

Paläont. Z.	46	1/2	49—55	Stuttgart, Mai 1972
-------------	----	-----	-------	---------------------

Ein Ceratit mit Kiefer-Apparat aus dem Muschelkalk des Saarlandes

REINHARD SCHMIDT-EFFING, Münster i.W.*

Mit Tafel 11 und 2 Text-Abbildungen

Zusammenfassung: Aus dem Muschelkalk wird ein Fund des Cephalopoden-Unterkiefers *Conchorhynchus avirostris* BLAINVILLE in der Wohnkammer eines *Ceratites* (*Acanthoceratites*) *spinosus spinosus* PHILIPPI beschrieben. Da die Conchorhynchiden allgemein als Unterkiefer von *Germanonutilus bidorsatus* (SCHLOTHEIM) angesehen werden, ohne daß bisher in-situ-Funde bekannt wären, war zu prüfen, ob Einschwemmung in das Ceratiten-Gehäuse oder ursprüngliche Zugehörigkeit vorliegt. Biostratonomische, diagenetische, und stratigraphische Gesichtspunkte sprechen für echte Zugehörigkeit und somit für die Deutung der Conchorhynchiden als Ceratiten-Unterkiefer. Abschließend wird auf die Vielfalt der Cephalopoden-Gebisse hingewiesen und ihre Rolle bei der Ammonoiten-Evolution diskutiert.

Summary: An occurrence is described from the Muschelkalk of the cephalopod lower jaw *Conchorhynchus avirostris* BLAINVILLE in the body chamber of a *Ceratites* (*Acanthoceratites*) *spinosus spinosus* PHILIPPI. As, up to now, conchorhynchids have generally been assumed to be the jaws of *Germanonutilus bidorsatus* (SCHLOTHEIM) — although evidence based on actual finds is lacking — the present paper attempts to verify whether the jaw was washed into the ceratite shell or whether its occurrence in this case is truly autochthonous. An investigation of the biostratonomical, diagenetic, and stratigraphical aspects speaks in favour of autochthony and therefore for an interpretation of conchorhynchids as ceratite jaws. Finally, the abundance of cephalopod jaws is referred to and their role in ammonite evolution discussed.

Im Muschelkalk von Bübingen (Saarland) fand ich 1959 ein Ceratiten-Bruchstück, das durch einen klaffenden, quer über die Wohnkammer-Flanke verlaufenden Spalt auffiel. Hobelspanartige Verbindungen zwischen den beiden Spalträndern zeigten an, daß die Bildung des Spaltes zu einer Zeit erfolgte, als das Füllmaterial noch plastisch und unverfestigt war. Beim Aufschlagen der Wohnkammer bröckelte aus dem Steinkern-Inneren weiches Sediment heraus, in dem ein *Conchorhynchus avirostris* BLAINVILLE zum Vorschein kam (Abb. 1). Der Spalt befindet sich unmittelbar über dem *Conchorhynchus* und verläuft zu diesem mehr oder weniger parallel. *Conchorhynchus avirostris* wird seit 1827 als Unterkiefer von *Germanonutilus bidorsatus* (SCHLOTHEIM) (vgl. CLOSS 1967, MÜLLER 1963, RUTTE 1962) angesehen, obwohl noch nie ein stichhaltiger Beweis dafür erbracht werden konnte. Der ungewöhnliche Fund eines *Conchorhynchus* in einem Ceratiten-Steinkern wirft die Frage auf, ob *Conchorhynchus* zu *Nautilus* oder zu *Ceratites* gehört.

* Anschrift des Verfassers: Dipl.-Geol. R. SCHMIDT-EFFING, Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Universität, 4400 Münster i. W., Gievenbecker Weg 61.

