

# PATHOLOGISCHE AMMONIETEN

## Samenvatting / Inleiding

Ammonieten zijn en blijven één van de meest gewilde fossielen voor een verzameling. Vooral gave ammonieten, liefst de mondrand er nog aan. Gaten en oneffenheden in de schaal of schaalafdruk zijn uit den boze. Soms wordt zo'n ammoniet, zeker als er veel gevonden zijn, weg gedaan als zijnde niet mooi genoeg. Toch kunnen incomplete, niet perfecte ammonieten veel vertellen over de levensgeschiedenis van dat specifieke exemplaar. In dit artikel zal het gaan over herstellde ammonietenschalen met als voorbeeld ammonieten uit de collectie van Jo en Jitske Buijs, al tientallen jaren actief in het verzamelen van fossielen, met name ammonieten. Deze ammonieten zijn een goede inleiding in de bestudering en benoeming van herstellde ammonietenschalen.

## Pathologie

In de wetenschap valt de bestudering van deze zogenaamde anomalieën onder de 'paleopathologie', de wetenschapstak in de paleontologie die zich met afwijkingen van organismen bezighoudt. De term pathologie komt oorspronkelijk uit de medische wereld (Hengsbach, 1996). De bestudering van herstellde ammonieten begon al in het begin van de 19<sup>e</sup> eeuw door Stahl (1824) en later ook door onder andere de beroemde paleontologen d'Orbigny (1842 - 1849) en Quenstedt (1856 - 1858, 1883 - 1888).

## Forma-types

Deze herstelling van de ammonietenschaal (of de afdruk van de ammonietenschalen = steenkern) wordt onderverdeeld in 'forma'-types. In het verleden werd tussen deze twee termen nog het woord 'aegra' geplaatst, wat in het Latijn 'ziek' betekent. Omdat alle forma-types pathologisch of afwijkend zijn, is deze term echter overbodig (Hengsbach, 1996). Lange (1941) en

met name Hölder (1956) benoemden de eerste forma-types. Op dit moment zijn er meer dan 25 verschillende forma-types benoemd (zie Tabel 1). De forma-type terminologie wordt voornamelijk gebruikt in Europa. De verschillen in forma-type zijn vooral goed te zien aan de ribben van de ammonieten, die een andere richting of vorm aannemen, soms afwezig zijn of worden doorbroken door een groef. Indeukingen maar ook het compleet slingeren van de windingen komen voor. De aanwezigheid van epizoa zoals kokerwormen kan hiervoor een reden zijn (Buijs, 1973, 1975). Er kunnen ook verschillende forma-types voorkomen op één ammoniet.

Tabel 1 is echter niet zonder onduidelijkheden. Kijkend naar de omschrijvingen blijkt dat forma *undatispirata* en forma *undaticarinata* erg op elkaar lijken, terwijl forma *semiverticata* eigenlijk een subtype van forma *verticata* is. In dit geval wordt forma *verticata* gebruikt voor een groef waarbij aan beide kanten terugbuigende ribben te zien zijn om zo verwarring te voorkomen. Forma *verticata* en forma *abrupta* lijken ook erg op elkaar. Als er terugbuiging van de ribben te zien is, wordt het in dit geval forma *verticata* genoemd. Is er geen terugbuiging dan wordt forma *abrupta* gebruikt. Verder is de term forma *excentrica* vaag. Voor het beschrijven van een herstelling kunnen soms zelfs twee forma-types gebruikt worden. Een herstellde beschadiging achter de mondrand heet forma *fenestra* (zie alvast afbeelding 2d), terwijl deze gladde schaal ook forma *aptycha* genoemd kan worden. Ondanks enige moeilijkheden zijn deze forma-types een goede basis voor het beschrijven van pathologieën aan ammonietenschalen.

