AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR

ABHANDLUNGEN DER
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN KLASSE

JAHRGANG 1967 · NR. 8

Analyse eines Ammoniten-Gehäuses

von

OTTO H. SCHINDEWOLF

Mit 2 Abbildungen im Text und 16 Tafeln

VERLAG DER
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN UND DER LITERATUR IN MAINZ
IN KOMMISSION BEI FRANZ STEINER VERLAG GMBH · WIESBADEN

Vorgelegt in der Plenarsitzung am 28. April 1967,
zum Druck genehmigt am selben Tage, ausgegeben am 26. April 1968

© 1967 by Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Mainz

DRUCK: L. C. WITTICH, DARMSTADT

Printed in Germany

Inhalt

I. Einleitung 5

1. Anlaß und Ziel 5
2. Würdigung der Mitarbeiter 6

II. Das Ammoniten-Gehäuse 8

1. Material und Vorkommen 8
2. Substanz und Erhaltung der Schale 10
3. Bohrorganismen in der Schale 12
4. Kammerlamellen 14

III. Fossilien im Ammoniten-Gehäuse 22

1. Porifera 23
2. Ascidia ? 30
3. Radiolaria 32
4. Foraminifera 33
5. Hystrichosphaeridea 34
6. Kotpillen 34

IV. Über den Ausfüllungs-Vorgang des Ammoniten-Gehäuses 37

1. Das ungelöste Problem 37
2. Auszuschließende Vorstellungen 39
3. Zulässige Vorstellungen 40

V. Diagenetische Umwandlungen 46

VI. Zusammenfassung 49

VII. Literatur 52

I. Einleitung

1. Anlaß und Ziel

Diese Abhandlung mit recht heterogenem Inhalt und dementsprechend indifferentem Titel ist ein Nebenprodukt meiner „Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten" (1961–1967). Im Verlauf jener Untersuchungen habe ich viele Hunderte von Jura- und Kreide-Ammoniten aufgebrochen, um die ontogenetische Entwicklung der Lobenlinie verfolgen zu können.

Dabei war mir an Craspediten der Oberen Wolga-Stufe (Oberjura) Sowjetrußlands ein eigentümliches Füllmaterial der Wohn- und Luftkammern aufgefallen. Soweit sie nicht mit Calcit ausgefüllt sind, besteht ihr Inhalt zu einem erheblichen Anteil aus Kleinfossilien, die in feinkörniges klastisches Sediment eingebettet sind. Bruchflächen der Füllmasse lassen bei mäßiger Vergrößerung massenhaft röhrenförmige Gebilde von schlank zylindrischer Gestalt und mit glatter Wand erkennen. Daneben finden sich, nicht so häufig, aber doch auch in größerer Zahl, etwas gedrungenere, schlank konische Organismen mit ringelförmigen Querrippen und scheinbar mit Septen im Inneren.

Wenn es sich um ein paläozoisches Vorkommen handeln würde, wäre eine Deutung der Fossilien als Styliolinen und Tentaculiten naheliegend. Da diese beiden Gruppen aber, wie wir recht zuverlässig wissen, seit dem Unteren Oberdevon erloschen sind, ist eine derartige Vermutung äußerst unwahrscheinlich. Der Fall schien mir ungewöhnlich und anziehend genug, um eine eingehendere Untersuchung zu rechtfertigen. Dabei ergab sich, daß außer den bereits genannten häufigen organischen Resten eine recht mannigfaltige Gesellschaft weiterer Kleinfossilien verschiedener Stammeszugehörigkeit in den Ammoniten-Gehäusen eingeschlossen ist. Eines der folgenden Kapitel wird einen Überblick über die vertretenen Formen geben. Ihre eingehende Beschreibung ist allerdings weder angestrebt noch sinnvoll, da sich großenteils nur angenäherte Bestimmungen durchführen lassen.

Darin liegt auch nicht das Hauptziel der vorliegenden Mitteilung. Es erhob sich vielmehr von vornherein die Frage, wie diese Fossilien in die

Gehäuse hineingelangt sein mögen. Dieser Sonderfall einer Gehäuse-Ausfüllung versprach damit einen Beitrag zu dem noch ungelösten Problem des Füllungs-Mechanismus und der Steinkern-Bildung gekammerter Cephalopoden-Gehäuse.

Unter diesem leitenden Gesichtspunkt mußten sehr vielfältige Erscheinungen berücksichtigt werden: Beschaffenheit und Erhaltungszustand der Schalensubstanz; Parasiten in der Schale, die zu ihrer Zerstörung führen können; das Auftreten von Lamellen in den Luftkammern, die eine Kammerung innerhalb der Septalkammerung erzeugen und bei der Ausfüllung der Gehäuse wirksam werden; die Erhaltungsweise des Siphos; der Verteilungsweg und -vorgang des Sediments mitsamt den Fossilien im Gehäuse usw. Kurz, es ist ein recht breites Spektrum von Phänomenen, teils rein biologischer, teils mineralogischer, sedimentologischer bzw. physikalischer und chemischer Art.

Daraus erklärt sich der recht vage Titel der vorliegenden Abhandlung, die diese verschiedenen Aspekte im Hinblick auf die Gehäuse-Füllung analysiert. Nahezu das einzige, was uns in diesem Zusammenhang nicht interessiert, das ist die Lobenlinie und ihr ontogenetischer Werdegang bei den Craspediten. Sie sind in Lief. V meiner „Studien" (1966, S. 566ff.) eingehend beschrieben, hier aber ohne Belang.

Der Titel soll weiterhin zum Ausdruck bringen, daß wir zwar nicht im engeren Sinne ein einziges Ammoniten-Gehäuse, wohl aber nur den Spezialfall des *Craspedites*-Gehäuses behandeln wollen. Es ist also keine umfassende Untersuchung über den gesamten Fragenkreis der Steinkerne und ihrer Bildungsbedingungen bei den Ammoniten geplant. Die an unseren Craspediten erlangten Ergebnisse lassen sich natürlich auch auf andere Ammoniten übertragen, werden da aber bisweilen noch um diese oder jene Sonderannahme zu erweitern sein.

2. Würdigung der Mitarbeiter

Die Natur kennt keine Grenzlinien zwischen Paläontologie, Geologie, Mineralogie, Petrographie usw.; im gesteinserfüllten Ammoniten-Gehäuse hat sie Erscheinungen und Vorgänge aus allen diesen Fachgebieten innig miteinander verwoben. Ich war daher bei vielen über die Ammoniten-Paläontologie hinausgehenden Fragen auf fremde Hilfe angewiesen, die mir in bereitwilligster Weise von zahlreichen Kollegen gewährt wurde. Dafür habe ich aufrichtig zu danken den Herren Dr. W. BLIND, Prof. Dr. A. EISENACK, Prof. Dr. W. v. ENGELHARDT, Priv.-Doz. Dr. W. ERNST, Dr. S. A. KLING, Priv.-Doz. Dr. W. LODEMANN und W.-E. REIF.

Dr. BLIND, der vor kurzem in Gießen eine umfassende Arbeit über den Bau der Tentaculiten abgeschlossen hat, hatte die Freundlichkeit, von dem Füllmaterial meiner Craspediten eine größere Anzahl von Dünnschliffen und Mikrophotographien herzustellen und die darin erfaßten Fossilien mit seinen Tentaculiten zu vergleichen. Das Ergebnis lautete, wie erwartet, daß die auf den Bruchflächen des Gehäuses als hohle oder gekammerte Röhrchen erscheinenden Gebilde nichts mit Styliolinen und Tentaculiten zu tun haben. BLIND äußerte zugleich auch die richtige Vermutung, daß es sich einerseits um Spongien-Nadeln und andererseits um Radiolarien handle.

Inzwischen hatte ich selbst mit einer gründlicheren Untersuchung des Materials begonnen und auf den Bruchflächen des Gesteins neben den massenhaften Hohlröhren einige seltene plastisch erhaltene Kieselnadeln von gleicher Form und Größe wie jene gefunden. Damit zeichnete sich als zweckmäßige Aufbereitungs-Technik eine Auflösung des Füllgesteins in Säuren ab. Prof. EISENACK erbot sich in selbstloser Hilfsbereitschaft zu deren Durchführung und setzte dabei seine reichen Erfahrungen ein. Erste Versuche mit Essigsäure führten wegen des phosphatischen Bindemittels nicht zum Ziele. In verdünnter Salzsäure dagegen fand ein völliger Zerfall des Gesteins statt, aus dessen Rückstand EISENACK eine ganze Anzahl typischer und verschiedenartiger Spongien-Nadeln, daneben auch einige Hystrichosphaerideen, auslesen konnte.

Ein glücklicher Zufall fügte es, daß in Herrn W.-E. REIF, Tübingen, ein Spezialist für oberjurassische Spongien-Nadeln zur Verfügung stand. Er hatte gerade eine zur Zeit im Druck befindliche Arbeit über die *Schwammspicula aus dem Weißen Jura Zeta von Nattheim* fertiggestellt und war im Zusammenhang damit an meinem ungefähr gleichaltrigen russischen Material lebhaft interessiert. Eine ihm angebotene eigene Bearbeitung lehnte er als nicht recht lohnend ab. Dankenswerterweise hat er aber weiteres Gesteinsmaterial aufbereitet, ausgelesen und mir seine Befunde überlassen. Die später gegebene Übersicht über die einzelnen Nadeltypen unserer Poriferen beruht im wesentlichen auf seinen Angaben.

Auch bei den Radiolarien konnte ich mich der Unterstützung durch einen Spezialisten erfreuen: Dr. S. A. KLING, La Jolla, Calif., zur Zeit in Tübingen arbeitend, übernahm ihre Überprüfung. Er will später vielleicht selbst darüber berichten, stellte mir aber schon jetzt einige Hinweise zur Verfügung.

Sehr wesentlich war mir ferner die freundliche Hilfe von Herrn Prof. v. ENGELHARDT, der in seinem Institut die Schalensubstanz der Craspediten röntgenographisch untersuchen ließ und sich um die Deutung der

Diagramme bemühte. Herrn Dr. W. LODEMANN verdanke ich eine Beratung in verschiedenen mineralogischen und petrographischen Fragen. Herr Dr. W. ERNST ließ in seinem Laboratorium einige chemische Analysen durchführen. Anregende Diskussionen hatte ich mit Doz. Dr. H. MUTVEI, Stockholm, z. Z. als Gastprofessor in Tübingen, und Prof. A. SEILACHER, der sich in letzter Zeit wiederholt mit Fragen der Einbettung, Ausfüllung und Diagenese von Ammoniten-Gehäusen befaßt hat. Er wird im Anschluß an diese Abhandlung selbst über einige neue Ergebniss berichten.

Die großenteils schwierigen photographischen Aufnahmen für die beigegebenen Tafeln wurden in gewohnter Meisterschaft und mit optimalem Ergebnis von Herrn W. WETZEL, Tübingen, angefertigt, dem ich gleichfalls besten Dank schulde. Bei der Zusammenstellung der Tafeln war Herr F. SPRINGER, Tübingen, behilflich.

II. Das Ammoniten-Gehäuse

1. Material und Vorkommen

Den Ausgangsstoff für diese Abhandlung bildet eine Anzahl von Ammoniten-Gehäusen aus der Familie Craspeditidae, die in ihrer Erhaltungsweise, dem großen Fossilreichtum der Gehäuse-Füllung, in ihrem diagenetischen Schicksal usw. weitgehend miteinander übereinstimmen. Insofern können wir von einem bestimmten Modellfall des Ammoniten-Gehäuses sprechen, das hier zur Hauptsache im Hinblick auf den Ausfüllungs-Vorgang und die Steinkern-Bildung analysiert werden soll.

Das Material entstammt der Oberen Wolga-Stufe, d. h. den jüngsten Schichten des borealen Oberjuras der Russischen Plattform, und fand sich in alten Sammlungsbeständen des Geologischen Instituts Tübingen. Die Etikettierung ist mangelhaft; soweit überhaupt Fundorte genannt sind, werden Kachpur, Choroschowo und Kotelniki angegeben. Weiteres Material von Lopatino bei Moskau und andererseits von Gorodistsche bei Uljanowsk (früher Simbirsk) verdanke ich dem stets hilfsbereiten Koll. J. WIEDMANN, Tübingen, der es von einer Reise nach Sowjetrußland mitbrachte. Die Fundstellen liegen also teils im Moskauer Becken, teils im Gebiete des Oberen Ural-Flusses, durch eine Entfernung von rund 600 km voneinander getrennt.

Alle Formen, die durch ihren reichen Inhalt an Mikrofauna, insbesondere von Spongien-Resten auffallen, gehören der Gattung *Craspedites* PAVLOW (bzw. den „Untergattungen" *Kachpurites* SPATH und *Taimyro-*

ceras BODYLEVSKY) an; mit einiger Sicherheit bestimmen ließen sich die Arten *okensis* (D'ORB.), *kaschpuricus* (TRAUTSCH.) und *nodiger* (EICHW.). Auch bei *Garniericeras catenulatum* (FISCH. DE WALDH.) wurden, wenn auch weniger häufig, Spongien-Nadeln in Steinkernen gefunden. *Garniericeras* sowohl wie *Craspedites* sind boreale Vertreter der umfangreichen Ammonitengruppe Perisphinctaceae.

Es hat danach den Anschein, daß diese Anreicherung von Schwammresten für die Ammoniten aller Horizonte der Oberen Wolga-Stufe bezeichnend ist. In der mir zugänglichen russischen Literatur habe ich keine Erwähnung dieser nicht gerade alltäglichen Ausbildungsweise der Steinkerne gefunden.

Die Luftkammern unserer Ammoniten enthalten, soweit sie nicht calcitisiert sind, ein feinkörniges detritisches Sediment mit kalkig-phosphatischem Bindemittel. Es ist reich an eingeschlossenen Kleinfossilien, unter denen Poriferen-Spicula (Nadeln, Rhaxe, Sphaere) absolut vorherrschen. Angesichts der weiten horizontalen Verbreitung dieser Ammoniten mit Spongien-Resten müssen in der Nähe ihrer Fundpunkte ausgedehnte Schwammsiedlungen oder -riffe vorhanden gewesen sein. Es fragt sich, wie der in unseren Steinkernen vorliegende Typus eines schwammreichen Gesteins zu bezeichnen ist.

Wir verdanken O. F. GEYER (1962) eine verdienstvolle Studie über Schwammgesteine und ihre Terminologie. Unser Gesteinstyp fällt danach in die Gruppe der Spiculite. So hatte A. V. CAROZZI (1960, S. 294) Schwammnadel-Gesteine bezeichnet, die vorwiegend aus Spicula von Kieselschwämmen bestehen (lat. sing.: spicul um; daher dürfte die häufig anzutreffende Pluralschreibung Spicu lae falsch sein). Wenn die Spicula zurücktreten, spricht GEYER von spiculitischem Gestein, das aber durch Übergänge mit dem Spiculit verbunden ist.

Ich habe keine Berechnungen darüber angestellt, ob die Spicula in unserem Gestein mengenmäßig überwiegen oder nicht. Dem Augenschein nach ist das in manchen Kammern und Windungsteilen der Fall, in anderen nicht. Es bringt keinen Gewinn, bei einem derart um einen Grenzwert schwankenden Verhalten verschiedene Bezeichnungen anzuwenden. Wir werden daher hier im weiteren Sinne von Spiculit sprechen und meinen damit ein Gestein, das sein bezeichnendes Gepräge durch die häufigen und stark in die Augen fallenden Schwammnadeln erhält.

Auch gegenüber den Gaiziten (Gaizes CAYEUX 1929, S. 255ff.) besteht keine scharfe Abgrenzung. Sie werden definiert als detritogene Gesteine, die einen hohen Anteil von Schwammnadeln, daneben aber auch andere Mikrofossilien (Radiolarien, Foraminiferen) aufweisen. Das trifft ebenfalls

für die Füllmasse unserer Craspediten zu. Da aber die übrigen Fossilien stark zurücktreten und die Poriferen-Spicula das unbedingt herrschende Element bilden, bleiben wir bei der Bezeichnung Spiculit.

Die Fundstellen unserer Ammoniten (soweit sie heute überhaupt noch bestehen) sind mir aus eigener Anschauung nicht bekannt; es können daher keine näheren Angaben darüber gemacht werden. Die Gesteinsfüllung der Ammoniten läßt lediglich erschließen, daß das Muttergestein ein grünschwarz gefärbter, kalkig-mergeliger Sandstein mit zahlreichen Spongien-Resten gewesen sein muß, der vielfach auch außen den Gehäusen noch ansitzt.

Manche Handstücke aber zeigen, daß die mit dunklem Spiculit erfüllten Ammoniten oder Fragmente von ihnen auf sekundärer Lagerstätte in einem hellen, gelbgrauen, mürben Sandstein mit Glimmer-, Glaukonit- und Phosphorit-Führung liegen. Es muß also eine Aufarbeitung, verbunden mit einem Zerbrechen zahlreicher Ammoniten, deren Füllung bereits verfestigt war, stattgefunden haben und anschließend eine Wiedereinbettung in ein anderes, nach Farbe und Härte stark abweichendes Sediment. Vereinzelt finden sich auch in dem hellen, lockeren Kalksandstein Spongien-Nadeln, meist in silikatischer oder pyritischer Erhaltung, so daß der Bildungsort des sekundär einbettenden Sediments nicht allzu weit entfernt von dem des aufgearbeiteten Gesteins gelegen haben dürfte.

Nach R. CASEY (1967) soll eine erhebliche Schichtlücke zwischen der Oberen Wolga-Stufe (auf die er den Begriff Volgium einengen möchte) und der sog. Mittleren Wolga-Stufe im Sinne von P. A. GERASSIMOV & N. P. MIKHAILOV (1966) bestehen. Vielleicht hängen die Aufarbeitungs-Erscheinungen, die sich aus dem Füllgestein und dem anhaftenden Nebengestein der Ammoniten erschließen lassen, irgendwie mit dieser Sedimentations-Unterbrechung und den unruhigen Ablagerungs-Bedingungen zu jener Zeit zusammen.

2. Substanz und Erhaltung der Schale

Die Ammoniten der Wolga-Stufe, die Vertreter von *Craspedites*, *Garnericeras* usw., sind bekannt für ihre ausgezeichnete Erhaltung. Die Schalen-Exemplare zeigen meist einen opalisierenden Perlmutterglanz, so daß man noch die ursprüngliche Schalensubstanz vor sich zu haben glaubt. Das ist jedoch nicht der Fall.

Herr Kollege W. v. ENGELHARDT, Tübingen, hatte die Freundlichkeit, pulverisiertes Schalenmaterial von *Craspedites* röntgenographisch zu analysieren. Die Diagramme ergaben nach seinem Bericht als Haupt-

bestandteil Calcit. Daneben zeigte sich noch eine große Anzahl weiterer Linien, von denen die meisten und intensivsten auf Apatit, wahrscheinlich Fluor-Apatit, hinweisen. Zwei oder drei schwächere Linien ließen sich nicht identifizieren. Die Schale in ihrem gegenwärtigen Zustande besteht also im wesentlichen aus Calcit mit einer Beimengung von Apatit; ursprünglicher Aragonit ist nicht vorhanden.

Dieser Befund weicht ab von einer Angabe, die R. A. REYMENT (1959, S. 25) über einen *Craspedites* (*Subcraspedites*) *kaschpuricus* (TRAUTSCH.) aus dem „Lower Neocomian" (wahrscheinlich wohl auch aus der Oberen Wolga-Stufe) gemacht hat: „Calcitized inner whorls, outer shell layers aragonitic". Es mag daher gelegentlich auch primärer Aragonit erhalten geblieben sein.

Beiläufig sei in diesem Zusammenhang erwähnt, daß der von REYMENT in Abb. 6 der gleichen Arbeit wiedergegebene Medianschliff von *Cr. kaschpuricus* und dessen kurze Beschreibung wenig mit meinen Beobachtungen übereinstimmen. Er berichtet über „a single siphuncular constriction" mit einem „open space between the siphuncle and the ventral wall". Nach meinen Befunden an Dünnschliffen mehrerer Craspediten (Taf. 6, 15; 16, Fig. 3) haben diese durchweg etwa vier Einschnürungen pro Umgang in einigermaßen regelmäßigen Abständen, aber es sind keine Einschnürungen des Siphos, sondern Einbiegungen der Ventralschale, denen der Sipho sich anschmiegt. Da auch die Dorsalwand des Siphos in entsprechender Weise ausgebogen ist, zeigt er keine nennenswerte Verengung an diesen Stellen.

Ein offener Raum liegt ebenfalls nicht vor, weder zwischen Sipho und ventraler Gehäusewand, noch zwischen letzterer und der Dorsalschale des nächstfolgenden Umganges. Die Einbiegung der Schalenwand entspricht vielmehr einer Schalenverdickung, an der anscheinend auch die Dorsalwand des folgenden Umganges beteiligt ist.

Über den Schalenbau wage ich keine bestimmten Aussagen, da die primären Substanzen weitgehend umkristallisiert sind und die ursprünglichen Strukturen stark verändert sein mögen. Das mikroskopische Bild im Dünnschliff macht es sehr wahrscheinlich, daß der röntgenographische Befund für alle meine Formen gilt, daß also nirgends mehr die ursprüngliche Aragonit-Struktur vorliegt.