A. Beschreibung

Es handelt sich um ein kalkiges Steinkernfragment aus Wohnkammer, einigen anschließenden Septalkammern und einem Teil der vorletzten Windung von *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI, einer Leitart der mittleren Ceratiten-Schichten des germanischen Muschelkalkes (Taf. 11; Abb. 1). Fundort ist die Halde des Kalksteinbruches Birnberg der Röchling'schen Eisenwerke A. G. Völklingen bei Bübingen (Saarland). Das Profil reicht dort von der Basis des Trochiten-Kalkes bis zu den mittleren Ceratiten-Schichten.

Die Trochitenkalk-Fazies im Hauptmuschelkalk des Raumes zwischen Saar und Blies wird schon mit der Zone des *Ceratites compressus* durch die Fazies der Ceratitenschichten abgelöst. Der Fazieswechsel erfolgt nicht erst in der Zone des *Ceratites nodosus*, wie SCHNEIDER (1957, S. 228) feststellt. Gerade die ca. 20 m mächtigen »Mittleren Ceratitenschichten« (Zonen des *Ceratites compressus*, des *C. evolutus* und des *C. spinosus*) liefern die meisten und besten Ceratiten-Steinkerne.

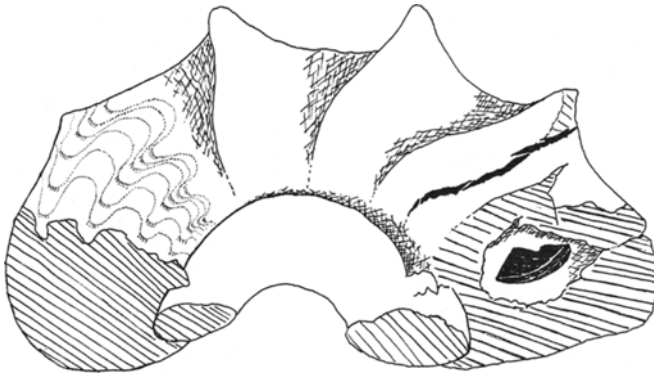


Abb. 1. *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI mit *Conchorhynchus avirostris* in der aufgebrochenen Wohnkammer. Die Wohnkammer reichte ursprünglich bis an den vorderen Rand des zweiten Umganges. Auf dem Steinkern ist deutlich der klaffende Spalt zu sehen. Der *Conchorhynchus* wird als Unterkiefer des Ceratiten gedeutet (S. 49). Oberer Muschelkalk, mittlere Ceratiten-Schichten; Bübingen a. d. Saar; $\times 1$.

Fig. 1. *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI with *Conchorhynchus avirostris* in the body chamber, the latter being broken open. The body chamber originally extended to the front edge of the second whorl. The wide gap is clearly visible on the steinkern. *Conchorhynchus* is interpreted as a ceratite lower jaw. For explanation see p. 49. Upper Muschelkalk, middle ceratite beds; Bübingen a. d. Saar. $\times 1$.

Die *spinosus*-Skulptur ist sehr ausgeprägt. Die Rippen stehen, wohl aufgrund leichter synsedimentärer Verformung, auf Lücke. Das Gehäuse ist adult (Lobendrängung) und besitzt einen rekonstruierten Durchmesser von 90—100 mm. Da die Wohnkammer $\frac{1}{3}$ Umgang umfaßt, kann sie nach WENGER (1958) als vollständig angesehen werden.

Der *Conchorhynchus* befindet sich im vorderen Teil der Wohnkammer. Seine Unterseite ist zur Mündung, seine Spitze nach innen gerichtet. Die meßbare Länge (vorderste Spitze der Mittelleiste bis Hinterrand) mißt nur 11,8 mm. Nach RUTTE

(1962) und MÜLLER (1963), die umfangreiches *Conchorhynchus*-Material aus den oberen Ceratiten-Schichten untersucht haben, beträgt die Länge 15 — 35 mm, wobei das Häufigkeitsmaximum bei 20 — 25 mm liegen soll. Es handelt sich also um einen ungewöhnlich kleinen *Conchorhynchus*. In den übrigen Merkmalen zeigt unser Exemplar Übereinstimmung mit den Beschreibungen dieser Autoren.