Forma-type	Omschrijving	Benoeming
<i>forma abrupta</i>	longitudinale lijn van verstoring met onderbrekingen en dislocaties van ribben	Hölder, 1956
<i>forma alternospinata</i>	knobbels op ventrale kant verspringen	Keupp, 1977
<i>forma aptycha</i>	totale afplatting van de ribben	Keupp, 1977
<i>forma bovicornuta</i>	voorwaartse, sterke uitsteeksels	Keupp, 1977
<i>forma cacoptycha</i>	vermindering of gedeeltelijke afplatting van de ribben op één of beide flanken	Lange, 1941
<i>forma calcar</i>	in plaats van twee rijen met knobbels, één rij op de mediale lijn	Hölder, 1956
<i>forma chaotica</i>	chaotische positie van ventrale deel en ribben	Keupp, 1977
<i>forma cicatricocarinata</i>	kiel met littekens in <i>Amaltheus</i>	Heller, 1964
<i>forma circumdata</i>	ribben passeren over ventrale kant waar dat niet hoort	Hölder, 1956
<i>forma conclusa</i>	deel van ruimte binnenin schaal is afgesloten van de rest door een tweede wand	Rein, 1989
<i>forma concreta</i>	schaal concreties aan binnenkant schelp en dus indrukkingen in steenkern, mogelijk parels	Hengsbach, 1996
<i>forma disseptata</i>	missende of incomplete septa, niet veroorzaakt door post-mortem vernietiging en exogene beschadiging	Hölder, 1956
<i>forma duplicarinata</i>	verdubbeling van de kiel	Keupp, 1976
<i>forma excentrica</i>	verstoring in binnenste windingen van wijd-navelige ammonieten	Hölder, 1956
<i>forma fenestra</i>	herstelde gaten in de schaal	Keupp, 2006
<i>forma gigantica</i>	abnormaal grote ammonieten, die afwijken van hun normale grootte	Hengsbach, 1996
<i>forma inflata</i>	onregelmatige zwelling(en) op de schaal, niet door exogene oorzaken	Keupp, 1976
<i>forma juxtacarinata</i>	kiel verplaatst ten opzichte van andere vormen op de venter	Hölder, 1956
<i>forma juxtalobata</i>	sifon en ventrale sutuurlob zijn verplaatst naar één kant	Hölder, 1956
<i>forma juxtasulcata</i>	ventrale groeve is verplaatst	Geczy, 1965
<i>forma mordata</i>	dodelijke, niet herstelde bijtsporen	Hengsbach, 1996
<i>forma pexa</i>	ribben die over grote of kleinere afstanden ontstaan als littekens	Hölder, 1973
<i>forma pseudocarinata</i>	kiel-achtige littekens op venter en flanken	Fernandez-Lopez, 1987
<i>forma seccata</i>	ammonietenschaal verknipt, mogelijk door krabben of teuthiden	Hölder, 1956
<i>forma semiverticata</i>	licht achterwaarts buigen van de ribben vanaf de navel, op navelrand zit een groef	Hölder, 1977
<i>forma substructa</i>	gebroken schaal hersteld door groei van nieuwe schaal onder de gebroken schaal; steenkernen laten mogelijk alleen indrukking zien	Hölder, 1973
<i>forma superstructa</i>	herstelde schaal groeit bovenop originele	Keupp, 1998
<i>forma syncosta</i>	twee ribben die samen opgaan in een ventrolaterale knobbel	Hengsbach, 1979
<i>forma undaticarinata</i>	slingeren van de windingen langs de symmetrieas	Heller, 1958
<i>forma undatispirata</i>	verstoringen in schaalgroei (asymmetrie) een groot deel van de hele schaal beïnvloeden en de vorige winding goed laten zien door bijv. epizoa (Buijs, 1973, 1975)	Keupp en Ilg, 1992
<i>forma verticata</i>	a) terugbuigen van ribben b) terugbuiging in de ribben onderbroken door centrale groef	Hölder, 1956

Tabel 1.  
De forma-types, hun omschrijving en de eerste benoemer (voornamelijk op basis van Hengsbach, 1996 en Keupp, 2006).

### Collectie Buijs

De collectie Buijs bevat 38 pathologische (steenkern)-ammonieten (Tabel 2). De aanname hierbij is dat de sculptuur van de buitenkant van de schaal vergelijkbaar is met die aan de binnenkant. Keupp (1994) meldde dat het reliëf van de ribben aan de binnenkant nauwelijks zwakker was ten opzichte van de buitenkant bij dactyloceraten, die veelvuldig in dit artikel aangehaald zullen worden. Deze ammonieten komen voornamelijk uit het

Toarcien (Onder Jura, circa 180 miljoen jaar geleden) van Engeland (Yorkshire). Een minderheid van de bestudeerde ammonieten komt uit het Boven-Jura (Oxfordien-Kimmeridgien) van Zuidwest-Duitsland. Opvallend is dat niet elke herstelling in te delen is in een bepaald forma-type, ook al zijn er meer dan 25 beschreven.

Tabel 2.  
De herstelde  
beschadigingen,  
hun aantallen en  
de betrokken  
soorten/geslachten.

Forma-type (indien beschreven)	Aantal	Soort
forma <i>abrupta</i>	2	<i>Crussoliceras</i> sp., <i>Dactylioceras commune</i>
forma <i>aptycha</i>	1	<i>Dactylioceras commune</i>
forma <i>cacoptycha</i>	4	<i>Dactylioceras athleticum</i> , 2X <i>D. commune</i> , <i>Peronoceras semiarmatum</i>
forma <i>concreta</i>	1	<i>Ataxioceras lussasense</i>
forma <i>fenestra</i>	1	<i>Dactylioceras commune</i>
forma <i>semiverticata</i>	9	3X <i>Dactylioceras commune</i> , <i>Catacoeloceras crassum</i> , 3X <i>D. athleticum</i> , <i>Peronoceras turriculatum</i>
forma <i>substructa</i>	1	<i>Ataxioceras</i> sp.
forma <i>undaticarinata</i>	13	8X <i>Dactylioceras commune</i> , 3X <i>D. athleticum</i> , <i>Peronoceras perarmatu</i> , <i>Discosphinctes praenuntians</i>
forma <i>verticata</i>	4	<i>Dactylioceras commune</i> , <i>Crussoliceras</i> sp., <i>Ataxioceras</i> sp., <i>D. crassifactum</i>
ribbenvermeerdering	1	<i>Rasenia</i> sp.
volume vergroterend	2	<i>Peronoceras andraei</i> , <i>Orthosphinctes</i> sp.
volume verminderend	3	<i>Dactylioceras commune</i> , <i>D. tenuicostatum</i> , <i>D. crassifactum</i>
Totaal aantal forma benoemingen	42	
Ammonieten met meerdere forma-types	4	
Totaal aantal ammonieten	38	

