

ÜBER DAS ABSTERBEN UND DIE EINBETTUNG DER AMMONITEN

Von

B. GÉCZY

Paläontologisches Institut,
Eötvös Universität, Budapest
(Eingegangen: 18. April, 1958)

ZUSAMMENFASSUNG

Bei der Mehrzahl der *Ammoniten*, da die Kontraktion beim Verenden zu einer Senkung führt, sind Biotop und Einbettungsort in horizontaler Richtung mehr oder minder identisch, in vertikaler Richtung dagegen mehr oder minder abweichend.

Die Frage, ob die *Ammoniten* nach dem Tode an Ort und Stelle eingebettet oder aber die leeren Schalen postmortal noch verfrachtet werden, bildet sowohl vom biologischen wie auch vom stratigraphischen Gesichtspunkte aus ein wichtiges Problem, dessen Lösung sich anlässlich der Bearbeitung der ungarischen Jura-*Ammoniten* als eine unumgängliche Aufgabe erwies. Vom biologischen Gesichtspunkte aus ist die Feststellung der Art und Weise der Verbreitung als Vorbedingung jeder zöologischen und zoogeographischen Untersuchung zu betrachten. Darüber hinaus hat es sich während der Neubearbeitung der klassischen Lias-Dogger-Fauna von Csernye (Bakony-Gebirge) herausgestellt, dass mehrere Detailprobleme — so z. B. die Mass- und Merkmalabweichungen von Formen, die zu einer Art gehören — eng mit der Frage der Einbettung zusammenhängen. In der Untersuchung der Einbettungsbedingungen — die die stratigraphische Seite unseres Themas darstellt — spielen wieder jene Abweichungen eine nicht weniger wesentliche Rolle, die sich aus dem Umstand ergeben, ob die Schale leer oder aber mit dem Weichkörper zusammen zur Einbettung gelangte. Der Kenntnis der Einbettungsbedingungen wird auch in der Deutung der „gemischten Faunen“ alpinen Charakters eine Bedeutung zugeschrieben.

Die leere Schale des in der Indo-Westpazifischen Faunaprovinz um die Fidschi-Inseln und um die Philippinen lebenden *Nautilus* wird postmortal nach weitgelegenen Gebieten, an die Küsten Afrikas, Japans und von New South Wales verfrachtet. Dasselbe trifft auch für *Spirula* zu. Die leeren Schalen von *Spirula*, die in tropischen und subtropischen Gebieten Meerestiefen von 100—1750 m bewohnt, sind in ufernahen Bildungen weltverbreitet bekannt.

Auf Grund der heutigen Verbreitung der *Nautilus*- und *Spirula*-Schalen läge es an der Hand anzunehmen, dass auch in der erdgeschichtlichen Vergangenheit die gekammerten und mit Gas gefüllten Cephalopodengehäuse ähnlich zur Verbreitung gekommen sind. Auf eine Möglichkeit der postmortalen Verfrachtung wurde bereits von D'Orbigny (1849) hingewiesen. Walther hat in seinem epochemachendem Werk (1893—94) auch die stratigraphische Bedeutung der Verfrachtung erwähnt. Seiner Auffassung

nach ist die Verbreitung sowie die Häufigkeit der leeren *Cephalopoden*-Gehäuse sowohl von der Lebensweise und den Lebensbedingungen des Tieres, wie auch von der Umwelt und der Wassertiefe gleich unabhängig.