Die Septen scheinen aus drei Schichten zu bestehen, je einer dunklen Lage vorn und hinten sowie einer hellen, durchsichtigen dickeren Schicht ohne erhaltene Struktur dazwischen. Die dunklen Schichten haben ein ähnliches Aussehen wie die später zu besprechenden intrakameralen Conchiolin-Lamellen; sie mögen also ebenfalls aus Conchiolin bestehen und sind lediglich etwas dünner als die Kammerlamellen. Die hintere dunkle Septenlage greift weit nach hinten am Sipho zurück und geht auf der anderen Seite anscheinend in eine innere Conchiolin-Schicht der dorsalen Gehäusewand über. Bisweilen bieten die Septen aber auch das Bild einer

dunklen Mittelschicht, die vorn und hinten von lichtbraunen Säumen umgeben ist. Es läßt sich schwer entscheiden, was hier primäres Verhalten und was sekundäre Umwandlungen und Anlagerungen sind. In der Außenschale ist gelegentlich eine lamelläre Struktur angedeutet, auch querstehende Calcitnadeln sind bisweilen erkennbar; aber ich bin nicht sicher, ob es sich da um ursprüngliche Strukturen handelt.

Die Siphonalhüllen sind häufig braun gefärbt und machen einen phosphatischen Eindruck, was aber ebenfalls sekundär sein mag. Ihre Substanz ist, wie seit langem bekannt, verschieden von der der Septen und Siphonaldüten. Unsere Schliffe führen uns immer wieder vor Augen, daß die Hüllen wesentlich hinfälliger und weniger widerstandsfähig sind als Düten und Septen. Selbst bei bester Erhaltung der Septen fehlen sie häufig, und zwar sowohl bei einer Ausfüllung der Luftkammern mit Sediment wie mit Calcit.

3. Bohrorganismen in der Schale

Die hier folgenden Angaben sind nicht neu; ich habe bereits in zwei früheren Mitteihmgen (1962, 1963) über Endobionten in der Ammoniten-Schale berichtet und darin auch schon auf das Vorkommen bei *Craspedites* hingewiesen. Die Befunde müssen jedoch in diesem Zusammenhang erwähnt werden, da die Durchwucherung der Wände des gesamten Gehäuses durch bohrende Organismen zu einer starken Schwächung und schließlich völligen Zerstörung der Schale führen kann. Sie sind daher als möglicher Faktor bei den Ausfüllungs-Bedingungen des Gehäuses in Betracht zu ziehen.

Seit meinen früheren Mitteilungen habe ich bei den hier eingehend untersuchten Craspediten die zierlichen, verzweigten Bohrgänge immer wieder und in weiter Verbreitung beobachtet. Sie wurden inzwischen von G. J. BOEKSCHOTEN (1966, S. 345) auch in *Exiteloceras* aus dem Campan von Dakota wiedergefunden. Die Bohrgänge und die von ihnen gebildeten mehr oder weniger dichten Geflechte sind durch ihre Imprägnation mit Pyrit bzw. Limonit, teilweise anscheinend auch mit Kieselsäure ausgezeichnet erhalten und lassen sich durch leichtes Anätzen der Schale mit verdünnter Salzsäure gut sichtbar machen. Durch ihre dunkle Färbung heben sie sich deutlich von der weißen Schalensubstanz ab (Taf. 5, Fig. 1–2).

Meinen früher gemachten Beobachtungen habe ich nur wenig hinzuzufügen. Die bei den Craspediten auftretenden Bohrgänge stimmen völlig mit denen überein, die ich zunächst (1962) aus der Schale eines unterliassischen *Coroniceras* unter der informellen Bezeichnung *Mycelites con-*

chifragus beschrieben hatte. Hier wie dort treten neben den dünnfädigen Bohrgängen auch dickere verzweigte Schläuche auf, die offensichtlich mit den ersteren zusammenhängen und einem gemeinsamen Organismus angehören.

Was den Erzeuger angeht, so habe ich seinerzeit (1963, S. 178) Gründe dafür angeführt, daß ctenostome Bryozoen auszuschließen sein dürften. Insbesondere ist hervorzuheben, daß die bisweilen ähnlich erscheinenden Stolonen der Bryozoen meist nur die Oberflächen der Schalen besiedeln und rinnenartig in sie eingetieft sind. Wenn sie unter der obersten Schalenschicht liegen, sind sie leicht kenntlich durch die zahlreichen Schalenporen zum Austritt der Zooecien, die in unserem Falle fehlen. Es kommen daher nur pflanzliche Organismen (Thallophyten) in Betracht.

Manche Autoren, wie neuerdings BERNHAUSER, möchten die sehr ähnlichen Ganggeflechte in Vertebraten-Knochen und -Zähnen (*Mycelites ossifragus* ROUX) als bohrende Algen deuten. Wichtig für die Beurteilung scheint mir unsere Beobachtung zu sein, daß auch die innere (dorsale) Gehäusewand (Taf. 5, Fig. 2) und ebenso die Septen (Taf. 5, Fig. 1) der Ammoniten oft dicht von dem pflanzlichen Bohrorganismus durchwuchert sind. Es handelt sich da also um verdeckte, völlig vom Licht abgeschlossene Schalenteile, in denen keine Photosynthese möglich war. Daraus folgerte ich, daß der Schalen-Bewohner ein Pilz gewesen sein muß und daß lichtbedürftige Algen (Cyanophyceae und Chlorophyceae) für unseren Fall nicht in Betracht kommen.

Die Besiedlung der Ammoniten-Schalen durch die bohrenden Fungi ist offensichtlich zu Lebzeiten des Ammoniten erfolgt. Die Pilze waren also Schmarotzer, die sich vermutlich von organischen Schalen-Bestandteilen nährten. Bisweilen haben sie, wie seinerzeit am Beispiel eines Virgatiten aus der Unteren Wolga-Stufe gezeigt wurde, die ursprüngliche Schalensubstanz fast völlig zerstört und durch ein dichtes Mycel ersetzt.

Auch in den Siphonalhüllen unserer Craspediten habe ich neuerdings Pilzmycele gefunden, die offensichtlich stark bei deren Zerstörung mitwirkten. Abb. 1 gibt einen bildlichen Beleg, der bei der Zusammenstellung der Tafeln noch nicht zur Verfügung stand. Das Geflecht ist feiner und enger vernetzt als das in Schale und Septum der Ammoniten. Es bleibe dahingestellt, wieweit die abweichende Form und Substanz der Mutterschicht dabei im Spiele sind.

Einen weiteren in Ammoniten-Schalen bohrenden Thallophyten, der sich in einigen gestaltlichen Einzelheiten und vor allem durch seine erheblich geringere Größe von unseren beiden Formen unterscheidet, hatte zuvor W. WETZEL (1954, S. 159–160; Taf. 23, Fig. 13) bereits in anderen

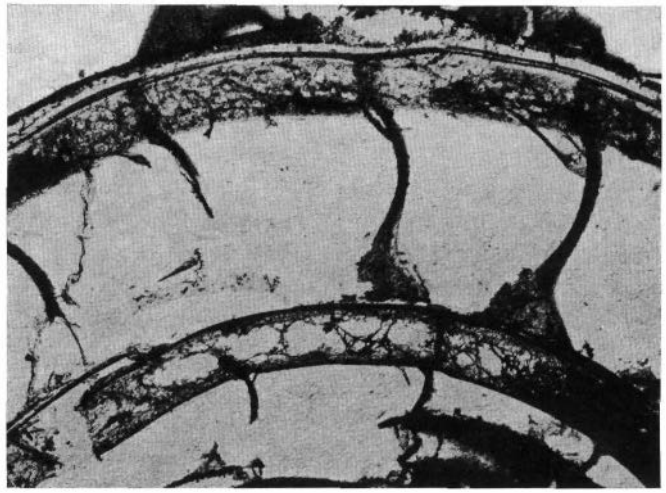


Abb. 1. Ausschnitt aus einem Medianschliff durch ein *Craspedites*-Gehäuse. Die tangential angeschnittenen Siphonalhüllen zweier Windungen sind durchsetzt von einem Pilzgeflecht, das habituell von dem im Septum bzw. in der Schale verbreiteten (vgl. Taf. 5, Fig. 1, 2) abweicht. Der Befall schwankt in seiner Dichte; im unteren Teilabschnitt des Siphos, rechts, ist die Hüllsubstanz fast völlig zerstört und durch das Pilzgeflecht ersetzt. Tübingen Nr. 1342/1. 30 x.

Ammoniten beobachtet und als *Mycelites ammoniticus* bezeichnet. Auch er sprach diese Form als bohrenden Pilz an.

4. Kammerlamellen

In dem recht bunten Strauß von heterogenen Einzelbefunden, die das *Craspedites*-Gehäuse lieferte, sei hier über ein Bauelement berichtet: über Kammerlamellen, wie sie in der Überschrift abgekürzt bezeichnet sind. Gemeint sind damit intrakamerale Blätter oder Lamellen, die als unzweifelhafte Bildungen des Tieres zwischen den Septen und der Siphonalhülle ausgespannt sind.

Sie traten uns zunächst entgegen im Medianschnitt durch das Gehäuse von Taf. 6, deutlich vor allem in der rechten äußeren Halbwindung. Wir sehen da in den Luftkammern je einen dunkel gefärbten, dünnen Pfeiler, der unterhalb der Mitte der Windungshöhe an der Hinterseite der Septen ansetzt, noch bevor diese den Kulminationspunkt ihrer nach vorn konvexen Wölbung erreicht haben. Von da wendet sich der Pfeiler bzw. die Lamelle – das bleibt anschließend noch zu klären – in einem gewölbten Bogen nach hinten und tritt dort mit der Siphonalhülle in Verbindung.

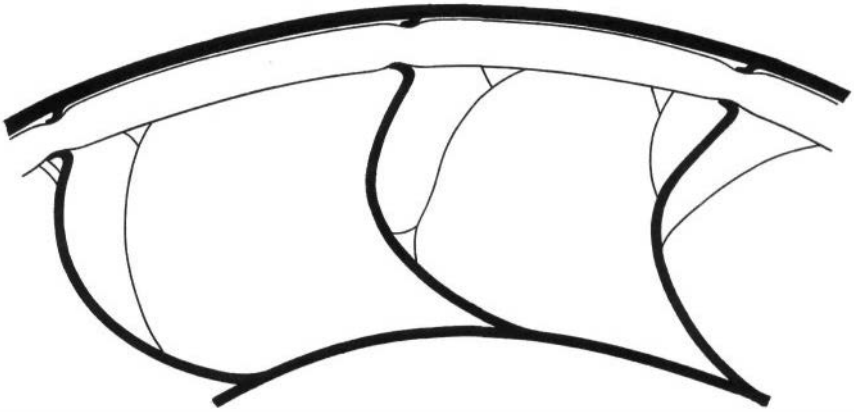


Abb. 2. Leicht schematisierter Ausschnitt aus einem Medianschliff durch ein *Craspedites*-Gehäuse zur Veranschaulichung der jeweils vor und hinter den Septen gelegenen intrakameralen Chonchiolin-Lamellen. Die konvexe Wölbung der Septen weist nach vorn gegen die Mündung. Als Vorbild diente der Schliff von Taf. 6. Etwa 15×.

Die Wand trennt also in der Schliffebene von den übrigen Kammerräumen jeweils ein krummliniges Dreieck ab. Bisweilen, aber nicht regelmäßig, scheint das blattartige Gebilde an einer oder an beiden Anheftungsstellen gegabelt zu sein, schließt also mit den Septen bzw. den Siphonalhüllen abermals je ein kleines Dreieck ein (vgl. Abb. 2).

Diese Ligamente finden sich nicht nur an der Hinterseite der Septen, sondern, allerdings erheblich seltener, auch an ihrer Vorderseite. Ein gutes Beispiel liefert die Luftkammer unten, rechts von der Mitte in Taf. 6. Hier ist auch die scheinbare Gabelung der Lamelle neben der Außenschale gut zu erkennen – der Sipho liegt hier außerhalb der Bildebene.

Häufiger sind kurze Lamellen vor den Septen, so beispielsweise in der letzten mit Calcit erfüllten Luftkammer rechts oben von Taf. 6, wo zwei parallele Stränge zwischen der Vorderfläche des Septums und dem Sipho ausgespannt sind. Vorwiegend kurze und nur wenig abgespreizte Ligamente, sowohl vor wie hinter den Septen, läßt auch der Medianschliff von Taf. 16, Fig. 3 erkennen. Das Auftreten von Pfeilern in dieser Ausbildungsweise ist seit langem bekannt; F. Grandjean (1911, S. 500ff.; Abb. 3, S. 502) hat wohl als erster solche kurzen „minces lames de consolidation" beschrieben, die den Sipho mit der Hinterfläche der Septen und mit der Außenwand verbinden.

Unsere Beobachtungen ergänzen die Angaben Grandjeans dahin, daß solche Lamellen auch an der Vorderseite der Septen auftreten. Abweichend

ist ferner die bedeutende Länge der Ligamente in einigen Präparaten unserer Craspediten. Aber in dieser Hinsicht besteht, wie wir sahen, eine recht weitgespannte Variabilität.

In vielen Fällen scheinen die Gebilde ganz zu fehlen; sie waren also entweder primär nicht vorhanden, oder aber sie werden nur unter besonders günstigen Erhaltungs-Bedingungen überliefert. Letzteres ist durchaus wahrscheinlich; denn die Lamellen sind äußerst dünn und bestehen allem Anschein nach aus Conchiolin (nicht aus Calciumphosphat, wie Grandjean annahm), das ja weit weniger widerstandsfähig als die übrigen Schalensubstanzen ist.

Die in unserem Falle besonders augenfällige Ausprägung der Ligamente wirft Fragen auf, die sowohl für den Bau des Ammoniten-Gehäuses wie für seine Ausfüllung mit Sediment bedeutsam erscheinen. Zunächst ist zu klären, was hier eigentlich vorliegt: Handelt es sich um Stützpfeiler, um relativ schmale Bänder, die auf die Mittelebene des Gehäuses, also im wesentlichen auf den Bereich des Medianschnittes beschränkt sind, oder liegen ähnlich wie bei den Septen durchlaufende Wände vor, die eine Art von Kammerung innerhalb der Luftkammern bewirken? Leider ist das Material nicht reich genug, um die Herstellung von Serienschliffen oder von zahlreichen Schliffen in verschiedenen Richtungen zu gestatten.

Aber schon aus der Art der Kammerfüllung scheint mir deutlich hervorzugehen, daß flächenhaft ausgedehnte, wandartige Lamellen vorliegen müssen. Die sedimentär gefüllten Luftkammern des Schliffes von Taf. 6 lassen erkennen, daß in einigen Fällen der vom Septum und Ligament begrenzte Raum mit Kalkspat ausgefüllt ist und nicht mit Sediment wie der übrige Teil der betreffenden Luftkammern. In anderen Kammern enthält der von der Lamelle abgegrenzte Raum zwar ebenfalls klastisches Sediment, aber dieses zeigt in Färbung, Zusammensetzung und Dichte der Packung eine andere Beschaffenheit als das Sediment in den restlichen Luftkammern.

Es scheint also eine mehr oder weniger vollkommene Abkapselung der den Septen anliegenden dreieckig umgrenzten Räume bestanden zu haben. Einfache Stützpfeiler oder schmale Bänder in der Medianen können derartige Effekte nicht hervorrufen. In den völlig mit Kalkspat ausgefüllten Luftkammern besteht kein Material-Unterschied zwischen den beiderlei Räumen. Anscheinend waren die Lamellen für Karbonatlösungen ohne weiteres durchlässig.

*

Die Annahme einer am Septum angehefteten Conchiolin-Lamelle, die den Kammerhohlraum in seinem ventralen Abschnitt durchquert, bereitet allerdings einige Vorstellungs-Schwierigkeiten, da die starke Faltung des Septums an seiner Peripherie für die Formung der Loben und Sättel zu berücksichtigen ist. Die hohen zapfen- oder faltenartigen Vorsprünge am Septalrand können natürlich nicht von den Lamellen durchkreuzt, sondern höchstens umfahren werden. Wie sieht das räumlich aus? Schliffe konnten, wie bereits gesagt, nicht eingesetzt werden. Wohl aber ließen Septalflächen und Windungs-Bruchstücke ein anschauliches Bild gewinnen.

Die in Taf. 5, Fig. 3a–c gegebenen Abbildungen eines selten schönen Präparats vermitteln einen Blick auf die Hinterfläche eines Septums. Die uns entgegenspringenden radialen Wülste an der Peripherie entsprechen also den Loben. Zwischen ihnen wären tiefe, hinter die Bildebene zurückspringende Trichter für die Sättel zu erwarten. Sie sind jedoch abgedeckelt, abgekapselt durch dünne, dunkel gefärbte, runzelige Membranen, die sich scharf von der hellen Schale der Septalfläche und andererseits von der (im Bilde dunkel erscheinenden) Calcitfüllung der Sattelbuchten abheben.

Die Kammerlamelle scheint also nach dem Aussehen auf der Septalfläche in mehrere leicht konvex durchgebogene Teilstücke zu zerfallen, die sich auf die trichterartigen Ausbuchtungen für die Sättel beschränken und sich an deren Wandkonturen anschmiegen. Am randlichen Ende des Wulstes für den Laterallobus (L) aber ist zu erkennen, daß die Membranen der beiden Sättel U_2/L und L/E sich miteinander verbinden, also gerade an die Spitze des Laterallobus herantreten. Andererseits greifen die beiden umfangreichen Membranflächen der Externsättel weit auf den gegabelten Wulst des Externlobus über, legen sich diesem aber nicht auf, sondern bildeten, wie die Bruchränder (auf den Abbildungen durch punktierte Linien hervorgehoben) zeigen, ursprünglich einen dem Beschauer zugewandten hohen nasenartigen Vorsprung, der den Lobenwulst in recht weitem Abstande umfuhr.

Andere Windungs-Bruchstücke (Taf. 7, Fig. 1,2) lassen den Verlauf unserer Conchiolin-Lamellen auf der Steinkern-Oberfläche des ventralen Windungs-Bereiches verfolgen. Wir beobachten da zwischen je zwei normalen Lobenlinien eine weitere „Lobenlinie", die von einer dünnen schwarzen Linie mit einigen Vor- und Rückbiegungen, aber ohne die Zerschlitzung einer echten Sutur gebildet wird. Bei einigermaßen durchsichtiger Kalkspatfüllung der Kammern kann man erkennen, daß diese schwarze Linie sich als Wand in das Innere fortsetzt, also die äußere Grenzlinie unserer Conchiolin-Lamelle darstellt.

Sie heftet sich im Bereiche des U_2 (also des neben dem Laterallobus gelegenen zweiten Umbilikallobus) an das Septum an, schneidet in leicht nach vorn konvexem Bogen den Scheitel des Sattels U_2/L ab und biegt dann im Bereiche des Laterallobus, ihn dicht umfahrend oder an seiner Spitze berührend, zu einem Bogen zurück. Danach bildet die dunkle Linie wiederum einen „Sattel", der den Externsattel der Lobenlinie kappt, und springt um den Externlobus herum gegen den Sipho zu einem tiefen Trichter zurück. An seinem Hinterende greift dieser Trichter der Lamellen um die Dorsalwand des Siphos herum (Taf. 7, Fig. 3a,b). Auch hier ist wieder zu erkennen, daß die von den Lamellen abgegliederten Räume der Luftkammern teilweise eine von dem übrigen Kammer-Inhalt verschiedene Füllmasse enthalten.

Es liegen also gewissermaßen „doppelte Lobenlinien" vor, die aber nichts mit dem zu tun haben, was man sonst mit diesem Terminus bezeichnet, nämlich die durch Lösungsvorgänge erzeugten zwei Abbilder einer Lobenlinie bzw. eines und desselben Septums.

Die geschilderten Beobachtungen lassen zwei Schlußfolgerungen zu: 1. Was uns im Medianschliff als dunkle Ligamente entgegentrat, sind Schnitte durch eine flächenhaft ausgedehnte Lamelle, die einen Teil des Kammerlumens von dem übrigen Raum abriegelt. 2. Die auf Schrumpfung und Spannung beruhende Runzelung der Lamellen lehrt, daß sie sehr dünne Membranen und keine konsolidierenden Stützwände waren. (Auf nachträglicher Deformation durch Runzelung dürfte teilweise auch die etwas unregelmäßige und nicht streng bilateral-symmetrische Ausbildung der Lamellen zurückzuführen sein.) Welche physiologische Bedeutung diese Membranen hatten, läßt sich im Augenblick wohl kaum angeben, zumal etwas Analoges bei unserem rezenten Vergleichsmodell, dem *Nautilus*, nicht vorzukommen scheint.

*

Wie hat man sich nun die Bildungsweise dieser intrakameralen Wände vorzustellen? Keine Deutungs-Schwierigkeiten bereiten die seltenen, jeweils vor dem zugehörigen Septum ausgeschiedenen Lamellen, von denen entsprechend die Räume der Lobentrichter abgekapselt werden. Sie bildeten sich bzw. konnten gebildet werden, nachdem das Tier das betreffende Septum ausgeschieden hatte und der Weichkörper in die vor ihm gelegene neue Wohnkammer eingerückt war. Allerdings müssen wir hier die Voraussetzung machen, daß die Siphonalhülle im Hinterabschnitt der Wohnkammer bereits fertig ausgebildet war. Dafür scheinen Beobachtun-

gen von K. A. ZITTEL (1868, S. 80) zu sprechen, nach denen der Sipho über das letzte Septum hinaus „eine kurze Strecke bis in die Wohnkammer hineinragt". Zu ähnlichen Folgerungen gelangte H. HÖLDER (1955, S. 376).

Diese Erklärung versagt aber gegenüber den hinter den Septen gelegenen Lamellen (vgl. Abb. 2). Ich hatte zunächst als Denkmodell angenommen, daß das Septum vorerst nur bis zu dem Punkte angelegt wurde, an dem die Lamelle von ihm abzweigt. Im äußeren Abschnitt der Windung aber schied der noch in die Luftkammer hineinhängende Teil des Mantelsacks an seiner Hinterfläche vorerst die Conchiolin-Lamelle aus, rückte dann nach vorn und setzte danach unter einem Wechsel des abgesonderten Materials den Bau des aragonitischen Septums fort, das nunmehr endgültig die Luftkammer abschloß. Diese Deutung ist jedoch äußerst unwahrscheinlich. Das Septum zeigt einen so vollkommen harmonischen und ungestörten Gewölbebau, daß es kaum durch eine solche Flickarbeit entstanden gedacht werden kann.

