Freiberger Forschungshefte C 298, S. 7 - 17, 7 Abb., 2 Taf., Leipzig 1974.

Über den Kieferapparat fossiler und rezenter Nautilida (Cephalopoda) mit Bemerkungen zur Ökologie, Funktionsweise und Phylogenie[1]

W. Hammann

Von ARNO HERMANN MÜLLER, Freiberg

1. Einleitung

Nautiliden und Sepiiden der Gegenwart vermögen in den Kammern des Phragmoconus Flüssigkeit auszuscheiden und deren Menge zu ändern. Damit sind sie in der Lage, das hydrostatische Gleichgewicht und die aktive Schwimmfähigkeit sowohl bei horizontaler als auch bei vertikaler Lokomotion im Wasser zu regulieren. Vermutlich war diese Fähigkeit auch bei den Ammonoidea und den meisten fossilen Nautiloidea ausgebildet. Im Zusammenhang damit bestand bei den genannten Tiergruppen phylogenetisch das Hauptproblem darin, die Schwimmfähigkeit des sich gestaltlich ändernden Gesamtkörpers zu bewahren bzw. zu steigern. Untersuchungen hierzu und über den zeitlichen Ablauf solcher Veränderungen haben den Kenntnisstand in den letzten Jahren beträchtlich verbessert. Weitere beachtliche Fortschritte wurden im Hinblick auf den Geschlechtsdimorphismus sowie den Kiefer- und Radularapparat der Ammonoidea erzielt. Wenig bekannt ist aber auch weiterhin über den Geschlechtsdimorphismus und die Radula der fossilen Nautiloidea. Günstiger steht es hier lediglich in bezug auf den Kieferapparat der Nautilida, auf den im folgenden kritisch und unter Vorlage neuer bzw. bestätigender Befunde eingegangen werden soll.

Verfasser dankt Herrn H. ZIMMERMANN, Freiberg, für die Fotografien und Herrn H. MEYER, Freiberg, für die Reinzeichnungen.

2. Über Cephalopodenkiefer im allgemeinen

Bei den Kiefern der Cephalopoden (Bild 1) handelt es sich um hornige, oft durch Kalkauflagerungen verstärkte Duplikaturen der Pharynxwände, die der Insertion der meist stark entwickelten Kiefermuskulatur dienen. Ein echtes Kiefergelenk, wie zum Beispiel bei den Arthropoden und Wirbeltieren, fehlt. Von den beiden Wänden der Duplikatur wird in jedem Kiefer die innere als Innenlamelle (Innenwand), die äußere als Außenlamelle (Außenwand) bezeichnet. Angaben zur Morphologie und Terminologie finden sich vor allem bei TILL 1907, MÜLLER 1963 a, b, TEICHERT, MOORE & ZELLER 1964, HOUŠA 1969, KAISER & LEHMANN 1971, TEICHERT & SPINOSA 1971.

Über die taxonomische Zugehörigkeit der fossilen Kiefer besteht vielfach große Unsicherheit, da sie sehr selten in situ vorkommen. Bei den Nautilida handelt es sich zudem bisher nur um Oberkiefer, da die Unterkiefer vermutlich in der Regel früher aus dem Verband gelöst und wie bei *Somalinautilus libanoticus* (FOORD & CRICK) aus der Oberkreide des Libanon (FOORD 1891) getrennt vom Gehäuse eingebettet wurden. In gleiche Richtung weist auch ein *Rhyncolite hirundo* aus dem germanischen Unteren Muschelkalk von Thüringen, der zusammen mit dem entsprechenden Teil des Schlundkopfes und ohne Unterkiefer isoliert im Sediment liegt (MÜLLER 1967). Vollständige Kieferapparate fossiler Ectocochlea kennt man lediglich bei den Ammonoidea, hier oft zusammen mit der aus 7 bis 9 Zahnreihen bestehenden Radula, so von *Eoasianites* aus dem Perm (Itararé-Formation) des Rio Negro im NO von Uruguay (CLOSS 1967) und von verschiedenen Gattungen *(Psiloceras, Arnioceras, Eleganticeras, Scaphites)* aus Jura und Kreide (MEEK & HAYDEN 1864, LEHMANN 1967, 1970, 1971 a, b). Vermutlich waren die Kiefer der meisten Ammonoidea hornig ausgebildet und nur unter besonders günstigen Bedingungen (z. B. in frühdiagenetisch entstandenen Konkretionen) erhaltungsfähig. Bei einigen Gattungen ist allerdings wahrscheinlich, daß die Unterkiefer unter Kalkauflagerung sekundär die Funktion eines Deckels (Aptychus) übernommen haben (LEHMANN 1970, 1971 a, b).

Einen Teil der isoliert gefundenen Kiefer stellt man wegen der morphologischen Ähnlichkeit mit den entsprechenden Elementen des rezenten Nautilus zu den Nautiloidea (TILL 1906–1911; SHIMANSKY 1947, 1949; MÜLLER 1963 a, b; TEICHERT, MOORE & ZELLER 1964; CLOSS 1967; GEYSSANT 1970; TEICHERT & SPINOSA 1971 u. a.), während für die übrigen lediglich die allgemeine Annahme vertreten wird, daß sie zu den Cephalopoden gehören. Dies entspricht etwa der Gliederung von TILL 1906, der er-

[1] Mitteilung Nr. 274 aus der Sektion Geowissenschaften der Bergakademie Freiberg

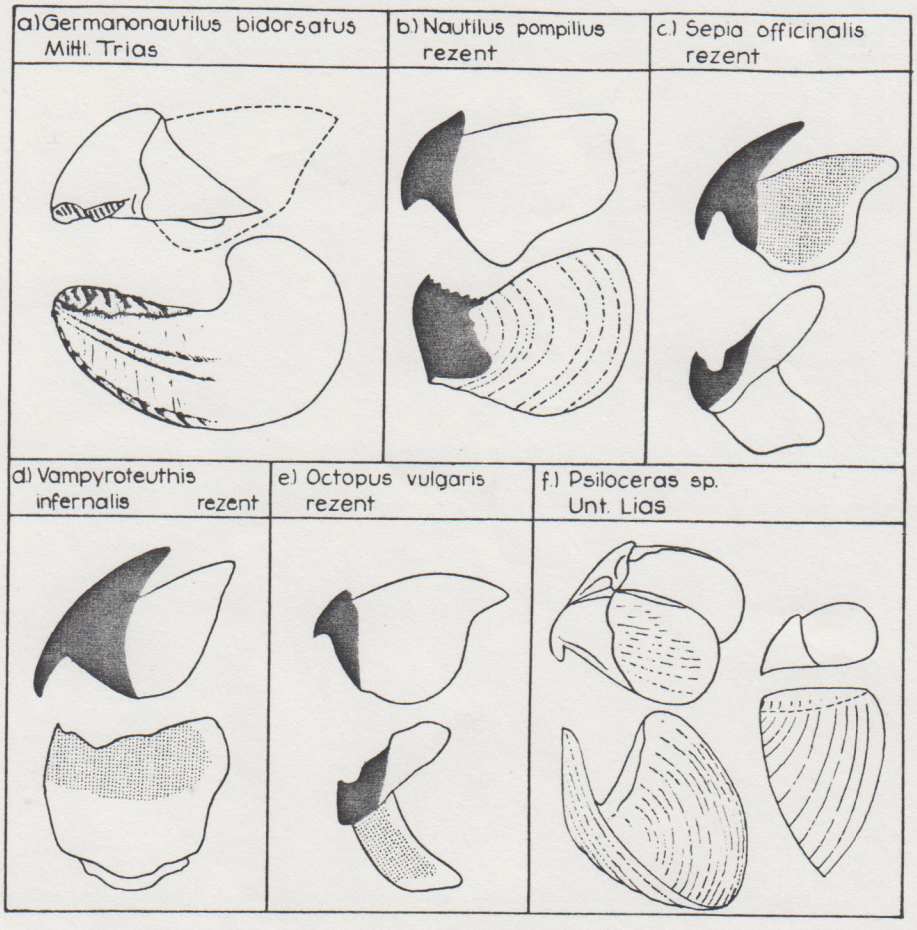


Bild 1. Kiefer verschiedener Cephalopoda

a) *Germanonautilus* sp., germanischer Muschelkalk, L ≈ 4,2 cm
b) *Nautilus pompilius* LINNÉ, rezent, L ≈ 2,3 cm
c) *Sepia officinalis* LINNÉ, rezent, L ≈ 1,5 cm
d) *Vampyroteuthis infernalis* CHUN, rezent, L ≈ 1 cm
e) *Octopus vulgaris* LAMARCK, rezent, L ≈ 1,7 cm
f) *Psiloceras* sp., Unt. Lias, L (links) ≈ 0,7 cm