Diese Auffassung von Walther kann innerhalb der Klasse der *Cephalopoden* für die *Nautiloideen* mit Recht als allgemeingültig angenommen werden. Kobayashi (1954) erklärt die Verbreitung der tertiären *Nautiloideen* im Gebiete Japans mit einer nekroplanktonischen Verfrachtung durch Meeresströmungen. Bei den *Ammoniten* liegen aber die Dinge anders. Bei diesen spricht in vielen Fällen auch die Erhaltung des Materials gegen einen postmortalen Transport (Haug 1900). Das Gehäuse der *Ammoniten* ist oft dünner als das der *Nautiloideen*. Die evoluten Gehäuse, die mit Ohrenbildungen oder mit langen Stacheln versehen sind, können sehr leicht verletzt werden und doch sind diese in den Ablagerungen oft in einem einwandfreien Erhaltungszustand vorzufinden. Im Kreise der evoluten *Nebenformen* sind zahlreiche Typen bekannt, die infolge ihrer Gestalt, und noch mehr infolge ihrer Grösse viel zerbrechlicher als die *Spirula*-Schalen sind. Trotzdem ist der beschädigte Erhaltungszustand für die von den heutigen Meeren ans Ufer geschwemmten *Spirula*-Schalen charakteristisch. Gegen eine postmortale Verfrachtung spricht ausser dem Erhaltungszustand das Auftreten der *Ammoniten* an den einzelnen Fundorten. In manchen Fundorten spricht die Art des Vorkommens sowie ein völliges Fehlen von jeder Sortierung nach Gestalt und Grösse der Schalen schon vornherein gegen die Annahme, dass die *Ammoniten*-Schalen zusammengeschwemmt worden sind (Lange 1952). Darüber hinaus lässt die Zusammensetzung der Fauna, wie darauf Haug bereits 1900 hingewiesen hat, in vielen Fällen in der Thanatocoenose die ursprüngliche Biocoenose vermuten. Auch die Variationsuntersuchungen bestätigen, dass zwischen den eingebetteten Formen Populationsverbindungen vorhanden sind. Dafür liefert Trueman (1941) ein Beispiel, der die *Promicroceraten* von Marston Marble auf Grund der Grössenunterschiede in 5 verschiedene Generationen teilen konnte. Auch ein regionaler Vergleich der Fundorte weist auf einen ursprünglichen Zusammenhang der Faunen hin. So gelang es Scott (1943) die *Ammoniten* der verschiedenen, in einer grossen Ausdehnung vorkommenden Kreide-Fazies in Texas der Wassertiefe nach zu unterscheiden. Ebenso konnte sich auch Bencke (1905) auf die geschlossene geographische Verbreitung der *Phylloceraten* und der *Lytoceraten* berufen, als er gegen eine Möglichkeit des postmortalen Transports Stellung genommen hat. Die grosse Häufigkeit dieser Formen in den Ablagerungen des offenen Meeres spricht besonders gegen die Bedingungen eines Transportes, da die Anhäufung der leeren Schalen durch Transport in der Nähe des Meeresufers erfolgt (Uhlig 1911). Ausser der räumlichen Anordnung der Faunen erweist sich in vielen Fällen in manchen Fundorten auch zeitlich ein regelmässiger Zusammenhang. So ist in Csernye die Dominanz der *Phylloceraten* und *Lytoceraten*, die auf einen alpinen Charakter hinweisen, vom Mittellias bis zum Oberdogger beständig (Géczy 1958). Der räumliche und zeitliche Zusammenhang der Faunen ergibt sich offenbar nicht aus dem Fehlen der verfrachtenden Kraft, des sich bewegenden Mediums. Das Vorhandensein von Meeresströmungen im Laufe des ganzen Mesozoikums ist anzunehmen, wenn auch ihre Intensität während des Jura infolge der ausgeglichenen Klimaverhältnisse unter der heutigen geblieben ist. Viele Zeichen zeigen dafür, dass man eher mit der anderen Bedingung des Transportes, mit dem Leerwerden der

Schalen zu rechnen hat, d. h. die Einbettung erfolgte mit dem Weichkörper zusammen. Darauf weisen die *Ammoniten*-Schalen hin, bei denen auch die Aptychen erhalten geblieben sind (Benecke 1905) und noch mehr der *Oppelia*-Fund von Solnhofen, bei dem auch der Mageninhalt vorhanden ist (Gürich 1924, Schwarzbach 1936). Auch die wichtige Theorie von Kovács (1956) nimmt eine Einbettung mit dem Weichkörper zusammen an. Mit dem Verwesens der Weichteile erklärte Kovács die Ausscheidung der Mangankruste, die die *Ammoniten*-Schalen des Bakony-Gebirges bedeckt. In Kenntnis dieser Angaben ist es leicht zu verstehen, dass Walther seine Auffassung bald einer Revision unterzog (1897) und den postmortalen Transport nur noch in manchen Fällen, vor allem für das plötzliche Auftreten von Formen annahm.

