

Over ammonieten is al veel geschreven. Dat deze diergroep zo populair is, is te danken aan hun schoonheid, vormenrijkdom en de grote verscheidenheid in de samenstelling van het gesteente en/of mineraal waaruit ze opgebouwd zijn. Tijdens mijn vakantie in het Engelse district de 'Cotswolds' kwam ik voor het eerst in aanraking met ammonieten waarvan de schelp bewaard was gebleven. Dat motiveerde mij om er wat meer van te willen weten. Deze motivatie werd verder versterkt door de ontmoeting met Wim van der Bruggen, lid van de kring Flevoland. De avond dat ik daar een lezing gaf, kwam hij naar me toe met een aantal interessante opnames van een ammonietenschelp. Hij vroeg mij toen naar literatuur over de bouw en samenstelling van deze schelpen. De foto's lieten structuren in de schelpwand zien die op het eerste gezicht sterk leken op pigmentcellen, zoals die nu voorkomen bij onder andere vissen en koptogigen. Vrijwel alle nu levende inktvissen hebben een heel arsenaal aan pigmentcellen om zich mee te camoufleren, maar het zou bijzonder zijn als een schelp dat ook kon. Een recente schelp kan wel gepigmenteerd zijn, maar dan gaat het niet om echte pigmentcellen maar om in de schelp ingebouwde kleurstoffen. De speurtocht in de literatuur liet zien dat onze beelden in zekere zin uniek waren. Hoewel er in andere studies wel vergelijkbare structuren gevonden zijn, weet men nog steeds niet precies wat deze kunnen zijn.

## Ammonieten en hun schelpwand

Nico Taverne en de werkgroep cephalopoden

N. Taverne, Snipweg 14, 5451 VP Mill. E-mail Nico.Taverne@wur.nl

### De bouw van de schelp

In het embryonale deel van de schelp, de 'initial chamber' (Taverne, N., 1999), bestaat de schelpwand uit twee lagen. Hier is echter niet duidelijk te zien dat er een scheidingslijn tussen beide lagen aanwezig is. De kristallen van de binnenste laag staan loodrecht op de schelpwand, terwijl de kristallen aan de buitenkant geen regelmatige oriëntatie hebben. In de buurt van het prosepium (het eerst gevormde tussenschotje) beginnen beide lagen uit te wiggen. Na de primaire insnoering worden de prismatische en subprismatische eerste lagen veel dunner en ontstaat er aan de binnenzijde een laag parelmoer. Vanaf dit moment zijn er vier lagen te herkennen als we een doorsnede maken door de

schelpwand (Cyprian Kulicki, 1996) (Afb. 1).

### Periostracum

De buitenste laag van de schelp bestaat uit een organische laag, het periostracum. Hoewel het periostracum goed kan fossiliseren (Taverne, N., 2000) is er nog geen onderzoek gedaan naar de precieze samenstelling. Bij tegenwoordig levende mollusken, zoals de mossel, bestaat het periostracum uit een complex geheel van meerdere lagen. Bij de Nautilus bestaat het periostracum uit twee lagen.

### Buitenste prismatische laag

Deze laag wordt tijdens de groei gevormd aan de mondopening van de schelp waar het door klierweefsel

van de mantelrand gevormd wordt. Bij normaal gewonden ammonieten wordt deze buitenste prismatische laag gevormd aan de ventrale kant (buikzijde) en de laterale kanten (zijdkanten) van de schelp. Bij de umbilicale naad (de verbinding tussen de huidige en voorgaande winding) verdwijnt deze laag. Bij heteromorfe ammonieten, waar de windingen los komen van elkaar, loopt de buitenste prismatische laag ook door aan de dorsale (rugzijde) kant van de schelp. Overigens is het zo dat bij sommige normaal gewonden ammonieten uit het late Krijt deze buitenste prismatische laag ook door loopt. Het gaat dan om soorten die ontstaan zijn uit heteromorfe ammonieten, die weer opgerold zijn. Een mooi voorbeeld hiervan is *Douvilleiceras*.

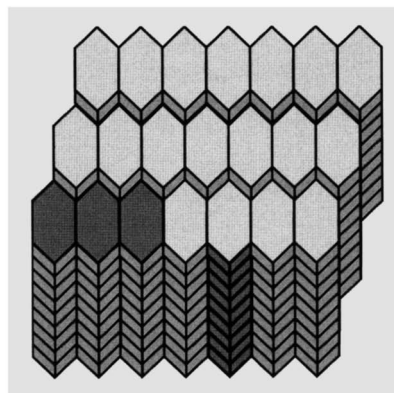
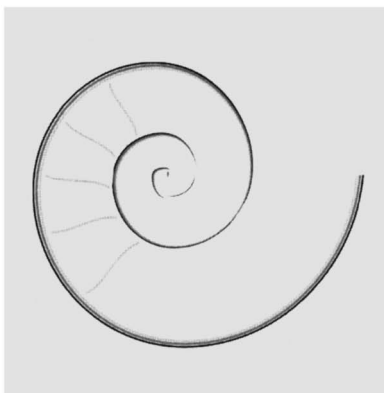
In de vroege postembryonale windingen kan deze buitenste prismatische laag een dikte bereiken van 50 tot 75 % van de totale wanddikte. Bij latere windingen kan deze laag vrijwel geheel verdwijnen en gaat de parelmoerlaag het grootste deel van de schelp vormen. Kijken we vanuit de microstructuur naar de samenstelling van de buitenste prismatische laag dan bestaat die uit naaldvormige aragonietkristallen met een diameter van 0,2 - 0,5 micrometer. Ze staan loodrecht op de schelpwand. Dit in tegenstelling tot de Nautilus, waar de buitenste prismatische laag uit twee lagen bestaat die opgebouwd zijn als korrelige structuur waarin de kristallen meer evenwijdig aan het oppervlak gerangschikt zijn.