Es gehören a) und b) zu den Nautilida, c) zu den Decapoda, d) zu den Vampyrotenthoidea, e) zu den Octopoda, f) zu den Ammonoidea. — a) Original, b) nach H. B. STENZEL 1964, c) und e) nach MANGOLD & FIORONI 1966, d) und f) (rechts) nach KAISER & LEHMANN 1971, f) (links) nach LEHMANN 1970.

stere als „Nautilus-Schnäbel", letztere als „Nichtnautilus-Schnäbel" bezeichnet hat. Mit den „Nichtnautilus-Schnäbeln" vergleichbare rezente Gebilde sind unbekannt. Das gleiche gilt für sonstige fossile Teile der zugehörigen Tiere, so daß es sich um eine Gruppe erloschener, weichkörperiger und (wegen der meist geringen Ausmaße der zugehörigen Kiefer) überwiegend um kleinwüchsige Cephalopoden handeln dürfte (RÜGER 1921; BESSLER 1938; SHIMANSKY 1947, 1949; TEICHERT, MOORE & ZELLER 1964; GEYSSANT 1970 u. a.). SHIMANSKY 1949 dachte an Formen, die den Nautilida nahe stehen.

Für die Zugehörigkeit der „Nichtnautilus-Schnäbel" zu schalenlosen, fossil sonst unbekannten Cephalopoden spricht neben ihrer relativen Seltenheit das häufige Fehlen in Ammoniten- und Belemniten-reichen Ablagerungen des Jura. Auch weichen sie morphologisch stark von den in situ gefundenen Kiefern der Ammonoidea ab. Gegen Belemnoidea ist anzuführen, daß selbst bei gut erhaltenen Abdrücken vollständiger Exemplare keine Kiefer nachzuweisen waren.

Zugunsten von Ammonoidea könnte sprechen, daß die meisten der von GEYSSANT 1970 aus dem Tithon von Sizilien beschriebenen Kiefer (7 „Arten" von *Hadrocheilus* und *Akidocheilus*) im Steinkern eines Ammoniten gefunden würden; doch lagen sie fast alle in einer Ebene bis in die innersten Windungen verteilt. Postmortale Anreicherung durch Subsolution ist nach GEYSSANT am wahrscheinlichsten. Nautiliden scheiden aus, da sie in der Begleitfauna fehlen und auch in der weiteren Umgebung nur mit einem Exemplar nachgewiesen werden konnten.

Es empfiehlt sich, ähnlich wie dies schon von MÜLLER 1963 und von GEYSSANT 1970 praktiziert wurde, zwischen Rhyncholithen und Conchorhynchen zu unterscheiden, wovon erstere die Ober-, letztere die Unterkiefer umfassen. Daß Unterkiefer viel seltener sind als Oberkiefer, mag hauptsächlich auf den fast durchweg ungünstigeren Voraussetzungen bei der Fossilisation beruhen. Sie sind zerbrechlicher und aus dem Gestein nur bei sorgfältiger Präparation im

Zusammenhang zu bergen, so daß sie auch dem Sammler weniger ins Auge fallen als die robusteren und stärker verkalkten Oberkiefer. Eine Ausnahme bildet *Conchorhynchus avirostris* aus dem germanischen Muschelkalk, der als Unterkiefer von *Germanonautilus* betrachtet wird. Hier betrug das Verhältnis zu den Oberkiefern bis zur Bekanntgabe des reichen Materials der Freiberger Sammlung durch MÜLLER 1963 a größenordnungsmäßig etwa 1:30, danach ca. 1:15, woraus ersichtlich wird, wie sehr der Zufall und der lokale Kenntnisstand bei solchen Feststellungen eine Rolle spielt. Es ist deshalb zu hoffen, daß sich allgemein die Zahl der Cephalopoden-Unterkiefer während der kommenden Jahre in dem Maße vergrößert, wie die Sammler mit ihnen vertraut werden. Jedenfalls handelt es sich bei dem, was bisher vorliegt, fast durchweg um Oberkiefer. Keine Unterkiefer sind bisher zum Beispiel aus dem Obertithon von Sizilien (GEYSSANT 1970), dem Lias und Dogger von Majorka (SIGAL & COLOM 1971) und dem Tertiär von Nordamerika (TEICHERT & SPINOSA 1971) bekannt.

3. Uber die Unterkiefer (Conchorhynchen)

Abgesehen vom Kieferapparat eines Goniatiten aus dem Oberkarbon von Südamerika (CLOSS 1967), ist aus dem Paläozoikum lediglich ein Kieferrest bekannt, der im Unt. Zechstein (Kupferschiefer) von Milbitz bei Gera (Joh. BÖHM 1912) gefunden wurde und der den Fundumständen nach zu *Temnocheilus freieslebeni* (GEINITZ) gehören dürfte. Leider ist das Original verschollen, so daß die hinsichtlich seiner Deutung als Cephalopodenunterkiefer noch bestehenden, vermutlich aber unberechtigten Zweifel (YOCHELSON 1971) nicht beseitigt werden konnten.

Das Gebilde ist ca. 10 mm lang und bei drei Viertel der Länge ca. 6 mm breit. Hinter der vermutlich abgerundeten Spitze folgt die zopfförmig skulpturierte mediane Längsleiste und beiderseits davon die leicht gewölbten Seitenteile. Letztere sind mit zarten Radialleisten bedeckt, die in der Mitte von einer linienartigen Furche unterbrochen werden. Die Furche setzt etwa auf halber Länge des Fragments ein und ist bis zum Hinterrand zu verfolgen. Sie läßt sich vermutlich mit einer der Seitennähte von *Conchorhynchus avirostris* vergleichen. Leider ist über die Kaufläche nichts bekannt.

Bei dem, was BRADY 1955 aus dem Perm (Kaibab Limestone) von Arizona als *Rhynchoteuthis kaibabensis* bezeichnet und als Unterkiefer eines Nautiliden gedeutet hat, handelt es sich nach YOCHELSON 1971 um Polyplacophoren-Platten. Sie werden jetzt als *Cymatochiton ? kaibabensis* (BRADY) bezeichnet.

Postpaläozoische Unterkiefer sind, wenn man von den Ammonoidea absieht, fossil lediglich in der Mittleren Trias, der Unter- und der Oberkreide nachgewiesen. Bei den triadischen Funden handelt es sich um *Conchorhynchus avirostris* (v. SCHLOTHEIM 1820) aus dem Muschelkalk, bei den unterkretazischen um *Tillicheilus* SHIMANSKY 1947 und bei den oberkretazischen um *Conchorhynchus similis* MÜLLER 1967 aus dem Obersanton. Hiervon ist *Conchorhynchus avirostris* am besten bekannt, da ein verhältnismäßig großes, auch biostatistisch untersuchtes Material aus der germanischen Mitteltrias vorliegt (MÜLLER 1963 a). Man stellt diese Elemente ebenso wie den als Oberkiefer gedeuteten *Rhyncolite hirundo* des gleichen Ablagerungsbereiches zu *Germanonautilus* MOJSISOVICS 1902, einem auf die Trias von Nordamerika, Afrika (Ägypten) und Asien (Japan, Himalaya, Israel) beschränkten Vertreter der Tainocerataceae HYATT 1883 (Unt. Devon – Ob. Trias). Er gehört wie *Thuringionautilus* MOJSISOVICS 1902 (Karn von Europa) zu den Tainoceratidae HYATT 1883. – *Conchorhynchus similis* stammt aus dem Obersanton (Zone des *Gonioteuthis westfalicagranulata*) bei Halberstadt. Er ist mit einer geschätzten Länge von ca. 40 mm auffallend groß und stammt vermutlich von *Eutrephoceras* HYATT 1894.