Wir hatten früher erwähnt, daß die Lamellen an ihren Ansatzstellen häufig gegabelt sind. Das war als beschreibender Kurzausdruck gemeint und nicht etwa in dem wörtlichen Sinne, daß eine Aufspaltung der Lamellen stattgefunden hätte. Die Entstehung der Gabelung ist vielmehr so vorzustellen, daß zunächst eine einfache Lamelle gebildet wurde und daß sich ihr in der Nähe des Ansatzpunktes am Septum adoral noch eine zweite, kürzere Lamelle anlagerte, nachdem das Septum inzwischen um ein kleines Stück verlängert worden war.

Das würde also bedeuten, daß das Septum aus drei zeitlich nacheinander gebildeten Teilstücken zusammengesetzt wäre und daß eine zweimalige Unterbrechung der Ausscheidung und eine mehrfache Änderung des Baumaterials stattgefunden haben müßten. Das könnte wohl kaum ohne sichtbare Verheilungen und Narbenbildungen erfolgt sein. Vollends aber das komplizierte Bild vom flächenhaften Verhalten der Membranen zum Septum (Taf. 5, Fig. 3a–c) läßt die Annahme eines stufenweise gebildeten Septums mit Sicherheit ausschließen.

Eine folgerichtige Deutung der Vorgänge hat vielmehr von der Voraussetzung auszugehen, daß vor der Bildung der Conchiolin-Lamellen sowohl das Septum wie der Sipho, zwischen denen sie ausgespannt sind, bereits vorhanden gewesen sein müssen. Insbesondere die Membranen in Taf. 5, Fig. 3a–c lassen keinen Zweifel an der Präexistenz der Septalfläche, in deren Hinterwand sie hineingebaut sind und die einen festen, starren Spannrahmen geliefert haben muß. Dann aber kommen wir, soweit ich sehe, um die Schlußfolgerung nicht herum, daß die Lamellen nachträglich in den vom Septum bereits abgekapselten Luft-

kammern angelegt worden sind. Zwingend gilt das zum mindesten für die hinter den jeweiligen Septen ansetzenden Kammerlamellen.

Auch die verbindenden Zugstreifen zwischen den Inzisionen zweier aufeinander folgenden Lobenlinien, die ich kürzlich (1965, S. 453–454, Abb. 269) bei einem *Erymnoceras* beschrieb, liefern wohl ein Argument dafür, daß die Ausscheidung der Septen als ein zusammenhängender Prozeß aufzufassen ist, der nicht unterbrochen wurde von zwischendurch eingezogenen Wänden ganz verschiedener Gestalt und Zusammensetzung. Nun sind zwar solche Zugstreifen und ebenso die Kammerlamellen bisher nur selten und vereinzelt beobachtet worden, aber es spricht wohl nichts dagegen (da für alle Ammoniten gemeinsame Bauprinzipien anzunehmen sind), daß sie potentiell auch zusammen auftreten können. Dann würde sich daraus ein weiterer schlüssiger Beweis herleiten lassen, daß die Kammerlamellen nicht in dem Zeitraum zwischen der Bildung der beiden Septen angelegt sein können, welche die einzelne Luftkammer hinten und vorn begrenzen.

Diese Deutung mag zunächst wenig glaubwürdig erscheinen. Es wird uns immer wieder versichert (von H. Mutvei 1956, S. 188; zuletzt von Denton & Gilpin-Brown 1966, S. 741), daß sich in den Luftkammern des rezenten *Nautilus* keine Spur lebender Zellen gefunden hätte. Nach Angabe der letzteren Autoren ist die gesamte innere Oberfläche der Kammern und ebenso die Außenwand der Siphonalröhre von einer Pellicula bekleidet, die dem „dorsal conchiolin layer of shell septa" bei Mutvei (1964) entspricht und ein Äquivalent des Periostracums der äußeren Schalenwand darstellt. Diese Pellicula ist nach Denton & Gilpin-Brown vollkommen homogen und ohne Zellen.

Das wird richtig sein, aber es ist doch unausweichlich zu folgern, daß diese Pellicula oder Conchiolin-Schicht von einem Epithel ausgeschieden sein muß. Das gilt insbesondere für unsere frei im Raume ausgespannten Conchiolin-Membranen, für die eine organische Matrize, eben ein abscheidendes und formendes Epithel zu fordern ist und die angesichts ihrer relativ regelmäßigen Ausbildung nicht einfach aus der in der Luftkammer vorhandenen Flüssigkeit ausgefällt sein können. Wie allerdings das vorauszusetzende lebende Gewebe in den Luftkammern mit dem übrigen Weichkörper in Verbindung gestanden haben soll, ist nicht ganz leicht zu begreifen.

Wenn die hinter dem Septum gelegene Lamelle auf diese Weise in der abgeschlossenen Luftkammer gebildet wurde, so ist es naheliegend, das gleiche auch für die andere, vor dem Septum liegende Lamelle zu vermuten. Beide sind einander gleichwertig und daher wohl auch gleicher

Entstehung. Der Einbau der vor dem Septum ausgespannten Membran in die noch vom Tier eingenommene Kammer ist zwar technisch möglich, aber wenig verständlich.

Eine Entsprechung unserer Kammerlamellen bildet der sog. Prosipho im Protoconch; das hatte GRANDJEAN (1911, S. 503) schon durchaus richtig erkannt. Dem irreführenden Namen zum Trotz liegt hier keine dem Sipho irgendwie gleichwertige Röhre vor, sondern es handelt sich ebenfalls um eine einfache, meist schürzenförmige Lamelle oder um mehrere, längere oder kürzere, ± breite Conchiolin-Ligamente, die den Blindsack des Siphos mit der Wand des Protoconchs verbinden (vgl. dazu H. K. ERBEN 1962, S. 100–101, Abb. 1) und vielfach die gleichen „Gabelungen" an den Anheftungsstellen aufweisen. Diese prosiphonalen Lamellen im Protoconch werfen hinsichtlich ihrer Bildungsweise und -zeit die gleichen Probleme auf wie die Kammermembranen, obwohl nach C. H. CRICKMAYS Versicherung (1925) die Bildung des Prosiphos der des ersten Septums zeitlich vorausgegangen sein und er als Stützorgan des Caecums und ersten Septums gedient haben soll.

*

Mit diesem Fragenkomplex berührt sich das noch immer umstrittene Problem der (intra)kameralen Ablagerungen bei zahlreichen fossilen Nautiloideen. Soweit es sich dabei um episeptale, auf der Vorderseite der Septen abgelagerte organismische Kalkausscheidungen handelt, bestehen keine ernstlichen Deutungs-Schwierigkeiten. Aber für die hyposeptalen Ablagerungen, welche die Hinterseite der Septen bekleiden, also die Existenz der die Kammern abschließenden Septen voraussetzen, erhebt sich dasselbe Problem wie bei unseren hinter den Septen gelegenen Conchiolin-Lamellen.

Bei den kameralen Ablagerungen der fossilen Nautiloideen scheint mir – ich habe früher viele solche Formen untersucht – bereits ihr regelmäßig zunehmender Umfang von den jeweils letztgebildeten Luftkammern mit nur schwachen oder ganz fehlenden Ausscheidungen bis zu den oft völlig ausgefüllten ersten Kammern einen Beweis dafür zu liefern, daß ihre Bildung in den abgeschlossenen Luftkammern erfolgte und noch lange Zeit nach ihrer Abdeckelung fortgesetzt wurde. Dazu kommen als weiteres Indiz die Gefäßeindrücke, die mehrfach von älteren Autoren und neuerdings wieder von C. H. HOLLAND (1965) auch von der Unterfläche der hyposeptalen Ablagerungen beschrieben worden sind und ein anliegendes, ausscheidendes Gewebe beweisen. Zu beachten ist ferner der

Nachweis von Conchiolin-Membranen in den kameralen Ablagerungen von *Pseudorthoceras* durch CH. GRÉGOIRE (in GRÉGOIRE & TEICHERT 1965).

Selbstverständlich kann hier nicht näher auf den Fragenkomplex der kameralen Ablagerungen bei den Nautiloideen eingegangen werden; einen guten Überblick hat C. TEICHERT in Part K des *Treatise on Invertebrate Paleontology* (1964, S. K31–K37) gegeben. Nach meiner Kenntnis der Dinge stimme ich durchaus der von TEICHERT und R. H. FLOWER formulierten Deutung zu, daß die kameralen Ablagerungen in den bereits durch Septen abgeschlossenen Luftkammern von hier vorauszusetzendem Gewebe ausgeschieden wurden. Es liegt also da das gleiche Verhalten vor, wie wir es für die Kammerlamellen der Ammoniten annahmen, die wir ganz entsprechend als episeptale und hyposeptale bezeichnen können. Ohne Formung oder Steuerung durch lebendes Gewebe kann bei den Organismen nichts Geformtes (was über elementare Kristallstrukturen hinausgeht) entstehen!

Wir müssen uns wohl damit abfinden, daß es bei den fossilen Nautiloideen und den Ammonoideen Dinge gibt, die beim rezenten *Nautilus* nicht unmittelbar zu beobachten sind. Die „Ausfüllungsmasse" APPELLÖFS beim heutigen *Nautilus* entspricht der „spherulitic-prismatic layer" MUTVEIS (1964) und ist nach dessen Deutung verschieden von den hyposeptalen Ablagerungen.

Die hier vorgelegten Beobachtungen an *Craspedites* wollen die Aufmerksamkeit auf eine Struktur der Ammoniten richten, die bisher nur ungenügend bekannt und ausgewertet ist. Weiterhin interessiert uns in diesem Zusammenhang die Frage, ob und wieweit diesen Elementen eine Rolle bei der Ausfüllung und Steinkern-Bildung des Ammoniten-Gehäuses zukommt. Sie wurde vorstehend bereits kurz gestreift und soll später noch einmal berührt werden.

III. Fossilien im Ammoniten-Gehäuse

Wie bereits mehrfach erwähnt, besteht das gemeinsame auffällige Kennzeichen unserer Craspediten in der reichen Fossilführung ihrer sedimentären Gehäusefüllung. Die Gehäuse haben also als Fallen für große Mengen von Kleinfossilien gewirkt. Damit allein aber ist ihre Rolle nicht erschöpft.

Die weitaus häufigsten Fossilien in den Steinkernen der Luftkammern sind Spongien-Reste. Sie treten derart in den Vordergrund, daß wir das

Gestein geradezu als Spiculit bezeichnen können. Spongien-Nadeln finden sich, wie zu erwarten, auch im Nebengestein, aber ihre kennzeichnende Rolle ist da stark abgeschwächt durch die mehr in die Augen fallenden Großfossilien: zahlreiche Muscheln, Brachiopoden, Echinodermen-Stacheln und Belemniten. Bruchstücke von ihnen lassen sich bisweilen auch in den Wohnkammern der Ammoniten nachweisen, aber sie sind nicht in die Luftkammern eingedrungen. In ihnen treten nur Fossilien unterhalb einer bestimmten Maximalgröße auf, die durch die Weite des Siphos bestimmt ist. Das Gehäuse hat also mit seinem Kammerapparat und Sipho als Filter des eindringenden Sediments fungiert. Diese Tatsache ist wichtig für die Beurteilung des Füllvorganges.

Endlich darf angenommen werden, daß das Gehäuse eine Schutzwirkung auf die eingeschwemmten, teilweise sehr zerbrechlichen Kleinfossilien (zierliche Poriferen-Spicula, Radiolarien, Hystrichosphaerideen) entfaltet hat. Durch die Einbettung in die kästchenartigen Gehäusekammern wurden sie den zerstörenden Einflüssen am bewegten Meeresboden entzogen. Vielleicht ist auch mit einer schnelleren Verfestigung des Sediments in den Gehäusen zu rechnen, so daß eine raschere und vollkommenere Konservierung erfolgen konnte, die zu einer virtuellen Anreicherung der Kleinfossilien gegenüber dem Nebengestein führte.

Die nachgewiesenen Formen sind im folgenden kurz besprochen, um eine Vorstellung von dem Vorhandenen zu geben. Vollständigkeit und eine eingehende paläontologische Bearbeitung werden dabei nicht angestrebt. Durch großen Aufwand ließe sich das vorliegende Material sicherlich vermehren, ohne daß diese Vermehrung einen proportionalen Zuwachs neuer Einsichten versprechen würde. Andererseits erscheint eine Spezialbearbeitung durch einen Nichtspezialisten mit der Aussicht, vielleicht ein paar neue Arten aufstellen zu können, wenig lohnend.

1. Porifera

In der Einleitung wurde bereits erwähnt, daß die zahlreichen Poriferen-Reste in der Füllmasse der Ammoniten die erste Anregung zu der hier vorliegenden Abhandlung boten. Sie treten uns auf den Bruchflächen der Kammerfüllungen (Taf. 1, Fig. 2–4; Taf. 2, Fig. 1) gewöhnlich als Hohlkörper entgegen: im Längsbruch als dachrinnenartige Gebilde mit glatter Wandfläche, gerade oder auch leicht gebogen, sehr schlank mit paralleler Begrenzung bzw. ganz schwach nach einer Seite an Dicke zunehmend; im Querbruch als kreisrunde Gebilde und ferner natürlich auch in allen erdenklichen schiefen Anbrüchen.

Auch die Gesteinsschliffe sind erfüllt von Durch- und Anschnitten der zylindrischen Hohlformen. Dadurch konnte zunächst der Eindruck entstehen, daß es sich um röhrenförmige Organismenreste, etwa nach Art von Odontomorphen oder Pteropoden, handle. Bei näherer Untersuchung stellte sich jedoch heraus, daß gar keine echte Wand vorliegt, sondern daß es sich um Abdrücke, um kieselige Krusten handelt, die einst vorhandene, später aber aufgelöste zylindrische Körper abgeformt haben. Diese können röhrenförmig hohl oder stabförmig kompakt gewesen sein.

Bei Durchmusterung der Gesteinsflächen ist gelegentlich festzustellen, daß in der Röhre ein Innenkörper steckt, dessen Umriß teilweise mit der Wand des Abdrucks parallel verläuft, dann aber je nach der Erhaltung, am einen oder an beiden Enden zu einer Spitze ausgezogen ist (Taf. 2, Fig. 2; Taf. 3, Fig. 1–3). Er sieht aus wie ein ausgefüllter erweiterter Achsenkanal von Schwammnadeln. Ebenso sind in den Dünnschliffen bisweilen solche spindel- oder stabförmigen Körper, aus Kieselsäure oder Glaukonit bestehend, gleichsam schwebend in den zylindrischen Hohlräumen zu beobachten (Taf. 10, Fig. 1, 2).

Die entscheidende Deutung lieferten schließlich einige seltene, auf den Bruchflächen des Füllgesteins gefundene körperlich erhaltene Gebilde, die nach Form und Größe den weitaus häufigeren Hohlformen entsprechen und sich durch ihren Glasglanz sowie den durchschimmernden Achsenkanal ohne weiteres als Schwammnadeln zu erkennen gaben. Gleichzeitig wurden auch von Dr. W. BLIND in den Dünnschliffen, die er von meinen Proben hergestellt hatte, einige typische Nadelformen von Poriferen nachgewiesen.

Obwohl intakte, plastisch erhaltene Spicula im Verhältnis zu den Hohlräumen recht selten sind, förderte eine Säure-Aufschließung des Spiculits eine stattliche Anzahl von ihnen zutage. Die ersten Funde mit diesem Verfahren machte Prof. EISENACK, der sogleich ihre Poriferen-Natur erkannte. Die Aufbereitung und Auslese wurde fortgesetzt von Herrn W.-E. REIF, der als spezieller Sachkenner oberjurassischer Schwamm-Spicula auch die typenmäßige Bestimmung der im folgenden aufgeführten Formen vornahm.

Wir haben hier ein bezeichnendes Beispiel dafür, daß dieselben Irr- und Umwege immer wieder gegangen werden: Unser Fall liegt ähnlich wie bei den Abdrücken quergeringelter Gebilde aus der dänischen Oberkreide, die als röhrenförmige Pteropoden-Gehäuse beschrieben wurden, nach der Richtigstellung von E. VOIGT (1952) aber Hohlformen aufgelöster Nadeln (Cricostyle) von Kieselschwämmen sind. M. BLANCKENHORNS (1889, S. 600, Taf. 22, Fig. 8, 9) vermeintliche Tentaculiten aus der Oberkreide Syriens werden entsprechend zu deuten sein.

a) Monaxone Spicula

Bruchstücke und mehr oder weniger vollständig erhaltene Exemplare einachsiger Spicula sind bei weitem die häufigsten Stabnadeln in den Sediment-Füllungen unserer Craspediten. Schlanke, subzylindrische Fragmente wurden als Hohlformen oder körperlich erhaltene Gebilde bis zu einer Länge von 2,3 mm und einer Breite zwischen 0,07 und 0,09 mm beobachtet. Sie können mit der Allgemeinbezeichnung Rhabd für die makroskleritischen Einachser belegt werden. Abbildungen von ihnen sind u. a. in Taf. 4, Fig. 1; Taf. 7, Fig. 4; Taf. 8, Fig. 1 zu finden. Die Zugehörigkeit zu den monaxonen Nadeln ist allerdings nicht immer gesichert; es könnte sich teilweise auch um abgebrochene verlängerte Schafte (Rhabdome) tetraxoner Spicula (Triaene) handeln.

Unter den vollständig erhaltenen Formen gibt es solche, deren eines Ende abgerundet, deren anderes zugespitzt ist. Sie werden Style genannt und zu den einstrahligen Monaxonen (Monactinen) gestellt. Dahin gehört das auf Taf. 8, Fig. 2 wiedergegebene Exemplar, dessen gerundetes Ende abgebogen, aber nicht verdickt ist. Auch die Nadel von Taf. 8, Fig. 5 ist wohl hierher zu rechnen, obwohl die an dem einen Ende auf Grund der Verjüngung zu erwartende Spitze nicht ganz vollständig erhalten ist. Ihre Längen betragen 1,5 bzw. 1,1 mm.

Nadeln, bei denen das abgerundete Ende verdickt ist, so daß sich eine mehr oder weniger ausgeprägte Stecknadelform ergibt, werden als Tylostyle bezeichnet. Beispiele dafür bilden wohl Taf. 8, Fig. 3 und 6, wenngleich bei ihnen das als spitz vorauszusetzende andere Nadelende abgebrochen ist.

Taf. 7, Fig. 7 zeigt eine schlank spindelförmige, leicht gebogene Nadel, deren beide Enden allmählich zugespitzt sind. Sie ist als Amphiox zu bezeichnen und zu den diactinen (zweistrahligen) Monaxoniern zu rechnen. Ihre Länge beträgt 0,9 mm. Auch die Exemplare von Taf. 7, Fig. 6 und Taf. 8, Fig. 7 lassen sich mit Vorbehalt hier anschließen; andere Stücke wurden als Hohlformen in Schliffen angetroffen.

Zur gleichen Gruppe der Diactine gehören andere, ähnlich gebogene Spicula, aber mit beiderseits abgerundeten Enden. Sie werden Amphistrongyle genannt. Die Länge der auf Taf. 7, Fig. 5 und Taf. 8, Fig. 4, 11, 12 abgebildeten Beispiele liegt zwischen 0,41 und 0,74 mm. Eine Abart von ihnen bilden die kurzen, gedrungenen Nadeln mit einem Besatz von mehr oder weniger kräftigen Stacheln, dargestellt in Taf. 8, Fig. 8, 9, 13 und 14. Sie erreichen eine Länge von nur 0,3–0,35 mm.

Die dünne, glatte, unregelmäßig gewundene Nadel von Taf. 8, Fig. 10 wurde durch Herrn W.-E. Reif als Ophirhabd bestimmt.

b) Tetraxone Spicula

Die Grundform der vierachsigen Nadeln bildet das Caltrop (oder Chelotrop) mit vier gleich langen Strahlen, die wie die Achsen eines Tetraeders zueinander angeordnet sind. Diesem Typus, zur Gruppe der Tetractine gehörig, ist wohl das Exemplar von Taf. 9, Fig. 4 zuzurechnen.

Andere tetraxone Formen zeigen einen Strahl (Rhabdom), der gegenüber den drei anderen (Kladisken) differenziert, meist verlängert ist. Derartige Typen werden als Triaene zusammengefaßt. Wenn die Kladisken etwa senkrecht zu dem langen Rhabdom stehen, spricht man von einem Orthotriaen (Taf. 9, Fig. 3).

Nadeln mit gegabelten kurzen Kladisken, die wie beim Orthotriaen senkrecht zum Schaft gestellt sind, werden als Orthodichotriaene bezeichnet (Taf. 9, Fig. 6). Auch das Stück von Taf. 9, Fig. 2 mit abgebrochenem Schaft dürfte hierher gehören. Der Durchmesser des Kladisken-Kranzes (Kladoms) liegt bei den beiden Formen zwischen 0,51 und 0,56 mm; er ist damit wesentlich kleiner als bei anderen Funden dieses Typus im Weißjura.

Formen, bei denen die Kladisken gegen den langen Schaft zurückgebogen sind, werden Anatriaene genannt. Taf. 9, Fig. 1 zeigt einen Beleg aus unserer Fauna.