Der Kiefer ist in ein feinkörniges, sehr weiches, poröses Sediment von bräunlicher Farbe eingebettet, das neben feinem Detritus auffallend viel kohlige Substanz führt. Der bläulichgraue, dichte, harte Kalk des Steinkerns umgibt dieses Sediment von allen Seiten, so daß es vor der Zerstörung geschützt war. Die Grenze zwischen den beiden Sedimenten ist sehr scharf. Beim Freipräparieren zeigte sich an der Oberfläche des *Conchorhynchus* ein kräftiger, schwarzer, kohligter Belag.

B. Analyse

Fragen wir aufgrund dieser Beobachtungen, ob der *Conchorhynchus* dem Ceratiten angehört oder ob er eingeschwemmt ist, so sprechen folgende Argumente gegen Allochthonie des Kiefers:

1. Die gute Erhaltung des *Conchorhynchus*, selbst der feinsten Abschnitte: Je kleiner ein *Conchorhynchus* ist, desto leichter wird er zerstört, da er noch keine so kräftigen Kalzitlagen besitzt wie die größeren. Daher sind kleine Conchorhynchen äußerst selten. Auch die Verfrachtungschancen sind gering. Unser *Conchorhynchus* ist nicht nur ungewöhnlich klein, sondern auch vorzüglich erhalten.

2. Die kohlige Substanz weist darauf hin, daß der *Conchorhynchus* bei der Fossilisation des Ceratiten noch vom Weichkörper umgeben war. Da Inkohlungsprozesse eingeleitet wurden, muß der Weichkörper sehr schnell unter Luftabschluß gelangt sein, was auf rasche Sedimentation schließen läßt. Unter diesen Umständen kann kaum an eine Verfrachtung gedacht werden.

3. Die Beschaffenheit des Sedimentes: Bei Einschwemmung des *Conchorhynchus* in den Ceratiten ließe sich erwarten, daß das mit ihm eingeschwemmte Sediment aufgrund der häufigen Sortierungsmechanismen reicher an anderen ähnlich groben Bestandteilen wäre. Sediment wie auch sein Detritus sind jedoch sehr feinkörnig.

4. Die Größe des *Conchorhynchus* paßt gut zur Größe des Ceratiten (kleiner *Conchorhynchus* — kleiner Ceratit, großer *Conchorhynchus* — großer Ceratit). Es ist bemerkenswert, daß die großen Conchorhynchen immer aus den oberen Ceratiten-Schichten stammen, wo auch die großen Ceratiten wie *Ceratites nodosus*, *C. semipartitus* usw. angetroffen werden (RUTTE 1962, MÜLLER 1963). Ein *Conchorhynchus*, der ebenfalls aus den mittleren Ceratiten-Schichten des Saarlandes stammt, ist ähnlich groß wie das beschriebene Exemplar. In der Literatur fehlen offenbar Angaben über Conchorhynchen aus den mittleren Ceratiten-Schichten, anhand derer weitere Vergleiche gezogen werden könnten.

5. Die Spalte kann als Schrumpfriß gedeutet werden. Während des chemischen Abbaus von Weichteilen um den *Conchorhynchus* kam es zu Schrumpfung-Erscheinungen innerhalb des ihn umgebenden Wohnkammer-Sediments.

Beim Fund des *Conchorhynchus* in der Ceratiten-Wohnkammer wurde zunächst diskussionslos auf Einschwemmung geschlossen (Prüfung des Exemplars

durch Prof. Dr. E. RUTTE in Würzburg). In den saarländischen Ceratiten-Schichten sind aber die Ceratiten weitaus häufiger als die Nautiliden (Häufigkeitsverhältnis ca. 40 zu 1), was bedeutet, daß hier ein ganz besonders seltener Fall von Einschwemmung vorliegen würde. Erst seitdem CLOSS (1967) und LEHMANN (1967) Kiefer und Radulae von Goniatiten bzw. Lias-Ammoniten in Konkretionen entdeckten, war an eine solche Möglichkeit auch bei *Ceratites* zu denken.