Die Zuordnung von *Conchorhynchus avirostris* zu *Germanonautilus* ergibt sich vor allem daraus, daß die ihm größenmäßig entsprechenden Steinkerne, die einen Durchmesser von 36 cm erreichen können, auch in solchen Schichten und ihren faziellen Äquivalenten vorkommen, in denen Ceratiten fehlen oder sehr klein sind. Vor allem gilt dies für die *Atavus-Pulcher-* sowie für die *Robustus*-Zone der Unteren Ceratitenschichten, wo der maximale Scheibendurchmesser der größtmöglichen Ceratiten ca. 8 cm nicht überschreitet und keine Art für die relativ großen Kiefer in Betracht kommt. Eindeutige Coleoidea-Reste sind zudem aus dem germanischen Muschelkalk noch nicht bekannt; denn bei dem, was man zu den Coleoidea stellt, handelt es sich um die maximal nur etwa 2 cm langen, als *Triadoteuthis parvula* MÜLLER 1967 bezeichneten, sanduhrförmigen und kalkig struierten Gebilde, bei denen die zugehörigen Tiere schon wegen der geringen Größe für die großen Kiefer nicht in Frage kommen. Bleiben also nur die Nautilida, falls man nicht irgendwelche schalenlose, sonst noch unbekannte Cephalopoda annehmen will.

Die der Außenlamelle entsprechenden Seitenflügel der Unterkiefer sind bei den rezenten Cephalopoda im allgemeinen wesentlich umfangreicher als die Innenlamelle. Dies gilt auch für *Conchorhynchus avirostris*, dem bisher einzigen fossil belegten Fall (MÜLLER 1963 a). Es handelt sich um 43 Exemplare aus dem Oberen Muschelkalk von Süddeutschland, deren Flügelfortsätze durch sorgfältige Präparation

freigelegt werden konnten. Was dabei herauskam, zeigt in Umfang und Gestalt eine überraschend große Mannigfaltigkeit (Bild 2). So sind alle möglichen Übergänge von kaum erkennbaren Flügelfortsätzen bis zu lappen- oder kauladenartigen Bildungen vorhanden, die dorsal weit nach vorn umgebogen sind. Im Bereich der Seitenflügel ist wie bei den rezenten Cephalopoden ein einfacher Zuwachs unter Apposition anzunehmen, da ein Kiefergelenk mit entsprechend komplizierten Wachstumsverhältnissen fehlt. Eine Vorstellung von der Größenzunahme im verkalkten Mittelstück des Kieferkörpers geben die Serienschliffe und Längsschnitte bei MÜLLER 1963 a. Die Beißflächen von *Conchorhynchus avirostris* und

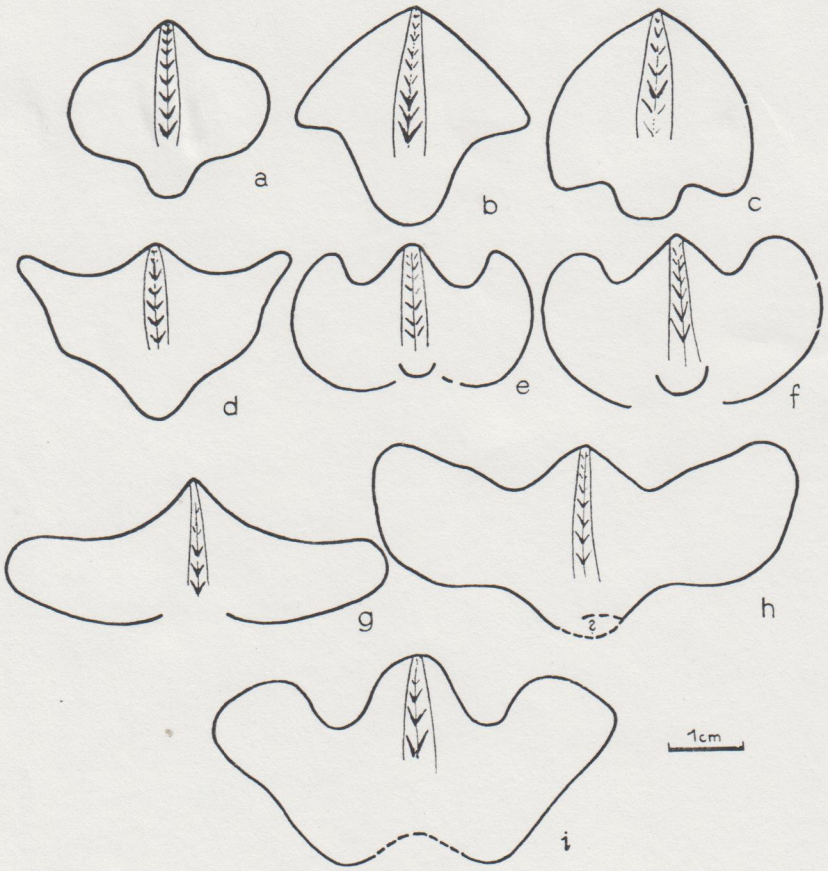


Bild 2. *Conchorhynchus avirostris* (v. SCHLOTHEIM) mit den zum Teil ergänzten Flügelfortsätzen aus dem Oberen Muschelkalk von Süddeutschland,
bei a) sind die Flügelfortsätze relativ kurz,
bei b) — c) etwas stärker ausgebildet,
bei d) — f) nach vorn gebogen,
bei g) — i) besonders lang;
die von Laineck bei Bayreuth stammenden Kiefer sind mit L., die bei Crailsheim (Württemberg) gefundenen mit Cr. bezeichnet; angegeben ist ferner die Katalog-Nummer, unter der die Stücke in der Paläontologischen Sammlung der Bergakademie Freiberg (Sa.) aufbewahrt werden:
a) L., 50/72; b) L., 50/22; c) L., 50/36; d) L., 50/25; e) Cr., 50/24; f) L., 50/52; g) L., 50/66; h) Cr., 50/53; i) Cr., 50/26; zugehörige Fotos siehe bei MÜLLER 1963 a, Bilder 2 bis 5

C. similis sind in Bild 3 etwas schematisiert der Beißfläche des rezenten *Nautilus* gegenübergestellt. Bei *C. avirostris* sind es ca. 8 bis 10 Beißrippen, die sich quer zur Längsrichtung des Kiefers erstrecken. Im vorderen Teil der Beißfläche geschieht dies mehr oder weniger senkrecht zur Mittellinie, während die Beißrippen weiter hinten meist rückwärts umbiegen, bis sie dem Außenrand der Kehle fast parallel laufen. Bei Bild 3 a sind die Rippen vor der Kehle in der Mitte dünner oder unterbrochen, was sich vielleicht auf Abnutzung während der Nahrungsaufnahme zurückführen läßt. Ganz vorne trägt die Beißfläche anstelle von Rippen meist narbenartige Vertiefungen, was an eine gelegentliche Untergliederung der am weitesten hinten befindlichen Furchen erinnert (Bild 3 a). Bei entsprechender Abnutzung wären auch hier narbenförmige Restfiguren zu erwarten. Einfacher gestaltet ist die Beißfläche von *C. similis*, da hier nur noch wenige (ca. 5) gerade Rippen mehr oder weniger schräg zur Kieferachse laufen (Bild 3 b). Am stärksten reduziert ist aber die Beißfläche beim rezenten *Nautilus*, wo nur noch einige kurze, zahnähnliche Gebilde und hinter diesen jederseits eine durch Kalk verstärkte Schneidekante vorhanden sind (Bild 3 c).
Die Beißfläche vieler *C. avirostris* aller Größen läßt Abnutzung unterschiedlicher Stärke erkennen, wofür Abrollung der postmortal isolierten Elemente die Ursache sein könnte. Eine solche Annahme scheidet jedoch aus, da die an der Außenseite besonders exponierte Medianleiste mit ihrer feinen Skulptur meist unversehrt erhalten geblieben ist. Andererseits finden sich Beißflächen ohne erkennbare Abnutzung nicht nur bei kleinen und mittleren, sondern auch bei extrem großen Exemplaren, so daß an individuelle oder standortbedingte Unterschiede in der Ernährung gedacht werden muß. Damit wäre eine beson-