Wenn dagegen die drei kürzeren Strahlen einen stumpfen Winkel mit dem langen Rhabdom einschließen, also im Gegensatz zum Anatriaen von ihm abgewandt sind, so spricht man von Protriaenen. Hierher gehört das Exemplar von Taf. 9, Fig. 5 und vielleicht auch die in einem Dünnschliff beobachtete Hohlform von Taf. 10, Fig. 3.

Ein Protriaen mit zweigabeligen kurzen Kladisken und einem verdickten Schaft (Taf. 9, Fig. 7) ist als Prodichostylotriaen zu bezeichnen.

Wir schließen hier die unregelmäßigen, wurzelähnlichen Desme an, die differenzierten Nadeltypen der Lithistiden, die wohl zur Hauptsache aus dem Tetractin hervorgegangen sind. Im Verhältnis zu den übrigen Spicula liegen nur ganz wenige Funde vor, die als Rhizoclone anzusprechen sind (Taf. 9, Fig. 8–10). Ihre Durchmesser bewegen sich zwischen 0,2 und 0,24 mm, sind also erheblich geringer als bei anderen Vorkommen entsprechenden Alters.

c) Triaxone Spicula

Dreiachsige Nadeln mit einem sechsstrahligen Achsenkreuz (Hexactine) sind unter unserem Material nur sehr spärlich vertreten. Eine Spezialform wie die in Taf. 9, Fig. 11 abgebildete, bei der die sechs aufeinander senk-

recht stehenden, von einem Punkte ausgehenden Strahlen spitz zulaufen, ist als Oxyhexactin anzusprechen. Der Durchmesser des dargestellten Exemplars beträgt 0,24 mm.

Bei der Form von Taf. 9, Fig. 12 ist ein Strahl rückgebildet, so daß also nur fünf Äste unter Einschluß rechter Winkel von einem Punkte ausgehen. Sie ist als Oxypentactin zu bezeichnen.

Ferner liegt aus dieser Gruppe ein dictyider Skelettrest vor, bei dem benachbarte Hexactine fest miteinander verbunden sind (Taf. 9, Fig. 13).

Nicht sicher zu deuten ist ein Nadelfragment, das in einem Dünnschliff nur als Hohlform angetroffen wurde (Taf. 10, Fig. 4). Es mag ein Triaen, wahrscheinlicher aber wohl ein Hexactin vorliegen.

d) Polyaxone und anaxone Spicula

Zu dieser provisorischen und wahrscheinlich unnatürlichen Sammelgruppe werden die Rhaxe gezählt, kleine bohnen- oder nierenförmige Körper mit Querfurche und ohne strahlige Fortsätze. Sie sind außerordentlich häufig als Hohlräume auf den Bruchflächen und in Dünnschliffen des Gesteins (Taf. 3, Fig. 2–4; Taf. 4, Fig. 2; Taf. 12, Fig. 2a) anzutreffen, finden sich aber auch körperlich erhalten in den Schlämmrückständen (Taf. 9, Fig. 14). Bisweilen sind sie nesterweise stark angereichert; vielleicht geht HINDEs Gattung *Rhaxella* auf solche zusammengeschwemmten Rhaxe zurück. Die größten Durchmesser unserer Exemplare betragen 0,08–0,12 mm und bleiben damit hinter den Größen anderer Oberjura-Formen zurück. F. GRAMANN (1962) beispielsweise gab bei seinen Funden Werte zwischen 0,11 und 0,19 mm an.

Ferner treten in den Aufbereitungs-Rückständen Sphaere (Taf. 9, Fig. 15–17) auf, winzig kleine Kugeln mit fein punktierter Oberfläche. Ein großer Teil der Kugeln bzw. angebrochenen Hohlkugeln auf den Gesteinsflächen und der kreisförmigen Querschnitte in den Dünnschliffen (vgl. Taf. 2, Fig. 1; Taf. 4, Fig. 3, 4) wird auf sie zurückzuführen sein. Sie besitzen einen Durchmesser von 0,1–0,17 mm.

Die Rhaxe und vielleicht auch die Sphaere sind als Mikroskleren der Ordnung Choristida unter den Demospongida zu deuten. Andere Kügelchen zeigen einen speichenartigen Innenbau (Taf. 9, Fig. 17; Taf. 12, Fig. 1–3; Taf. 13, Fig. 3). Ihre Zugehörigkeit zu den Poriferen bleibt einstweilen zweifelhaft; es könnte sich auch um Radiolarien handeln.

Fraglich ist ferner die Zugehörigkeit der in unserem Material nicht seltenen Sphaeraster- und Pycnaster-ähnlichen Formen (Taf. 10, Fig. 6–12). Sie sind stets nur als Hohlformen, niemals körperlich erhalten im Auflösungs-Rückstand gefunden worden. In Dünnschliffen zeigen sie

ein sternförmiges Bild: Von einer Zentralscheibe gehen, ± deutlich nach Art der Ophiuren- oder der Asteroideen-Arme abgesetzt, 7–10 kurze, zugespitzte Strahlen aus. Im Anbruch auf den Gesteinsflächen erkennt man jedoch, daß es sich um Strahlenkugeln handelt, um kuglige Zentralkörper, aus denen nach allen Seiten zugespitzt kegelförmige Strahlen hervorgehen.

Sie könnten ebenfalls als Mikroskleren der Choristida gedeutet werden. Ihr Durchmesser zwischen 0,06 und 0,09 mm ist aber nur halb so groß wie der anderer Sphaerastere aus dem Weißjura. Die regelmäßige Erhaltungsweise als Hohlform erregt den Verdacht auf ursprünglich karbonatische Skelettsubstanz. Sie wären dann vielleicht in ganz anderer Weise zu deuten, wie in Kap. III, 2 erörtert werden soll.

c) Allgemeine Bemerkungen

Die angeführten Spicula gehören durchweg zu den Kieselschwämmen; Kalkschwämme waren nicht vorhanden bzw. sind nicht erhalten. Nachgewiesen wurden rund 15 verschiedene Nadeltypen, die sämtlich auch aus dem Weißjura zeta von Nattheim in der Schwäbischen Alb bekannt sind, wie sich aus der neuesten Bearbeitung von W.-E. Reif (1967) ergibt. Umgekehrt ist aber der Formenreichtum im Spiculit unserer Craspediten wesentlich kleiner als der des Nattheimer Gesteins, was teils real sein, teils aber wohl auch auf geringerer Ergiebigkeit der beschränkten Substanzmengen beruhen mag.

Bekanntermaßen ist es unmöglich, bei isolierten Spicula die Gattungs- und meist auch selbst die Familien-Zugehörigkeit bestimmen zu wollen. Lediglich die vertretenen Ordnungen und gegebenenfalls Unterordnungen lassen sich mit einiger Sicherheit angeben, wobei ich mich im wesentlichen auf die letzte zusammenfassende Darstellung von Reif stütze.

Nichtssagend sind die Amphioxe, die bei verschiedenen Ordnungen der Unterklassen Demospongida und Hexactinellida auftreten. Sichere Belege für die Demospongida sind die verschiedenen Style, Triaene und Desmen. Speziell treten die Style und Amphistrongyle bei den Ordnungen Poecilosclerida und Epipolasida auf, die Tylostyle bei den Hadromerida, die Orthotriaene bei den Choristida und Lithistida. Die Choristida sind sicher nachgewiesen durch die Protriaene und Dichotriaene sowie vor allem durch die massenhaften Rhaxe, die Mikroskleren darstellen. Auch das Ophirhabd gehört vielleicht dahin (Fam. Ophirhaphiditidae Schrammen). Die Sphaerastere sind möglicherweise ebenfalls Elemente der Choristida, wobei es aber fraglich bleibt, ob unsere Gebilde überhaupt zu den Porifera zu rechnen sind. Die Orthodichotriaene ver-

weisen wohl auf die Lithistida, die im übrigen durch die Desmen eindeutig, wenn auch sehr ärmlich belegt sind. Es handelt sich um einige wenige Rhizoclone, die eine Einengung auf die Unterordnung Rhizomorina gestatten.

Die Unterklasse Hexactinellida (Hyalospongida) ist spärlich nur durch Oxyhexactine und Oxypentactine vertreten; auch ein Teil der Amphioxe mag dahin gehören. Sie dürften die Ordnung Lyssakida belegen, während ein kleinerer Skelettrest mit Hexactinen, die zu einem festen Gitterwerk verschmolzen sind, die Ordnung Dictyida anzeigt.

Wenn auch die Formen-Mannigfaltigkeit unserer Schwammreste wesentlich geringer ist als die der wiederholt und vollständiger untersuchten Schwammvorkommen Südwest-Deutschlands und der Schweiz, so müssen doch recht ansehnliche Poriferen-Kolonien und -Riffe in der Nähe des Ablagerungs-Bereiches der ammonitenführenden Oberen Wolga-Stufe vorhanden gewesen sein. Die Ammoniten haben wohl kaum in den unmittelbaren Wohngebieten der Schwämme gelebt; die isolierten Nadeln dürften durch Meeresströmungen in ihre Lebens- bzw. Einbettungsräume eingeschwemmt sein. Weit kann jedoch der Transportweg wegen der Zartheit und Zerbrechlichkeit der Spicula nicht gewesen sein.

Nach M. W. de Laubenfels (1957, S. 771) sagen die Poriferen über die Temperatur-Bedingungen ihres Lebensortes nur wenig aus, obwohl sie heute am reichsten in tropischen Gewässern gedeihen. Auch über die Meerestiefe liefern sie nur bedingte Anhalte, da die Reichweite mancher Gruppen sich von einigen wenigen Metern bis zu mehreren tausend Metern erstreckt. Ferner ist es wohl auch bedenklich, aus der Gegenwart zuverlässige Schlüsse auf das Verhalten im Weißjura ziehen zu wollen.

Die Spicula der Oberen Wolga-Stufe weisen, verglichen mit ähnlichen und gleichaltrigen Vorkommen, zwei Besonderheiten auf:

1. Auffallend ist ihre geringe Größe. Bei der kurzen Charakterisierung der Nadeltypen haben wir wiederholt Größenangaben gemacht und darauf hingewiesen, daß sie kleiner, oft wesentlich kleiner als die sonst bekannten entsprechenden Formen sind.

2. Bemerkenswert ist die große Seltenheit der Desme und damit die sehr schwache Vertretung der Ordnung Lithistida. Im höheren Weißjura Süd-Deutschlands und der Schweiz sind dagegen die Lithistiden vorherrschend. Von allen Bearbeitern derartiger Schwammfaunen (R. Kolb 1910, S. 150; F. Oppliger 1926, S. 2; W.-E. Reif 1967, S. 99; W. Wagner 1963, S. 17) wird übereinstimmend angegeben, daß die Lithistida im Oberen Weißjura mächtig anschwellen und einen großen Formenreichtum in mehreren Unterordnungen hervorbringen, wobei die unter unserem

Material überhaupt nicht vertretene Unterordnung Anomocladina ihre höchste Entfaltung erreicht. Eindrucksvoll ist beispielsweise die große Fülle von Rhizoclonen, Dicranoclonen, Trideren usw., die A. SCHRAMMEN (1936, Taf. 7, 10–13) aus dem Oberjura Süd-Deutschlands abgebildet hat.

Es ist schwer zu sagen, welche Gründe für diese Abweichungen maßgebend sind. Die Kleinheit der Spicula könnte mit einer Auslese der kleineren Elemente durch die Ammoniten-Gehäuse zusammenhängen, doch wurden im Nebengestein auch keine größeren Formen gefunden. Das starke Zurücktreten der Lithistida ist sicher real und kann nicht auf ungünstige Erhaltungs-Bedingungen zurückgeführt werden; denn die kräftigen Desme sind mindestens ebenso widerstandsfähig wie die meisten anderen Spicula.

Man möchte daran denken, daß beide Sonderheiten vielleicht für boreale Schwammsiedlungen bezeichnend seien, über die aber meines Wissens kaum etwas bekannt ist. Da die gegenwärtig in arktischen und antarktischen Meeren auftretenden Poriferen sich nicht nennenswert von denen der Äquatorialgebiete unterscheiden, ist eine solche Erklärung wenig glaubwürdig.

Nach DE LAUBENFELS (1957, S. 771) erfordern die Lithistiden besonders klares Wasser, das vielleicht in den russischen Wohngebieten nicht genügend zur Verfügung stand. Aber die übrigen Poriferen-Gruppen gediehen gut, und für sie alle gilt, daß sie stärkere Meeresströmungen und die Nähe verunreinigender Flußmündungen meiden.

Oder sollten die Schwammkolonien des Wolga-Gebietes in tieferen Meeresbereichen beheimatet gewesen sein, als sie für das Gedeihen und Vorherrschen der Lithistiden förderlich sind (vgl. W. WAGNER 1963, S. 17)? Mit Meerestiefen von mehr als 1000 m, wie sie von den rezenten Hexactinelliden bevorzugt werden, ist allerdings wohl nicht zu rechnen.

2. Ascidia?

Die zuvor erwähnten Stachelkugeln wurden unter unserem Material zunächst in Anbrüchen von Kotpillen (Taf. 10, Fig. 12; Taf. 14, Fig. 1a–c) und ferner auch in einem Dünnschliff durch eine solche beobachtet. Überraschender-, vielleicht aber auch nur zufälligerweise hat L. V. ILLING (1954, S. 25) ähnliche Gebilde als „calcareous heteractinellid forms" ebenfalls aus rezenten fecal pellets erwähnt und in den Legenden zu seinen Abbildungen (Taf. 3, Fig. 3; Taf. 4, Fig. 9) als „heteractinellid Calcarea spicules" bezeichnet. Soweit diese Abbildungen ersehen lassen, besteht eine vollständige Übereinstimmung mit unserer Form.

Die rezenten Objekte ILLINGS sind offensichtlich primär kalkig. Ihre Bestimmung aber ist sicherlich falsch; denn solche „heteractinelliden" Stachelkugeln kommen bei den Kalkschwämmen nicht vor. Andererseits sind die Heteractinellida HINDES, denen ähnlich gestaltete kieselige Spicula zugeschrieben werden, eine etwas zweifelhafte, ganz auf das Paläozoikum beschränkte Gruppe.

Sehr ähnliche Stachelkugeln wurden von M. DEFLANDRE-RIGAUD (1949, S. 159–160, Abb. 22–26) aus dem Eozän des Pariser Beckens angegeben und als sekundär verkalkte Kieselspicula (Euastere) gedeutet. Später aber haben G. DEFLANDRE & M. DEFLANDRE-RIGAUD (1956, S. 47), wie zuvor auch schon S. DURAND (1948) in einem anderen Falle, gezeigt, daß es sich um primär kalkige Skleriten von Ascidien aus der Verwandtschaft der rezenten Didemnidae handelt. Sie wurden als neuer Manipulus *Micrascidites* bezeichnet. Die von ILLING beobachteten Gebilde dürften ebenso zu deuten sein.

Der Umstand, daß die rezenten kalkigen Skleriten ILLINGS und die unsrigen in Kotpillen gefunden worden sind, könnte einen (etwas irrationalen) Hinweis auf Ascidien auch in unserem Falle bilden. Man möchte annehmen, daß Ascidien für die Erzeuger der Kotpillen eine geeignetere Nahrung abgegeben haben als ausgerechnet Kieselschwämme. Dagegen könnte allerdings eingewendet werden, die Anneliden oder sonstigen Kotproduzenten waren Sedimentfresser und haben die isolierten Stachelkugeln mit dem Sediment aufgenommen (wobei sie jedoch auffallenderweise die im Sediment sehr viel häufigeren Schwammnadeln nicht mit aufgenommen hätten!).

In Form und Größe (0,06–0,09 mm Durchmesser) stimmen unsere Gebilde weitgehend mit den Ascidien-Skleriten überein, deren einziger diagnostischer Unterschied gegenüber den ähnlichen, aber kieseligen Mikroskleren der Choristiden in ihrem kalkigen Material besteht. Gerade darüber aber sagen unsere Stachelkugeln, die als Hohlkörper vorliegen, nichts aus.

Es ist jedoch bemerkenswert, daß die Stachelkugeln im Gegensatz zu allen übrigen Resten unserer Kieselschwämme niemals im Schlämmrückstand gefunden wurden. Das bildet ein starkes Argument für einen primär kalkigen Charakter des Skeletts und damit für eine Zugehörigkeit zu den Ascidien. Allerdings sind derartige Skleriten von Ascidien fossil nur aus dem Tertiär (Eozän bis Pliozän) bekannt. Doch ist das kein sehr gravierender Einwand; denn man hat diesen winzigen Gebilden bisher nur wenig Beachtung geschenkt. Ob sämtliche Stachelkugeln, auch die gestaltlich etwas abweichenden, aber ebenso überlieferten von Taf. 10, Fig. 7–11, in dieser Weise gedeutet werden können, bleibe dahingestellt.

3. Radiolaria

Radiolarien sind in den Kammerfüllungen unserer Craspediten reichlich und teilweise auch in recht guter Erhaltung vertreten. Es gehören dahin die einleitend erwähnten kegelförmigen, quergeringelten Organismen (Taf. 11, Fig. 1–3). Sie sind meist verkalkt, brausen mit Salzsäure auf und finden sich nicht im Rückstand des mit HCl aufbereiteten Gesteins. Das ließ uns zunächst an kalkige, im Inneren gekammerte Röhren, entfernt ähnlich den Tentaculiten, denken. Auch äußerlich ähnlich gestaltete Foraminiferen wie *Colomia* CUSHMAN & BERMÚDEZ wurden in Betracht gezogen.

Exemplare in Dünnschliffen, die teilweise tangential entlang der Schalen-Oberfläche getroffen waren, lenkten jedoch den Verdacht in andere Richtung. Bei starker Vergrößerung läßt die Schale eine zierliche polygonale Gitterstruktur erkennen (Taf. 11, Fig. 4–6) und macht damit eine Zugehörigkeit zu den Radiolarien (Nassellaria) wahrscheinlich.

Dr. S. A. KLING, La Jolla, California, der sich zur Zeit in Tübingen mit jurassischen Radiolarien befaßt, hatte die Freundlichkeit, mein Material durchzusehen und mir darüber einige vorläufige Angaben zu machen. Nach seinen bisherigen Feststellungen liegen mindestens zwei verschiedene Arten von Nassellaria vor. Die eine von ihnen könnte in die Verwandtschaft der einstweilen nur aus der Kreide bekannten Gattung *Amphipyndax* FOREMAN (Familie Stichocorythidae) gehören.

Eine exakte Bestimmung ist dadurch sehr erschwert, daß in den Dünnschliffen nur unorientierte Schnitte vorliegen, die kein zuverlässiges Gesamtbild gewinnen lassen. In den erkennbaren Merkmalen besteht einige Ähnlichkeit mit der Jakobinermützen-förmigen Radiolarie, die H. R. GRUNAU (1959, Taf. 3, Fig. 75) in einem Schliff oberjurassischen Radiolarits abgebildet hat.

Unsere kegelförmigen Gebilde sind verhältnismäßig groß, erreichen eine Länge zwischen 0,3 und 0,4 mm und eine größte Breite von 0,15 mm. Nähere Angaben lassen sich erst nach einer eingehenden Bearbeitung machen, die von Dr. KLING geplant ist.

Auch die kugligen Spumellaria sind mit mindestens zwei Arten vertreten. Eine kleinere Form (Taf. 13, Fig. 2) von 0,08 mm Dm. läßt in geeigneten Schliffen eine sehr feinmaschige Struktur, eine doppelt so große (0,15 mm Dm.) ein wesentlich gröberes polygonales Netzwerk erkennen (Taf. 13, Fig. 1).

Mit *Cenosphaera*, der einzigen Radiolarie, die O. F. GEYER (1961, S. 101, Abb. 1–2) als Begleiter von Schwammnadeln aus dem Oberjura gamma

Süd-Deutschlands beschrieben hat, haben unsere Spumellarien nichts zu tun. Sie unterscheiden sich durch das zierliche Gitterwerk mit großen polygonalen Durchbrüchen, während jene Form runde Poren mit beträchtlichen Abständen voneinander aufweist.

Bei anderen kugligen Typen von etwa 0,1 mm Dm. zeigt die Wand oder das gesamte Innere im Schnitt eine radiale Speichenstruktur (Taf. 12, Fig. 2, 4; Taf. 13, Fig. 3, 5). Es ist einstweilen nicht möglich, die verschiedenen Oberflächen- und Schnittbilder aufeinander zu beziehen und wohlumschreibbaren Arten zuzuordnen. Auch eine Grenze gegenüber kugligen Schwammkörpern (Taf. 9, Fig. 17 ?) läßt sich nicht überall mit Sicherheit ziehen. Auf den Bruchflächen des Gesteins finden sich massenhaft kuglige Gebilde von 0,12–0,15 mm Dm., teils hohl, teils sekundär mit Kieselsäure ausgefüllt (Taf. 4, Fig. 3, 4), die einerseits Radiolarien-, andererseits Spongien-Reste darstellen mögen.

Soweit eine radiale Wandstruktur vorhanden ist, könnte man bei den betreffenden Formen etwa auch an die Gattung *Stomiosphaera* denken, die ihr Autor J. WANNER (1940) für eine Foraminifere hielt. Sie erreichen allerdings nur etwa $^1/_3$ des Durchmessers unserer Form und sollen außerdem eine Mündung besitzen. Die Deutung und Benennung dieser kugligen Gebilde ist noch recht unsicher, wie VOIGT & HÄNTZSCHEL (1964, S. 535–539) in einem kritischen Überblick gezeigt haben.

