung der Neoammonoideen - Das Problem einer Typogenese. -- Eclogae Geol. Helvetiae, **63**, S. 923-1020, Basel 1970
- : Ammoniten-Nuklei aus Schlammproben der nordalpinen Obertrias - ihre stammesgeschichtliche und stratigraphische Bedeutung. S. 561-616. In: BECHSTÄDT, T. & MOSTLER, H. (eds.): Symposium Innsbruck 1972: Mikrofazies und Mikrofauna der Alpinen Trias und deren Nachbargebiete. -- Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., **21**, 1016 S., Innsbruck 1972
- : Zum Problem der Definition und Abgrenzung von Obernor (sevat) und Rhät. S. 229-235. In: ZAPFE, H. (ed.): Symposium Wien 1973: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. 251 S., Österr. Akad. Wiss.: Schr. Erdwiss. Komm., **2**, Springer, Wien - New York 1974
- WIESENAUER, E.: Vollständige Belemnitentiere aus dem Holzmadener Posidonien-schiefer. -- Neues Jb. Geol. Paläontol., Mh., Jg. 1976, S. 603-608, Stuttgart 1976
- WILSON, J. L.: Carbonate facies in geologic history. 471 S., Springer, Berlin - Heidelberg - New York 1975
- WINKLER, G. G.: Die Schichten der *Avicula contorta* inner- und außerhalb der Alpen. 51 S., Palm, München 1859
- : Der Oberkeuper nach Studien in den bayerischen Alpen. -- Z. deutsch. geol. Ges., Jg. 1861, S. 459-521, Berlin 1861
- : Beiträge zur Geologie der bayerischen Alpen. -- Neues Jb. Min. etc., Jg. 1864, S. 295-314, Stuttgart 1864
- ZAPFE, H. (ed.): Symposium Wien 1973: Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. 231 S., Österr. Akad. Wiss.: Schr. Erdwiss. Komm., **2**, Springer, Wien - New York 1974
- ZITTEL, K. A.: Handbuch der Palaeontologie. Abt. 1, Bd. 2, 893 S. Oldenbourg, München - Leipzig 1881-1885

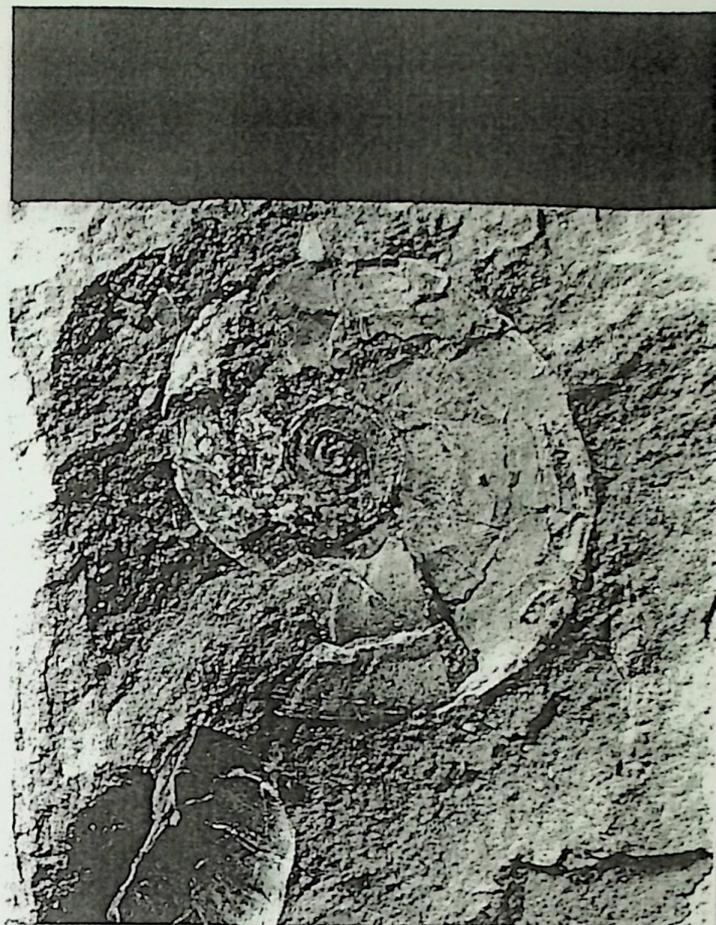
Tafel 1

- Fig. 1: *Epsiloceras planorboides* (GÜMBEL).  
Die schwarzen Flecken im Kreis sind Reste der Ammonitentinte (Melanin).
- Fig. 2: *Epsiloceras planorboides* (GÜMBEL).  
Durch Verzerrung wurde der Ammonit in Richtung Mündung verlängert  
(zum Vergleich Fig. 1)
- Fig. 3: *Epsiloceras planorboides* (GÜMBEL).  
Auf dem Teilstück des Gehäuses sind die extrem feinen sigmoidalen Anwachs-  
streifen zu erkennen.
- Fig. 4: Miliolide Foraminiferen - *Quinqueloculina* sp. -  
im Dünnschliff des *E. planorboides* enthaltenden Gesteins.