Bild 3. Dorsaler (lingualer) Vorderrand der Unterkiefer verschiedener Nautilida
a) *Germanonautilus* sp., als *Conchorhynchus avirostris* (v. SCHLOTHEIM) bezeichnet, Ob. Muschelkalk von Laineck bei Bayreuth, Länge des Abschnittes 2,6 cm (Nr. 50 14, Freiberg)
b) ? *Eutrephoceras* cf. *westfalicus* (SCHLÜTER), als *Conchorhynchus similis* MÜLLER bezeichnet, Obersanton (Zone des *Gonioteuthis westfalicagranulata*), Ziegeleigrube Heudeber bei Halberstadt, Länge des Abschnittes ca. 1,3 cm (Nr. 50 77, Freiberg)
c) *Nautilus pompilius* LINNÉ, rezent aus dem Pazifik, Länge des Abschnittes 1,5 cm

ders starke Abnutzung bei solchen Tieren zu erwarten, die durophag lebten und sich etwa von hartschaligen Mollusken oder Brachiopoden ernährten.
Es ist auch anzunehmen, daß *Germanonautilus*, dem *Conchorhynchus avirostris* zugeordnet wird, wie der rezente *Nautilus* keine langen, mit Saugnäpfen besetzten Fangarme, sondern einen schwachen, vielleicht auch nur aus kurzen Cirrhen gebildeten Tentakelapparat besessen hat, was gegen größere und frei bewegliche Beute spricht. Hartschalernährung ist beim rezenten *Nautilus* nicht bekannt und wegen des relativ schwachen Kieferapparates auch nicht zu erwarten. Eindeutig als Nahrung nachgewiesen sind aber tote Fische, tote Krebse usw. (BIDDER 1962, 1965), was auch durch KAISER & LEHMANN 1971 bestätigt wird, die an Spirituspräparaten aus Sammlungen im Mundraum grob herausgerissene Stücke von Fischen samt Gräten beobachten konnten. Auf die durphage Ernährung von *Germanonautilus* weist die Tatsache hin, daß nicht nur die Beißfläche, sondern auch die hinteren Kieferteile beträchtlich durch Kalkauflagerungen verstärkt sind, so daß die ventrale „Kehlpartie" einen geschlossenen, vorn ziemlich dickwandigen, hinten allmählich dünner werdenden und konvex abgerundeten Trog bildet. Dieser reicht bis zu der Stelle, wo die Seitenflügel aufwärts biegen. Die umfangreiche verkalkte „Kehlpartie" spricht für durophage Ernährung, da sie vorzüglich als Widerlager für den Oberkiefer beim Zerknacken der Beute gedient haben kann. Bei dem auf weiche Nahrung angewiesenen rezenten *Nautilus* dagegen beschränkt sich die ventrale Verkalkungszone nur auf das Gebiet zwischen den „Zähnen" der Kaufläche (Bild 3 c). An *Conchorhynchus avirostris* erinnert in vieler Hinsicht *C. similis*; doch ist hier die Beißfläche wesentlich einfacher gebaut, da die Beißrippen in der Zahl reduziert und in gerade, mehr oder weniger schräg zur Längserstreckung des Kiefers laufende Gebilde umgestaltet sind (Bild 3 b).
Zieht man die oft beträchtlichen Ausmaße der genannten Unterkiefer aus dem Mesozoikum in Betracht, muß mit einer relativ starken Kiefermuskulatur gerechnet werden. Dies mag auch für die Schließmuskeln und die von ihnen ausgehenden Muskelzüge gelten, durch die beim Öffnen der Kiefer der Mundhöhlenboden samt Radula abwärts gezogen wurde. Eine solche Annahme wird auch durch die umfangreichen Flächen gestützt, die zur Insertion der Muskeln im Bereich der verkalkten „Kehlregion" verfügbar waren. Wie die relativen Größenverhältnisse zeigen, dürfte der Kieferapparat in seiner Bewegungsmöglichkeit nicht besonders effektiv gewesen sein, was an den rezenten *Nautilus* erinnert. Wie bei den rezenten kiefertragenden Cephalopoden trat vermutlich nur der Oberkiefer in Aktion, während der Unterkiefer nur als sein Widerlager und als Insertionsstelle für die Muskulatur gedient haben dürfte. Genauer untersucht ist der Kiefermechanismus zum Beispiel bei *Octopus vulgaris* (vgl. ALTMAN & NIXON 1970), der sich mit seinen langen, mit starken Saugnäpfen besetzten Armen über die Beute setzt und in dieser Weise an das Verhalten eines Seesterns erinnert. Ob die eben skizzierten Verhältnisse der phylogenetischen Entwicklung des Kieferapparates bei den mesozoischen und jüngeren Nautilida entsprechen, kann vorerst nur vermutet werden. Sicher spiegelt sich darin ein Wechsel der Ernährung.

4. Über die Oberkiefer (Rhyncholithen)

Eine Übersicht zur Formenmannigfaltigkeit der fossilen Rhyncholithen vermittelt Bild 4, eine Vorstellung vom Bau des Kieferapparates sowie der Position der Oberkiefer verschiedener fossiler und rezenter Cephalopoden Bild 1. Dabei läßt sich aus der Morphologie und den funktionellen Gegebenheiten allgemein ableiten, daß sich der Oberkiefer in allen Fällen ohne Gelenk in der medianen Längsachse zwischen den Seitenflügeln des entsprechend breiteren Unterkiefers gedreht haben muß. Anzunehmen ist ferner ein ähnlicher Bau der Kiefermuskulatur wie bei den rezenten Cephalopoden (HEINRICH 1904), bei denen die Muskelfasern im Schlundkopf nicht parallel, sondern schief zueinander verlaufen und be-