Die konkretionäre Erhaltung ist für eine Überlieferung der Kiefer besonders günstig, da die Bildung der Konkretion im allgemeinen unmittelbar nach dem Tod des Tieres einsetzt. Da die Ceratiten der Muschelkalk-Fazies jedoch in Steinkern-Erhaltung vorliegen, kann zwischen dem Absterben des Tieres und der endgültigen Einbettung des Gehäuses eine erhebliche Zeitspanne liegen. Um den eindeutigen Nachweis erbringen zu können, daß die Ceratiten Kiefer besaßen, ist daher nicht nur ein Ceratiten-Steinkern mit *Conchorhynchus* notwendig, sondern es müssen auch Anhaltspunkte für eine sofortige Einbettung nach dem Tod des Ceratiten vorhanden sein.

Bei unserem Ceratiten sprechen mehrere Beobachtungen für relativ schnelle Einbettung, z. B. die schon erwähnte kohlige Substanz und die Bildung des Spaltes, wie auch die gute Erhaltung des *Conchorhynchus*, außerdem die beidseitig vorzügliche Erhaltung des Ceratiten-Steinkerns. Während die Oberseite der Wohnkammer bei Ceratiten-Steinkernen korrodiert zu sein pflegt, ist sie in diesem Fall besonders gut erhalten. Auch die Luftkammern sind mit Sediment ganz gefüllt. Die Füllung erfolgt nach dem Durchzugsprinzip (SEILACHER 1968) und setzt Schalenverletzungen voraus. In der Regel sind die Kammerfüllungen wegen zu geringer Durchströmungskräfte, zu geringer Schalenverletzungen bzw. der ungünstigen randlichen Lage der Sipholöcher unvollständig. In unserem Fall kann sowohl auf größere Schalenverletzungen als auch auf kräftigeren Durchzug geschlossen werden, da die Kammern vollständig mit Sediment gefüllt sind. Vielleicht ist daher die Unvollständigkeit des Steinkerns sogar ursprünglicher Natur.

C. Deutung

Aus diesen Beobachtungen läßt sich die Zeitfolge der einzelnen Vorgänge bis zum Beginn der Fossilisation ableiten:

a) Schnelles Absinken des toten Tieres auf den Meeresboden (durch Schalenverletzung?).

b) Rasche Umhüllung des Weichkörpers bzw. der Kieferpartien von feinem Sediment (Schlick), Zusammenfallen des Weichkörpers und Füllung der Wohnkammer und des Phragmokons durch kalkiges Sediment.

c) Vollständige Bedeckung des Ceratiten durch Sediment, Bildung des Schrumpfrisses, Beginn der Fossilisation.

D. Zur Frage der Zugehörigkeit zu *Germanonutilus* oder *Ceratites*

Germanonutilus erfuhr während der Zeit der Ceratiten-Schichten keine Veränderungen, sehr dagegen die Ceratiten (Abb. 2). Besonders auffällig ist bei ihnen die orthogenetische Größenzunahme: Die ersten Ceratiten der unteren Ceratiten-Schichten, z. B. *Ceratites atavus*, erreichten Durchmesser von 5—6 cm, die der mittleren Ceratiten-Schichten, z. B. *C. compressus* und *C. spinosus*, 9—11 cm und schließlich die der oberen Ceratiten-Schichten, z. B. *C. nodosus* und *C. semipartitus*,