Im Falle der *Ammoniten* dürfte man also mit dem Ausbleiben der Verfrachtung von leeren Gehäusen und mit einer Einbettung, die sich von der der *Nautiloideen* unterscheidet, rechnen. Da wir es hier mit einem postmortalen Vorgang zu tun haben, ist die Einbettung mit dem Weichkörper zusammen nicht unmittelbar als eine Folge der benthonischen Lebensweise zu erklären. Während der *Nautilus* infolge seiner Nahrungsweise als ein benthonisches Tier aufzufassen ist, sind die *Ammoniten* auf Grund ihrer morphologischen Merkmale eher als schwimmende, also nektonische Lebewesen zu betrachten. Nach der Annahme von Daqué (1921) spielt im Absinken der Gehäuse der meist in den oberen Niveaus des Meeres lebenden *Ammoniten* im allgemeinen das Mehrgewicht eine Rolle, das sich daraus ergibt, dass die Septen meistens dichter aufeinander folgen und die Wohnkammer recht lang ist. Die massenhafte Einbettung der *Ammoniten* wäre aber lediglich auf Grund dieser beiden Gesichtspunkte schwer zu verstehen. Eine lange Wohnkammer lässt auf einen Weichkörper grossen Ausmasses folgern. Durch das Herausfallen desselben — da sein spezifisches Gewicht das des Meereswassers übertrifft — wird das Gehäuse leichter. Ebenfalls ist es fraglich, ob die Septen tatsächlich eine Rolle in der Vermehrung des Gewichtes spielen können. Bei den von Trueman (1941) untersuchten *Ammoniten* betrug das Gesamtgewicht der Septen nur etwa 3–6% des Gewichtes vom ganzen Gehäuse. Dieser niedrige Prozentsatz lässt sich durch die Dünne der Septen erklären. Ein schweres Septum würde übrigens auch der von Daqué angenommenen hydrostatischen Funktionen widersprechen. Das Fehlen einer postmortalen Verfrachtung bei den *Ammoniten* erklärte Diener (1912) mit den komplizierten Lobenlinien, indem die reiche Gliederung des Septumrandes auch eine engere Verbindung mit dem Weichkörper mit sich bringt, die das Loslösen des Weichkörpers von der Wohnkammerwand verhindert, was beim *Nautilus* mit den einfachen Lobenlinien bald erfolgt. Die Verbindung zwischen Weichkörper und Gehäuse, die übrigens durch den Haftmuskel viel mehr gesichert sind, erklärt noch nicht das rasche Absinken. Die Auftreibung an die Oberfläche sowie die Verfrachtung bei der rezenten *Spirula*, obwohl sie ein Innenskelett besitzt, erfolgt doch gleich nach dem Absterben des Tieres und der Einsetzung der Verwesungsvorgänge am Weichkörper (Brunn 1943).

Um Dieners Theorie zu ergänzen, muss noch dem von dem des *Nautilus* abweichenden raschen Absinken der *Ammoniten*-Gehäuse auch der nach vorne gerichteten Konvexität der Scheidewände eine Rolle zugeschrieben werden. Nach Solger (1901) ist die Septumform bei den Ectococh-