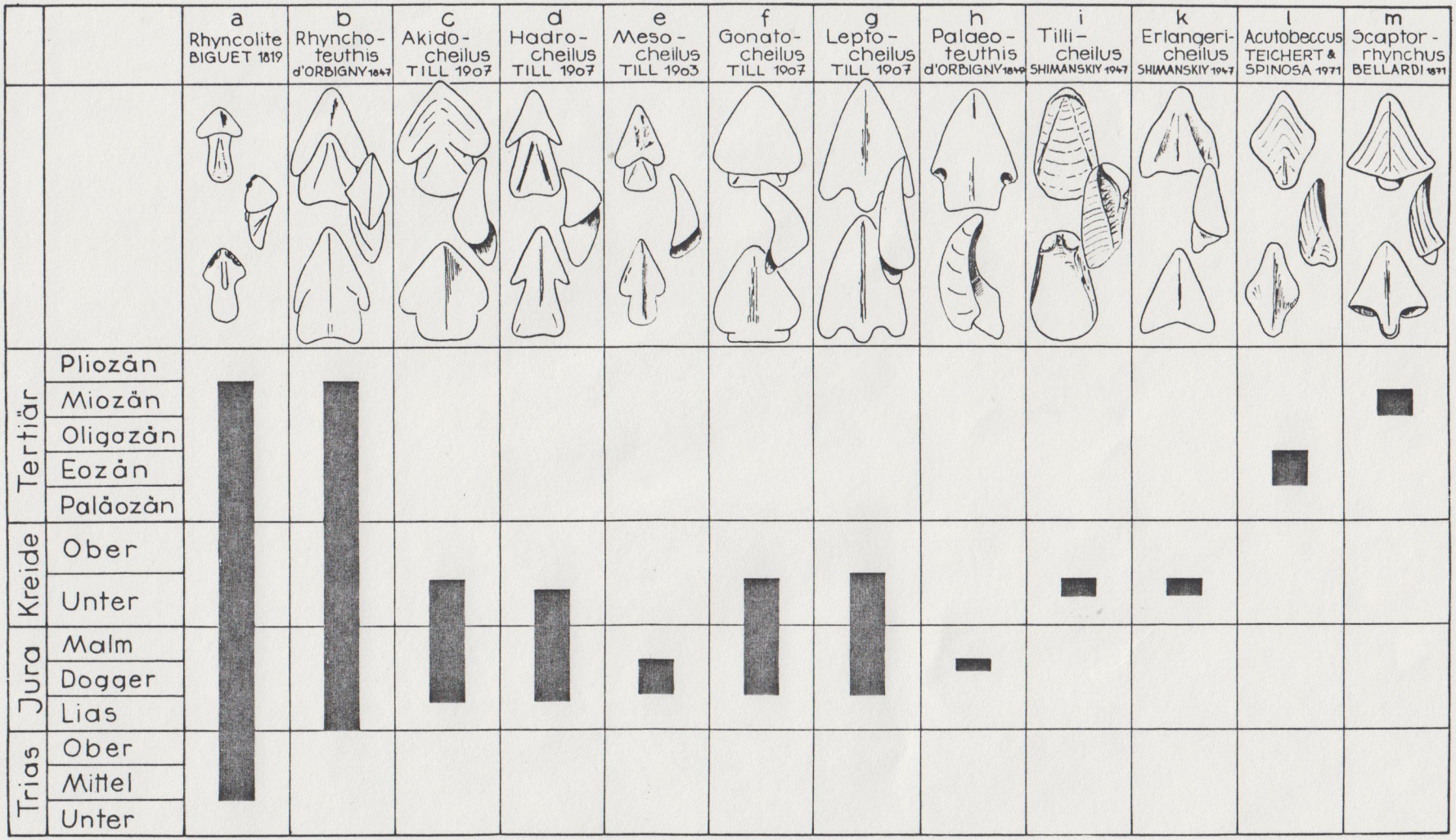


Bild 4. Zur Morphologie und Stratigraphie der wichtigsten Cephalopoden-Kiefer des Meso- und Känozoikums; abgesehen von i) *(Tillicheilus)* handelt es sich um Oberkiefer (Rhyncholithen); die Länge der gezeichneten Exemplare beträgt bei

a) ≈ 2,9 cm; b) ≈ 1,5 cm; g) ≈ 2,4 cm; h) ≈ 0,9 cm;
c) ≈ 1,8 cm; d) ≈ 1,9 cm; i) ≈ 1,5 cm; k) ≈ 2,0 cm;
e) ≈ 1,6 cm; f) ≈ 1,5 cm; l) ≈ 2,2 cm; m) ≈ 1,4 cm

wirken, daß immer nur der Teil von ihnen beim Öffnen und Schließen in Aktion tritt, der die mechanisch günstigste Position einnimmt.

Dem wenig effektiven Bau des Kieferapparates entsprechend dürfte allgemein gesehen auch der Schlundkopf als funktionelle Einheit von Kiefern und Muskulatur einen beträchtlichen Umfang eingenommen haben. Fossil wurde er bei den Nautilada bisher aber nur einmal und dies lediglich im Bereich des Oberkiefers nachgewiesen (MÜLLER 1969). Es handelt sich um einen *Rhyncolite hirundo* aus dem Unteren Muschelkalk (Schaumkalk, mu 2) von Freyburg an der Unstrut, der zusammen mit den unmittelbar umgebenden muskulösen bzw. knorpeligen Teilen der capidopedalen Region eingebettet wurde und an deren Stelle nach der Zersetzung der Weichteile ein herzförmiger, streng bilateral-symmetrischer Hohlraum verblieb.

Wie beim rezenten *Nautilus* waren die Kiefer von *Germanonautilus*, dem *Rhyncolite hirundo* aus gleichen Gründen wie *Conchorhynchus avirostris* zugerechnet wird, wohl weitgehend von der Muskulatur überdeckt, so daß nur die Kieferspitzen über die Mundscheibe ragten. Wie dort dürfte der Schlundkopf insgesamt eine rundliche Gestalt besessen haben, abweichend also von den achtarmigen Cephalopoda der Gegenwart, wo er mehr hochoval ausgebildet ist und seine größte Ausdehnung wegen der dort konzentrierten Kiefermuskulatur am Hinterende der Kiefer aufweist. Bei den zehnarmigen Vertretern ist der Schlundkopf langoval und vollständig unter die Mundscheibe versenkt, was vor allem mit dem speziellen Bau des Unterkiefers zusammenhängt (Bild 1 c). Ähnliches gilt auch für die bekannten fossilen Formen (vgl. MÜLLER 1965, Abb. 393 C).

Zweifellos ist das bei den Cephalopoden auftretende Verhältnis zwischen Kiefer- und Körpergröße entsprechend den sehr heterogenen Bauplänen und Lebensweisen sehr verschieden. Andererseits vollzog sich, wie während der Ontogenese die vergleichende Biometrie der Kiefer rezenter Coleoidea ergab, ein nahezu ausgewogenes allometrisches Wachstum (CLARKE 1962, MANGOLD & FIORONI 1966, NIXON 1969). Verglichen mit dem Weichkörper erreichen die Kiefer von *Octopus vulgaris*, *Loligo vulgaris* und *Illex illecebrosus* maximal nur etwa die Hälfte der Größe wie beim rezenten Nautilus. Unter Berücksichtigung auch der strukturellen Reduktion des Unterkiefers erreichen diese, räumlich gesehen, nur etwa ein Viertel der Größe der Kiefer des rezenten *Nautilus* (KAISER & LEHMANN 1971). Ähnliches gilt für die oben näher betrachteten fossilen Nautilida. Der größte triadische Oberkiefer ist ein *Rhyncolite hirundo* aus dem Oberen Muschelkalk von Thüringen mit einer Länge von ca. 2,6 cm. Die maximale, überhaupt von einem Rhyncholiten erreichte Größe hat aber *Rhyncolite butleri* (CRICK 1916) aus dem Jura von England mit einer Länge von ca. 5,2 cm und einer Breite von ca. 3,6 cm. Die jüngste bekannte Form, *Rhyncolite mediterraneus* (TILL) aus dem Miozän von Malta, wird 2,3 cm lang und 1,7 cm breit (TEICHERT & SPINOSA 1971).

Besonders wichtig zur Unterscheidung der „Gattungen" und „Arten" bei den Rhyncholithen ist das Verhältnis zwischen der Gesamtlänge des Kiefers und der Länge des Schaftes. Darin spiegelt sich zweifellos die funktionelle Bedeutung der relativen Größe von Haube und Schaft und damit die mehr oder weniger große Effektivität des Kieferapparates wider. Von den in Bild 4 vereinigten Rhyncholithen haben *Rhyncolite*, *Rhynchoteuthis*, *Hadrocheilus* sowie *Mesocheilus* einen relativ langen, *Akidocheilus*, *Gonatocheilus*, *Leptocheilus*, *Palaeoteuthis*, *Erlangericheilus*, *Acutobeccus* und *Scaptorrhynchus* einen relativ kurzen Schaft. Erstaunlich konservativ verhält sich hiervon *Rhyncolite*, der von der Mittl. Trias bis zum Miozän vorkommt und dabei seine Gestalt kaum verändert hat. Im Unterschied zu den vorn hakenartig zugespitzten Kiefern des rezenten *Nautilus* ist *Rhyncolite* vorn meist etwas abgestutzt bzw. abgerundet. Besonders gilt dies für viele *Rhyncolite hirundo* (Bild 5 und Tafel I,[2] Fig. 1), wo diese Ausbildung zusammen mit den zahnartigen Kerben der stark verkalkten Beißfläche für die angenommene durophage Ernährung spricht.