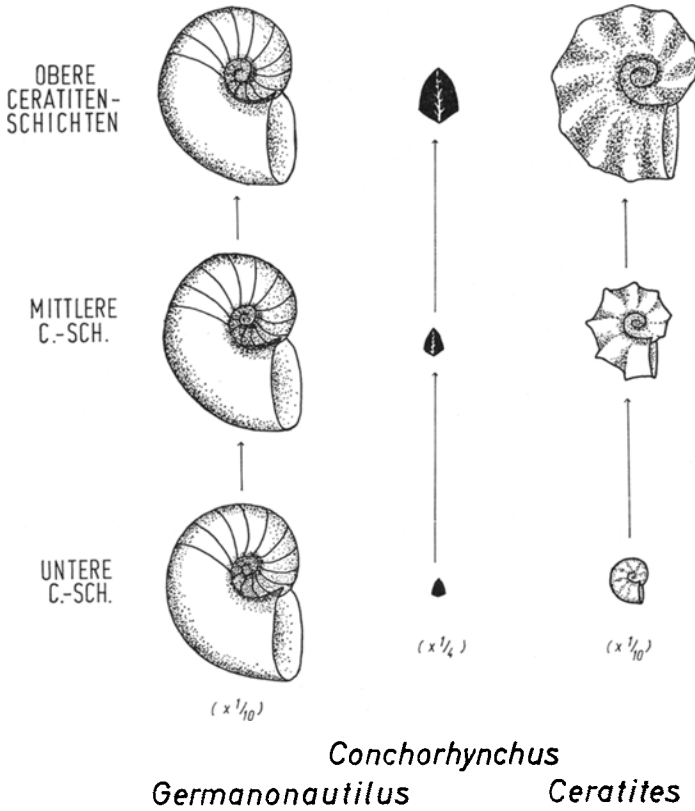


Abb. 2. Während *Germanonutilus* im Oberen Muschelkalk seine Größe nicht verändert, zeigen die Ceratiten eine ausgeprägte orthogenetische Größenzunahme und mit ihnen auch die Conchorhynchiden, die als Unterkiefer von Ceratiten zu betrachten sind. Der für die unteren Ceratiten-Schichten dargestellte *Conchorhynchus* ist konstruiert (vgl. S. 52).

Fig. 2. Whilst *Germanonutilus* does not vary in size in the Upper Muschelkalk, ceratites show a marked orthogenetic increase in size as do also conchorhynchids, which are to be interpreted as ceratite jaws (for explanation see p. 52).

15—35 cm. Wären die Conchorhynchiden zu *Germanonutilus* zu stellen, so müßten sie während der gesamten Ceratiten-Schichten-Zeit von etwa gleicher Größe sein. Im anderen Fall müßten sie eine stratigraphische Abfolge mit zunehmender Größe erkennen lassen. Tatsächlich werden die großen Conchorhynchiden nur in den oberen Ceratiten-Schichten gefunden, unsere beiden kleinen stammen jedoch aus den mittleren. Aus den unteren wurden, vielleicht wegen der Kleinheit, noch keine Conchorhynchiden bekannt.

Da zur Zeit der unteren Ceratiten-Schichten die Fazies der Trochitenkalke gegenüber der Cephalopoden-Fazies noch stark dominierte, wird es besonders schwierig sein, aus diesen Schichten Conchorhynchiden zu gewinnen.

Auch im oberen Unteren Muschelkalk (Schaumkalk) von Rüdersdorf bei Berlin (Eck 1872, S. 93 und S. 124) und Sondershausen in Thüringen (PICARD 1887, S. 72) wur-

den vereinzelt Conchorhynchen gefunden. Es handelt sich um *Conchorhynchus gammae* PICARD, das sich von *C. avirostris* durch eine eingesenkte Mittelleiste, durch die Verzierungen der Mittelleiste und besonders durch die größere Zuschärfung der Schnabelspitze und der Mittelleiste unterscheidet. Da aus diesen Schichten sowohl verschiedene Nautiliden- als auch Ceratiten-Arten bekannt sind, können keine Aussagen über die Zugehörigkeit dieser Kiefer gemacht werden.