lien unter den *Cephalopoden* durch die gegenseitige Wirkung vom inneren Gasdruck und äusseren Wasserdruck bedingt. Geht der Septumbau in den höheren Wasserniveaus, wo also der niedrige Wasserdruck einen Überdruck des inneren Gases verursacht, vor sich, dann wird infolge dieses Überdruckes der Weichkörper nach vorne gespannt und so werden Scheidewände mit nach vorne gerichteter Konvexität gebaut (*Ammoniten*). Bei solchen Formen aber, die in einer grösseren Wassertiefe leben, wo also ein Überdruck des Wassers dem inneren Gas gegenüber zur Geltung kommt (*Nautilideen* und die alten *Goniatiten*), wird infolge dieses Wasserüberdruckes ein Septum mit nach vorne gerichteter Konkavität gebaut. Da die Zeitdauer des Septumbaues für das Tier zwangsweise eine Ruheperiode bedeutet, können wir die Gegenmeinung von Pia (1914), der zwischen dem Vorwärtsrücken des Weichkörpers und dem gleichzeitigen Wasserüberdruck einen Widerspruch sieht, schwer verstehen. Unabhängig von Solger muss man schon aus einer rein mechanischen Überlegung aus annehmen, dass der Aufenthaltsort der *Ammoniten* während des Septumbaues in den höheren Wasserregionen gewesen sein muss. Nach Pfaff (1911) soll die nach vorne konvexe Scheidewand mechanisch, vom Gesichtspunkte des Druckes aus eine günstige Konstruktion darstellen, da ein dem Druck ausgesetztes Gewölbe eine sechsfach so grosse Belastung zu ertragen imstande ist als eine dem Zug ausgesetzte konkave Septumfläche. Eine Vorbedingung des Baues von einem nach vorne konvexen *Ammoniten*-Septum ist allerdings der nach vorne gewölbte Weichkörper. Dieser Zustand kann aber auch nur beim niedrigen Wasserdruck vorkommen.

Durch die Form des entstandenen Septums wird die vertikale Bewegung des Tieres in grossem Masse beeinflusst. Als K e f e r s t e i n (1862—66) sich mit den Verhältnissen des rezenten *Nautilus* befasst, nimmt er an, dass die Senkung und Hebung durch eine Regulierung des Gasvolums im Raum zwischen dem letzten Septum und der Hinterwand des Körpers erfolgt. Seine Annahme wurde durch die Berechnungen von M e i g e n (1870) unterstützt. Da das Gewicht des Gehäuses und Weichkörpers mit dem des ausgedrungenen Wassers mehr oder minder identisch ist, genügt schon eine Änderung des Gasvolums im hinteren Teil der Wohnkammer, um ein Sinken oder Heben hervorzurufen. Allerdings zweifeln P i a (1923), W a l t h e r (1919—1927) und B e r r y (1928) die hydrostatische Bedeutung des Wassers an. Und tatsächlich: vom funktionellen Gesichtspunkte aus ist das *Ammoniten*-Gehäuse weniger plastisch als die Schwimmlase der Fische, was schon übrigens auch vom höheren Spezialisationsgrad der Fische folgt. Dagegen ist sowohl beim *Nautilus* auch als bei den *Ammoniten* der Gasgehalt vor dem Septum, zumindest bis zum Abschluss des Schalenbaues, abgesehen von den Ruheperioden während des Septumbaues eine Vorbedingung des Wachstums. Dass dieses Gas in der vertikalen Bewegung tatsächlich eine Rolle spielt, wird auch dadurch wahrscheinlich gemacht, indem auch bei der heutigen *Spirula*, die nur ein reduziertes Innenskelett ohne Wohnkammer besitzt, die Senkung und Hebung vermutlich durch die Veränderung des Gasvolums vor dem letzten Septum vor sich geht (B r u n n 1943). Die Theorie von K e f e r s t e i n wird von S c h m i d t (1925) für die *Ammoniten* verwendet, wobei die durch die abweichende Septumform hervorgerufene Differenz in der Bewegung eine Beachtung findet. Die Kontraktion der Muskeln am hinteren Körperteil verursacht beim *Nautilus* mit konkaven Septen eine Vergrös-

serung des Gasvolums und dadurch eine Hebung des Tieres, während wir bei den *Ammoniten* mit einem entgegengesetzten Fall zu tun haben. Da hier die hintere Körperwand nach vorne gewölbt ist, wird durch die Muskelkontraktion die Körperwand gerade und dadurch das Gasvolum vor dem letzten Septum geringer. Bei den *Ammoniten* bringt die Muskelkontraktion die Senkung des Tieres mit sich.