### Parelmoerlaag

De parelmoerlaag wordt zowel bij ammonieten als bij de Nautilus afgezet in twee gebieden. De eerste is rond de schelpopening, de tweede plaats is aan de achterzijde van het levende dier waar de septa gevormd worden. De parelmoerlaag is opgebouwd uit een groot aantal zeskantige plaatjes, die op elkaar gestapeld zijn (Afb. 2). Hier tussen zitten membranen van organisch materiaal. Deze manier van stapeling is kenmerkend voor ectocochleate (= met de schelp aan de buitenkant) koptogigen en slakken. De dikte van

Afbeelding 1.

Schematische opbouw van de ammonietenschelp. De zwarte lijn is periostracum. De donker grijze lijn is de buitenste prismatische laag. De licht grijze lijn is de parelmoerlaag. Deze wordt ook in de septa (tussenschotten) afgezet. De binnenste prismatische laag is wit.



Afbeelding 2.

Aragonietkristallen zijn de basis van de zeskantige schollen waaruit de parelmoerlaag opgebouwd is. De zwarte lijnen en donker grijze vlakken geven aan dat elke schol apart omgeven is door een organische eiwitlaag.

deze plaatjes is gemiddeld 0,25 micrometer. Het organisch materiaal dat tussen de lamellen zit is colchicine maar door sommige auteurs wordt ook conchioline genoemd. De mogelijke functie van dit eiwit is in het hoofdstuk over de sterkte van de schelpwand beschreven.

#### Binnenste prismatische laag

De binnenste prismatische laag is de binnenbekleding van de parelmoerlaag, maar loopt meestal niet door tot aan de mondopening van de schelp. Bij normaal gewonden ammonieten is het de enige laag die doorloopt over de dorsale zijde van de schelp en dus de voorgaande winding bedekt. De dikte van deze laag varieert, maar is over het algemeen het dikst op de plaats waar de retractorspieren van de ammoniet zijn aangehecht (Hoedemaeker, dr. P.J. en J. Stemvers-van Bommel, 1996, Taverne, N., 2000). Het contact met de andere lagen is niet overal even goed. Een duidelijk voorbeeld zijn de ammonietschelpen die uitstulpingen of stekels aan het oppervlak hebben. Daar loopt de binnenste parelmoerlaag niet mee in de uitstulping maar heeft de neiging om rechtdoor te lopen en zo de binnenwand van de schelp af te vlakken. De microstructuur van deze laag bestaat weer uit naaldvormige kristallen en verder blijken er poriën in deze laag te zitten. De functie hiervan is waarschijnlijk om de gespierde lichaamswand van de ammoniet een groter oppervlak te geven om zich aan te hechten. Door Helmut Keupp (Keupp, 1990) wordt ook nog een vijfde laag

genoemd. De binnenste prismatische laag zou nog bekleed worden met een dun laagje conchioline.

De opnames die we zien in afbeelding 4b, e en f laten verschillende 'afgepelde' lagen zien van de schelpwand van *Paradeshayesites laeviuscules*. Doordat de schelpwand omgezet is in een ander mineraal is het niet mogelijk om op grond van de opbouw van de lagen precies te zeggen naar welke lagen we kijken. We weten immers niet zeker of alle lagen wel behouden zijn gebleven of dat we misschien kijken naar één laag die uit elkaar valt in sublaagjes. In afbeelding 4c laat een doorsnede van een stukje schelpwand van diezelfde *Paradeshayesites laeviuscules* zien dat er sprake is van een gelaagdheid.

#### Sterkte van de schelpwand

De functie van de schelpwand is tweeledig. Ten eerste biedt een uitwendige schelp de nodige bescherming. Ten tweede is de schelp meteen het skelet van het weekdier, de plaats waar de spieren aangehecht zijn. In beide gevallen is het belangrijk dat de schelp hard en vormvast is. Beide eigenschappen worden bereikt door de materiaalkeuze. Het hoofdbestanddeel van de schelp is het mineraal calciumcarbonaat. Dit kan voorkomen in twee kristalvormen, te weten aragoniet en calciet. Deze kristallen liggen niet zomaar los op elkaar gestapeld maar zijn allemaal omgeven door een dun laagje eiwit waardoor een raamwerk ontstaat. Dit raamwerk van eiwit (colchicine) maakt bij recente (= nu le-