Afbeelding 1.

a. *Discosphinctes praenuntians* met forma *undaticarinata*;  
b, d. *Dactylioceras athleticum* met forma *semiverticata*;  
c. *Dactylioceras commune* met forma *verticata*. Het maatstreepje is gelijk aan 1 cm.



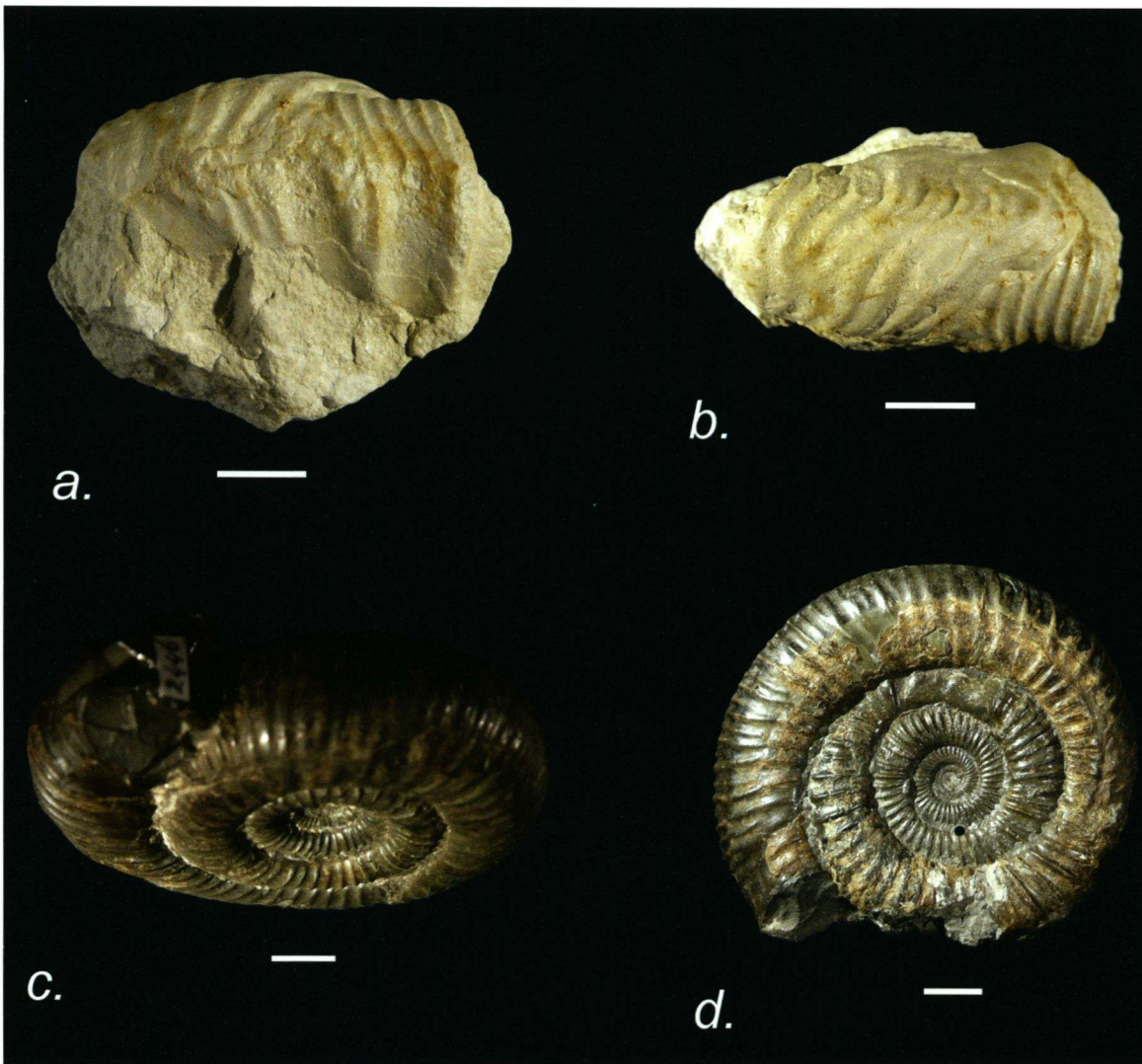
Uit Tabel 2 blijkt dat het forma-type 'forma *undaticarinata*' veel voorkomt (13x) in de collectie, maar ook forma *semiverticata* (9x), forma *verticata* (4x) en forma *cacoptycha* (4x) zijn veel aanwezig. Een aantal herstellingen zijn te zien in afbeeldingen 1, 2, 3 en 4.

