

Ammoniters Skalstruktur

af Tove Birkelund

Ammoniter er betegnelsen for en særlig gruppe blæksprutter, som er kendt fra Devon-tiden til og med Kridt-tiden - omkring 340 millioner år af Jordens historie - og inden for dette tidsrum myldrede havene med titusindvis af arter, fordelt på godt 1500 slægter. Næsten alt, hvad man ved om ammoniter er baseret på kendskab til skallerne, idet bløddelene praktisk talt ikke har efterladt sig spor.

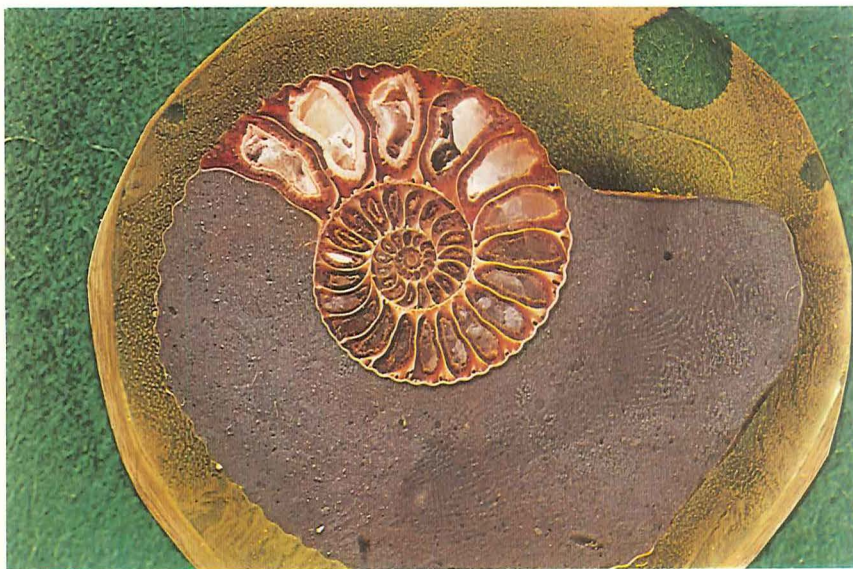
Ammonitskaller bestod af calciumkarbonat, der i naturen kan optræde som to forskellige mineraler, hvoraf det ene (kalkspat) er stabilt, mens det andet (aragonit) er ustabil og derfor let omdannes til kalkspat. Desværre bestod ammonitskallerne af aragonit, hvorfor de fleste er opløst eller omdannet til kalkspat. Dermed er de finere detaljer i skallernes opbygning gået tabt. Uomdannede ammonitskaller er derfor meget sjældne i de ældre aflejringer (Devon-Karbon-Perm). De mest berømte fund fra ældre lag stammer fra asfalsøer i Oklahoma, hvor ammonitskaller fra Karbon-tiden er bevaret, uden at der er sket den mindste omdannelse. Fra de yngre lag (Trias-Jura-Kridt) derimod, er det mere almindeligt at finde velbevarede ammonitskaller med oprindelige finstrukturer. De er bedst bevaret i lerede aflejringer, allerbedst hvis der hurtigt efter aflejringen udskiltes kalk som boller (konkretioner) omkring skallerne. Netop denne bevaring i "gavepakke" er vi så heldige at have i de vestgrønlandske Kridttids-aflejringer (figur 1-2). Også i en del nordamerikanske Kridttidsaflejringer er



Figur 1. Ammoniten *Scaphites* fra Vestgrønlands Kridttids-aflejringer. Perlemorglansen opstår ved lysbrydning mellem de tynde krystallameller. Svagt forstørret.



Figur 2. Ammoniten *Saghalinites* fra Vestgrønlands Kridttids-aflejringer. De bugtede kamerskillevægge ses, hvor skallen mangler (øverst til højre). Cirka naturlig størrelse.



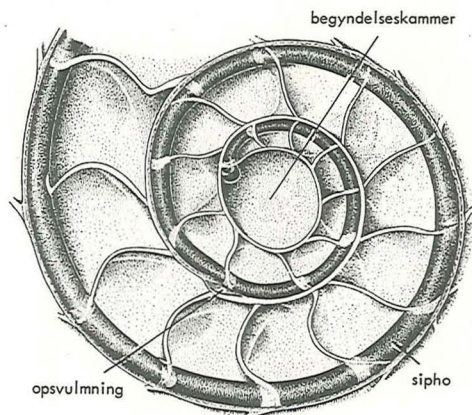
Figur 3. Snit gennem ammoniten *Scaphites*. Kammerhulrummene er udfyldt af grovkrySTALLINSK kalkspat, mens det åbne beboelseskammer er udfyldt af leret sediment. Svagt forstørret.

ammoniterne bevarede på lignende måde, og her er de så almindelige, at der ligefrem er vokset en smykkeindustri op, baseret på deres perlemor. I danske Kridttidsaflejringer er skallerne aldrig bevaret, kun de nu bjergartsfyldte hulrum fortæller om fordums herlighed.