#### Afbeelding 4.

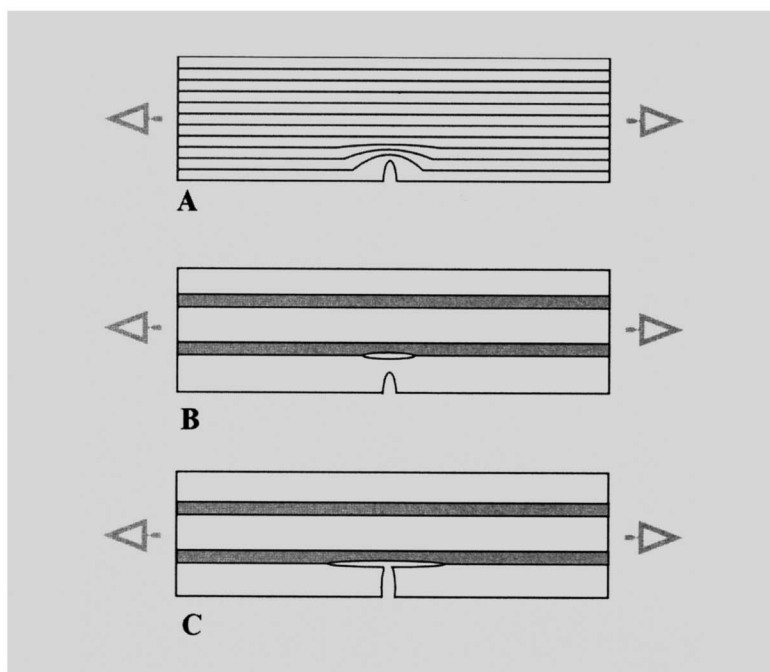
Mogelijke overeenkomsten tussen pigmentcellen (g) zoals die nu in de huid van vissen (a) gevonden worden en structuren in goed gefossiliseerde ammonietschelpen (b, c, d, e en f). Op een dwarsdoorsnede van de ammonietenwand zijn de zwarte 'pigmentachtige' structuren goed te zien. Afbeelding d is overgenomen uit het artikel van Cyprian Kulicki et al. (2001). Helaas komt men daar niet verder dan de conclusie dat het een porie (gaatje / kanaaltje) in de schelpwand is. Figuur h laat de nodule zien waarin de ammoniet gevonden is. Een dergelijke nodule is vrijwel altijd noodzakelijk voor goed geconserveerd materiaal (Taverne, N., 1997).