Het geslacht *Dactylioceras* [Toarcien, Engeland] komt veel voor (26x), vooral in combinatie met forma *undaticarinata* (11x) en forma *semiverticata* (6x). Of dit ook het geval zal zijn als er systematisch wordt verzameld valt te betwijfelen. Keupp (1985) meldde juist dat simpele

beschadigingen zoals forma *substructa* veel meer zouden voorkomen en dat forma *undaticarinata* juist zeldzaam zou zijn op basis van 150 *dactylioceras*ten.

#### Percentage herstelde ammonieten

Keupp (1985) gaf een overzicht van collecties van ammonieten uit het Jura met daarbij de percentages van pathologische ammonieten. De aanname is dat alle collecties aselectief verzameld zijn. Indien er toch enkele collecties selectief zijn verzameld [op bijvoorbeeld gaafheid, schoonheid, grootte of een bepaald



Afbeelding 2.  
 a, b. *Ataxioceras* sp. (lateraal- en ventraal-aanzicht) met forma *verticata* (a, links) én forma *substructa* (rechts bij a en b);  
 c. *Dactylioceras crassifactum* met volumevermindering in de laatste winding: één-na-laatste winding even dik als laatste;  
 d. *Dactylioceras commune* met forma *undaticarinata* (vooral bovenaan te zien) en met forma *aptycha* (hier op de 2e winding, boven). Ook is in de buitenste winding nog een lichte groef te zien (forma *abrupta*). Het maatstreepje is gelijk aan 1 cm.

taxon], dan zal het percentage herstelde ammonieten vaak te laag zijn. De percentages liggen tussen de 0,3 en 11,3%. Voor dactylioceraten is het percentage 4,0% van een collectie van 914 exemplaren uit Yorkshire, dezelfde streek waar de meeste pathologische ammonieten uit de collectie Buijs vandaan komen. Keupp (1997) meldde ook een percentage van 3,8% van een Duitse collectie van dactylioceraten. Om de 26 pathologische dactylioceraten van de collectie Buijs te vergaren zijn dus in totaal vele honderden dactylioceraten bestudeerd.

### Oorzaken pathologieën

Voor deze 0,3 - 11,3% pathologische ammonieten zijn drie oorzaken aan te wijzen volgens Keupp (1984):

1. Ziektes/parasieten
2. Vasthechting van organismen op de schaal (bijvoorbeeld kokerwormen, bivalven en brachiopoden)
3. Traumatische gebeurtenissen (predator, botsing)

Welke forma-types nu precies ontstonden door één van deze drie oorzaken blijft speculatie. Echter, de hoofdoorzaak van pathologieën aan ammonieten-schalen is de traumatische gebeurtenis (Keupp, 1984). Bij meerdere forma-types zijn verschillende oorzaken mogelijk (Hengsbach, 1996: p. 588). Ondanks alle moeilijkheden kan soms een uitspraak gedaan worden over de oorzaak.

Bijvoorbeeld, afbeelding 2d laat het slingeren van de winding zien (forma *undaticarinata*) na het tijdelijk glad worden van de sculptuur (forma *abrupta*). Dit staat