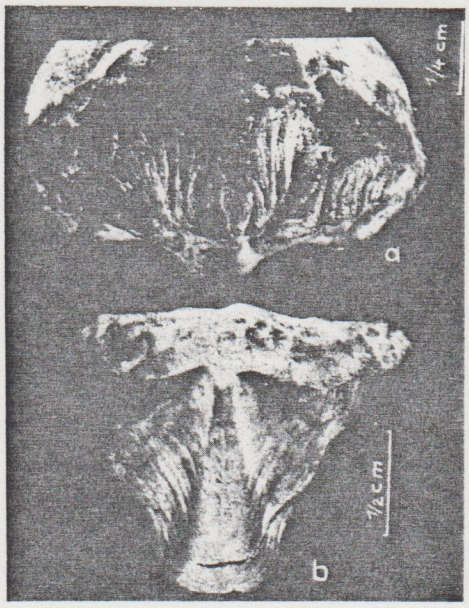


Bild 5

a) *Rhyncolite hirundo* (DE BLAINVILLE), von vorn (Slgs.-Nr. 50/3, Freiberg)

b) *Conchorhynchus avirostris* (v. SCHLOTHEIM), von vorn (Slgs.-Nr. 50/14, Freiberg);
Oberer Muschelkalk von Laineck bei Bayreuth (Franken)

[2] Tafeln befinden sich am Ende der einzelnen Beiträge

Über die innere Struktur der Kiefer liegen bisher nur wenige Untersuchungen vor. Serienschliffe durch *Rhyncolite hirundo* und *Conchorhynchus avirostris* aus dem germanischen Muschelkalk zeigen, daß der verkalkte Bereich der Innenlamelle aus konzentrischen, im Wechsel helleren und dunkleren Lamellen besteht, die kontinuierlichen Wachstumsschritten entsprechen (Bild 6 und Tafel II). Ein Vergleich läßt aber auf erhebliche Veränderungen der Gestalt während der Ontogenese schließen, was sich zweifellos in der beträchtlichen Variabilität der Kiefer widerspiegelt. Genauere Angaben hierzu und zu anderen Formen finden sich bei MÜLLER 1963 a, b und SEPT-FONTAINE 1970.

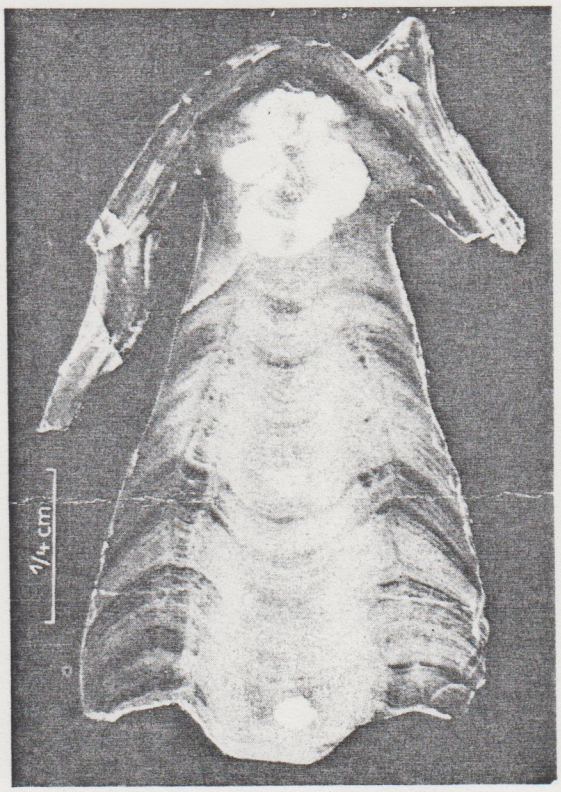


Bild 6. *Rhyncolite hirundo* (DE BLAINVILLE), Schnitt senkrecht zur Längsachse durch den Übergangsbereich zwischen Haube und Schaft, ca. 8 mm hinter der Spitze des insgesamt 18 mm langen Kiefers; Oberer Muschelkalk von Laineck bei Bayreuth (zu Slgs.-Nr. 50/4)

5. Über Sexualdimorphismus bei den Nautilida

Beim rezenten *Nautilus* lassen sich die Gehäuse männlicher und weiblicher Tiere mit einiger Sicherheit auf Grund ihrer abweichenden Gestalt und Größe unterscheiden (STENZEL 1964). Dies beruht vor allem darauf, daß bei den ausgewachsenen Männchen die umfangreichen sekundären Geschlechtsorgane (Antispadix, Spadix) neben der Mundöffnung liegen und sich vergrößernd auf die Tentakelkrone auswirken. Da die Tentakeln von der Haube geschützt werden, wenn sich das Tier in das Gehäuse zurückzieht, hat die Haube bei den Männchen eine größere Breite als bei den Weibchen. Andererseits bestimmen Größe und Gestalt der Haube Umfang und Umriß der Gehäusemündung, so daß die Mündung bei den Männchen gewöhnlich breiter und gleichmäßiger gerundet ist als bei den Weibchen. Entsprechend läßt sich vermuten, daß die beiden extremen Gestalts- und Größengruppen, die beim *Germanonautilus* der germanischen Mitteltrias zu unterscheiden sind, auf Sexualdimorphismus beruhen, wobei die relativ größeren und an der Externseite wesentlich breiteren den Männchen, die relativ kleineren und schmalrückigen aber den Weibchen entsprechen. Auch die bei den Kiefern, insbesondere den Oberkiefern von *Germanonautilus bidorsatus* deutlichen Unterschiede dürften auf Sexualdimorphismus zurückzuführen sein. Um diese Annahme auf eine gesichertere Basis zu stellen, müßte aber eine ausreichende Zahl von Kiefern in situ gefunden und mit den oben aufgezeigten morphologischen Unterschieden im Gehäuse verglichen werden können. Ganz unbegründet erscheint eine solche Erwartung nicht, wenn man an den inzwischen geglückten Nachweis von Kiefer und Radula in situ bei verschiedenen Ammonoidea denkt. Jedenfalls lassen sich bei *Rhyncolite hirundo* je nach Gestalt zwei Gruppen unterscheiden. Hiervon zeigen die meist etwas größeren und selteneren Curvati im Sinne von TILL 1907 eine stark gekrümmte Dorsallinie (Bild 7, A.), einen gerundeten Scheitel, eine rückwärts greifende Dorsalkante und vielfach eine deutliche seitliche Abflachung. Die Recti (Bild 7, B.) dagegen sind gekennzeichnet durch eine gerade gestreckte Dorsallinie, einen gut zugespitzten, nicht gerundeten Scheitel und häufig eine relativ breite Kapuze. Die seitliche Abflachung bei den Curvati steht vielleicht in Zusammenhang mit der Ausbildung besonders voluminöser sekundärer Geschlechtsorgane, wie sie bei den Männchen des rezenten *Nautilus* seitlich des Mundes entwickelt sind. Wir hätten es dann bei den Curvati mit den Oberkiefern der Männchen und bei den durchschnittlich etwas kleineren Recti mit den entsprechenden Elementen der Weibchen zu tun.

Zusammenfassung

Unter Vorlage neuer bzw. bestätigender Befunde wird kritisch auf die Kiefer fossiler und rezenter Cephalopoda, insbesondere Nautilida, eingegangen. Dabei werden Fragen der Taxonomie, funktionellen Morphologie, Ökologie und Phylogenie diskutiert. Der beim rezenten *Nautilus* in der Gehäusegestalt erkennbare Geschlechtsdimorphismus läßt sich bei dem triadischen *Germanonautilus* vermutlich auch im unterschiedlichen Bau der Kiefer nachweisen. Dabei