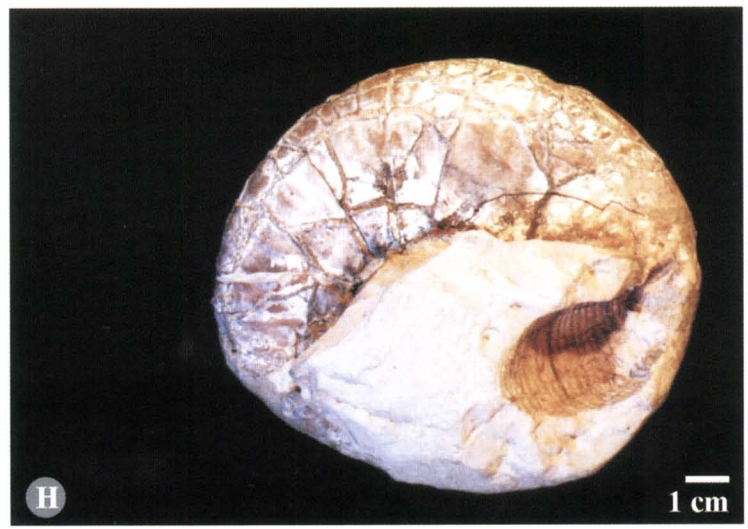
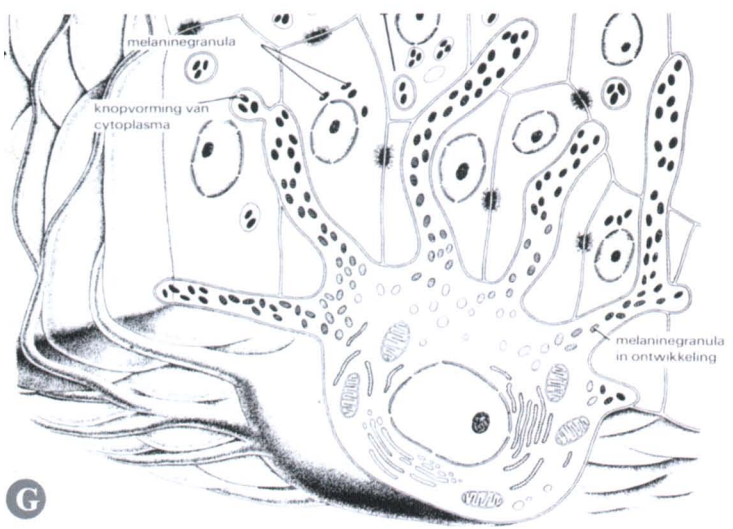
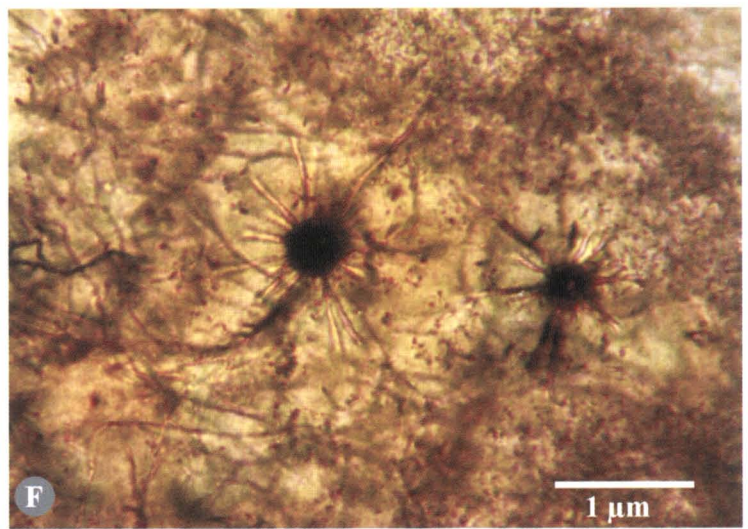
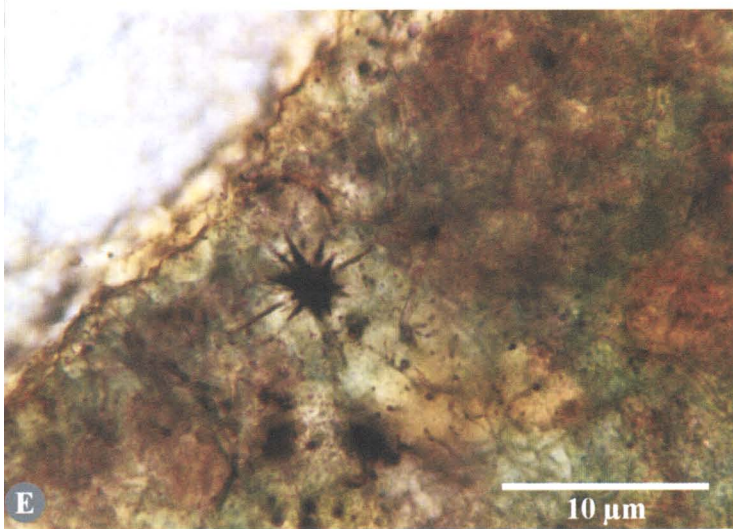
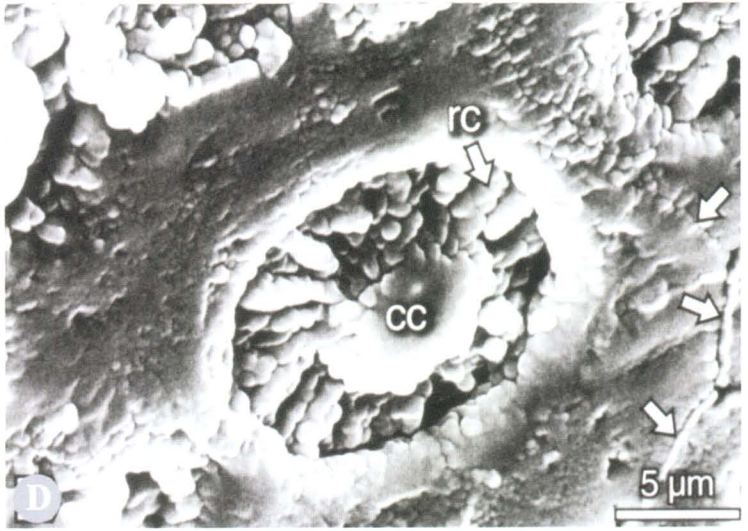
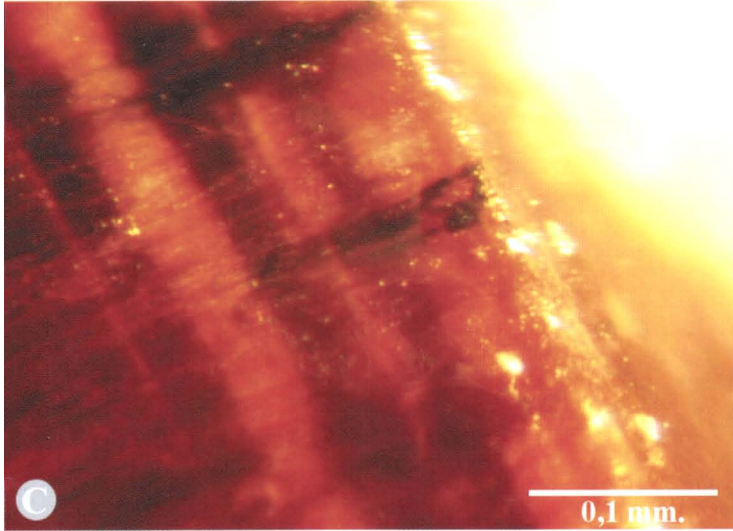
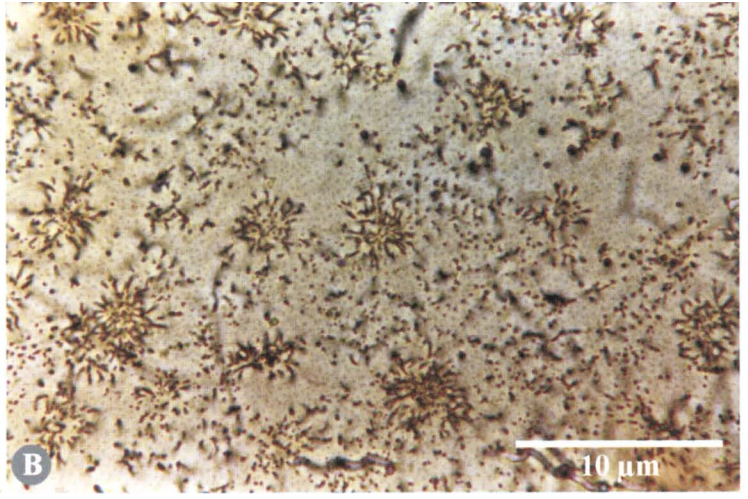
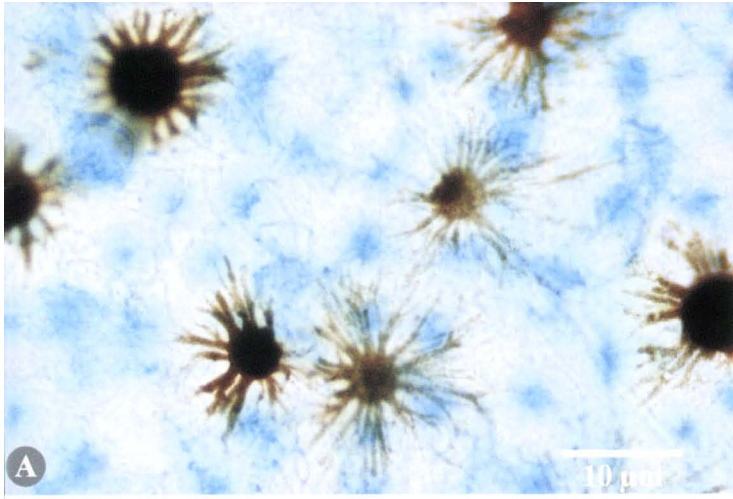
vende) schelpdieren ongeveer 5 % van het gewicht uit (Curry, J.D. and Taylor, J.D., 1974). Ter vergelijking: onze botten bestaan voor een groot deel uit het mineraal calciumfosfaat met 30 % eiwit, het collageen. Schelpen zijn harder maar tegelijkertijd zwakker dan bot. Dat ze harder zijn komt doordat kristallen beter tegen elkaar aansluiten. Dat schelpen zwakker zijn komt door de bouw van dat raamwerk tussen de kristallen, dat raamwerk bevat minder eiwit en is minder goed in staat om de kristallen aan elkaar te plakken.