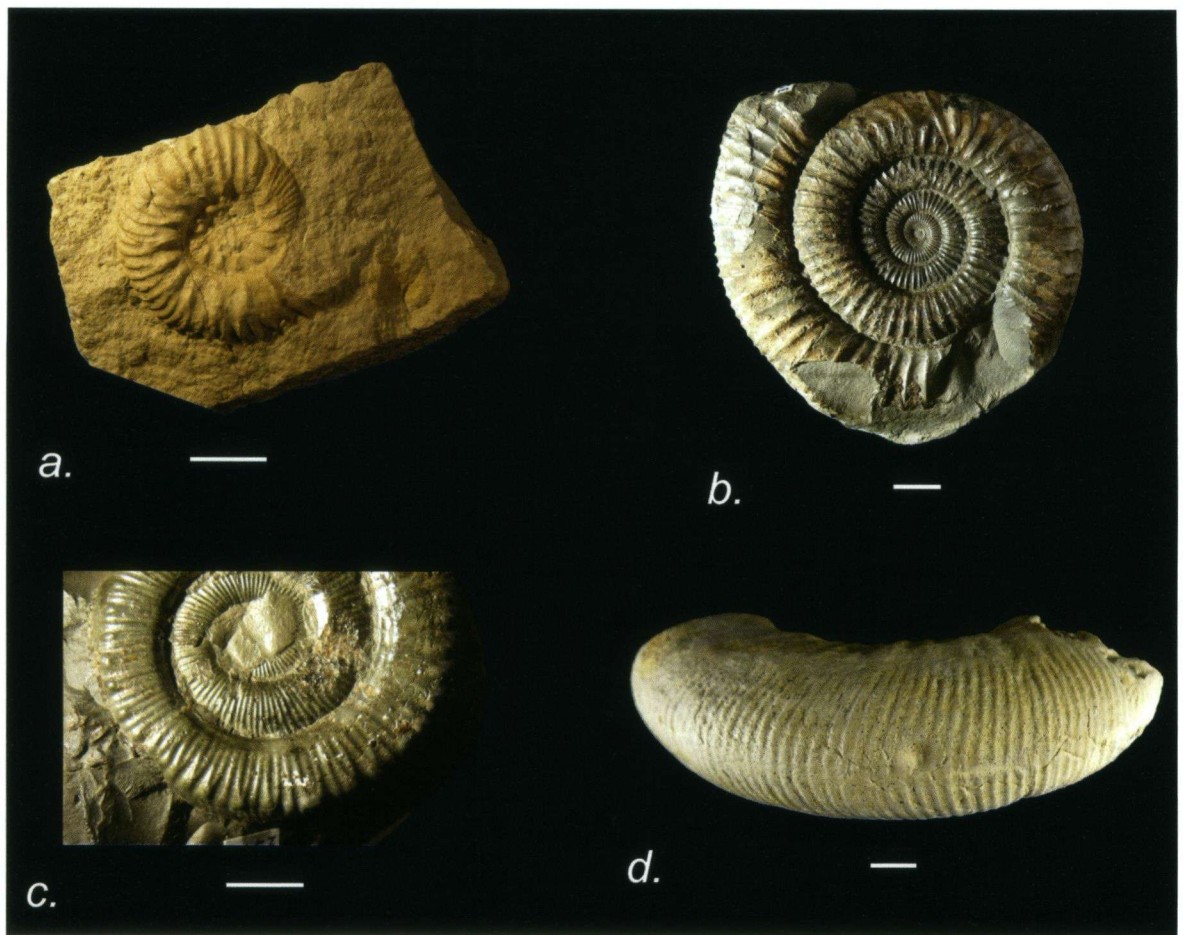
waarschijnlijk los van elkaar omdat de gladde sculptuur is gevormd achter de toenmalige mondrand. Het slingeren moet toen al zijn begonnen. Er zijn daarentegen ook voorbeelden waarbij bij het begin van het slingeren van de windingen niets te zien is. In dat geval komt een ziekte of parasitaire oorzaak eerder in aanmerking. Afbeelding 3d doet sterk vermoeden dat het gaat om een 'ziekte' of wellicht gewoon een irritatie in de vorm van een zandkorreltje dat ingekapseld moest worden, uiteindelijk een pareltje vormend (zie ook Keupp, 2000: p. 33).

Afbeelding 2a, b laat duidelijk zien dat er een traumatische gebeurtenis heeft plaatsgevonden. Vasthechtende organismen en ziektes / parasieten veroorzaken namelijk niet zulke scherpe grenzen tussen ribrichtingen. Forma *verticata* en forma *semiverticata* laten ook abrupte richtingsveranderingen zien en daarom is een traumatische gebeurtenis waarschijnlijk de oorzaak in de meeste gevallen (zie ook Keupp (1984) en Hengsbach (1996)). De herstelling op afbeelding 3b is veroorzaakt achter de mondrand, want de oorspronkelijke ribben zijn nog te zien en omsluiten de herstelling (forma *fenestra*). Dit wijst op een traumatische gebeurtenis.

### Plaats van herstelling

De positie van een herstelling op de winding zelf is niet vast, maar bij sommige geslachten of soorten is de beschadiging voornamelijk te vinden in het buitenste deel van de winding (Keupp, 1992). Dit heeft alles te

Afbeelding 3.  
a. *Rasenia* sp. met een ribbenverdichting rechtsboven;  
b. *Dactylioceras commune* met forma *fenestra* (begin buitenste winding);  
c. *Peronoceras turriculatum* met forma *?semiverticata* (buitenste winding);  
d. *Ataxioceras lussasense* met forma *concreta* (midden).  
Het maatstreepje is gelijk aan 1 cm.



maken met het feit dat een ammoniet hier veel eerder beschadigd kan raken, want het zit immers aan de buitenste kant van de schaal.

De meeste beschadigingen hebben plaats gevonden aan de toenmalige mondrand van de ammoniet. Het is niet verwonderlijk dat de meeste beschadigingen aan de mondrand plaats vonden, want deze is immers relatief makkelijk beet te nemen voor predatoren. Het is bovendien het meest hoekige gedeelte van de ammoniet. Bij zo'n beschadiging is de schaal vanaf het beschadigde punt van de mondrand compleet vernieuwd. Echter, tijdens herstelling kan het aragoniet- en sculptuurproducerende mondrandepitheel zo beschadigd zijn, dat een blijvende anomalie zichtbaar zal blijven met het doorgroeien van de ammoniet (Keupp, 1984).