Die von D. HERM (1967, S. 664–665) aus Chile als *Stomiosphaera* sp. angegebenen Organismen dürften nach Form und Größe wohl kaum zu dieser zweifelhaften Gruppe gehören. Die von ihm in Taf. 2, Fig. 4 gezeigten nierenförmigen Gebilde erwecken den Verdacht auf Schwamm-Rhaxe, wie sie in ganz ähnlicher Erhaltung hier und beispielsweise von F. GRAMANN (1962, Taf. 22, Fig. 4, 5) abgebildet sind. Die kugligen Gestalten seiner Taf. 1, Fig. 3 könnten dagegen wohl ebenfalls auf Schwamm-Sphaere oder auf Radiolarien bezogen werden. Sie sind für *Stomiosphaera* um ein Mehrfaches zu groß und sollen außerdem keine deutliche Mündung zeigen.

4. Foraminifera

Foraminiferen treten nur selten, weit seltener als Radiolarien in den Ammoniten-Steinkernen auf. Einige wenige Exemplare wurden in Dünnschliffen gefunden. Ihre Erhaltung ist schlecht, und außerdem liefern die unorientierten Schnitte nur ungenügende Anhalte zur Erschließung der Gestalten und ihrer einzelnen Merkmale.

Das Gehäuse des in Taf. 13, Fig. 6 dargestellten Exemplars ist mehrkammerig, in seinem Hauptabschnitt nahezu geradegestreckt, im Anfangsteil eingekrümmt mit sehr schräg zur späteren Längsachse gestellten Septen. Eine von der Abbildung vorgetäuschte volle spiralige Einrollung

des Gehäusebeginns scheint nicht vorzuliegen. Die Schale ist dünn und kalkig; die Füllung besteht aus Glaukonit. Die Mündung der Kammern liegt anscheinend an der konvexen Gehäuseseite.

Eine einigermaßen gesicherte Bestimmung ist nicht möglich. Es läßt sich lediglich so viel sagen, daß ein Vertreter der Nodosariinae aus der schwer zu trennenden *Astacolus-Vaginulina-Marginulina*-Gruppe vorliegt. Eine sichere Entscheidung zwischen diesen und vielleicht auch noch anderen in Betracht kommenden Gattungen ist nicht zu treffen.

Eine weitere Foraminifere wurde von Herrn Reif im Gesteinsrückstand nach Säurebehandlung aufgefunden. Das Gehäuse ist planispiral eingerollt, involut, mit einer aus groben Quarzkörnern agglutinierten Schale. Das Innere ist einfach, nicht labyrinthisch; die Kammeröffnungen liegen an der Basis der Windungen. Es handelt sich wahrscheinlich um einen Vertreter der Gattung *Haplophragmoides* Cushm. aus der Familie Lituolidae.

5. Hystrichosphaeridea

Auch die Hystrichosphaerideen werden hier lediglich erwähnt, um die Präsenzliste der in unseren Craspediten angetroffenen Mikrofossilien zu vervollständigen. Herr Prof. Eisenack fand sie im Rückstand einiger von ihm aufgearbeiteter Proben und hatte die Güte, sie zu bestimmen und mir die beiden in Taf. 13, Fig. 7–8 wiedergegebenen Photos zu überlassen.

Die Erhaltung ist nicht besonders günstig und gestattet nur angenäherte Identifizierungen. Die eine Form (Taf. 13, Fig. 7) zeichnet sich dadurch aus, daß der Zentralschale niedrige, feine Leisten aufgesetzt sind, die ein Netzwerk unregelmäßiger Polygone bilden. Sie gehört der Gattung *Cymatiosphaera* O. Wetzel, em. Deflandre an.

Die andere Form (Taf. 13, Fig. 8) ist als *Cannosphaeropsis* cf. *aemula* (Deflandre) anzusprechen. Bezeichnend sind die vom kugligen Zentralkörper ausgehenden Fortsätze, die distal durch Querleisten miteinander verbunden sind und auf diese Weise insgesamt ein grobmaschiges, polygonales Außennetz um die Zentralschale bilden. Beide Gattungen sind bereits im Jura (und auch in der Kreide) nachgewiesen; *C. aemula* wurde aus dem Oxford beschrieben.

6. Kotpillen

Abweichend von unserer bisherigen Gepflogenheit behandeln wir hier Gebilde, die der Wohnkammer und nicht den Luftkammern unserer Craspediten entstammen. Es handelt sich um eiförmige Körper, die beim

Zerkleinern der Gesteinsfüllung einer Wohnkammer durch einen günstigen Bruch in nestartiger Anreicherung freigelegt wurden. Taf. 14, Fig. 1a und b zeigen die eine Seite des aufgespaltenen Nestes in zwei verschiedenen Beleuchtungen; Fig. 1c veranschaulicht die andere Seite des ursprünglich zusammengehörigen Objekts. Das letztere Stück existiert nicht mehr, da die einzelnen Gebilde zur Herstellung von Dünnschliffen und zu chemischen Prüfungen verwendet wurden.

Das Nest bestand aus etwa einem Dutzend gedrungener, ellipsoidischer Körper, die in lockerer Packung dem an Schwamm-Spicula reichen Gestein eingelagert sind. Ihr Querschnitt ist kreisrund, elliptisch oder zu unregelmäßigen Polygonen deformiert. Die Oberfläche ist rauh, meist ohne Skulpturen, bisweilen aber mit undeutlicher Querrunzelung. Im Bruch und auch in den Schliffen (Taf. 14, Fig. 1–2) hat es den Anschein, als ob eine dünne durchscheinende Schale vorhanden sei. Es liegt aber wohl lediglich eine nicht zu den Objekten gehörige sekundäre Umkrustung durch einen Mantel von Chalcedon vor, der alle Einschlüsse, so auch die Hohlräume der Spicula in der umgebenden Gesteinsmasse (Taf. 14, Fig. 1a–c) umhüllt. Wir werden darauf später noch kurz zu sprechen kommen.

Die Länge der Körper schwankt nur geringfügig zwischen 0,5 und 0,7 mm, die Breite beträgt 0,3–0,4 mm. Im Schliff (Taf. 14, Fig. 2) heben sie sich vom umgebenden Gestein scharf durch ihre dunkle Färbung und ihr sehr feines Korn ohne bestimmte Strukturen ab. Sie sind reich an pelitischem und organischem Material, ferner an Calciumkarbonat. Auch Phosphat wurde durch eine von Prof. Eisenack freundlicherweise durchgeführte Prüfung mit Ammoninmmolybdat nachgewiesen. Einschlüsse von Spongien-Nadeln, wie sie im Nebengestein so überaus häufig sind, habe ich nirgends beobachtet. Wohl aber fanden sich in drei Fällen (vgl. Taf. 14, Fig. 1a–c) Hohlkugeln mit strahlenförmigen Fortsätzen, die wir zuvor als fragliche Ascidien-Reste besprochen haben.

Die ellipsoidischen Gebilde wurden auch sonst mehrfach, aber immer nur vereinzelt in Wohnkammer-Steinkernen gefunden. Der in Taf. 14, Fig. 2 abgebildete Rest ist ein solches isoliertes Objekt. Wie sind sie zu deuten?

Etwas vielleicht Vergleichbares wurde jüngst von U. Lehmann (1966, S. 50) beschrieben. Er berichtete über eine Anhäufung ähnlicher Körper in der Wohnkammer eines liassischen Ammoniten (*Eleganticeras*). Sie sind in teils dichter, teils loserer Packung zu einem beutelartigen Gebilde vereinigt. Die Größe der Einzelkörper stimmt ungefähr mit der der unsrigen überein, doch handelt es sich bei den Objekten Lehmanns um „kugelige Gebilde von etwa 0,5 mm Durchmesser". Er deutete sie mit

Vorbehalt als Eihüllen des ehemaligen Gehäuse-Bewohners. (Recht verschieden davon erscheinen die an ordovizischen Graptolithen angehefteten Gebilde, die R. Kozlowski kurz zuvor (1965, S. 3) nach einem Vergleich mit den Eiern von *Sepia* und anderen Coleoidea als fragliche Cephalopoden-Eier angesprochen hatte.)

Die Möglichkeit, daß die geschilderten Bildungen Erzeugnisse unserer Craspediten sein könnten, bildet den Anlaß, weshalb wir sie hier erörtern. Auch in unserem Falle ließe sich anführen, daß die eiförmigen Gebilde etwa die Größe besitzen, die man von Ammoniten-Eiern erwarten würde. Nach Analogie mit rezenten Cephalopoden könnte das aus den Dimensionen der Protoconche gefolgert werden.

Dennoch scheint mir, daß in unserem Falle diese Deutung nicht zutrifft. Es ist schwer, sich eine Erhaltungs-Fähigkeit von doch recht zarten Eiern mit flüssigem Inhalt in dem verhältnismäßig groben umgebenden Sediment vorzustellen. Man möchte annehmen, daß die spitzen Spongien-Nadeln in sie eingedrungen wären und sie zerstochen hätten. Zwar legen sich die jetzt als hohle Röhren vorliegenden Spicula oft dicht an die ellipsoidischen Körper an, aber sie rufen höchstens einen leichten Eindruck auf ihrer Oberfläche hervor.

Andererseits zeigen unsere Formen eine sehr große Ähnlichkeit mit den rezenten Kotpillen (fecal pellets), die L. V. Illing (1954, S. 24–26; Taf. 1, Fig. 1; Taf. 3, Fig. 1,2) und P. E. Cloud (1962, S. 27–29; Taf. 6, Fig. H; Taf. 7, Fig. A; Taf. 8, Fig. B) von den Bahamas beschrieben und abgebildet haben. Sie stimmen nach Form, Größe und Erhaltungsart vollkommen mit jenen Kotpillen überein, die nach Illing (S. 24) einen Längsdurchmesser von 0,5–0,7 mm und eine halb so große Breite besitzen. Die Dunkelfärbung der rezenten Gebilde beruht auf Flocken schwarzer organischer Substanz, die einem sehr feinkörnigen Kalkschlamm beigemengt sind. Besonders hervorgehoben wird von beiden Autoren die sehr schnelle und starke Verfestigung der Kotpillen, welche ihre Formkonstanz und gute Erhaltung gewährleisten.

Die Übereinstimmung erscheint besonders verblüffend dadurch, daß Illing (S. 25; Taf. 3, Fig. 3; Taf. 4, Fig. 9) in seinen rezenten Kotpillen anscheinend ganz die gleichen „heteractinelliden" Stachelkugeln nachgewiesen hat, die auch in unseren Gebilden auftreten und die wir im Gegensatz zu Illing als mögliche Ascidien-Skleriten gedeutet haben. Diese Parallelität mag auf einem Zufall beruhen, vielleicht aber doch nicht ganz.

Über den Erzeuger der Kotpillen lassen sich kaum zuverlässige Vorstellungen gewinnen. Die Ähnlichkeit unserer Gebilde mit den rezenten

Bahama-Formen mag in dieser Hinsicht nicht viel besagen. ILLING konnte den Produzenten nicht feststellen; er dachte in erster Linie an einen Mollusken. L. S. KORNICKER & E. G. PURDY (1957) berichteten über Kotpillen eines marinen Gastropoden (*Batillaria*), die durch eine länger gestreckte, mehr zylindrische Gestalt abweichen. Ähnliche subzylindrische Exkremente mit abgerundeten Enden hat P. E. CLOUD (1962, Taf. 6, Fig. I) von *Chiton* abgebildet. Die mit den unsrigen am besten übereinstimmenden Bahama-pellets führte P. E. CLOUD zur Hauptsache auf einen polychaeten Anneliden (*Armandia*) zurück, was indestrotz ähnlicher Form und Größe nicht ohne weiteres auf unsere Gebilde übertragen werden darf.

Von Bedeutung aber ist vielleicht, daß unsere Kotpillen keine Längskanäle aufweisen, wie sie für *Favreina* BRÖNNIMANN und ähnliche Typen als bezeichnend gelten. Diese Formen werden auf dekapode Crustaceen (Anomuren) zurückgeführt. Derartige Vergleiche dürften daher wohl ausscheiden.

Seltsamerweise möchte R. L. FOLK (1963, S. 65) den Begriff der „pellets" einengen auf Gebilde mit einem Maximaldurchmesser von etwa 0,15 mm, während er die größeren in seiner petrologischen Nomenklatur zu den Intraklasten rechnen will, obwohl er auch sie als „fecal pellets" von Invertebraten anerkennt. Unter biologisch-genetischen Aspekten ist eine derartige Grenzziehung natürlich undiskutierbar. Die zuvor erwähnten rezenten Kotpillen würden aufhören, „fecal pellets" zu sein, obgleich ihre Natur und ihre Erzeuger bekannt sind!

Die vorstehenden Ausführungen nehmen keine Stellung zu dem von U. LEHMANN beschriebenen Fall bei seinem Lias-Ammoniten; sie beziehen sich lediglich auf die von uns beobachteten Gebilde. Ihre Deutung als Kotpillen ist mir die wahrscheinlichste Annahme, während ich die Frage nach dem Erzeuger für kaum beantwortbar halte. Auffallend erscheinen bei dem vollständigsten Funde die erhebliche Größe des „Geleges" und der von ihm bewahrte Zusammenhalt. Hier mögen Indizien vorliegen, die beim Auffinden entsprechenden rezenten Vergleichsmaterials vielleicht weiterführen werden.

IV. Über den Ausfüllungs-Vorgang des Ammoniten-Gehäuses

1. Das ungelöste Problem

Mit Sediment gefüllte Schalen-Exemplare und entsprechende Steinkerne von Ammoniten wie von anderen Gehäuse-Cephalopoden gehören – man verzeihe die etwas gewagte Formulierung – zum täglichen Brot der Geologen und Paläontologen. Um so mehr überrascht es, daß über

die Entstehungs-Bedingungen dieser alltäglichen Erscheinungen nur wenig Gesichertes bekannt ist. Im allgemeinen nimmt man diese trivialen Dinge als Gegebenheiten hin, ohne weiter darüber nachzudenken. Einige Autoren haben sich zwar Gedanken über die Frage gemacht, ohne sie aber schlüssig beantworten zu können. Bisweilen erscheint danach die Steinkernbildung der Ammoniten als eine solche Häufung unwahrscheinlicher Vorgänge und Zufälle, daß es sie eigentlich gar nicht geben dürfte.

Das Problem besteht darin, wie ein gekammertes, also durch zahlreiche Schotte unterteiltes Gehäuse bei einigermaßen unversehrtem Zustande so vollständig mit Sedimentmaterial ausgefüllt werden konnte, daß nach Erhärtung des Sediments und Auflösung der Schale ein alle Einzelheiten abbildender Steinkern entstand. Problemlos sind solche Fälle, in denen die Schale bei der Einbettung weitgehend zerstört war. Wenn etwa die eine Flanke des Gehäuses aufgerissen oder eingedrückt war, so konnte das Sediment ohne weiteres in die geöffneten Kammern hineinfallen, aber natürlich nur einen einseitig gut ausgebildeten Steinkern hinterlassen. Wir sprechen hier auch nicht von Steinkernen, die aus mineralischen Ausscheidungen, aus Pyrit, Calcit usw. bestehen. Ihre Füllung aus eingedrungenen Minerallösungen ist leichter verständlich. Wie aber gelangte Sediment in ein äußerlich unbeschädigt erscheinendes Gehäuse?

W. DEECKE (1923, S. 115) beschränkte sich in seinem umfangreichen Buche über *Die Fossilisation* auf die Angabe, daß die Ammoniten und Nautiloideen „eigentlich nur kümmerliche Steinkerne liefern" sollten, da das Tier in der Wohnkammer saß und die Luftkammern abschloß. Durch Wegfaulen des Siphos und insbesondere durch Schalen-Verletzungen öffneten sich jedoch häufig die Innenräume und konnten mit feinstem Schlamm ausgefüllt werden.

Tiefer eingedrungen in das „Problem der Steinkernbildung" bei Ceratiten ist R. GEISLER (1939, S. 227–230). Er hat wertvolle Beobachtungen, Experimente und Gedanken beigetragen, mußte aber schließlich resignierend feststellen, daß die so weit verbreitete und nahezu als selbstverständlich angesehene Steinkern-Erhaltung von Cephalopoden-Gehäusen „noch immer ein ungelöstes Rätsel ist". In gleichem Sinne äußerte sich R. WENGER (1957, S. 67) als Fazit seiner an GEISLER anknüpfenden Betrachtungen: „Das Problem der Sedimentfüllung beidseitig gut erhaltener Stücke bleibt weiterhin ungelöst".

Scharfsinnige Überlegungen und Gedanken über Einbettungslage und Kammerfüllung bei Ceratiten wurden in letzter Zeit von A. SEILACHER (1963, 1966) vorgelegt. Sie haben zur Aufdeckung vieler interessanter Tatbestände geführt, aber auch SEILACHER muß einräumen, daß die Zu-

fuhr des Füllsediments und der Mechanismus der Auffüllung noch ungeklärt sind.

Auch wir können im folgenden keine alle Spezialfälle berücksichtigende Patentlösung geben, zumal unsere Untersuchungen nicht auf eine umfassende Behandlung dieser Fragen bei den Ammoniten abzielen, sondern sich auf Einzelbefunde an Craspediten beschränken. Diese Formen liefern durch ihre Sondererhaltung einige Indizien, die vielleicht an anderen Ammoniten nicht so deutlich werden. Aus ihnen lassen sich gewisse allgemeine Schlußfolgerungen in negativer und positiver Richtung herleiten, die natürlich, soweit sie richtig sind, auch für andere Ammoniten Geltung besitzen. Mehr kann wohl überhaupt nicht geschehen, als die grundsätzlichen Faktoren herauszuschälen. Ihre wechselnde Kombination läßt so viele Varianten zu, daß es eine jeden Spezialfall ausschöpfende Einheitslösung nicht gibt.

Erfreulicherweise hat A. Seilacher seine früheren Untersuchungen an anderem Material und unter neuen Aspekten wieder aufgenommen. Er wird darüber, die hier gemachten Ausführungen ergänzend und erweiternd, in einer anschließenden Abhandlung berichten. Unsere vereinten Bemühungen werden hoffentlich dazu beitragen, der Lösung des Problems um einen Schritt näherzukommen.

2. Auszuschließende Vorstellungen

Die Luftkammern unserer Craspediten sind teilweise oder durchweg mit einem klastischen Sediment gefüllt, das überaus reich an Kleinfossilien, insbesondere Spongien-Resten, ist. Auf welche Weise ist es hineingeraten? Wir suchen die Frage dadurch einzuengen, daß wir zunächst einige unzulässige Annahmen ausscheiden.

a) O. Haas (1942, S. 3) berichtete beiläufig über Scharen winziger Gastropoden, die sich in den Luftkammern mancher der von ihm beschriebenen Kreide-Ammoniten finden. Er warf die Frage auf, ob sie wohl schon zu Lebzeiten der Ammoniten als Parasiten in den Luftkammern gelebt haben könnten.

Diese Frage ist, insbesondere für unseren Fall, mit Sicherheit zu verneinen. Niemand wird annehmen wollen, daß sich ganze Schwammriffe in den Luftkammern angesiedelt hätten. Außerdem wäre damit das Eindringen des Sediments in das Gehäuse noch nicht erklärt.

b) Manche Autoren haben für möglich gehalten, daß feine Sedimenttrübe durch die „poröse" Schale des Gehäuses und der Septen in das Innere diffundieren konnte. Dagegen ist einzuwenden, daß die unver-

sehrte Ammonitenschale keineswegs porös ist. Erst nach erheblicher mechanischer oder chemischer Einwirkung mag sie eine gewisse Durchlässigkeit erlangt haben. Es ist aber äußerst fraglich, ob eine derart stark korrodierte Schale noch eine genügend stabile Form für den Ausguß abgeben konnte.

In unserem Falle ist es ferner undenkbar, daß die dem Sediment beigemischten Schwammnadeln, Radiolarien, Foraminiferen usw. selbst eine angegriffene Schale durchdringen konnten.

c) Die Füllung der Luftkammern erfolgte nach vorherrschender Auffassung durch Verletzungen und Brüche der Gehäuseschale. Diese Vorstellung trifft sicherlich für viele Fälle zu, aber sie erklärt nicht die Sedimentfüllung in äußerlich intakten Gehäusen. Sie hat keine Allgemeingültigkeit und folgert sehr vordergründig nur, daß da, wo etwas hineingefallen ist, auch ein Loch gewesen sein muß.

Unsere Craspediten sind fast durchweg ausgezeichnet erhalten; ihre Gehäuse machen äußerlich einen unverletzten Eindruck, und dasselbe gilt auch für die Septen bei den zahlreichen Exemplaren, die zur Untersuchung des Werdeganges der Lobenlinie bis auf die Anfangskammer zerlegt wurden. Nur solche unversehrt erscheinenden Stücke wurden für unsere Beobachtungen und zur Anfertigung von Medianschliffen verwendet.

Allerdings darf uns der Augenschein nicht dazu verleiten, das Auftreten von Schalenbrüchen zu verneinen. Ich war immer wieder überrascht, bei Schliffen durch äußerlich intakt wirkende Gehäuse zu sehen, wie häufig doch Brüche der Schale und der Septen im Inneren auftreten. Sie sind jedoch, wie sich in vielen Fällen eindeutig zeigen läßt, erst später erfolgt als die Einschüttung und Erhärtung des Sediments.

Unsere Schliffe lehren ferner, daß das Innere der Gehäuse durchweg oder wenigstens für jeweils mehrere Umgänge mit Sediment und Kleinfossilien gefüllt ist. Das würde bedeuten, daß das Gehäuse in seiner Gesamtheit bis zur Medianebene oder doch auf die Erstreckung mehrerer Umgänge aufgerissen sein müßte, um die sämtlichen betreffenden Kammern für das Eindringen des Sediments zu öffnen. Einzelne kleine Risse mögen leicht übersehen werden, aber eine solche große Verletzung könnte nicht verborgen bleiben, weder an der Oberfläche, noch bei dem Schleifvorgang, der sehr genau verfolgt wurde.