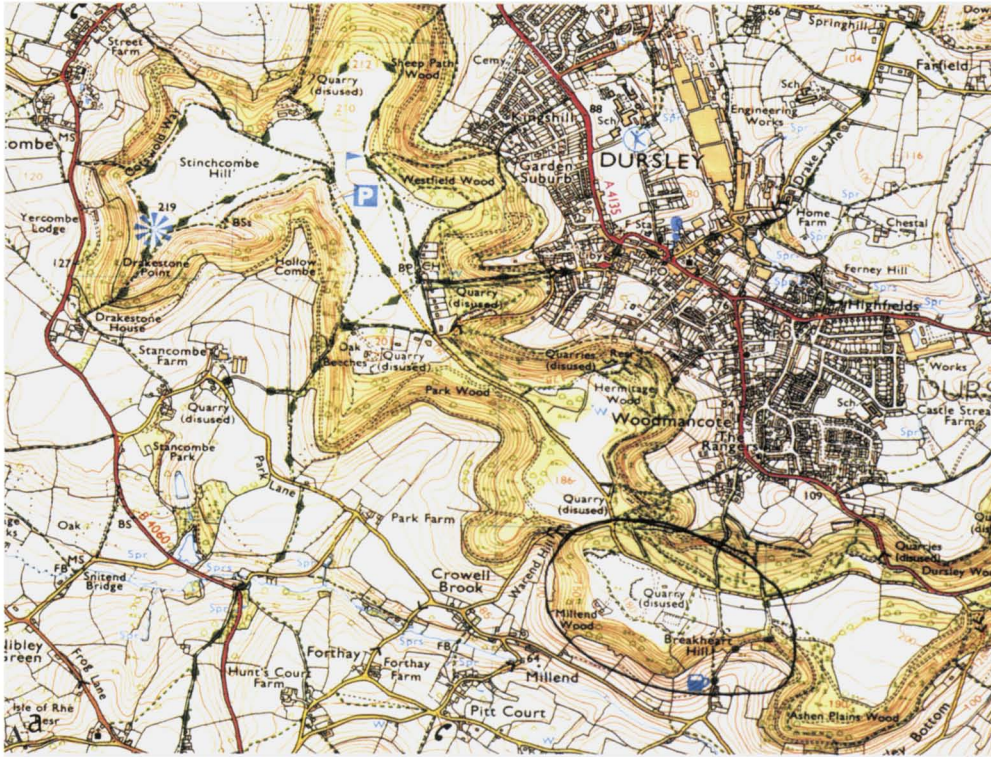
Wanneer iets breekt dan worden twee atomen van elkaar gesplitst. De kracht die nodig is om twee atomen van elkaar te scheiden kan theoretisch berekend worden. Echter de gemeten kracht die nodig om iets te breken is vaak veel lager dan de gemeten waarde (R. McN. Alexander, 1975). Glas bijvoorbeeld breekt bij een 50 x lagere kracht dan theoretisch berekend. Terwijl bijvoorbeeld fiberglas (hele dunne glazen staafjes die ingebed liggen in een kunsthar) weer 5 x sterker blijkt te zijn dan massief glas. Een dergelijk materiaal noemen we een composiet of samengesteld materiaal (zie Afb. 3).