Saves en spirallullet ammonitskal igennem på tværs af oprulningsaksen fås et snit, der viser de inderste vindinger, det vil sige de vindinger, der dannedes under dyrets fosterudvikling og efterfølgende vækst (figur 3-4). Alle ammoniter havde et næsten kugleformet begyndelseskammer, som blev omgivet af en spiralsnoet, kammerdelt skal. Kamrenes skillevægge, septerne, er gennembrudt af et rør, siphon. Skallens yngste kammer, beboelseskammeret, omfatter $\frac{1}{2}$ -1 vinding. Her "bor" dyret - fæstnet til skallen ved stærke muskler. Efterhånden som dyret voksede, tilføjedes nye septoner bag kroppen, og muskelfæsterne rykkede fremefter. Det vil sige, at den kamrede skal helt ind til centrum repræsenterer gamle "lejligheder", som blev forladt i takt med dyrets vækst.

Den kamrede skal må have fungeret som et vægt- og trykudlignende (hydrostatisk) apparat. Vægten af dyr + skal kunne formentlig ændres ved udveksling af væske og luftarter gennem den karfyldte siphons væg - som hos den nulevende nautil, der har en kamret skal, som meget ligner ammoniternes.

Ved at bruge et elektronmikroskop til at studere skalstrukturen, kan man få et fingerpeg om ammoniters fosterudvikling og om nogle af ammoniternes afstammingsforhold. Elektronmikroskopet er beskrevet i Varv 1966 nummer 2.

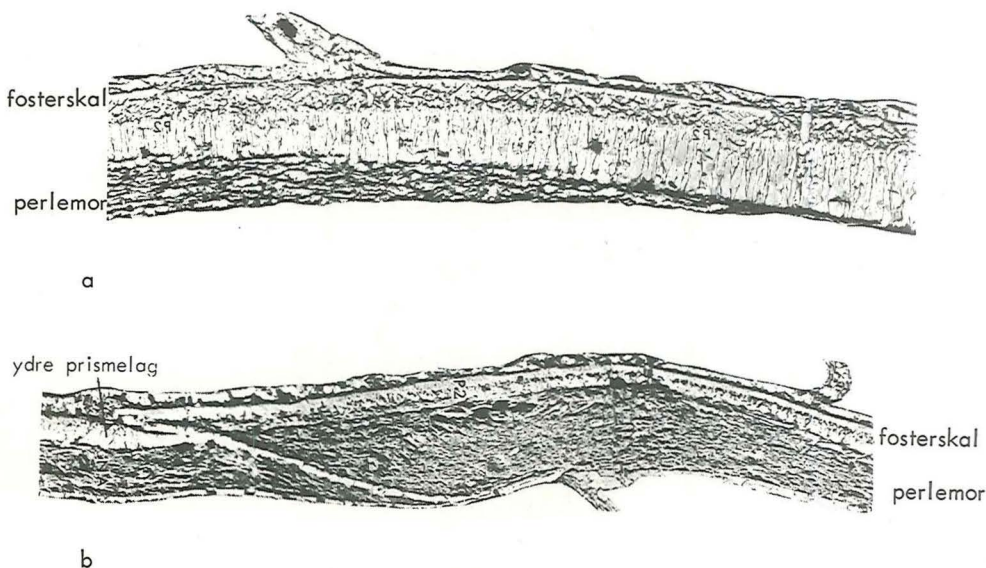


Figur 4. Snit gennem de inderste vindinger af en Scaphites. Cirka 50 gange forstørret.

I en afstand af knap en vinding fra begyndelseskammeret findes hos alle ammonitskaller en opsvulmning (figur 4). Den er på den ene eller anden måde sat i forbindelse med en ændring i ammoniternes tidlige udvikling.

Undersøges skalstrukturen af de tidlige dele af skallen (figur 5a-b), viser det sig, at begyndelseskammerets skal, der kun er 0,01 mm tyk, er opbygget af uregelmæssige små krystaller, som indadtil har en mere regelmæssig prismatisk opbygning end udadtil. Hen mod begyndelseskammerets yngste rand tynder prismelaget ud og giver plads for et nyt prismelag med næsten samme struktur. Først ved den karakteristiske opsvulmning af skallen ses begyndelsen til de skallag, som er typiske for den voksne ammonit: et perlemorslag, omgivet af et ydre og et indre prismelag. Strukturen af opsvulmningen, med et prismelag, der forløber fra inderside til yderside af skallen, tyder på, at der her skete et ophold i dyrets vækst.