3. Zulässige Vorstellungen

Danach bleibt, soviel ich sehe, nur eine Deutung auf der Grundlage, daß die Füllung des Gehäuses mit Sediment zur Hauptsache durch den Sipho erfolgt sein muß. Das ist bei unvoreingenommener Betrachtung

wohl auch die nächstliegende Annahme; denn der Sipho bildet den einzigen natürlichen Verbindungsweg zwischen den sonst vollkommen abgeriegelten Luftkammern.

Gerade diese Vorstellung aber wurde von R. GEISLER abgelehnt, da er sich vergeblich bemüht hatte, das Gehäuse eines rezenten *Nautilus*, auch unter kräftigem Schütteln, mit einer Suspension von Ton oder Gesteinsmehl zu füllen. Es gelang lediglich, in die der Wohnkammer nächstgelegenen Luftkammern etwas Schlamm einzubringen. Er schloß daraus: „Eine Ausfüllung des gekammerten Teiles mit Sediment durch den Sipho muß demnach ausscheiden" (GEISLER 1939, S. 229).

Unser Beobachtungsstoff führt zu einem entgegengesetzten Urteil. Er läßt durchweg auf einen Füllmechanismus unter wesentlicher Mitwirkung des Siphos schließen. Es sprechen dafür folgende Argumente:

a) Zwischen der Füllung der Wohnkammer und der der Luftkammern besteht nach Material und Größe der Komponenten ein durchgreifender Gegensatz. In der Wohnkammer finden sich umfangreichere Fossilien oder Fragmente von ihnen: *Discinisca*(?), *Buchia*, Belemniten-Bruchstücke (*Pachyteuthis*), Kotpillen u. a. m., ferner auch größere Glimmerblättchen, Glaukonitkörner und sonstige gröbere Mineralpartikel. Die Luftkammern dagegen enthalten nur feinkörniges Sedimentmaterial und Mikrofossilien, deren kleinster Durchmesser wesentlich geringer als die Weite des Siphos (0,3–0,6 mm) ist. Zwar werden gelegentlich recht lange Spongien-Nadeln in den Luftkammern angetroffen (Taf. 16, Fig. 4), aber ihre Dicke bleibt erheblich hinter dem Lumen des Siphos zurück.

Das bedeutet, daß das System Septen + Sipho bei dem Füllungsvorgang des Gehäuses als ein filterndes Sieb wirkte und daß dabei die Weite des Siphos eine ausschlaggebende Rolle spielte.

b) Nicht selten verkörpert eine Serie von Luftkammern einen zusammenhängenden Füllungsschub, der sich über einen oder auch mehrere Umgänge erstreckt. In dem Medianschliff von Taf. 15 beispielsweise ist deutlich, daß die Füllung von der Mündung des Gehäuses aus erfolgt sein muß. Wir sehen eine lange Serie von Kammern, die völlig mit Sediment und organischen Resten vollgestopft sind, Dann ist offenbar die weitere Zufuhr blockiert worden, so daß die letzten Kammern dieser Serie eine an Umfang und Dichte immer mehr abnehmende Füllmasse enthalten. Schließlich ist nur noch eine lichte Wolke der Sediment-Suspension in die Kammern gelangt, in denen gleichzeitig oder unmittelbar danach eine Ausscheidung von Kalkspat erfolgte. Die anderen nach innen anschließenden Luftkammern wurden von dem Sedimentzufluß nicht mehr erreicht und sind ganz mit wasserklarem Kalkspat ausgekleidet.

Bei einem derartigen zusammenhängenden Füllungssystem hat unzweifelhaft der Sipho als Transportweg fungiert. Auch in dem Abschnitt mit dicht ausgefüllten Kammern zeigt der Medianschliff (Taf. 15) in der Siphonalregion eine durch Zusammensetzung und lichtere Packung abweichende Sedimentfüllung[1] als Hinweis dafür, daß hier der Füllkanal verlief, der zuletzt von einer stärker wäßrigen Suspension durchströmt wurde. Der letzte Teil des Siphos in den nur schwach gefüllten Kammern ist völlig reingefegt und jetzt nur noch mit Kalkspat ausgefüllt.

Erwähnung verdient weiterhin, daß in den letzten Luftkammern der besprochenen Serie, deutlich vor allem in den letzten beiden, ein Raum von etwa dreieckiger Umgrenzung hinter dem jeweils vorderen Septum frei von Sediment geblieben ist. Das kann bedingt sein durch einst hier vorhandene Conchiolin-Lamellen zwischen Septum und Sipho (vgl. S. 14), die ein Eindringen des Sediments in die derart abgekapselten Räume verhinderten. Daß diese Membranen bisweilen einen Einfluß auf die Ausfüllung der Luftkammern ausübten, wurde in einem früheren Zusammenhang (S. 16) bereits erwähnt. Es ist nicht ausgeschlossen, daß manches, was in der Literatur als „Luftblasen" und „Libellen" über dem Sedimentspiegel oder als „kleine Hohlräume zwischen Schale und Sattelteil des Septums" (A. Kumm 1927, S. 24) beschrieben wurde, damit zusammenhängen mag.

Andererseits ist die Erscheinung in unserem Schliffe, vielleicht einfacher, auch so zu verstehen, daß der Suspensionsstrom, von vorne kommend, auf das hintere Septum der betreffenden Luftkammer aufprallte und hier das Sediment ausfallen ließ, während für den vorderen Abschnitt nicht mehr genügend festes Material zur Verfügung stand.

Es folgt dann, wie gesagt, eine Serie sedimentfreier Luftkammern, bis im Kern des Gehäuses eine abermalige, unabhängige Verfüllung mit Sediment einsetzt. Hier ist offensichtlich ein Einbruch von außen erfolgt; denn in den innersten Windungen ist weder die Außenschale noch die Kammerung erhalten. Aber auch da hat in dem vorderen Abschnitt des Kerns, in dem die Wände und Septen erhalten sind, der Sipho vielleicht eine Rolle als Transportbahn gespielt. Man könnte das daraus schließen, daß die vorderste Kammer dieser Serie eine stärkere Verdünnung der Sedimentfüllung und eine leere Siphonalregion aufweist. Der Strom wäre

[1] Das ist die einzige im Füllmaterial sichtbare Differenzierung. Sonst ist das Sediment stets ungeschichtet, und auch die Spongien-Nadeln zeigen keine bestimmte Einregelung, abgesehen von einer gelegentlichen parallelen Orientierung ihrer Längsachsen zur Schalen- oder Septenwand, soweit sie der einen oder anderen dicht angelagert sind.

alsdann hier in entgegengesetzter Richtung verlaufen, als es außen der Fall war.

Grundsätzlich das gleiche zeigt der Medianschliff von Taf. 16, Fig. 5. Hier ist aber hinter der Serie von Luftkammern mit kontinuierlich abnehmender Sedimentfüllung in zwei anschließenden Kammern sogleich wieder ein neuer Einbruch zu beobachten. Auch die nächstfolgende Luftkammer zeigt eine Einschüttung von Sediment, die offensichtlich von der außen anliegenden Windung aus durch einen Bruch der trennenden Schale erfolgt ist.

e) Daß der Sipho als wesentlicher Zubringer und Verteiler des eindringenden Sediments dient, läßt sich durch Hinzunahme einiger Medianschliffe durch andere Ammonoideen erhärten. Wir können da gewissermaßen eine Stufenreihe fortschreitender Verfüllung beobachten.

In dem Exemplar von Taf. 16, Fig. 1 zeigt der Sipho lediglich eine Kalkspat-Füllung; Sediment ist nicht eingedrungen. Der Sipho muß hier irgendwie blockiert gewesen sein, so daß kein körniges Material hineingelangen konnte. Bedeutsam für unsere Beweisführung ist, daß in diesem Falle, da der Sipho als Zubringer ausfiel, auch die Luftkammern sedimentfrei geblieben sind (abgesehen vom Bereiche der inneren Windungen, wo offensichtlich ein Einbruch von außen erfolgt ist).

Ein anderer Schliff (Taf. 16, Fig. 2) veranschaulicht uns eine Siphonalröhre, die vollkommen mit dunklem Sediment ausgefüllt ist. Es ist zwar schwer vorstellbar, wie eine solche dünne Röhre, die bei der Einbettung ja zweifellos Gas oder Flüssigkeit enthielt, ausgefüllt werden konnte; aber der Tatbestand lehrt, daß es möglich war. Die Siphonalhüllen sind ja, wie wir wissen, durchlässig für Luft und Flüssigkeiten, so daß der ursprüngliche Inhalt entweichen und eine strömende Sediment-Suspension unter leichtem Überdruck eindringen konnte. Wahrscheinlich hat sich ferner irgendwo im Anfangsteil des Siphos außerhalb des Medianschliffes eine Verletzung befunden, welche die einseitig geschlossene Siphonalröhre zu einer beidseitig kommunizierenden Röhre umgestaltete.

Wie im vorhergehenden Falle ist auch hier kein Sediment in die Luftkammern eingedrungen. Damit das geschehen konnte, mußten die Siphonalhüllen, die ja weniger widerstandsfähig als die Gehäuseschale sind, teilweise beschädigt oder gänzlich zerstört worden sein.

Ein solches Verhalten läßt das Exemplar von Taf. 16, Fig. 3 vermuten. Hier ist der Sipho auf dem letzten Umgang des Schliffes, nach hinten zu abnehmend, mit Sediment ausgefüllt. Die meisten Luftkammern dieses Umganges enthalten lediglich Kalkspat, aber in einige Kammern ist Sediment eingedrungen, offensichtlich infolge von Verletzungen der be-

treffenden Siphonalhüllen, sei es durch Bruch, Auflösung oder durch parasitäre Zerstörung.

Von hier aus führen dann alle Übergänge zu solchen Ammoniten-Gehäusen, bei denen entweder sämtliche oder die meisten Kammern sediment-erfüllt sind. Da sind dann vielfach die Siphonalhüllen überhaupt nicht erhalten, oder sie weisen Brüche und Risse auf, die nicht in der Medianebene zu liegen und daher im Medianschliff nicht nachweisbar zu sein brauchen.

*

Im Gegensatz zu R. GEISLER und einigen anderen Autoren[1], aber in Übereinstimmung mit R. A. REYMENT (1958, S. 157, 160) gelangen wir also zu dem Ergebnis, daß der Sipho ausschlaggebend an der Ausfüllung der Ammonoideen-Gehäuse mit Sediment beteiligt ist. Dabei soll keineswegs ausgeschlossen werden, daß gelegentlich auch Ausfüllungen der Luftkammern allein durch Verletzungen und Einbrüche der Außenschale zustande kommen mögen. Im Falle unserer Craspediten können sie aber keine große Rolle spielen, da nirgends das Eindringen groben Sediment- und Fossilmaterials, wie es in der offenen Wohnkammer vorliegt, zu beobachten ist. Es dürften also im wesentlichen nur feinere Risse aufgetreten sein, die eine ähnliche Filterwirkung wie der Sipho ausübten.

Wo einmal ausnahmsweise gröbere Gesteinsbrüche auftreten, wie in dem Exemplar von Taf. 15, da durchsetzen sie das bereits vorhandene und verfestigte Sediment, können also nicht dessen Eindringen verursacht

[1] R. WENGER (1957, S. 67) übernahm GEISLER's Vorstellung, daß der Sipho bei der Sediment-Zufuhr ausscheide; er dachte wohl in erster Linie an ein Zerbrechen der Schalen. Auf WENGER wiederum berief sich jüngst H. G. WUNDERLICH (1966, S. 62—63), der aber zugleich eine eigene Deutung beisteuerte: „Offenbar ist die Innenwandung der Umgänge dort, wo sie an die Externseite der nächsten inneren Windung stößt, besonders dünn und verletzbar". Die „Innenwandung", d. i. die Dorsalwand der einzelnen Umgänge, sei daher leichter löslich als die dickeren Wandabschnitte, und so könnten die Kammern von innen her, „von der Naht aus mit Sediment gefüllt werden, ohne daß die Außenschale verletzt ist". Ich will nicht bestreiten, daß auch etwas Derartiges gelegentlich vorkommen mag; in unseren klar deutbaren Fällen liegt jedoch gewiß keine Sedimentfüllung von der Innenwand aus vor.

Auch B. GÉCZY (1966, S. 149) sah es im Anschluß an GEISLER als erwiesen an, daß die Steinkern-Substanz nicht durch den Sipho in das Gehäuse-Innere gelangt sein könne. Bei seinen Bakony-Ammoniten nahm er ein Eindringen des Sediments durch Spalten an, die sich bei der Zusammendrückung des Gehäuses gebildet haben.

haben. Im übrigen aber wurde früher schon darauf hingewiesen, daß Gehäuseschäden von dem Ausmaße, die notwendig wären, ein gesamtes Gehäuse (wie das von Taf. 16, Fig. 4) ohne Mithilfe des Siphos vollständig auszufüllen, einfach nicht vorhanden sind, und daß auf unseren Fall auch die Sondervorstellungen WUNDERLICHS sich nicht anwenden lassen.

Verletzungen geringfügiger Art aber müssen vorausgesetzt werden und bilden eine wichtige Vorbedingung für das Funktionieren der Sediment-Einschwemmung. Denn darin hat GEISLER recht, und seine Versuche haben es bestätigt, daß ein unversehrtes Gehäuse, das mit Luft oder Wasser ausgefüllt ist, dem Eindringen von Sediment einen großen Widerstand entgegensetzt und lediglich eine Einspülung in die Wohnkammer und allenfalls einige wenige anschließende Luftkammern zuläßt. Um ein tieferes Vordringen der Sediment-Suspension zu ermöglichen, mußte durch irgendeine Verletzung des besonders zerbrechlichen Anfangsteiles des Gehäuses eine zweite Öffnung im Sipho geschaffen werden, durch die der ursprünglich flüssige oder gasförmige Inhalt entweichen konnte. Erst dadurch wurde der Füllmechanismus in Gang gesetzt. Damit dann ferner vom Sipho aus das Sediment in die Luftkammern gelangen konnte, mußten die Siphonalhüllen ganz oder teilweise zerstört sein.

A. E. TRUEMAN (1920, S. 27–30) hatte angegeben, daß vielfach nur die letzten Kammern vor der Wohnkammer der Ammoniten in wechselnder Zahl (6–25) mit Sediment gefüllt seien, während die nach innen folgenden Calcit enthielten. Da nach seinen Beobachtungen ferner regelmäßig in jenen jüngsten Kammern des Phragmokons keine Siphonalhüllen vorhanden sein sollen, folgerte er, daß sie in den betreffenden Gehäuse-Stadien noch nicht ausgebildet waren, daß also primär eine Barriere für das Eindringen des Sediments fehlte.

Ein Blick auf unsere Abbildungen lehrt, daß die Beobachtungen TRUEMANS keineswegs allgemein gültig sind: Innere Windungen des Phragmokons können ebenso wie die äußeren mit Detritus ausgefüllt sein, und die Siphonaldüten sind in diesen Bereichen oft sehr wohl erhalten (wenn auch nicht unverletzt), während sie in den calcitischen Kammern häufig fehlen. Es handelt sich bei TRUEMANS Fällen sicherlich um eine nachträgliche Zerstörung einst vorhandener Siphonalhüllen, die auf jedem beliebigen Größenstadium des Gehäuses eintreten kann. Weitere Befunde, die gegen TRUEMANS Annahme sprechen, wurden auf S. 18–19 erwähnt.

R. SIEBER (1933, S. 57) fand es schwierig, bei seinen Hallstätter Ceratiten den „Wechsel von auskristallisierten mit ausgefüllten Kammern“

zu verstehen und mit einer „Verstopfung der Siphonalöffnung der Kammerscheidewände" in den nicht ausgefüllten Kammern zu erklären. Das ist in der Tat nicht möglich; eine Verstopfung der Siphonalröhre würde den Sediment-Zufluß auch für alle nachfolgenden Kammern unterbunden haben. Eine einfache Erklärung bietet die Annahme, daß intakt gebliebene und andererseits zerstörte bzw. verletzte Siphonalhüllen miteinander abwechseln, wie wir das am Beispiel des Stückes von Taf. 16, Fig. 3 erörtert haben.

Es bleibt eine gewisse Schwierigkeit, bei einem frei auf dem Meeresboden liegenden Ammoniten-Gehäuse eine vollständige Ausfüllung der Kammern durch Sediment zu begreifen. Das wurde bereits von A. KUMM (1927, S. 28) hervorgehoben: „Wie es aber möglich war, daß die Kammern häufig auch über die Höhe des Siphos, also über die Medianebene hinaus angefüllt wurden, ist schwer zu verstehen, wenn man nicht annehmen will, daß die Schalen gelegentlich auch umgewendet wurden."

Es steht aber wohl nichts im Wege, mit einer gelegentlichen Umdrehung der Gehäuse zu rechnen, wie ja bewegtes Wasser und strömendes Sediment am Einbettungsort ausgefüllter, plastisch erhaltener Ammoniten angenommen werden müssen. Im übrigen wird gerade in diesem Punkte die anschließende Abhandlung von A. SEILACHER weiterführen.

V. Diagenetische Umwandlungen

Bei den folgenden Darlegungen hatte ich mich, wie hier nochmals dankbar anerkannt sei, wertvoller Beratung durch Koll. W. LODEMANN, Tübingen, zu erfreuen. Koll. W. ERNST, ebenfalls Tübingen, steuerte einige halbquantitative Karbonat-Bestimmungen bei.

Die Füllung unserer Ammoniten-Gehäuse ist während der Diagenese in mannigfaltiger Weise verändert worden. Primär lag offensichtlich eine verhältnismäßig lockere Packung von klastischen Komponenten vor, unter denen vor allem Quarz, Glimmer, Feldspat und Glaukonit zu nennen sind. Auch Calcit mag in einzelnen Körnern vorhanden gewesen sein. Das spärliche Bindemittel war karbonatisch-pelitisch, teilweise wohl auch phosphatisch, mit Beimengungen von Eisenhydroxyden und bituminösen Substanzen.

Dazu kommen die massenhaften mikroskopischen Organismenreste, die bisweilen den rein mineralischen Gesteinsanteil übertreffen. Ihr Schicksal ist hier von besonderem Interesse, insbesondere das der Poriferen-Spicula, da sie am besten die eingetretenen Veränderungen ablesen lassen.

Es ist bekannt, daß die aus Opal bestehenden Stabnadeln der Kieselschwämme verhältnismäßig leicht löslich sind und daß die Auflösung vom Achsenkanal aus einsetzt, da die inneren Nadelschichten am wenigsten widerstandsfähig sind. Auf diese Weise kommt es zu einer fortschreitenden Erweiterung des Achsenkanals und schließlich zu einer vollkommenen Auflösung der Nadeln. Der Prozeß beginnt unmittelbar nach dem Absterben der Spongien noch im Meerwasser und erreicht seinen Abschluß nach Einbettung der Nadeln und Verfestigung des Sediments.

Genauer läßt sich in unserem Falle festlegen, daß das Sediment bereits erhärtet gewesen sein muß, ehe die äußeren Schichten der Spicula völlig verschwunden waren; denn die hohlen Röhren, die wir so massenhaft auf den Bruchflächen des Gesteins beobachten, stellen sehr vollkommene Abformungen der Nadeln dar. Ihre Innenseite ist glatt und blank, die Außenfläche körnig, rauh und etwas unregelmäßig. Diese „Wand", die zunächst an röhrenförmige Gehäuse denken ließ, ist mithin keine organismische Bildung, sondern eine Umkrustung der äußerlich zunächst noch intakten Spongien-Nadeln mit einer Chalcedon-Rinde, entstanden aus einer Imprägnation des umgebenden Sedimenthofes bzw. aus der Ausfüllung anschließender Hohlräume mit kolloidaler Kieselsäure und deren Kristallisation zu Chalcedon. Sie blieb als mehr oder weniger dünne Wand stehen, nachdem der leichter lösliche Opal der Spicula vollkommen fortgeführt war.

Auch einzelne Mineralkörner des Gesteins können in der gleichen Weise von einer Chalcedon-Kruste mit orientiert angeordneten Kristalliten umhüllt, Porenräume von ihr blasig-drusig ausgekleidet und -gefüllt sein. Auf Bruchflächen gewinnt man oft aus den verwaschenen Konturen der Komponenten den Eindruck einer völligen Über- bzw. Durchsinterung des Gesteins (Taf. 14, Fig. 3).

Die Kieselsäure der Chalcedon-Hüllen mag von den aufgelösten Opalnadeln im gleichen Ammoniten-Gehäuse herrühren oder aber teilweise auch von außen zugeführt sein, etwa aus den Schwammresten des Nebengesteins. Im großen und ganzen dürfte aber wohl der Inhalt eines Ammoniten-Gehäuses in seinem Stoffhaushalt eine Art geschlossenen Systems darstellen.

Nicht alle Spicula liegen als Hohlformen vor, wie es nach den Steinkern-Bruchflächen den Anschein hat, sondern sie sind vielfach auch plastisch erhalten und in dieser Form in den Gesteins-Rückständen nach Auflösung mit Salzsäure anzutreffen. Teilweise wird es sich da um unversehrte Spicula handeln, teilweise aber auch wohl um sekundäre Opal-Ausfüllungen der Hohlräume, da vielfach trotz guter Durchsichtigkeit nichts von einem Achsenkanal zu erkennen ist. In der Mehrzahl aber zeigen die

Spicula nicht mehr ihre ursprüngliche, durchsichtige, glasglänzende Beschaffenheit, sondern sind undurchsichtig, porzellanartig weiß geworden, haben also eine gewisse Umwandlung ihres Materials erfahren.