Beobachtungen im Kreise der Mollusken zeigen dafür, dass die Schnecken mit einem in das Gehäuse zurückgezogenen Weichkörper und die Muscheln mit zusammengeschlossenen Klappen verenden. Die ähnlicherweise angenommene Muskelkontraktion führt beim *Nautilus* zur Hebung. Darum sind an der Oberfläche des Meeres nur sterbende oder nach grossen Gewittern kraftlos herumgeschwommene *Nautilus*-Exemplare zu sehen (Stenzel 1957). Im letzteren Fall kann angenommen werden, dass die konvulsive Kontraktion eine Folge des Kampfes gegen den Sturm ist. Beim Verenden der *Ammoniten* dürfte man ebenfalls mit einer Kontraktion der Muskeln rechnen, die aber bei diesen, da die Septen anders geformt sind, eine Senkung hervorruft. Durch die Kontraktion zieht sich das Tier völlig in das Gehäuse ein, womit es verständlich wird, dass vom Weichkörper der *Ammoniten* von Solnhofen ausserhalb der Wohnkammer überhaupt keine Abdrücke bekannt sind (Arkell 1957). Das Einziehen des Weichkörpers in das Gehäuse verursacht, da die Geschwindigkeit des Sinkens in einem entgegengesetzten Verhältnis zum durch die Gestalt hervorgerufenen Widerstand steht, eine Vergrösserung der Senkungsgeschwindigkeit, wodurch das Gehäuse tiefer als der Aufenthaltsort am Leben heruntersinken kann. Durch diesen Umstand ist die Häufigkeit der *Ammoniten* in solchen Gebieten, die keine Bedingungen für ein reiches benthonisches Leben besitzen, zu erklären (Solnhofen, Holzmaden sowie die Ablagerungen des tieferen jurassischen Mittelmeeres).

Das weitere Schicksal des auf den Meeresgrund gesunkenen Kadavers hängt nun von den physikalischen und chemischen Einwirkungen, die dort herrschen, ab. Nach der Verwesung des Weichkörpers kann das Gehäuse sich nachträglich erheben, wenn die Fäulnisgase sich nicht entfernen können und die durch die Verwesung der Weichteile erfolgte Gewichtsveränderung nicht durch die sich auf das Gehäuse ablagernden oder in die Wohnkammer eingedrungenen Sedimente kompensiert wird. Eine Phase dieses Vorgangs wird von Rothpletz (1909) in seiner Solnhofener *Ammoniten*-Analyse gezeigt, wo der Gasgehalt des leeren Gehäuses das abgelagerte Sediment aufgewölbt hat. Untergeordnet kann mit der Hebung des Gehäuses auch die Möglichkeit eines postmortalen Transports eintreten. Gegenüber der postmortalen Verfrachtung anderer Benthosformen (wie z. B. *Gastropoden*, *Echiniden*, ja sogar *Lamellibranchiaten*, die nach den Beobachtungen Schäfers aus dem Jahre 1953 ebenfalls eine postmortale Verfrachtung erleiden können) kann hier eher nur eine lokale in Betracht gezogen werden. Dasselbe gilt auch im Falle der Formen des seichten Meeres, wo die Wellen oder die Strömungen die Schalen zusammenschwämmen können.

Im allgemeinen kann also festgestellt werden, dass bei der Mehrzahl der *Ammoniten*, da die Kontraktion beim Verenden zu einer Senkung führt, Biotop und Einbettungsort in horizontaler Richtung mehr oder minder identisch, in vertikaler Richtung dagegen mehr oder minder abweichend sind.