Afbeelding 3a laat een blok materiaal zien waarin een beschadiging of onregelmatigheid zit. De lijnen in het blok geven aan hoe de krachtvelden lopen als er aan de uiteinden van het blok kracht uitgeoefend wordt. Ter hoogte van de beschadiging worden de krachtlijnen naar elkaar toe gedrukt. Hierdoor wordt er op die plaats een hogere kracht uitgeoefend en heeft het materiaal de neiging om juist op die plaats in te gaan scheuren. Afbeeldingen b en c laten de verdeling van de krachtlijnen zien in een composiet of samengesteld materiaal. Hierbij verplaatst de breuk zich

Afbeelding 3. De donker grijze lijnen in afbeelding 3a laten het verloop van de krachtlijnen zien als er aan de uiteinden van een blok materiaal dat homogeen van samenstelling is. De licht grijze vlakken in afbeelding 3b en 3c laten composietmateriaal zien. Bij vergelijkbare krachten zal een breuk zich voortplanten langs het composiet.



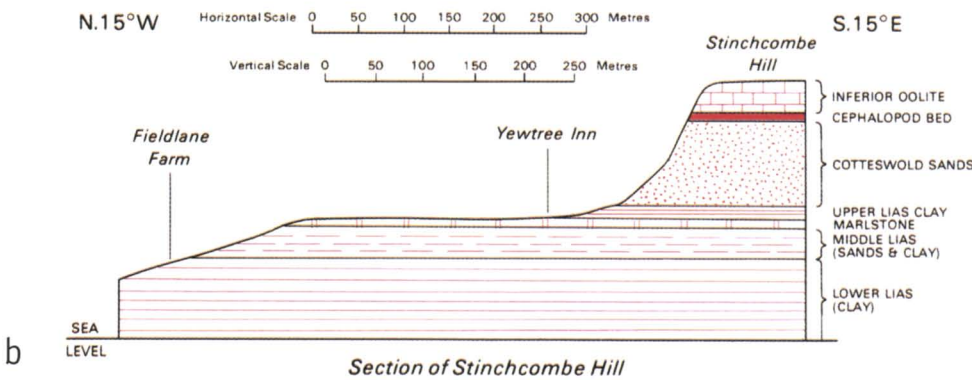




Afbeelding 5.

Vindplaatsoverzicht met (a) een detailkaart van het gebied. Opvallend is dat als we naar de hoogtelijnen kijken het om een perfect afgeplatte heuvel gaat. Bovenop de heuvel vinden we een verlaten groeve (c) waar oölitische kalksteen (d) gedolven is. Op de dwarsdoorsnede (b) zien we dat het Cephalopod bed ongeveer 50 meter onder de top van de heuvel ligt (bron: British Regional Geology).

zijn bioluminescentie, gekleurde weefsels en de merkwaardige chromatoforen. Dit zijn speciale cellen in de huid die ervoor zorgen dat de huid in enkele seconden van kleur kan veranderen. Door het gebrekkige bestand aan fossielen is het niet mogelijk om een uitspraak te doen of ammonieten diezelfde eigenschappen bezaten. De nautilus heeft dwars over de schelp lopende, roodbruine banden. En zoals vaker gebeurt is de nautilus ook hier model voor de ammonieten.



niet verder dwars door het materiaal maar verloopt evenwijdig aan de grensvlakken. Dit composiet is vergelijkbaar met een schelpwand waar anorganische calciumcarbonaatkristallen afgewisseld worden met organische eiwitmoleculen.

**Kleurpatronen in de schelp**  
Een kleurpatroon op de schelp werd voor het eerst herkend door d'Orbigny in 1842 (Mapes, R.H. and

Davis, R.A., 1996). Hij herkende dat het kleurenpatroon op de schelp van een *Asteroceras stellare* een overblijfsel was van een biologisch geproduceerd patroon en niet ontstaan was door de inwerking van geologische processen. Voor het begrijpen van de functie van deze kleurpatronen is het onmisbaar om ook naar de nu levende cephalopoden (koppotigen) te kijken. De technieken waar de huidige koppotigen gebruik van maken

Binnen dit verhaal kijken we naar de kleurpatronen die veroorzaakt worden door pigmenten. Binnen de tegenwoordig levende mollusken (weekdieren) worden deze pigmenten afgezet in de buitenste prismatische laag of in het periostracum. Waarschijnlijk was het bij de ammonieten niet anders. We moeten ons wel realiseren dat er verschillen zijn tussen enerzijds het inbedden van de chemische stof (het pigment) in de matrix van de schelp en anderzijds het gebruik van deze chemische stoffen (pigmenten) in een pigmentcel, waardoor het mogelijk is om actief van kleur te veranderen. De kleuren die we zien in ammonietschelpen zijn niet de originele pigmenten, dus van de werkelijke kleur weten we niets. Wat we zien is het patroon dat de kleuren hadden op de schelp.