Afbeeldingen 1c en 2d laten een groef zien die met de winding mee is gegroeid. Als de beschadiging groter is zodat nog maar een randdeeltje van het originele mondrandepitheel over is, zal deze zich terugtrekken en de sculptuur maken dat bij het randdeel hoort. Een ventrale groef en de kiel kunnen hierdoor verschuiven. Er kunnen ribben op de ventrale kant ontstaan en twee rijen knobbels op de ventrale kant kunnen vervangen worden door slechts één rij (Keupp, 1984). Dit heet 'sculpturale compensatie' volgens Guex (1967) en heeft soortspecifieke grenzen. Naarmate het mondrandepitheel zich langzaam herstelt, zal de anomalie ook afnemen (Keupp, 1984, 1992).

Herstelde beschadigingen achter de mondrand zoals in afbeeldingen 3b en 2d komen slechts zelden voor (Keupp, 1985: p. 33). Kröger (2002a) meldde dat slechts 12 van de 1960 herstelde beschadigingen deze herstelling toonden. Bij een beschadiging dicht achter de mondrand trekt het

mondrandepitheel (peristoom) zich terug om de schaal te helen, vaak resulterend in een iets grovere beribbing op de plaats van beschadiging, ook wel uitrekking van de ribben genoemd (Keupp, 1984, 1995) (Afb. 3b). Ligt de beschadiging nog verder achter de mondrand dan is het terugtrekken van het mondrandepitheel niet meer mogelijk en zal de ammoniet een sculptuurloze schaal aanleggen middels het zogenaamde mantelepitheel/-oppervlak (Keupp, 1984, 2006) (Afb. 2d). Het mondrandepitheel kan zich niet zover terugtrekken om de sculptuur aan te brengen (Keupp, 1984). Dit heeft te maken met de aanwezigheid van het periostracum, de organische toplaag van een ammonietenschaal. Deze dient als een matrix voor de opbouw van de sculptuur en kan alleen gemaakt worden door het mondrandepitheel (Saleuddin, 1971; Clark, 1976; Blackwelder & Watabe, 1977; Bandel, 1981). Het verschilt per soort welke vorm van herstelling wordt toegepast.

Beschadigingen aan de schaal van het fragmocoon (luchtkamergedeelte) zullen direct tot de dood van de ammoniet hebben geleid omdat a) hier geen aragonietproducerend epitheel aanwezig is en b) de luchtkamers vollopen met water waardoor het hydrostatisch evenwicht van de ammoniet ernstig verstoord is en deze naar de bodem zal zakken om vervolgens te sterven (Keupp, 1984). Dit komt niet al te vaak voor omdat de buitenste winding meestal voornamelijk bestaat uit het woonkamergedeelte. De kans op het beschadigingen van het fragmocoon is daarom klein.

### Leven na herstel

Na de (gedeeltelijke) herstelling van de beschadiging groeit de ammonietenschaal verder. In het geval van beschadigingen achter de mondrand is de originele positie van de beschadiging ten opzichte van de mond-

rand niet meer te achterhalen. In het geval van beschadigingen die vanaf één bepaalde positie op de schaal te zien zijn en eventueel geheel herstellen, is te zeggen dat deze aan de vroegere mondrand hebben plaatsgevonden.

Een ammoniet kan zelfs zover doorgroeien dat er septa (luchtschotten) gemaakt moeten worden op de plaats van de eerdere beschadiging om zo het hydrostatische evenwicht van de ammoniet te behouden. Afhankelijk van de aard en ernst van de vroegere beschadiging is dit succesvol. De septa moeten zich namelijk aanpassen aan een vaak veranderde binnenkant van de herstelde schaal. Keupp (1984) meldde dat in 40% van de gevallen de ammoniet het bouwen van septa bij de woon-luchtkamergrans niet overleefde: een duidelijk signaal. Afbeelding 3c (alleen fragmocoon) laat een voorbeeld zien waarbij het bouwen van septa wél is gelukt, ondanks de (lichte) anomalie.