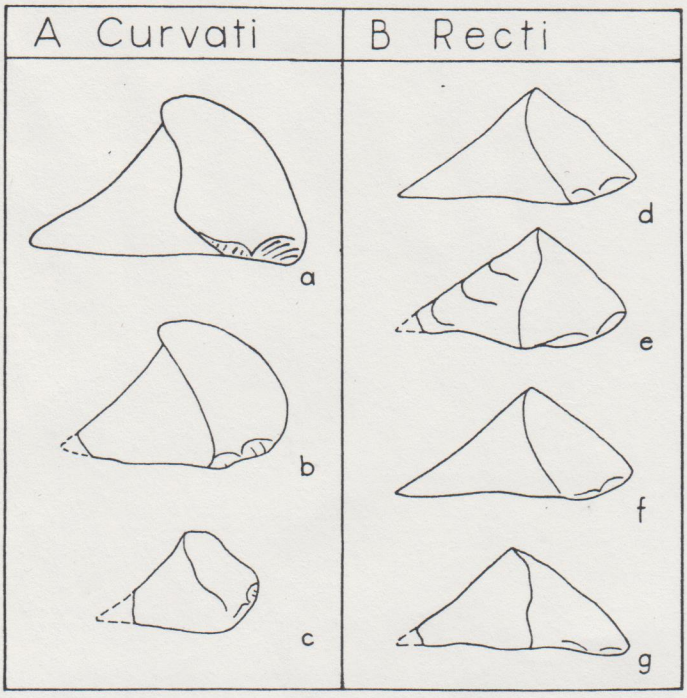


Bild 7. *Rhyncolite hirundo* (DE BLAINVILLE) aus dem germanischen Oberen Muschelkalk; bei den unter A.) gezeigten Curvati handelt es sich vermutlich um die Oberkiefer der Männchen, bei den unter B.) gezeigten Recti wahrscheinlich um die der Weibchen von *Germanonautilus bidorsatus* (v.SCHLOTHEIM); die von Laineck bei Bayreuth stammenden werden mit L., die bei Crailsheim (Württemberg) gefundenen mit Cr. bezeichnet; angegeben ist ferner die Katalog-Nummer, unter der die abgebildeten Exemplare in der Paläontologischen Sammlung der Bergakademie Freiberg (Sa.) aufbewahrt werden;
L bedeutet die Länge

a) stammt aus den Unteren Ceratitenschichten von Reiser bei Mühlhausen (Thür.), 50/1, L ≈ 2,6 cm;
b) B., 50/3, L ≈ 1,9 cm; c) Cr., 50/10, L ≈ 1,2 cm;
d) Cr., 50/9, L ≈ 2,0 cm; e) B., 50/2, L ≈ 1,9 cm;
f) Br., 50/7, L ≈ 2,1 cm; g) Br., 50/6, L ≈ 1,9 cm

dürften die curvaten Rhyncholithen (Curvati) zu den Männchen, die rectaten (Recti) zu den Weibchen gehören. Die spezielle Ausbildung vor allem der Unterkiefer spricht bei *Germanonautilus* und ? *Eutrephoceras* für durophage Ernährung.

Summary

On the basis of new or confirming facts the jaws of fossil and recent Cephalopods, particularly Nautilida, are dealt with. In so doing questions of taxonomy, functional morphology, ecology and phylogeny are discussed. The sexual dimorphism recognizable for the recent *Nautilus* in the shell shape, can presumably be proved for the triadic *Germanonautilus* in the different structure of the jaws, the curvate Rhyncholites (Curvati) being likely to belong to the males and the rectate ones (Recti) to the females. The special shape, especially of the lower jaws, suggests durophage feeding for *Germanonautilus* and ? *Eutrephoceras*.

Резюме

При предложении новых или подтверждающих данных критически рассматриваются челюсти ископаемых и современных головоногих (Cephalopoda), в частности Nautilida. При этом обсуждаются вопросы таксономии, функциональной морфологии, экологии и филогении. Половой диморфизм, различимый у современного *Nautilus* по форме корпуса, можно доказать при триасовым *Germanonautilus* предположительно и по различному строению челюстей. При этом, кажется, курватные ринхолиты (Curvati) относятся к самцам, а ректатные (Recti) — к самкам. Специальное развитие, прежде всего, нижней челюсти у *Germanonautilus* и ? *Eutrephoceras* говорит за дурофажном (durophag) питании.

Literatur

ALIEV, R.-A.: Neue Rhyncholithen aus der Unterkreide im SE des Kaukasus. Dokl. Ak. Nauk. Azerb. SSR 21, 48—50, 2 Abb., Baku 1965 (russ.).

ALTMAN, J. S., & M. NIXON: Use of the beaks and radula by *Octopus vulgaris* in feeding. J. Zool. 161, 25—38, 1 Abb., London 1970.

ARNOLD, J., & K. O. ARNOLD: Some aspects of hole boring predation by *Octopus vulgaris*. Amer. Zool. 9, 991—996 (1969).

BESSLER, J.: Funde von *Hadrocheilus* TILL im oberen Lias Gamma (*Davoei*-Schichten) der Langenbrükkener Senke. Beitr. naturkdl. Forsch. Südwestdeutschl. 3, 66—75, 1 Abb. (1938).

BIDDER, A. M.: Use of the tentacles, swimming and buoyancy control in the Pearly Nautilus. Nature 196, 451—454, London 1962.

BIDDER, A. M.: The Pearly Nautilus. Proc. first European Malacol. Congr., 111—112, London 1965.

BÖHM, J.: *Temnocheilus (Conchorhynchus) Freieslebeni* GEINITZ sp. Cbl. Mineral. etc. 1912, 698—702, 3 Abb., Stuttgart 1912.

BRADY, L. F.: Possible nautiloid mandible from the Permian of Arizona. J. Paleont. 29, 102—104, 1 Taf., Tulsa/Okl. 1955.

CLARKE, M.-R.: The identification of cephalopod „beaks" and the relationship between beak size and total body weight. Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.) 8, 421—480 (1962).

CLARKE, M.-R.: „Growth rings" in the beaks of the squid *Moroteuthis ingens* (Oegopsida: Onxchoteuthidae). Malacologia 3, 287—307 (1965).

CLOSS, D.: Goniatiten mit Radula und Kieferapparat in der Itararé-Formation von Uruguay. Paläont. Z. 41, 19—37, 4 Abb., 3 Taf., Stuttgart 1967.

FOORD, A. H.: Mandibles of fossil nautiloids. In: Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Nat. Hist.), pt. 2, Nautiloidea, S. 360—377, London 1891.

GASIOROWSKI, S.-M.: Palaeographical distribution of Mesozoic Rhyncholithes. Bull. Acad. polon. Sci., sér. sci. géol. et géogr. 16, 17—20 (1968).

GASIOROWSKI, S.-M.: Position of cephalopod teeth as top-and-bottom criterion in radiolarites and nodular limestones. Bull. Acad. polon. Sci., sér. sci. géol. et géogr. 18, 7—11 (1970).

GRIFFIN, L. E.: The anatomy of *Nautilus pompilius*. Nat. Acad. Sci., Mem. 8, 101—230, 11 Abb., 17 Taf., Washington 1900.

HEINRICH, H.: Über den Schlundkopf einiger dibranchiater Cephalopoden. Z. f. Naturwiss. 77, 1—40, 16 Abb., 2 Taf., Stuttgart 1904.

HOUŠA, V.: Neocomian rhyncholites from Cuba. J. Paleont. 43, 119—124, 2 Taf., Tulsa Okl. 1969.

KAISER, P., & U. LEHMANN: Vergleichende Studien zur Evolution des Kieferapparates rezenter und fossiler Cephalopoden. Paläont. Z. 45, 18—32, 5 Abb., Stuttgart 1971.

KHALILOV, A.-G.: Découverte de Rhyncholithes dans le Crétacé inférieur du SE du Caucase. Dokl. Ak. Nauk. Azerb. SSR 17, 53—56, 4 Abb., Baku 1961 (russ.).

LEHMANN, U.: Ammoniten mit Kieferapparat und Radula aus Lias-Geschieben. Paläont. Z. 41, 38—45, 3 Abb., 1 Taf., Stuttgart 1967.

LEHMANN, U.: Lias-Anaptychen als Kieferelemente. Paläont. Z. 44, 25—31, 3 Abb., 1 Taf., Stuttgart 1970.

LEHMANN, U.: New aspects in Ammonite Biology. Proc, North Amer. Palaeont. Conv. 1, 1251—1269, 9 Abb., 1971 (1971 a).

LEHMANN, U.: Jaws, radula, and crop of *Arnioceras* (Ammonoidea). Paleontology 14, part 2, 338—341, 1 Abb., 1 Taf., London 1971 (1971 b).

MANGOLD, K., & P. FIORONI: Morphologie et Biométrie des Mandibles de quelques Céphalopodes Méditerranéens. Vie et Milieu 17, Fasc. 3-A, 1139 bis 1196, Paris 1966.