Der Achsenkanal kann in allen Stadien seiner Erweiterung durch kristalline Kieselsäure (Chalcedon) ausgekleidet oder ausgefüllt werden, während in den äußeren Nadelschichten die Auflösung des Opals weiter fortschreitet. So erhalten wir die stark variierenden Bilder, daß die längsgespaltenen Röhren, also die Hohlformen der Stabnadeln, bisweilen Innenkörper von sehr verschiedener Dicke zeigen, die an einem oder an beiden Enden zugespitzt sind (Taf. 2, Fig. 2; Taf. 3, Fig. 1–3). Weiterhin beobachtet man gelegentlich in dem einen oder anderen Nadelhohlraum ein haarfeines Kieselstäbchen, das ringsum frei steht und nur an den Enden fixiert ist. Hier liegt eine sehr frühzeitige Ausfüllung des noch nicht oder nur sehr wenig erweiterten Achsenkanals vor. Auf Grund dieser schwankenden Ausbildungsweisen muß mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß manches, was wir zuvor unbesehen als Spongien-Nadeln angegeben haben, gar nicht ursprüngliche Spicula sind, sondern mehr oder weniger vollständige Ausgüsse der aufgelösten Axialregion, denen die äußere Ummantelung fehlt.

Außer Chalcedon kann auch Glaukonit als Füllmasse auftreten und als ± dicker Kegel oder Zylinder frei in den Hohlraum der Röhren (Taf. 10, Fig. 1, 2) oder in den noch vorhandenen Opal der Nadeln hineinragen. Stellenweise gehäuft sind die Spicula auch durch Pyrit ersetzt. In anderen Fällen beobachtet man innen Glaukonit, außen Pyrit bzw. Limonit oder im Inneren Limonit und im Außenmantel Calcit.

Was wir von den stabförmigen Nadeln sagten, gilt auch für die nierenförmigen Rhaxe und die kugligen Sphaere. Sie treten uns meist als Hohlräume entgegen, die von einer mehr oder weniger dicken Kruste von Chalcedon umgeben sind. Die Innenwand dieser Rinden ist zwar einigermaßen glatt, aber, entsprechend der einstigen Oberfläche der Kugeln, nicht so spiegelblank wie bei den Stabnadeln. Die äußere Oberfläche der Wand ist rauh und unregelmäßig gestaltet.

Andere Kugeln sind mit Opal, Glaukonit, Pyrit oder ebenfalls Chalcedon ausgefüllt. Auch Calcit kann gelegentlich an die Stelle des ursprünglichen Opals treten. Bisweilen ist noch ein peripherer Kranz von radialen, speichenartigen Pfeilern sichtbar, die wohl den ursprünglichen Achsen der Kugeln entsprechen. Das Innere wird dann von einem Hohlraum oder einer beliebigen Ausfüllmasse eingenommen.

Fügen wir noch hinzu, *daß die wenigen angetroffenen Foraminiferen*, abgesehen von der agglutinierenden Form, in calcitischer Substanz vor-

liegen. Die Radiolarien dagegen sind teils silikatisch, teils karbonatisch, also sekundär verkalkt.

Wir haben damit generell den folgenden Ablauf von Vorgängen: 1. Beginn einer Auflösung der wasserhaltigen Kieselsäure des organismisch ausgeschiedenen Opals, bei den Spicula der Spongien von der Längsachse bzw. vom Zentrum aus fortschreitend. 2. Imprägnation des Sediments und insbesondere des Randgebietes der Fossilien mit Kieselsäure, die zu Chalcedon kristallisierte und einen widerstandsfähigen Negativabdruck der ursprünglichen Formen lieferte. 3. Auflösung auch der äußeren Opalschichten der Spicula. 4. Sekundäre Ausfüllung der von den Chalcedon-Krusten gelieferten Matrizen durch Kieselsäure, Glaukonit, Pyrit oder Calcit.

Endlich ist vielfach eine Verkalkung des Füllgesteins der Ammoniten eingetreten. Man beobachtet bisweilen ± ebene, spatartig glänzende Bruchflächen, die mit Salzsäure aufbrausen und im Schliff unter gekreuzten Nicols über größere Bereiche gleichmäßig auslöschen. Das Material besteht zur Hauptsache aus $CaCO_3$ mit geringen Beimengungen von $MgCO_3$. Die Hohlformen der Spicula sind da vollständig oder teilweise von Karbonat ausgefüllt. In vielen Fällen ist zu erkennen, daß der Calcit die Kieselsäure verdrängt hat.

Es handelt sich da wohl um Ausscheidungen aus den gleichen Lösungen, die auch den karbonatischen Inhalt der nicht mit Sediment gefüllten Luftkammern der Ammoniten geliefert haben. Diese Karbonat-Füllungen bestehen nach einer freundlicherweise von Dr. Ernst veranlaßten Analyse ebenfalls im wesentlichen aus Calciumkarbonat (etwa 90%) und einem kleinen Anteil von Magnesiumkarbonat (etwa 5%).

Die diagenetischen Umwandlungen sind also gekennzeichnet durch Labilität, Variabilität und Reversibilität. Auflösung und Wiederausscheidung, Entkieselung und Wiederverkieselung oder Verkalkung können sich zeitlich ablösen oder gar in engem räumlichen Nebeneinander abspielen. Diese Dinge sind im einzelnen schwer durchschaubar, aber wohl von stark schwankenden örtlichen Bedingungen in den pH-Werten, der Einwirkung von Spuren-Elementen usw. abhängig.

VI. Zusammenfassung

Gehäuse von Craspediten aus der Oberen Wolga-Stufe (Ob. Weißjura) der Russischen Tafel enthalten in ihren Luftkammer-Ausfüllungen massenhaft röhrenförmige Kleinfossilien, die zunächst rätselhaft erschienen

und Anlaß zu dieser sich immer mehr ausweitenden Untersuchung boten. Es stellte sich bald heraus, daß die Röhren keine Wände irgendwelcher Gehäuse, sondern kieselige Umkrustungen, also Abdrücke später aufgelöster Spongien-Nadeln sind. Wegen des starken Hervortretens dieser nadelförmigen und auch kugligen Spicula kann das Füllgestein der Craspediten als Spiculit bezeichnet werden.

Im Fundbereich dieser Ammoniten, der sich über eine Länge von vielen hundert Kilometern erstreckt, müssen also ausgedehnte Schwammsiedlungen vorhanden gewesen sein. Die vorliegenden Handstücke bieten Anzeichen für Aufarbeitungen und Umbettungen, die mit jüngst behaupteten Schichtlücken und unruhigen Sedimentations-Bedingungen an der Basis der Oberen Wolga-Stufe zusammenhängen mögen.

Es erhob sich die Frage, auf welche Weise die Spongien-Reste und vielen weiteren Kleinfossilien in die Gehäuse gelangt sind bzw. wie allgemein die sedimentäre Füllung und Steinkern-Bildung der Luftkammern erfolgt ist. Die Untersuchung mußte damit auf alle Erscheinungen ausgedehnt werden, die in irgendeinem Zusammenhang mit diesem Zentralthema stehen. Geprüft wurde die Schalensubstanz der Ammoniten, die durchweg sekundär in Calcit umgewandelt zu sein scheint. In weiter Verbreitung sind die Außenschalen, Septen und Siphonen der Craspediten von parasitären Pilzen befallen, die zu einer Zerstörung der Schalen beitragen.

Ein gewisser Einfluß auf die Ausfüllung der Luftkammern wurde durch intrakamerale Conchiolin-Lamellen ausgeübt, die eine Kammerung innerhalb der Septalkammern bewirken. Sie sind früher bereits in der Literatur beschrieben worden; ihr hier festgestellter Umfang und die ihnen zukommende Bedeutung waren aber bisher nicht bekannt. Die Kammerlamellen sind teils an der Vorder-, teils an der Hinterseite der Septen angeheftet, verlaufen von da quer durch die Kammer und sind an der Externseite mit dem Sipho verbunden. Ein besonderes Problem bieten die jeweils hinter einem Septum gelegenen Lamellen, die erst entstanden sein können, nachdem sowohl der Sipho wie das die Kammer abschließende Septum ausgebildet vorlagen und einen festen Rahmen für die Anheftung boten. Es scheinen gewisse Beziehungen zu den kameralen Ablagerungen fossiler Nautiloidea und Coleoidea vorzuliegen.

Es folgt ein Überblick über die in den Gehäusen angetroffenen Kleinfossilien. Weitaus überwiegend sind die Spicula von Poriferen, die mit einer ganzen Anzahl verschiedener Typen auch körperlich erhalten in den Rückständen des Gesteins nach Säure-Behandlung gefunden wurden. Belegt sind dadurch mehrere Ordnungen und Unterordnungen der beiden

Unterklassen Demospongida und Hexactinellida. Verglichen mit anderen altersgleichen Vorkommen fällt einmal die geringe Größe der weitaus meisten Spicula auf und zum anderen die äußerst schwache Vertretung der Lithistiden, die sonst im Oberjura das herrschende Element zu bilden pflegen. Es wurde die Frage aufgeworfen, ob da vielleicht boreale Einflüsse im Spiele sind.

Neben den sicheren Resten von Kieselschwämmen treten Stachelkugeln auf, die stets nur als Hohlformen im Gestein, niemals aber körperlich erhalten im Säure-Rückstand gefunden wurden. Sie waren daher vielleicht primär kalkig und mögen Skleriten von Ascidien darstellen. Die Radiolarien sind mit je einigen wenigen Formen der Nassellaria und der Spumellaria vertreten. Kalkschalige und agglutinierende Foraminiferen sind vorhanden, aber selten. Auch Hystrichosphaerideen fanden sich mit einigen Formen unter den Kleinfossilien.

In der Wohnkammer eines Ammoniten wurde ein „Gelege" von etwa einem Dutzend ellipsoidischer Körper beobachtet und geprüft im Hinblick auf die Frage, ob hier Eier des Gehäuse-Bewohners vorliegen könnten. Diese jüngst für einen liassischen Ammoniten geäußerte Vermutung läßt sich auf unseren Fall nicht übertragen. Wahrscheinlicher ist eine Deutung als Kotpillen irgendeines Invertebraten.

Eingehend besprochen wird alsdann der Ausfüllungs-Vorgang unserer Ammoniten-Gehäuse. Manche ältere Vorstellungen müssen als unhaltbar oder nur begrenzt gültig abgelehnt werden, da sie die Anforderungen nicht erfüllen, die durch den fossilreichen Kammer-Inhalt in unserem Falle gestellt werden. Die Deutung hat dem Tatbestande Rechnung zu tragen, daß die in den Luftkammern auftretenden Kleinfossilien eine bestimmte Größe nicht überschreiten, die durch die Weite des Siphos gesetzt ist. Das System Kammerung + Sipho hat also als Filter für das eindringende Sediment mit seinem Fossilgehalt gewirkt. Damit ist erwiesen, daß der Sipho als die einzige natürliche Verbindung zwischen den Luftkammern der Zubringer und Verteiler der Sedimentfüllung gewesen ist, wie sich durch zusätzliche Beobachtungen weiterhin stützen läßt. Verletzungen der Siphonalhüllen müssen hinzutreten, damit die Sediment-Suspension den Sipho durchströmen und in die Luftkammern eindringen konnte.

Ein Schlußkapitel behandelt kurz die recht komplizierten und reversiblen diagenetischen Umwandlungen der Steinkerne durch Entkieselung, Verkieselung und Verkalkung.

VII. Literatur

BLANCKENHORN, M.: *Pteropodenreste aus der Oberen Kreide Nord-Syriens und aus dem hessischen Oligocän.* – Z. dt. geol. Ges., **41**, 593–602, Taf. 22, Berlin 1889.

BOEKSCHOTEN, G. J.: *Shell borings of sessile epibiontic organisms as palaeogeological guides (with examples from the Dutch coast).* – In: Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., **2**, 333–379, 16 Abb., 3 Taf., Amsterdam 1966.

CAROZZI, A. V.: *Microscopic sedimentary petrography.* – VII + 485 S., 88 Abb., New York-London (Wiley) 1960.

CASEY, R.: *The position of the Middle Volgian in the English Jurassic.* – Proc. geol. Soc. London, 1967, Nr. 1640, 128–133, 1 Abb., London 1967.

CAYEUX, L.: *Les Roches sédimentaires de France. Roches siliceuses.* – Mém. Carte géol. France, VIII + 774 S., 17 Abb., 30 Taf., Paris 1929.

CLOUD, P. E.: *Environment of calcium carbonate deposition west of Andros Island, Bahamas.* – U.S. geol. Surv. prof. Pap., **350**, VI + 138 S., 46 Abb., 10 Taf., Washington 1962.

CRICKMAY, C. H.: *The discovery of the prosiphon in Cretaceous ammonites from California, with remarks upon the function of the organ.* – Amer. J. Sci., (5) **9**, 229–232, 3 Abb., New Haven, Conn., 1925.

DEECKE, W.: *Die Fossilisation.* – VII + 216 S., Berlin (Borntraeger) 1923.

DEFLANDRE, G. & DEFLANDRE-RIGAUD, M.: *Micrascidites manip. nov., sclérites de Didemnidés (Ascidies, Tuniciers) fossiles du Lutétien du Bassin parisien et du Balcombien d'Australie.* – C. R. somm. Soc. géol. France, 1956, 47–49, 5 Abb., Paris 1956.

DEFLANDRE-RIGAUD, M.: *Quelques observations sur les spicules d'Éponges calcaires fossiles.* – Microscopie, Cahier Nr. 4, M151–M161, 35 Abb., Paris 1949.

DENTON, E. J. & GILPIN-BROWN, J. B.: *On the buoyancy of the pearly Nautilus.* – J. mar. biol. Assoc. U. K., **46**, 723–759, 11 Abb., 2 Taf., Cambridge 1966.

ERBEN, H. K.: *Über den Prosipho, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea.* – Paläont. Z., **36**, 99–108, 3 Abb., Taf. 11–12, Stuttgart 1962.

FOLK, R. L.: *Spectralsubdivision of limestone types.* – In: *Classification of carbonate rocks;* Mem. Amer. Assoc. Petrol. Geol., **1**, 62–84, 7 Abb., Tulsa, Okla., 1962 (Reprint 1963).

GÉCZY, B.: *Ammonoides jurassiques de Csernye, Montagne Bakony, Hongrie. Part I (Hammatoceratidae).* – Geol. hungar., Ser. palaeont., **34**, 185 S., 126 Abb., 44 Taf., Budapest 1966.

GEISLER, R.: *Zur Stratigraphie des Hauptmuschelkalks in der Umgebung von Würzburg mit besonderer Berücksichtigung der Ceratiten.* – Jb. preuß. geol. Landesanst., **59**, (1938), 197–248, 16 Abb., Taf. 4–8, Berlin 1939.

GERASSIMOV, P. A. & MIKHAILOV, N. P.: [*Volgian stage and the geostratigraphical scale for the upper series of the Jurassic system.*] – Isvest. Akad. Nauk SSSR., Ser. geol., Nr. 2, 1966, 118–138, 6 Abb., Moskau 1966. – [Russ.]

GEYER, O. F.: *Der erste Nachweis einer Radiolarie im süddeutschen Oberjura.* – Geol. Bl. NO-Bayern, **11**, 101–103, 2 Abb., Erlangen 1961.

–: *Über Schwammgesteine (Spongiolith, Tuberolith, Spiculit und Gaizit).* – HERMANN-ALDINGER-Festschr., 51–59, 1 Abb., Taf. 6–8, Stuttgart (Schweizerbart) 1962.

GRAMANN, F.: *Schwamm-Rhaxen und Schwamm-Gesteine (Spongiolithe, Spiculite) aus dem Oxford NW-Deutschlands.* – Geol. Jb., **80**, 213–220, 1 Abb., Taf. 22, Hannover 1962.

GRANDJEAN, F.: *Le siphon des Ammonites et des Bélemnites.* – Bull. Soc. géol. France, (4) **10**, (1910), 496–519, 22 Abb., Paris 1911.

GRÉGOIRE, CH. & TEICHERT, C.: *Conchiolin membranes in shell and cameral deposits of Pennsylvanian cephalopods, Oklahoma.* – Oklahoma Geol. Notes, **25**, 175–201, 1 Abb., 11 Taf., Norman, Okla., 1965.

GRUNAU, H. R.: *Mikrofazies und Schichtung ausgewählter, jungmesozoischer, Radiolarit-führender Sedimentserien der Zentral-Alpen.* – Int. sediment. petrogr. Ser., **4**, XIII + 179 S., 90 Abb., Leiden 1959.

HAAS, O.: *The Verrau collection of Cretaceous (Albian) ammonites from Angola.* – Bull. Amer. Mus. nat. Hist., **81**, 1–224, 33 Abb., Taf. 1–47, New York 1942.

HERM, D.: *Zur Mikrofazies kalkiger Sedimenteinschaltungen in Vulkaniten der andinen Geosynklinale Mittelchiles.* – Geol. Rdsch., **56**, 657–669, 2 Abb., 2 Taf., Stuttgart 1967.

HÖLDER, H.: *Über die Sipho-Anheftung bei Ammoniten.* – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1954, 372–379, 4 Abb., Stuttgart 1954.

HOLLAND, C. H.: *On the nautiloid Leurocycloceras from the Ludlovian of Wales and the Welsh Borderland.* – Palaeontology, **7**, 525–540, 6 Abb., Taf. 83, London 1965.

ILLING, L. V.: *Bahaman calcareous sands.* – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., **38**, 1–95, 13 Abb., 9 Taf., Tulsa, Okla., 1954.

KOLB, R.: *Die Kieselspongien des schwäbischen Weißen Jura.* – Palaeontographica, **57**, 141–256, 27 Abb., Taf. 11–21, Stuttgart 1910.

KORNICKER, L. S. & PURDY, E. G.: *A Bahamian faecal-pellet sediment.* – J. sediment. Petrol., **27**, 126–128, 1 Abb., Tulsa, Okla., 1957.

KOZŁOWSKI, R.: *Oeufs fossiles des Céphalopodes?* – Acta palaeont. polon., **10**, 3–9, 2 Abb., Warszawa 1965.

KUMM, A.: *Diagenetische und metagenetische Veränderungen an Ceratiten.* – Jber. niedersächs. geol. Ver., **20**, 1–40, 6 Abb., Taf. 1, Hannover 1927.

LAUBENFELS, M. W. DE: *Sponges of the Post-Paleozoic.* – In: *Treatise on marine ecology and paleontology, 2, Paleoecology* (Ed. H. S. LADD), Mem. geol. Soc. Amer., **67**, 771–772, New York 1957.

LEHMANN, U.: *Dimorphismus bei Ammoniten der Ahrensburger Lias-Geschiebe.* – Paläont. Z., **40**, 26–55, 11 Abb., Taf. 3–4, Stuttgart 1966.

MUTVEI, H.: *A preliminary report on the structure of the siphonal tube and on the precipitation of lime in the shells of fossil Nautiloids.* – Ark. Mineral. Geol., **2**, 179–190, 4 Abb., 1 Taf., Stockholm 1956.

–: *On the shells of Nautilus and Spirula with notes on the shell secretion in non-cephalopod molluscs.* – Ark. Zool., **16**, 221–278, 30 Abb., 22 Taf., Stockholm 1964.

OPPLIGER, F.: *Kieselspongien des schweizerischen weißen Jura.* – Abh. schweiz. palaeont. Ges., **46**, 1–76, 6 Abb., 5 Taf., Genf 1926.

RAUFF, H.: *Palaeospongiologie.* – Palaeontographica, **40**, VI + 346 S., 75 Abb., 17 Taf., Stuttgart 1893–1894.

REIF, W.-E.: *Schwammspicula aus dem Weißen Jura Zeta von Nattheim (Schwäbische Alb).* – Palaeontographica, (A) **127**, 85–102, Taf. 12–15, Stuttgart 1967.

REYMENT, R. A.: *Some factors in the distribution of fossil cephalopods.* – Stockholm Contr. Geol., **1**, 6, 97–184, 24 Abb., Stockholm 1958.

REYMENT, R. A.: *Notes on the internal structure of some Jurassic and Cretaceous ammonites.* – Stockholm Contr. Geol., **5**, 2, 19–39, 22 Abb., Taf. 1, Stockholm 1959.

SCHINDEWOLF, O. H.: *Zur Stammesgeschichte der Cephalopoden.* – Jb. preuß. geol. Landesanst., **55**, (1934), 258–283, 7 Abb., Taf. 19–22, Berlin 1935.

–: *Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten.* Lief. I–VI. – Abh. Akad. Wiss. Lit., math.-nat. Kl., (1960–1966), 1–730, 439 Abb., 3 Taf., Mainz 1961–1967.

–: *Parasitäre Thallophyten in Ammoniten-Schalen.* – Paläont. Z., H. SCHMIDT-Festb., 206–215, 1 Abb., Taf. 21–23, Stuttgart 1962.

–: *Pilze in oberjurassischen Ammoniten-Schalen.* – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **118**, 177–181, Taf. 16, Stuttgart 1963.

SCHRAMMEN, A.: *Die Kieselspongien des Oberen Jura von Süddeutschland. B. Besonderer Teil.* – Palaeontographica, (A) **85**, 1–114, Taf. 1–17, Stuttgart 1936.

SEILACHER, A.: *Umlagerung und Rolltransport von Cephalopoden-Gehäusen.* – N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 1963, 593–615, 9 Abb., Stuttgart 1963.

–: *Lobenlibellen und Füllstruktur bei Ceratiten.* – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **125**, 480–488, 3 Abb., Taf. 43–44, Stuttgart 1966.

SIEBER, R.: *Über den Erhaltungszustand und das Vorkommen einer unterkarnischen Cephalopodenfauna am Feuerkogel bei Aussee.* – Verh. zool.-bot. Ges. Wien, **83**, (55)–(60), Wien 1933.