Den markante opsvulmning og de specielle skalstrukturer i skallens tidligste dele tyder på, at skallen indtil opsvulmningen tilhører et fosterstadium. På grund af den ringe størrelse af fosterstadiet (diametere er kun 1-2 mm) må man formode, at ammoniter lagde små æg. Yngelen havde sandsynligvis enkelte særlige træk i den første tid som tilpasning til en planktonisk levevis, svævende i de øvre vandmasser, ligesom yngel af nu-



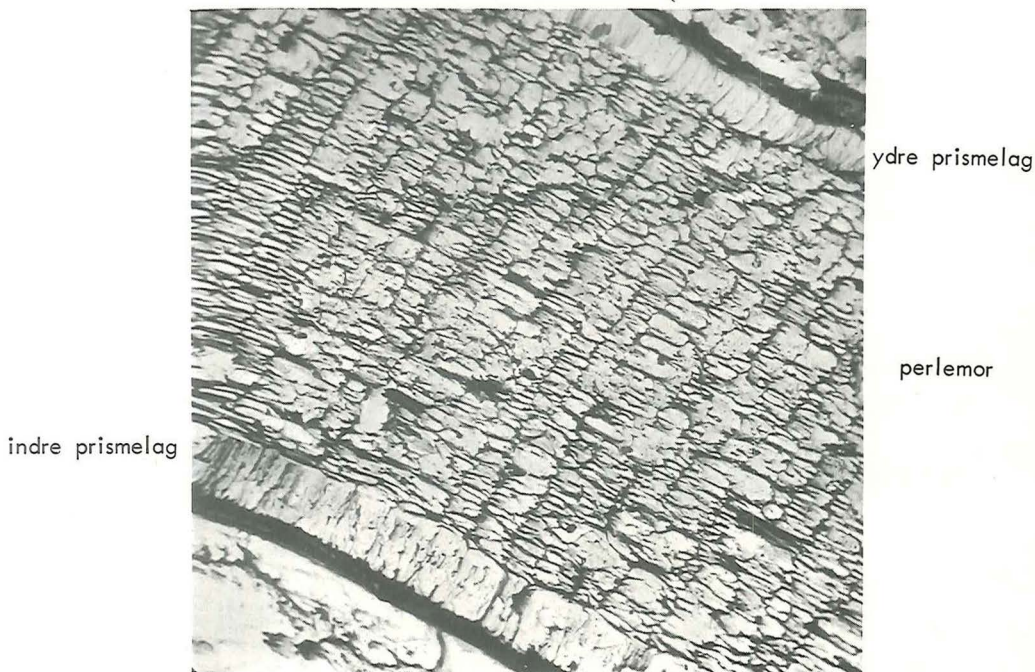
Figur 5. Slutningen af fosterskallen (a) og skalopsvulmningen (b) ved slutningen af første vinding. (a) forstørret cirka 1100 gange, (b) forstørret cirka 400 gange.

levende blæksprutter med små æg. Den teori kan dels forklare det markante ophold i væksten ved opsvulmningen, dels mange ammonitarters store geografiske udbredelse. Nogle mener, at ammoniter ligefrem havde et larvestadium, hvor larven havde et "svømmesejl", som det kendes hos larver af mange marine snegle. Hvis det er rigtigt, har ammoniterne gennemgået en fuldstændig forvandling. Ægte larvestadier er imidlertid ikke kendt hos de nulevende blæksprutter, hvorfor teorien må anses for tvivlsom.

Skalstrukturerne hos udvoksede ammoniter fra Trias-, Jura- og Kridttid viser ikke megen variation i sammenligning med andre bløddyr som muslinger og snegle, der udviser en uhyre mangfoldighed af strukturer, og som desuden kan være opbygget af såvel aragonit som af kalkspat.

Kun to hovedtyper af skalstrukturer er kendt hos ammoniter fra Jura og Kridt.