MEEK, F. B., & F. V. HAYDEN: Paleontology of the Upper Missouri Invertebrates, pt. I. Smithsonian Contrib. 172, 118—121 (1864).

MÜLLER, A. H.: Über Conchorhynchen (Nautil.) aus dem Oberen Muschelkalk des germanischen Triasbekkens. Freib. Forsch.-H. C 164, 5—32, 25 Abb., Leipzig 1963 (1963 a).

MÜLLER, A. H.: Über Rhyncholithen aus dem Oberen Muschelkalk des germanischen Triasbeckens. Geologie 12, 842—857, 13 Abb., 3 Taf., Berlin 1963 (1963 b).

MÜLLER, A. H.: Lehrbuch der Paläozoologie. II. Invertebraten, Teil 2: Mollusca 2 — Arthropoda 1. XII + 502 S., 668 Abb., Jena 1965.

MÜLLER, A. H.: Ein (?) Dibranchiatenrest (*Triadoteuthis parvula* n. g. n. sp., ? Cephalopoda) aus dem Oberen Muschelkalk von Ballenstedt. Geologie 16, 74—87, 3 Abb., 4 Taf., Berlin 1967.

MÜLLER, A. H.: Ein Nautiliden-Kiefer (*Conchorhynchus similis* n. sp., Cephalopoda) aus der Oberkreide (Obersanton) des nördlichen Harzvorlandes. Geologie 17, 1062—1069, 4 Abb., Berlin 1968.

MÜLLER, A. H.: Nautiliden-Kiefer (Cephalopoda) mit Resten des Cephalopodiums aus dem Muschelkalk des Germanischen Triasbeckens. Mber. Dt. Akad. Wiss. 11, 308—315, 3 Abb., 2 Taf., Berlin 1969.

NIXON, M.: Growth of the beak and radula of *Octopus vulgaris*. J. Zool. 159, 363—379, London 1969.

PICKFORD, G. E.: *Vampyroteuthis infernalis* CHUN — an archaic Dibranchiate Cephalopod. Dana-Rep. 29, 1—40, 1946; 32, 1—132, Kopenhagen 1949.

RÜGER, L.: Die Rhyncholithen des deutschen Lias. Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver. 10, 37—46, 2 Abb., Stuttgart 1921.

RUTTE, E.: Der Kieferapparat triassischer Nautiloidea. Paläont. Z. 36, 76—92, 5 Abb., 1 Taf., Stuttgart 1962.

SEPTFONTAINE, M.: Sur la présence de rhyncholithes dans le Lias et le Dogger des Préalpes médianes romandes (Suisse). Paläont. Z. 44, 103—127, 2 Taf., Stuttgart 1970.

SHIMANSKY, V.-N.: Über die Frage nach der Systematik der Rhyncholithen. Dokl. Akad. Nauk SSSR 58, 1475—1478, 1 Abb., Leningrad 1947 (russ.).

SHIMANSKY, V.-N.: Über die systematische Stellung der Rhyncholithen. Akad. Nauk SSSR, Trudy paläont. Inst. 20, 199—208, Moskau 1949 (russ.).

SIGAL, J., & G. COLOM: Note sur des Rhyncholithes du Lias supérieur et de la base du Dogger de Majorque (Baléares, Espagne). Revista Española de Micropaleontologica 3, 141—146, 3 Taf., (1971).

STENZEL, H. B.: Living Nautilus. In: R. C. MOORE (Hrsg.): Treatise on Invertebrate Paleontology, part K, Mollusca 3, 59—93, Abb. 43—68, Lawrence (Kansas) 1964.

TEICHERT, T. C., MOORE, R. C., & D. C. ZELLER: Rhyncholithes. In: Treatise on Invertebrate Paleontology, part K, Mollusca 3, 467—484, Fig. 338—347, Lawrence (Kansas) 1964.

TEICHERT, C., & C. SPINOSA: Cretaceous and Tertiary Rhyncholites from the western Atlantic Ocean and from Mississippi. Paleont. Contrib. 58, 10 S., 1 Abb., 4 Taf., Lawrence 1971.

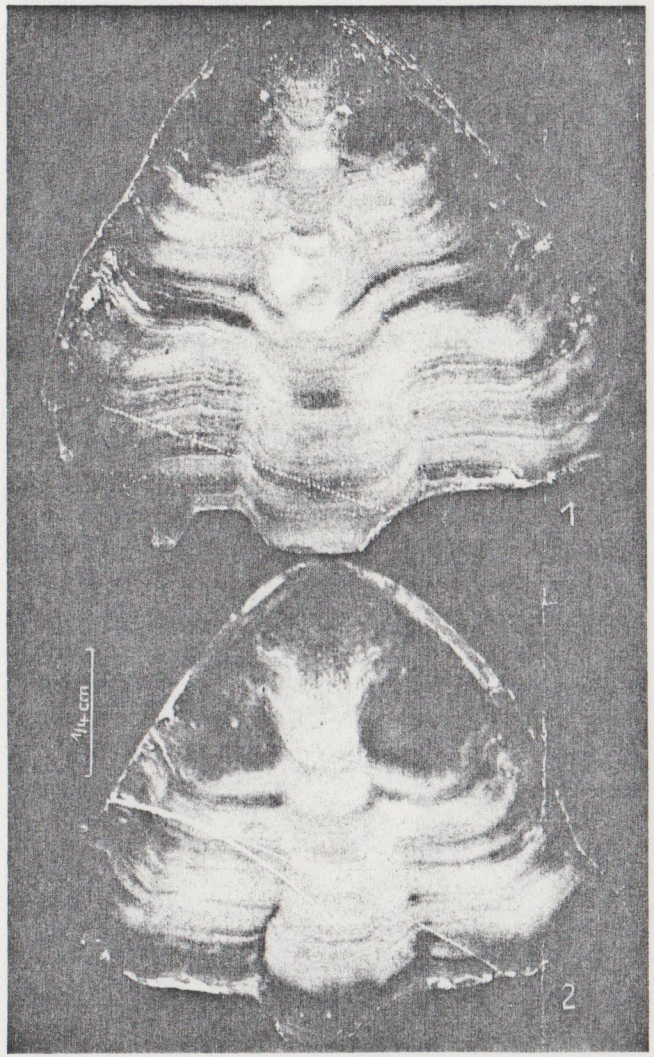
TILL, A.: Die Cephalopodengebisse aus dem schlesischen Neocom. (Versuch einer Monographie der Rhyncholithen.) Jb. k. k. geol. Reichsanst. 56, 89—154, 22 Abb., 2 Taf., Wien 1906.

TILL, A.: Die fossilen Cephalopodengebisse. Jb. k. k. Reichsanst. 57, 535—682, 7 Abb., 2 Taf., 1907; 58, 573 bis 608, 2 Taf., 1908; 59, 407—426, 1 Abb., 1 Taf., Wien 1909.

TILL, A.: Über einige neue Rhyncholithen. Verh. k. k. geol. Reichsanst. 16, 360—365, 5 Abb., Wien 1911.

WODINSKY, J.: Penetration of the shell and feeding on gastropods by *Octopus*. Amer. Zool. 9, 997—1010 (1969).

YOCHELSON, E. L.: The permian nautiloid mandible *Rhynchoteuthis kaibabensis* reinterpreted as a Polyplacophoran. J. Paleont. 45, 130—133, 1 Abb., Tulsa/Okl. 1971.



Tafel II

Rhyncolite hirundo (DE BLAINVILLE), Querschnitte durch die Haube eines 18 mm langen Kiefers; bei Fig. 1 liegt der Schnitt 4 mm, bei Fig. 2, 5 mm hinter der Spitze; Oberer Muschelkalk von Laineck bei Bayreuth (zu Slgs.-Nr. 50/4, Freiberg)

Tafel I

Rhyncolite hirundo (DE BLAINVILLE), curvater Typ
Fig. 1. lateral
Fig. 2. dorsal
Fig. 3. ventral
Oberer Muschelkalk (Untere Ceratitenschichten) von Reiser bei Mühlhausen (Thür.) (Slgs.-Nr. 50 1, Freiberg)