1

1cm



2

1cm



3

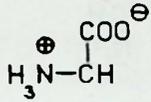
1cm



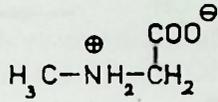
4

0.1mm

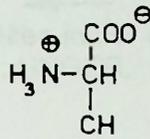
**Anhang: Einige im Text erwähnte chemische Verbindungen und Reaktionen (nach KARLSON 1972 u.a.):**



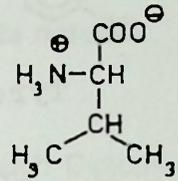
Glycin



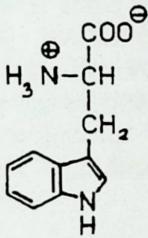
Sarcosin



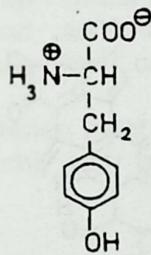
Alanin



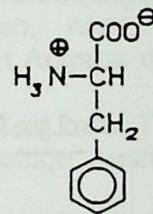
Valin



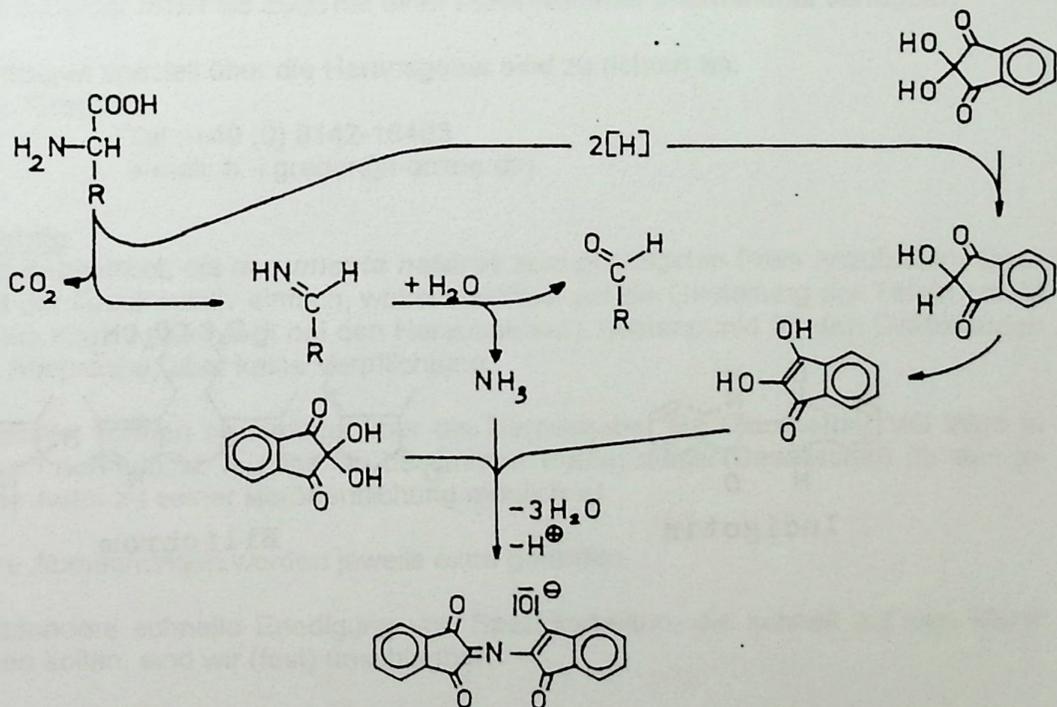
Tryptophan



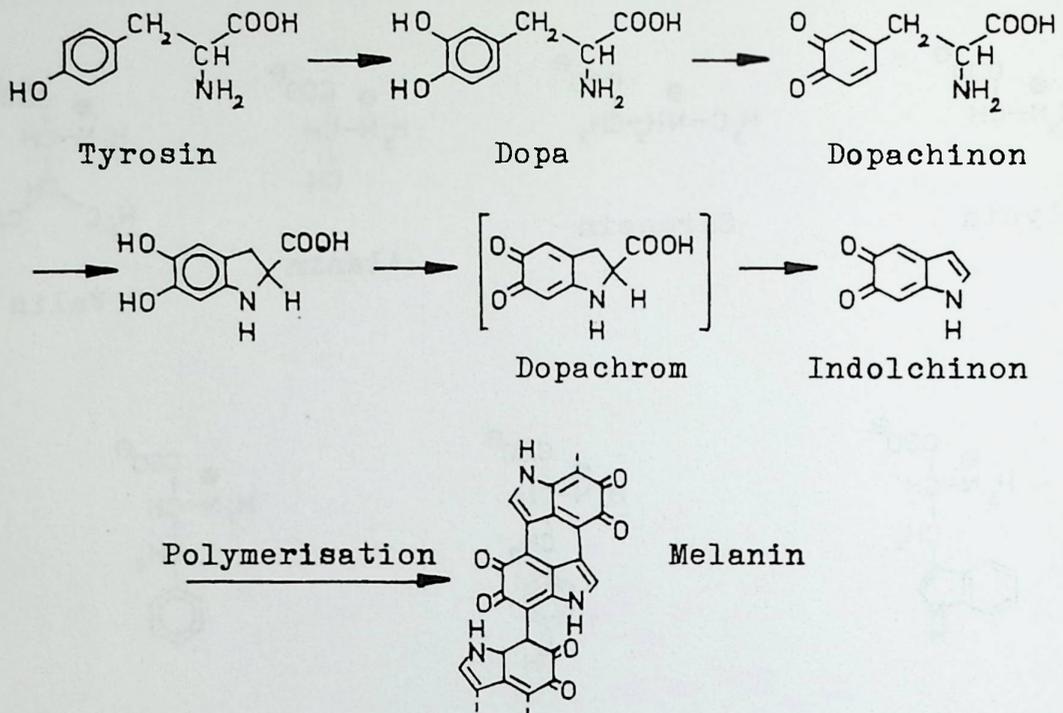
Tyrosin



Phenylalanin



Ninhydrin - Reaktion



### Biosynthese des Melanins