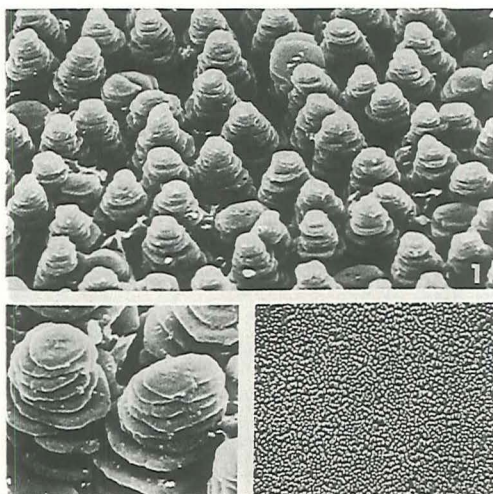
Type 1 (figur 6) har et tykt perlemorslag omgivet af et relativt tyndt indre og ydre prismelag. Perlemorslaget består af lagvise stakke af mangelkantede aragonitkrystaller, som er cirka 0,0003 mm høje og som er adskilt af tynde organiske lag, der også adskiller de enkelte krystallag (figur 7). En lignende type perlemor findes hos andre bløddyr, for eksempel snegle, mens muslinger som regel har en anden type perlemor udviklet, idet aragonitkrystallerne her er "murstenslagte". Ved skallens rand ser man tydeligt forskel på de to typer, idet vækstmønsteret er ganske forskelligt (figur 8a og 8b).



Figur 6. Snit gennem Scaphites-skål. Forstørret cirka 1350 gange.

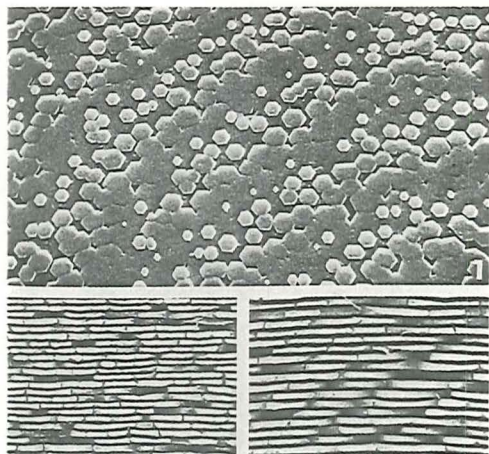


Figur 7. Brudflade af perlemor fra ammonit. Forstørret cirka 1050 gange.



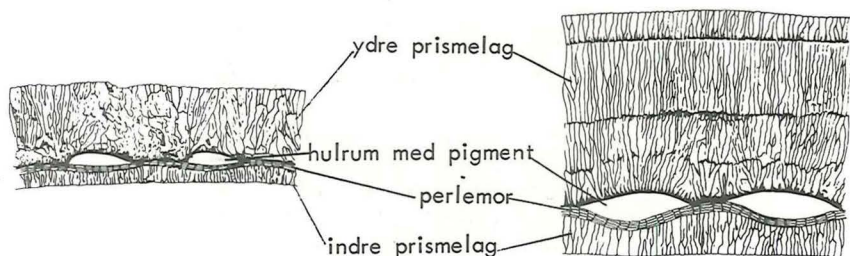
8a.

Figur 8. Skal-rand af snegl (a) og af musling (b). Forskellen mellem den "stakkede" perlemor og den "murstenslagte" perlemor ses tydeligt. (efter W.Wise). (a) forstørret cirka 2000 gange, (b) forstørret cirka 1150 gange.

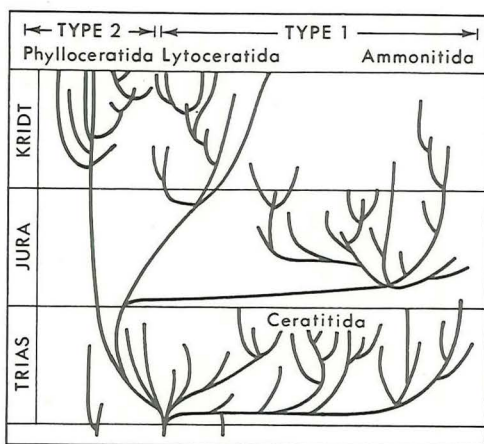


Figur 8b

Type 2 (figur 9) har kun udviklet et ganske tyndt bølget perlemorslag, opbygget på samme måde som type 1, og ligeledes omgivet af et indvendigt og udvendigt prismelag. Det udvendige prismelag er imidlertid af helt afvigende struktur, idet det i sene vækststadier dels bliver meget tykt i forhold til de andre lag og dels bliver flerlaget. En anden strukturafvigelse er, at prismerne ikke længere er parallelle, men danner strålede bundter. Yderligere er der hulrum mellem perlemorslagets "bølger" og det udvendige prismelag. I de hulrum er fundet små korn af mineralet svovlkis, som kan udgøre de nu omdannede rester af et tidligere jernholdigt farvestof (pigment). I tidlige vækststadier var hulrummene med pigment meget dominerende i forhold til det ydre prismelags tykkelse, og pigmentet må have kunnet ses udefra gennem prismelaget og har derfor virket ind på skallens farvespil - formodentlig af betydning som camouflagen.