Binnen de biologie is er een grote verscheidenheid aan kleurstoffen maar voor kleurpatronen in de schelp komen eigenlijk alleen porphyrine en melanine in aanmerking. Porphyrine is een eiwit dat fluoresceert onder violet licht en melanine is een pigment dat kan variëren van zwart, roodbruin tot zelfs een gele kleur, afhankelijk van de concentratie. Kleur kan echter ook een andere bron hebben. Het meest bekend is de kleurenrijkdom van parelmoer. Dit wordt veroorzaakt doordat de aragonietkristallen in de schelp afgewisseld worden door dunne laagjes organisch materiaal. Doordat aragoniet



**Afbeelding 6.**

De ammonieten die in het Cephalopod bed gevonden worden hebben vrijwel allemaal resten van de schaal. De gevonden tweekleppige mollusken hebben geen duidelijk bewaarde schelp.

6a en f: *Grammoceras fallaciosum*.

6b: *Polyplectus discoides*. In de literatuur wordt ook *Physiogrammoceras dispansum* beschreven voor deze vindplaats maar die heeft een veel grotere umbilicus (navel) dan *Polyplectus discoides*.

6c: *Pleydellia aalensis*.

6d: *Hecticoceras hecticum* Beaminster (Dorset).

6e: *Beudanticeras beudanti*, Boven-Albien, Escalles (Fr.).

6g: mossel.

en het organische materiaal het licht onder een verschillende hoek breken wordt het witte licht gesplitst in kleuren. Dit is te vergelijken met een regenboog. Ammonieten die dit kleurenpatroon laten zien (Afb. 6e) worden vooral gevonden op plaatsen waar de schelpen snel door sediment bedekt zijn en waar weinig doorstroming met grondwater was. Nog beter bewaard zijn de ammonieten die in fosfaatknochen fossiliseerden. Een mooi voorbeeld zijn de ammonieten die uit het Albien van Noordwest-

Frankrijk, dan wel Zuidoost-Engeland komen.

Met betrekking tot de functie van deze kleurpatronen zijn er diverse mogelijkheden. De eerste is dat het pigment in de schelp een afbraakproduct was van de ammoniet. Dat is op zich niet vreemd, want ook wij scheiden bepaalde afvalstoffen uit door ze op te slaan in onze nagels en in onze haren. Een andere mogelijke functie voor het kleurenpatroon is camouflage om te ontsnappen aan

mogelijke vijanden. Zeker in ondiep water is een nautilus met zijn bruine bandenpatroon slecht te zien. De streping lijkt sterk op de schaduw die veroorzaakt wordt door de zon die door de golven schijnt.

Afbeelding 4a is een opname van pigmentcellen die voorkomen in het dunne laagje huid dat op de schubben zit van vissen. Wanneer een pigmentcel gestimuleerd wordt, verplaatsen de melaninekorreltjes zich vanuit het midden van de cel naar

de uitlopers (Afb. 4g). Zo ontstaat er een stervormig patroon. Dat stimuleren van pigmentcellen kan bijvoorbeeld veroorzaakt worden door het opvallende licht, maar kan ook zoals bij een kameleon en bij de sepia een direct gevolg zijn van prikkeling via zenuwen. De werking van pigmentcellen is overigens redelijk vergelijkbaar tussen de verschillende gewervelde en ongewervelde diergroepen.

Afbeelding 4b laat een opname zien van de fossiele schelpwand van *Paradeshayesites laeviuscules*. Herkenbaar zijn een aantal ronde structuren die opgebouwd zijn uit een straalsgewijs verlopend kleurpatroon. Qua grootte vergelijkbaar met de grootte van de pigmentcel van de vis. Ook afbeelding 4e laat een structuur zien in de schelpwand die sterk doet denken aan een stervormige pigmentcel. In afbeelding 4e zou de stervormige structuur misschien een groeiend kristal kunnen zijn maar dat geldt zeker niet voor afbeelding 4f die veel meer lijkt op de pigmentcel. In de meest recente literatuur over dit onderwerp (Kulicki et al, 2001) wordt afbeelding 4d beschreven als een structuur die voornamelijk voorkomt in de dorsale schelpwand en dan nog in de buitenste prismatische laag. Een vergelijkbare structuur werd door Doguzhaeva & Mutvei (1985) beschreven in de binnenste prismatische laag als poriën. Dus kleine openingen in de schelp. Wat beide auteurs niet vermelden, is wat de functie van deze poriën zou kunnen zijn.

#### **Vindplaatsen van ammonieten met goed bewaarde schaal**

De vindplaats van de *Paradeshayesites laeviuscules* is Altstätte, een plaats gelegen in Noordwest-Duitsland, in 'Tongrube I der Ziegelei Hündfeld'. Ouderdom: het Boven-Barremien. De in dit artikel gebruikte ammoniet uit het Krijt werd daar in 1970 gevonden, maar de vindplaats is inmiddels helaas verdwenen. De meeste ammonieten met schaal uit afbeelding 6 werden gevonden in Engeland, in het district 'The Cotswolds'. Een gebied dat ongeveer ter hoogte van Londen ligt, maar dan meer naar het westen. Iets preciezer aangeduid, het gebied tussen Bristol en Stroud. Hier zijn nog zeer veel oude groeves te vinden die niet meer geëxploiteerd worden, maar ook nog een aantal hele grote, werkende groeves.