Die beträchtliche morphologische Variation, wie sie MÜLLER (1963) bei seinem Conchorhynchen-Material festgestellt hat, könnte darauf zurückzuführen sein, daß die Conchorhynchen der verschiedenen Ceratiten-Arten nicht nur in ihrer Größe, sondern auch in ihrer Form variieren. Das Verhältnis Länge des Conchorhynchus zum Durchmesser des Ceratiten beträgt etwa 1 zu 10.

Aus diesen Befunden ist zu schließen, daß es sich bei *Conchorhynchus avirostris* um Unterkiefer von *Ceratites* und nicht von *Germanonautilus bidorsatus* handelt. In unserem speziellen Fall handelt es sich dann um den ersten Fund des Unterkiefers von *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus*. Bei der weiteren Präparation, die von Herrn Präparator LIERL unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. U. LEHMANN in Hamburg durchgeführt wurde, konnte kein Oberkiefer gefunden werden.

E. Vergleiche

Die Conchorhynchen des Muschelkalkes unterscheiden sich erheblich von den übrigen rezenten und fossilen Cephalopoden-Unterkiefern. Bei einem Vergleich des von RUTTE (1962, S. 84, Abb. 2) ergänzten *Conchorhynchus* mit dem Unterkiefer des rezenten *Nautilus* (KAISER & LEHMANN 1971, S. 23, Abb. 2) lassen sich nur funktionelle, jedoch keine morphologischen Ähnlichkeiten feststellen.

Ähnlichkeiten könnten eher zwischen dem Unterkiefer von *Eoasianites* und *Ceratites* gesehen werden, soweit das die spärlichen Angaben von CLOSS (1967) zulassen. Die Aptychen dienten den Ammoniten, soweit sie solche besaßen, nach KAISER & LEHMANN (1971, S. 30) als Sammel- und Schaufelorgan, das in manchen Fällen vielleicht auch zu einem Verschlussorgan umgebildet wurde.

Der vermutlich zu *Ceratites* gehörende Unterkiefer ist dagegen als scharfer, sehr kräftiger, kurzer Schnabel ausgebildet, der ohne Zweifel eine beißende und mahlende Funktion hatte.

F. Ausblick

Während die Ammoniten viele Formationen hindurch dem Prinzip der planspiralen Gehäuse-Aufrollung treu blieben, spielten sie die übrigen Möglichkeiten, die sich aus dem Schalenbau, den Festigungselementen von Suturen und Skulptur und aus der Gehäuseform ergaben, vielfältig durch. Auf diese Weise ergaben sich zahlreiche Gehäusetypen, die an verschiedene Funktionen, wie langsames oder schnelles Schwimmen, Aufenthalt in verschiedenen Wassertiefen usw., angepaßt waren.

Da mit der Bildung neuer Arten immer eine Änderung von Lebensgewohnheiten verbunden ist (MAYR 1967), sind über die Gehäusevariationen hinaus noch andere für die Lebensweise wichtige Variablen zu erwarten. Gerade die Ammoniten zeichnen sich durch großen Artenreichtum aus, obwohl ihr Lebensraum, nämlich in der Regel das mehr oder weniger bodennahe Nekton bis Pseudoplankton, gar

nicht so viele »ökologische Nischen« bereit hält. Daher liegt es nahe, an verschiedene Formen der Nahrungs-Aufnahme und der Nahrungs-Spezialisierung zu denken. Auch die Säugetiere sind vom Bauprinzip her erstaunlich einheitlich, unterscheiden sich jedoch im Gebiß sehr stark. Gerade diese Gebiß-Spezialisierungen machen die Säugetiere so erfolgreich. Warum sollte es sich bei den Ammonoiten nicht auch so verhalten, zumal sich regelmäßig die höchst organisierten Klassen durch besonders raffinierte Formen der Nahrungsaufnahme auszeichnen?