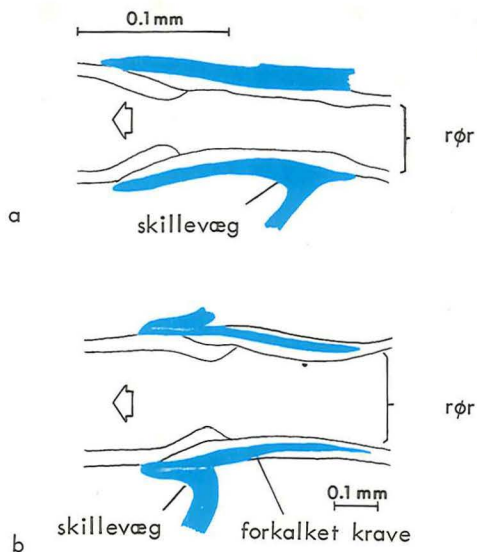
Figur 9. Snit gennem *Phylloceras*-skal. a: tidligt vækststadium, forstørret cirka 150 gange. b: sent vækststadium, forstørret cirka 120 gange.



Figur 10. Ammoniters udvikling i Trias, Jura og Kridt.

Skaltype 1 er vidt udbredt blandt de to ordener Lytoceratida og Ammonitida i Jura og Kridt, mens type 2 er udbredt blandt Phylloceratida (figur 10). Inden man kendte noget til de nævnte ordeners skalstrukturer, mente en del forskere, at Ammonitida stammede fra flere forskellige grupper - dels lytoceratider og dels phylloceratider. Skalstrukturernes helt afvigende karakter hos phylloceratiderne tyder på, at de allerede blev etableret tidligt i Trias og at de siden udviklede sig helt isoleret fra andre grupper, som vist i figur 10. Man har længe vist, at lobelinierne (kammer-skillevæggenes spor på skallens inderside, tydelige at se på stenkerne), også er helt afvigende hos phylloceratiderne, og det vestgrønlandske materiale har desuden vist, at også siphos har en bygning, der afviger fra de øvrige (figur 11). De har således udviklet forkalkede perlemorskraver i de organiske rør, der forbinder septerne. Kraverne strækker sig bagud fra septalkraverne - ja, i unge vækststadier næsten helt tilbage til det foregående septum. Lignende dannelser synes at være til stede i siphos hos de ældre ammoniter fra Karbon og Perm. Phylloceratiderne udviser iøvrigt også en række andre konservative karakterer i deres bygning.

Grunden til skalstrukturernes ringe variation hos ammoniter fra Jura og Kridt er formodentlig, at gruppen var lige ved at uddø på overgangen mellem Trias og Jura, hvorfor de 800 slægter, der er kendt fra Jura og Kridt, er udviklet ud fra ganske få overlevende former. Ammoniterne gen-



Figur 11. Siphon hos *Lytoceratida* (a) og *Phylloceratida* (b). Bemærk de forkalkede kraver i siphorrøret hos sidstnævnte. Pilen peger mod beboelseskammeret.

nemgik tidligere en lignende krise - nemlig ved overgangen mellem Perm og Trias. Det er endnu et spørgsmål, om skalstrukturerne viser mere variation hos former fra Trias og tiden inden. På grund af den dårlige bevaringstilstand hos de gamle former er det tvivlsomt, om man nogen sinde vil få spørgsmålet besvaret.

Det er fristende at sammenligne skalstrukturerne hos ammoniterne med skalstrukturerne hos den nulevende nautil - den eneste nulevende blæksprutte med en udvendig, kamret skal. Den lever i sydøst-asiatiske farvande, og skallerne skylles op på strandbredder i store mængder og finder herfra vej til souvenirboder verden over. Nautilskallen består godt nok af et perlemorslag, omgivet af et indvendigt og udvendigt prismelag, men det udvendige prismelag går over i et lag af helt uregelmæssig struktur, som slet ikke findes hos ammoniter.

De her omtalte strukturer fortæller om, hvordan man kan benytte skalstrukturer til slutninger om ammoniters udvikling og slægtskabsforhold og om deres fosterudvikling. Man kan imidlertid nå langt videre med skalstrukturer ved nøjere studier af enkeltkrystallerne og deres indbyrdes relationer, og det vil blive berørt i en kommende artikel.

Tove Biskelund