### Terugtrekken

Door de bestudering van herstelde ammonietenschaal kan soms bepaald worden hoe ver de ammoniet zich kon terugtrekken. Het aantal graden van herstelling (een winding is 360° met de navel als middelpunt) met normale beribbing ten opzichte van de mondrand is een maat hiervoor. Hoe groter het aantal graden van normale beribbing, des te dieper de weke massa van de ammoniet zich kon terugtrekken. Er ontstond een gestrekte of sculptuurloze schaal, daar waar geen terugtrekking meer mogelijk was (Kröger, 2002b). De maximale beschadiging in *Dactylioceras* ligt op 40% van de woonkamer en dus kon *Dactylioceras* zich ver terugtrekken (Kröger, 2002b). Het moet bovendien een weke massa hebben gehad dat slechts een gedeelte van de schaal vulde. Bij het terugtrekken verplaatste

de ammoniet zijn gewicht, waardoor de mondrand naar boven toe kwam te liggen. Hierdoor werd de ammoniet moeilijker bereikbaar voor eventuele bodemlevende predatoren (Keupp, 1997). Bij andere ammonieten met een kleinere woonkamer was van terugtrekken geen sprake (*Hildoceras* en *Harpoceras*) omdat de schaal hier zich niet met normale sculptuur herstelde, maar een uitgerekte sculptuur vertoonde.

### Predatoren en leefwijze

Ammonieten bewoonden de vroegere oceanen in grote getale en waren een belangrijke schakel in het vroegere ecosysteem. De ammonieten waren dan ook een prooi voor diverse rovers. Lang niet alle herstelde beschadigingen zijn het gevolg van een aanval van een predator, maar vele waarschijnlijk wel. Soms ontkwamen ze echter aan de dood op miraculeuze wijze. In zo'n geval gaf het roofdier de strijd op, de ammoniet ontsnapte of de rover werd zelf aangevallen. Het resultaat was dat de schaal slechts in beperkte mate beschadigd was, in ieder geval niet dodelijk. De hamvraag is natuurlijk welke predatoren de beschadigingen allemaal veroorzaakt hebben.

Voor puntvormige beschadigingen dacht Keupp (1992) aan kreeften, die met hun scharen de ammonieten moesten hebben aangevallen. Volgens Keupp (1992) zouden ribverstoringen aan beide kanten van de ammonietenschaal ook wijzen op aanvallen van kreeften. Roofvissen zouden nauwelijks tot de aanvallers behoren, omdat ze de naar onder georiënteerde mondrand niet goed zouden kunnen vastpakken. Echter, lang niet alle mondranden zaten onderaan, en bovendien kan een roofvis ook prima van onder aanvallen. Daarnaast hebben lang niet alle ammonieten dichtbij de oceaانبodem geleefd,



Afbeelding 4.

a. *Dactylioceras commune* met forma *cacopytycha* (boven). In dit exemplaar is ook sprake van licht slingeren van de windingen: forma *undaticarinata*; b. *Dactylioceras commune* met een woonkamerversmalling (geel pijltje). Mogelijk is dit veroorzaakt door het groeien van herstelde schaal onder de beschadigde schaalrand (forma *substructa*). Het maatstreepje is gelijk aan 1 cm.

waardoor een roofvis wel van onder kon aanvallen. Keupps argumentatie valt dus te betwisten.

Keupp (2006, 2008) meldde verder dat ook stomatopoden in aanmerking komen als veroorzakers van (herstelde) beschadigingen achter de mondrand (forma *fenestra*). De betreffende ammonietensoorten moeten dan wel zeer vlakbij de oceaanbodem geleefd hebben, anders raakt de stomatopode eerder de meestal naar onder zittende mondrand. In veel gevallen zal de ammoniet te hoog hebben gezwommen voor de stomatopode. Moeilijk punt aan deze mogelijke predator is dat er niet zoveel over bekend is, omdat ze tamelijk slecht fossiliseren. Ze zijn slechts plaatselijk goed gecalcificeerd, met name aan de poten (Keupp, 2006).

Veel krabben waren in het Jura nog klein en komen dan niet tot nauwelijks in aanmerking als predator van de ammonieten uit de collectie Buijs. Ammonieten zullen ook waarschijnlijk niet de veroorzakers zijn van de herstelde beschadigingen, omdat ammonieten zelf niet al te sterke kaken hadden, die ook nog eens nauwelijks open konden. Nautilussen waren in te beperkte mate aanwezig en hadden ook niet de sterkste kaken en vallen af. Dus, kreeften tezamen met vissen en mogelijk ook inktvissen en stomatopoden blijven dan over als hoofdveroorzakers van herstelde beschadigingen. Detailstudies per groeve/gebied naar mogelijke predatoren zullen meer specifieke informatie verschaffen.

Opvallend detail is dat niet elke soort uit dezelfde gesteentelaag hetzelfde percentage herstelde beschadigingen heeft (Keupp, 1992). Soorten met een hoog percentage zouden bodembewoners zijn en soorten met een laag percentage zouden de betere zwimmers voorstellen. Kreeften en stomatopoden konden immers veel beter bij bodemlevende ammonieten dan bij vrij zwemmende ammonieten komen. Aanwijzingen dat op basis van alleen het percentage herstellingen de levenswijze is af te leiden, komen van de percentages van graphoceraten (Bajocien/Aalenien, Duitsland) en juveniele macrocephalieten (Callovium, Duitsland), zijnde 0,3 en 11,3% respectievelijk. Deze ammonieten hebben dezelfde schaalvorm en kunnen op basis van Westermann (1996: Afb. 1) geïnterpreteerd worden als ammonieten die hoger in de waterkolom hebben geleefd. De percentages wijzen iets totaal anders uit: juveniele macrocephalieten zouden op de bodem leven en graphoceraten weer juist niet. Keupp (1985) noemde echter dat volwassen macrocephalieten een iets andere schaalvorm kregen waardoor ze beter in staat waren te zwemmen en het beschadigingspercentage afnam naar circa 2%.