Neue Kenntnisse gerade dieser Greif- und Freßwerkzeuge dürften daher für das Verständnis der Phylogenie und Ökologie der Ammonoiten wichtig sein.

Herrn Prof. Dr. H. HÖLDER (Münster/W.) möchte ich für seine ständige Unterstützung und große Anteilnahme am Fortgang dieser Untersuchung herzlich danken; ebenfalls Herrn Prof. Dr. U. LEHMANN (Hamburg), der die weitere Präparation des Stückes durchführen ließ und mir wichtige Auskünfte gab. Meine Frau zeichnete die Abbildungen.

Literatur

- CLOSS, D.: Goniatiten mit Radula und Kieferapparat in der Irararé-Formation von Uruguay. — Paläont. Z., **41**, 19—37, 4 Abb., 3 Taf., Stuttgart 1967.
- ECK, H.: Rüdersdorf und Umgebung. — Abh. geol. Spezialkarte Preußen, 1, H. 1, Berlin 1872.
- KAISER, P. & LEHMANN, U.: Vergleichende Studien zur Evolution des Kieferapparates rezenter und fossiler Cephalopoden. — Paläont. Z., **45**, 18—32, 5 Abb., Stuttgart 1971.
- LEHMANN, U.: Ammoniten mit Kieferapparat und Radula. — Paläont. Z., **41**, 38—45, 3 Abb., 1 Taf., Stuttgart 1967.
- Lias-Anaptychen als Kieferelemente (Ammonoidea). — Paläont. Z., **44**, 25—31, 3 Abb., 1 Taf., Stuttgart 1970.
- MAYR, E.: Artbegriff und Evolution. — S. 1 — 617, 65 Abb., 42 Tab., Hamburg (Parey) 1967.
- MÜLLER, A. H.: Über Conchiorhynchen (Nautil.) aus dem oberen Muschelkalk des germanischen Triasbeckens. — Freiburger Forschungsh., C **164**, 5—32, 25 Abb., Leipzig 1963.
- PICARD, K.: Über zwei interessante Versteinerungen aus dem Unteren Muschelkalk bei Sondershausen. — Z. Naturwiss., **60**, 72—79, 7 Abb., Halle 1887.
- RUTTE, E.: Der Kieferapparat triassischer Nautiliden. — Paläont. Z., **36**, 79—92, 5 Abb., 1 Taf., Stuttgart 1962.
- SCHNEIDER, E.: Beiträge zur Kenntnis des Trochitenkalkes des Saarlandes und der angrenzenden Gebiete. — Ann. Univ. Saraviensis, **6**, 2/3, 185—257, 3 Abb., 9 Taf., Saarbrücken 1957.
- SEILACHER, A.: Sedimentationsprozesse in Ammonitengehäusen. — Abh. math.-naturwissensch. Kl., Akad. Wiss. Lit., Mainz, **1967**, 189—203, 5 Abb., 1 Taf., Wiesbaden 1968.
- WENGER, R.: Die Germanischen Ceratiten. — Palaeontographica, A, **108**, 57—129, Stuttgart 1957.

Tafelerklärungen

Tafel 11

- Fig. 1. *Ceratites (Acanthoceratites) spinosus spinosus* PHILIPPI mit *Conchiorhynchus avirostris* BLAINVILLE in der aufgebrochenen Wohnkammer (vgl. Text-Abb. 1); Oberer Muschelkalk von Bübingen a. d. Saar; $\times 1,5$.
- Fig. 2. Dasselbe Exemplar, Ausschnitt der Frontalansicht der aufgebrochenen Wohnkammer mit *Conchiorhynchus*; $\times 4$.
- Fig. 3. Dasselbe Exemplar, *Conchiorhynchus* heraus - vergrößert. Unter dem *Conchiorhynchus* ist deutlich ein Kohlehäutchen erkennbar; $\times 7$.



R. Schmidt-Effing: Ceratit mit Kiefer-Apparat