Een veelbelovende naam als we kijken naar de stratigrafische profielen van deze omgeving is het 'Cephalopod bed'. Een laag mergel uit het Boven-Lias (Onder-Jura). Tijdens het Boven-Lias is er in het 'Cotswolds bassin' een laag sediment afgezet van iets meer dan 100 meter dik (British Regional Geology, 1992). Binnen dit bassin is er een duidelijk verschil zichtbaar tussen sedimenten die in het diepe midden afgezet zijn en de sedimenten die langs de rand zijn afgezet. Tot aan het Boven-Lias was er sprake van een regelmatige sedimentatie. In het midden en noorden van de Cotswolds bleef de sedimentatie regelmatig, maar verder naar het zuiden werden er meer gecondenseerde lagen afgezet. Kenmerkend voor deze lagen zijn de fijnkorrelige structuur en de rijke ammonietenfauna. In het noorden werd zo het Cephalopod bed gevormd, terwijl in het zuiden (Somerset) het Junction bed een rijke ammonietenfauna laat zien.

Het Cephalopod bed is herkenbaar aan de ammonietenfauna die onder andere bestaat uit *Grammoceras striatum*, *Physiogrammoceras dispansum*, *Dumortieria moorei* en *Pleydellia*. Op grond daarvan kan het ingedeeld worden in de Thouarsense en Levesquei zones van het laat Toarcien. Onder het Cephalopod bed ligt een 60 meter dikke laag die bestaat uit de 'Cotswolds sands', fijn geel zand. Daaronder ligt op zijn beurt weer het 'Junction bed' Ten noorden van Stroud verdwijnen zowel de Cotswolds sands als het Cephalopod bed. Aan de bovenkant wordt het Cephalopod bed begrensd door het 'Inferior Oolite'. Dit is in feite de ondergrens van de Midden-Jura.

Wanneer we een wandelkaart van dit gebied bekijken valt op dat er een groot aantal niet meer in gebruik zijnde kleine groeves zijn (Afb. 5a). Vrijwel allemaal zijn ze geheel overwoerd en is het nauwelijks mogelijk om het gesteente te bereiken. De beste manier om een vindplaats te ontdekken is om één van de vele bospaadjes af te lopen. Zeker in een periode dat het geregend heeft zien we op alle paden een door de regen uitgesleten geul die schoon is van zand en bladeren. Door van boven naar beneden te lopen komt men eerst het gesteente van het 'Inferior Oolite' tegen dat gemakkelijk herkenbaar is (Afb. 5d). Verder lopend

vindt men dan ineens ammonietjes. En dan is het een kwestie van iets naast het pad een gaatje maken...

#### **Literatuur**

- Alexander, R.McN., 1975. Biomechanics. Chapman & Hall, London.
- British Regional Geology, 1992. Bristol and Gloucester region, third edition. ISBN 0118844822.
- Curry, J.D. and Taylor, J.D., 1974. The mechanical behaviour of some molluscan hard tissues. Journal of Zoology, London. vol. 173, pag. 395 - 406.
- Cyprian Kulicki, 1996. Ammonoid shell microstructure, in Ammonoid paleobiology. pag. 65 - 96 eds.
- Cyprian Kulicki, Kazushige Tanabe, Neil H. Landman and Royal H. Mapes., 2001. Dorsal shell wall in ammonoids, Acta palaeontologica Polonica vol. 46 No. 1 pp. 23 - 42.
- Grégoire, Charles., 1959. Conchiolin remnants in mother of pearl from fossil cephalopoda. Nature, vol. 184, pp 1157 - 1158.
- Grégoire, Charles and Teichert, Curt, Conchiolin membranes in shell and cameral deposits of pennsylvanian cephalopods, Oklahoma
- Hoedemaeker, Dr. P.J. en Stemvers-van Bommel, J., Ammonieten. 1996. Gea vol. 29, nr. 1, pag. 2 - 17.
- Junqueira, L.C. et al., 1996. Functionele histologie
- Keupp, H., 1990. Pseudoperlmutter, Fossilien, nr. 5, pag. 209 - 211.
- Mapes, R.H. and Davis, R.A., 1996. Color patterns in Ammonoids. in Ammonoid paleobiology. pag. 104 - 125 eds. Landman, Tanabe en Davis. Plenum Press, New York and London.
- Taverne, N., 1997. Mudstone concretions; goed bewaarde ammonieten uit het Boven-Kimmeridgien bij Kimmeridge, Zuid-Engeland. Gea, vol. 30, nr. 2, pag. 45 - 76.
- Taverne, N., 1999. Ammoniet versus Nautilus, Gea, vol. 32, nr. 2 pag. 44 - 48.
- Taverne, N., 2000, Ammonieten als prooidier, Gea, vol. 35 nr. 4 pag. 9 - 15