Eerlijk vergelijken is echter moeilijk omdat de ecosystemopbouw waarschijnlijk anders was. De percentages komen namelijk niet uit exact dezelfde periode. Inderdaad, de vraag is echter of dit wel juist is want niet iedere ammoniet zal dezelfde capaciteit tot herstellen van de schaal hebben gehad. De lengte van de woonkamer kan ook een grote rol spelen. Immers, hoe langer de woonkamer, des te groter de kans op overleving middels terugtrekking. Verschillen in sterkte en dikte van de mondrand kunnen heel belangrijk zijn voor het percentage herstelde ammonieten. Wordt nu het herstelpercentage van hildoceraten en dactylioceraten met elkaar vergeleken, dan is het percentage van dactylioceraten beduidend hoger (4,0 versus 0,8%) (Keupp, 1985). Ook is de woonkamer van dactylioceraten groter (meer dan een hele winding versus

circa 260°). Trueman (1941) stelde al dat een erg lange woonkamer onstabiel was en een snelle verplaatsing van de ammoniet daarom zou leiden tot het tolleren van de schaal. Dactylioceraten zouden om deze reden nabij de oceaanbodem geleefd hebben. De serpenticone vorm van de schaal van dactylioceraten doet juist vermoeden dat ze veel hoger in de waterkolom hebben geleefd (zie Westermann, 1996: Afb. 1). Ze zouden ook redelijk in staat zijn geweest om te zwemmen en te sturen (Westermann, 1996: Afb. 5). Bovendien zijn in de Zuidwest-Duitse groeves van Toarciën ouderdom (Posidonia Shale), waar zeer veel dactylioceraten voorkomen, erg weinig kreeften en stomatopoden gevonden.

Zoals reeds eerder genoemd is forma *undaticarinata* (slingeren van de windingen) sterk vertegenwoordigd bij dactylioceraten uit de collectie Buijs. Dit in tegenstelling tot resultaten van Keupp (1985), die daarmee wil aantonen dat dactylioceraten juist bodembewoners zijn met relatief veel kleine en puntvormige beschadigingen. Al deze argumenten tonen aan dat het moeilijk aan te tonen is dat dactylioceraten nabij de bodem hebben geleefd; een leefwijze hoger in de waterkolom is aannemelijker.

## CONCLUSIE

Dit artikel laat zien dat niet gave ammonieten minstens zo interessant zijn als gave ammonieten. Het zou nu gemakkelijker moeten zijn herstelde beschadigingen te vinden en op naam te brengen met daarbij de achtergrondinformatie. De vraag is nu wat er in uw ammoniëncollectie te vinden is. Indien u besluit te zoeken naar pathologische ammonieten dan heeft u een redelijke kans er één of meerdere te vinden!

## DANKBETUIGINGEN

Jo en Jitske Buijs worden vriendelijk bedankt voor hun enorme gastvrijheid de ammonieten te mogen bestuderen en fotograferen, voor het kritisch doorlezen van het artikel en voor de fijne e-mailcorrespondentie. Jo Buijs wordt ook hartelijk bedankt voor alle determinaties van de ammonieten. Ook ben ik Jo Buijs en Wouter Wildenberg (Naturalis) dankbaar voor de verstrekking van literatuur.

Heeft u ook interesse in ammonieten of andere cephalopoden zoals belemnieten of nautilussen, dan kunt u zich aansluiten bij de landelijke werkgroep 'Cephalopoden' van de N.G.V. Op de website van N.G.V. is hier meer informatie over te vinden ([www.geologischevereniging.nl](http://www.geologischevereniging.nl)).

## LITERATUUR

**Hengsbach, R., 1996.**

Ammonoid Pathology. In: N.H. Landmann, K. Tanabe en R.A. Davis, reds., *Ammonoid Paleobiology. Topics in Geobiology* 13, pp. 581 - 605. New York: Plenum Press.

**Hölder, H., 1956.**

Über Anomalien an jurassischen Ammoniten. *Paläontologische Zeitschrift* 30 (1-2), pp. 95 - 107.

**Keupp, H., 2006.**

Sublethal punctures in body chambers of Mesozoic ammonites (forma *aegra fenestra* n.f.), a tool to interpret synecological relationships, particularly predator-prey interactions. *Paläontologische Zeitschrift* 80 (2), pp. 112 - 123.

De complete literatuurlijst is beschikbaar via [www.adieklompmaker.com](http://www.adieklompmaker.com) [gedeelte publicaties]