LITERATUR

- Arkell, W. J.: Mesozoic Ammonoidea in C. Moore: Treatise on Invertebrate paleontology L. Mollusca 4. Cephalopoda. *Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press*. 1957.
- Benecke, E. W.: Die Versteinerungen der Eisenerzformation von Deutsch-Lotharingen. *Abh. Geol. Spez. Kart. Els. Loth. N. F. VI*. Strassburg 1905.
- Berry, E. W.: Cephalopod Adaptations. *Quart. Rev. Biol.* **III**. Baltimore 1928.
- Bruun, A.: The biology of *Spirula spirula*. *Dana-rep.* **24**. Copenhagen 1943.
- Dacqué, E.: Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin 1921.
- Diener, C.: Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten. *Neues Jb. f. Min. Geol. Pal.* **II**. Stuttgart 1912.
- Géczy, B.: A cseryei jura Cephalopodák mennyiségi értékelése. *Földtani Köz-löny* **88**. Budapest 1958.
- Gürich, G.: „Ammonitenbrut“ von *Oppelia steraspis* nach Michael. *Zentralblatt f. Min. Geol. u. Pal.* Stuttgart 1924.
- Haug, E.: Les Géosynclinaux et les aires continentales. *Bull. Soc. Géol. Fr.* **III**. Ser. 28. Paris 1900.
- Keferstein, W.: Cephalopoda in Bronns: Klassen und Ordnungen der Weichtiere II/2. Leipzig 1862—1866.
- Kobayashi, T.: A contribution toward palaeo-flumenology.... *Jap. Jour. Geol. Geogr.* **XXV**. Tokyo 1954.
- Kovács, L.: Manganerzausscheidung in den jurassischen Ammonitenmeeren. *Mitt. d. Berging. Geo. Ing. Techn. Univ.* **XIX**. Sopron 1956.
- Lange, W.: Der untere Lias am Fonsjoch und seine Ammonitenfauna. *Palaeontographica.* **A. 102**. Stuttgart 1952.
- Meigen, W.: Ueber den hydrostatischen Apparat des *Nautilus pompilius*. *Arch. f. Naturgeschichte.* **36**. Berlin 1870.
- Pfaff, E.: Über Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Suturlinie. *Jber. d. Niedersächs. Geol. Ver.* **IV**. Hannover 1911.
- Pia, J.: Über die ethologische Bedeutung einiger Hauptzüge in der Stammesgeschichte der Cephalopoden. *Ann. d. Nat. Hist. Mus.* **XXXVI**. Wien 1923.
- Pia, J.: Untersuchungen über die Gattung *Oxynoticeras*. *Abh. d. K. K. Geol. Reichsanst.* **XXIII**. Wien 1914.
- Rothpletz, A.: Über die Einbettung der Ammoniten in die Solnhofener Schichten. *Abh. d. II. Kl. d. K. Ac. d. Wiss.* **XXIV**. München 1909.
- Schäfer, W.: Schwimmende Verfrachtung von Muschelklappen. *Natur u. Volk.* **83**. Frankfurt a/M. 1953.
- Schmidt, M.: Ammonitenstudien. *Fortschritte d. Geol. u. Pal.* **10**. Berlin 1925.
- Schwarzbach, M.: Zur Lebensweise der Ammoniten. *Natur u. Volk.* **66**. Frankfurt a/M. 1936.
- Scott, G.: Palaeobiological factors controlling the distribution and mode of life of Cretaceous Ammonoids.... *Journ. of Pal.* **14**. Tulsa 1940.
- Solger, F.: Die Lebensweise der Ammoniten *Naturw. Wochenschr. N. F.* **I**. Jena 1901.
- Stenzel, H. B.: *Nautilus* in Treatise on Marine Ecol. *Pal. Geol. Soc. Amer. Mem.* **67**. Baltimore 1957.
- Trueman, E.: The Ammonite-body-chamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living Ammonites. *Quart. Journ. Geol. Soc.* **96**. London 1941.
- Uhlig, W.: Die marinen Reiche des Jura und der Unterkreide. *Mitt. Geol. Ges.* **IV**. Wien 1911.
- Walther, J.: Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. Jena 1893—1894.
- Walther, J.: Ueber die Lebensweise fossiler Meeresthiere. *Zeitschr. d. Geol. Ges.* **XLIX**. Berlin 1897.
- Walther, J.: Allgemeine Palaeontologie. Berlin 1919—1927.