TEICHERT, C. et al.: *Endoceratoidea – Actinoceratoidea – Nautiloidea.* – *Treatise Invertebr. Paleont.*, Ed. R. C. MOORE, Part K, Mollusca 3, K 13–K 466, Abb. 1–337, Lawrence, Kans., 1964.

TRUEMAN, A. E.: *The ammonite siphuncle.* – Geol. Mag., **57**, 26–32, 2 Abb., London 1920.

VOIGT, E.: *Über angebliche Pteropodenreste aus dem oberen Senon Dänemarks.* – Paläont. Z., **25**, 139–142, Taf. 8, Stuttgart 1952.

VOIGT, E. & HÄNTZSCHEL, W.: *Gradierte Schichtung in der Oberkreide Westfalens.* – Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf., **7**, 495–548, 7 Abb., 18 Taf., Krefeld 1964.

WAGNER, W.: *Kieselschwämme und Schwamm-Ökologie im Korallenkalk des oberen Malm von Laisacker bei Neuburg a. d. Donau.* – Mitt. bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **3**, 1–20, Taf. 1–2, München 1963.

WANNER, J.: *Gesteinsbildende Foraminiferen aus Malm und Unterkreide des östlichen Ostindischen Archipels. Nebst Bemerkungen über Orbulinaria* RHUMBLER *und andere verwandte Foraminiferen.* – Palaeont. Z., **22**, 75–99, 37 Abb., Taf. 1–2, Berlin 1940.

WENGER, R.: *Die germanischen Ceratiten.* – Palaeontographica, (A) **108**, 57–129, 44 Abb., Taf. 8–20, Stuttgart 1957.

WETZEL, W.: *Untersuchung eines großen Jurafindlinges von besonderem sedimentologischen und paläobiologischen Interesse.* – Palaeontographica, (A) **105**, 133–165, Taf. 22–23, Stuttgart 1954.

–: *Schalen-Parasitismus bei Ammoniten (aufgrund schleswig-holsteinischer Funde).* – Meyniana, **14**, 66–69, 2 Abb., Kiel 1964.

WUNDERLICH, H. G.: *Zur Bestimmung von Discoceratiten-Bruchstücken mittels Eichkurven.* – Paläont. Z., **40**, 56–64, 3 Abb., Stuttgart 1966.

ZITTEL, K. A.: *Die Cephalopoden der Stramberger Schichten.* – Palaeont. Mitth. Mus. Bayer. Staates, **2**, VIII + 118 S., 24 Taf., Stuttgart 1868.

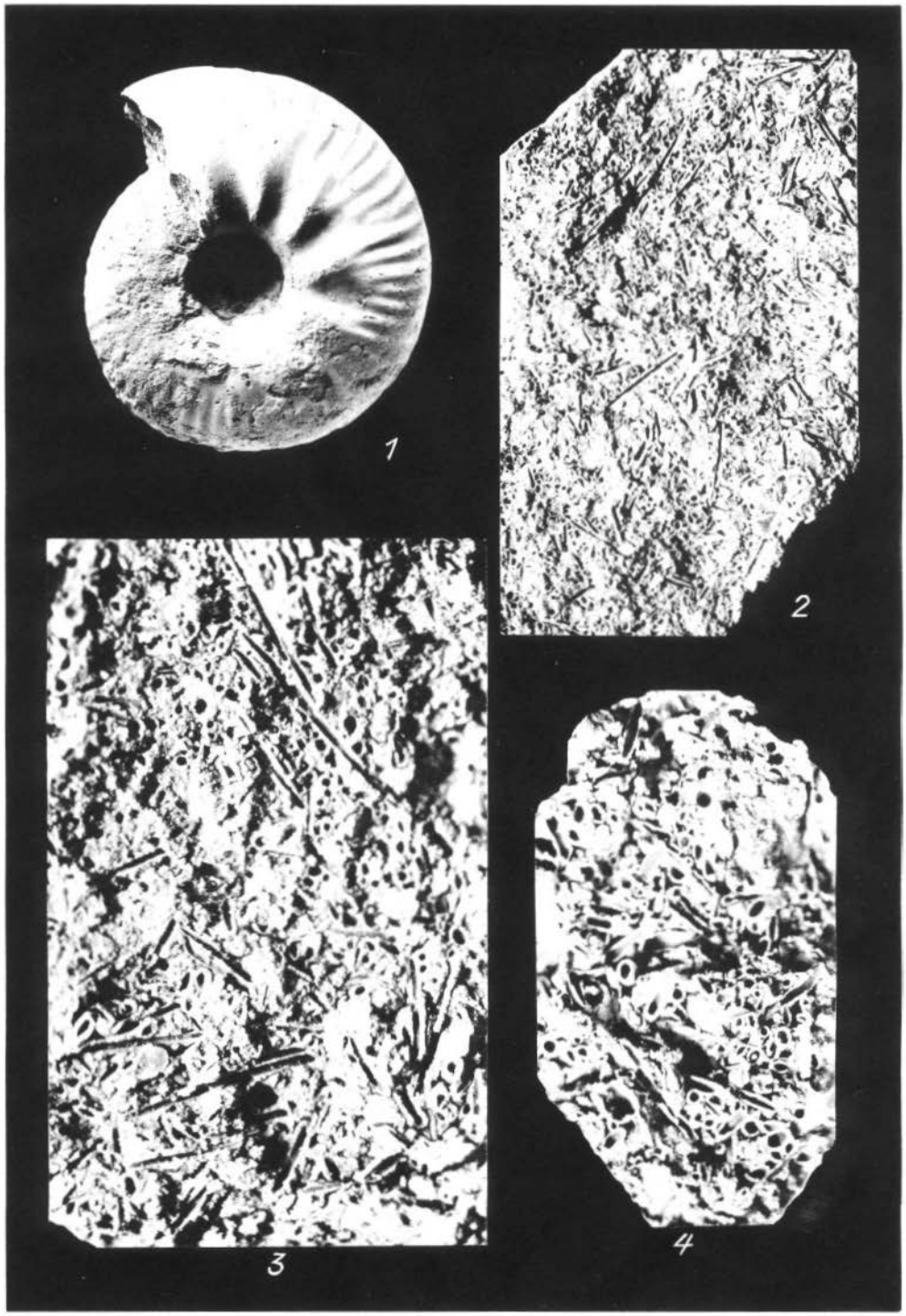
TAFELTEIL

TAFEL 1

Fig. 1. *Craspedites* cf. *nodiger* (Eichw.) aus der Oberen Wolga-Stufe von Kachpur als Beispiel für die hier behandelten Ammoniten-Gehäuse. Tübingen Nr. 1342/2. 1×.

Fig. 2—4. Bruchflächen des Füllgesteins (Spiculits) in den Luftkammern der Craspediten. Die durchweg als Hohlformen vorliegenden Schwamm-Spicula zeigen keine ausgesprochene Orientierung und Einregelung. — 2: 15×; 3 u. 4: 30×.

Sämtliche Bilder dieser und der folgenden Tafeln beziehen sich, von einigen wenigen, besonders gekennzeichneten Ausnahmen abgesehen, auf Craspediten aus der Oberen Wolga-Stufe der Russischen Tafel bzw. auf die in ihnen nachgewiesenen Kleinfossilien. Das Belegmaterial befindet sich im Tübinger Institut und Museum für Geologie und Paläontologie unter der Sammelnummer 1342.


1
2
3
4

TAFEL 2

Fig. 1. Bruchfläche des Spiculits mit zahlreichen stabförmigen Schwammnadeln, die als Hohlformen vorliegen und in verschiedenen Richtungen angebrochen sind, mit teils hohlen und teils sekundär ausgefüllten Schwammkugeln (Sphaeren) und (unten links) einigen Radiolarien (Nassellaria). 30 ×.

Fig. 2. Bruchfläche des Spiculits mit zahlreichen Abdrücken (Hohlröhren) von Schwammnadeln, etwas unterhalb der Bildmitte ein stark erweiterter und sekundär mit Chalcedon ausgekleideter bzw. ausgefüllter Achsenkanal. Tübingen Ce 1194/275. 60 ×.

1

2

TAFEL 3

Fig. 1. Hohlformen von Stabnadeln, eine mit stark erweitertem und sekundär ausgefülltem Achsenkanal. Vergrößerter Ausschnitt aus Taf. 2. Fig. 2. 100 ×.

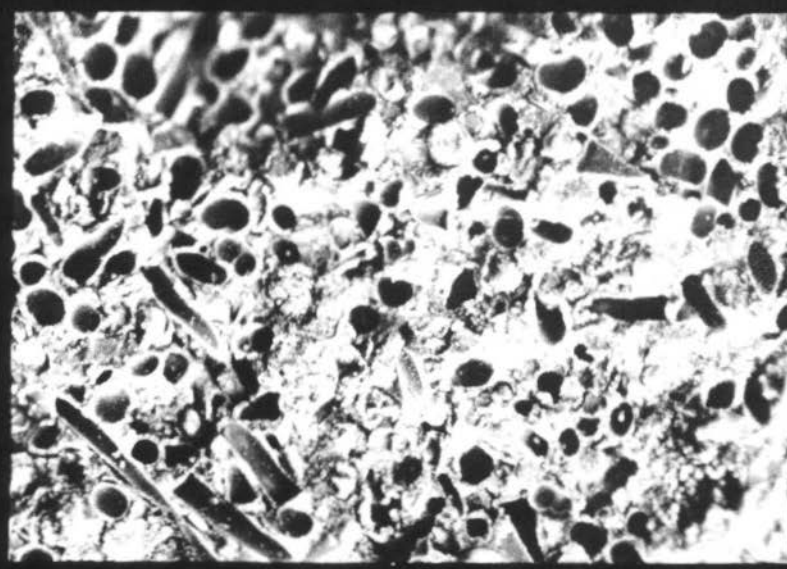
Fig. 2,3. Stabnadeln mit erweitertem und ausgefülltem Achsenkanal. Im umgebenden Gestein Hohlformen von Rhaxen, teilweise mit gut erkennbarem Chalcedon-Mantel. 100 ×.

Fig. 4. Bruchfläche des Spiculits mit hohlen Stabnadeln, Rhaxen und Sphaeren. 60 ×.

1

2

3

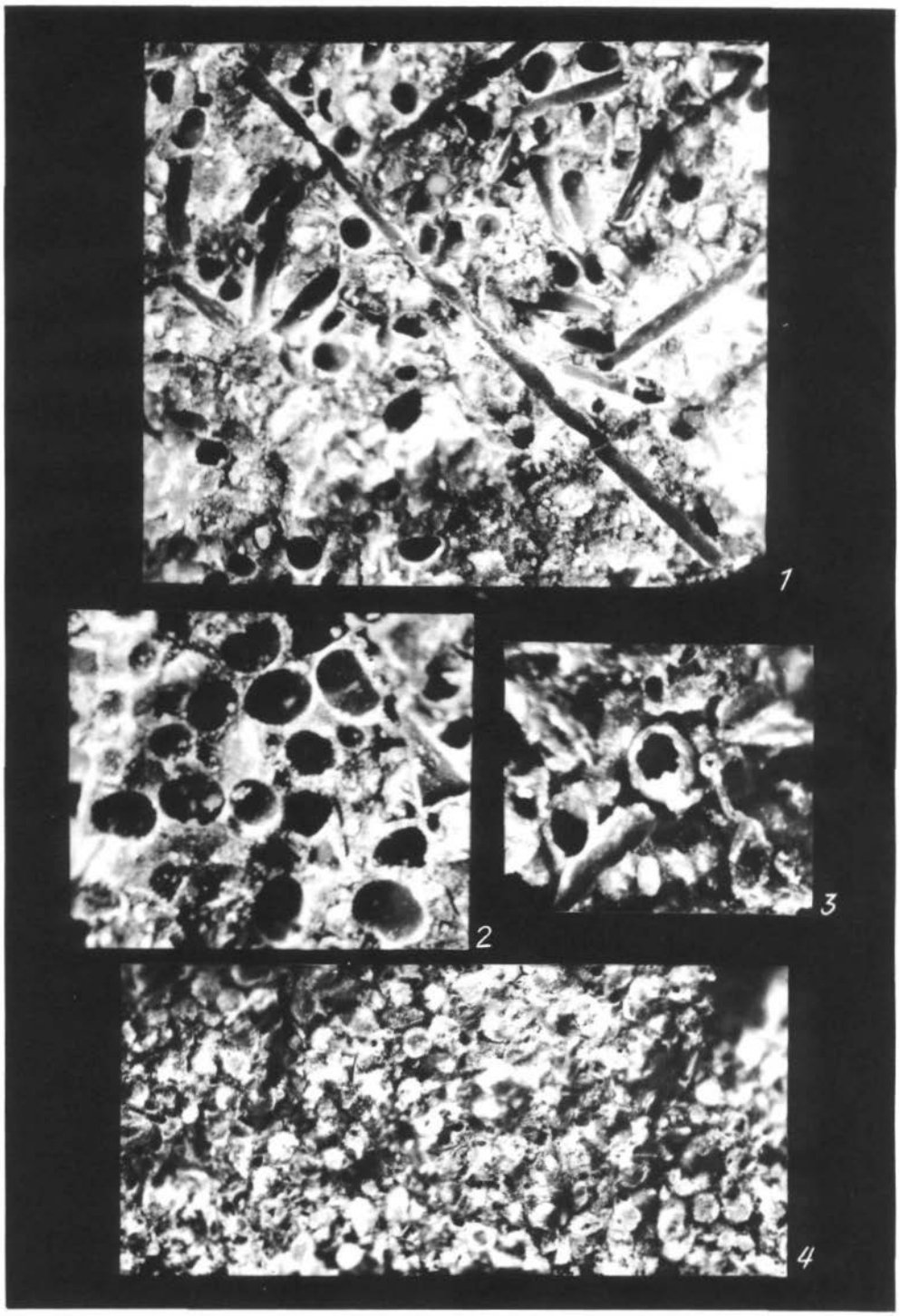


4

TAFEL 4

Fig. 1–3. Hohlformen von Stabnadeln, Rhaxen und Sphaeren, teilweise mit gut sichtbarer sekundärer Kieselkruste. – 1: 60 ×, 2 u. 3: 100 ×.

Fig. 4. Spiculit mit nesterweise angereicherten Sphaeren, teils ausgefüllt, teils als Hohlformen. 30 ×.


1
2
3
4

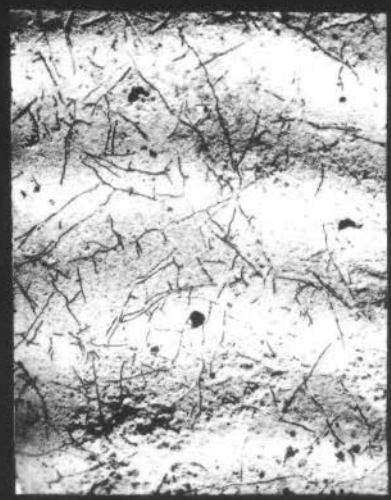
TAFEL 5

Fig. 1. *Mycelites conchifragus* SCHDWF. in einem Septum von *Craspedites* cf. *okensis* (D'ORB.), leicht angeätzt. Orig. Geol. Inst. Tübingen Pl/Ce 1249/1. (Aus SCHINDEWOLF 1963, Taf. 16, Fig. 1.) 5×.

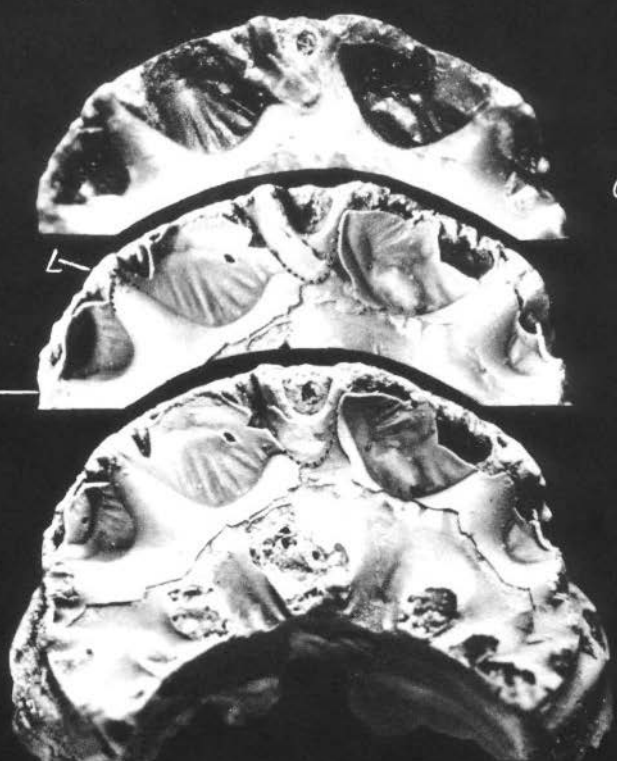
Fig. 2. *Mycelites conchifragus* SCHDWF. in der leicht angeätzten Dorsalschale eines *Craspedites*. Tübingen Nr. 1342/3. 8×.

Fig. 3. Hinterseite der Septalfläche eines *Craspedites okensis* (D'ORB.) mit leicht gerunzelten intrakameralen Conchiolin-Lamellen, welche die hinter die Bildebene zurückbiegenden Sattel-Ausbuchtungen abdeckeln. Tübingen Ce 1194/275. 20×. – a u. b geweißt, in verschiedenen Beleuchtungen; c ungeweißt, die dunkle Färbung der Lamellen gegenüber der hellen Septensubstanz veranschaulichend.

1



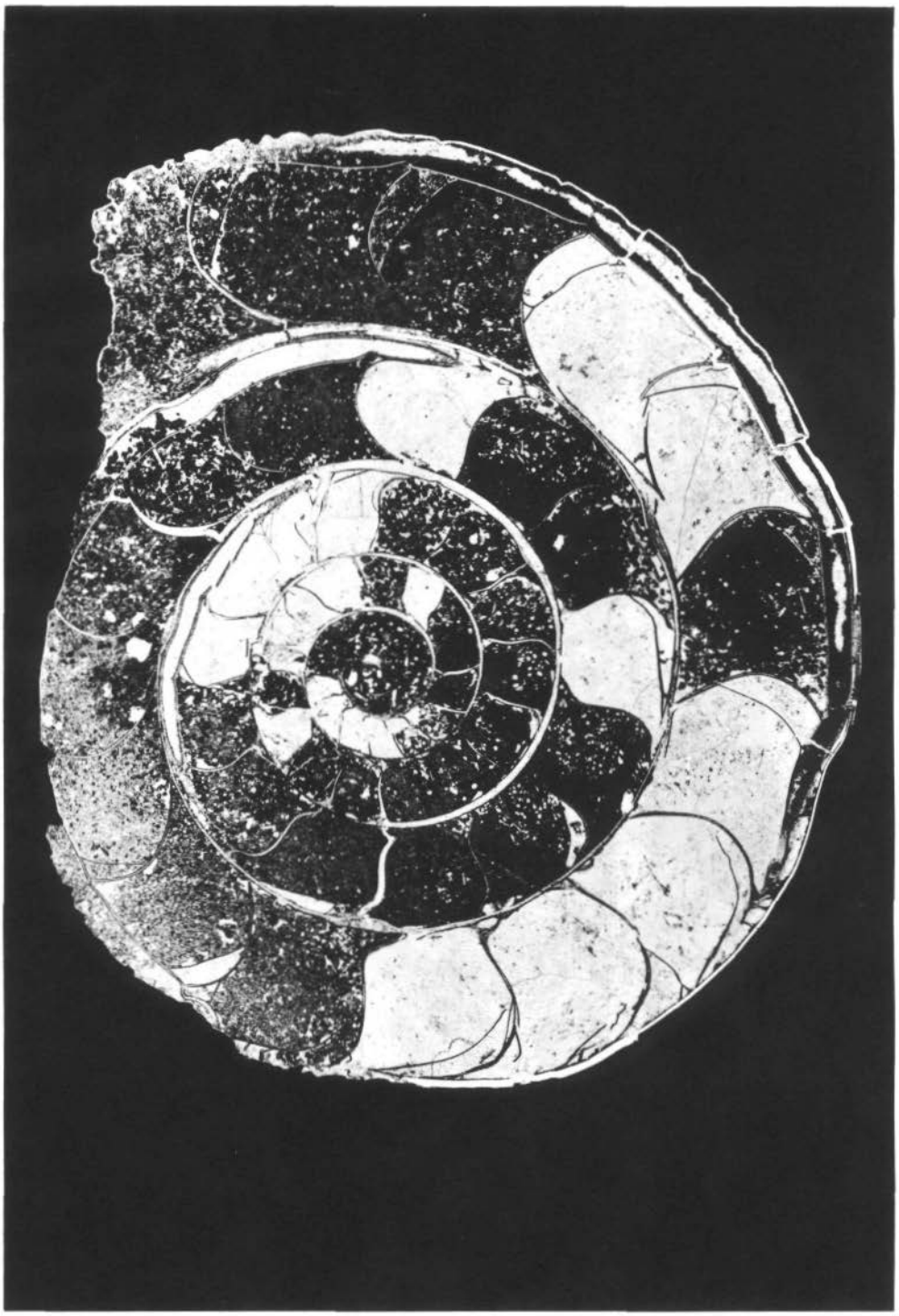
2



3

TAFEL 6

Medianschliff durch einen *Crespedites* mit teilweise gut erhaltenen Kammerlamellen, durch die von den Luftkammern teilweise abweichend ausgefüllte Kammerräume abgegliedert werden. Tübingen Nr. 1342/4. 9 ×.



TAFEL 7

Fig. 1,2. Windungsbruchstücke eines *Craspedites okensis* (D'ORB.) mit „Lobenlinien" der intrakameralen Conchiolin-Lamellen zwischen je zwei echten Lobenlinien. Tübingen Ce 1194/275. 20×.

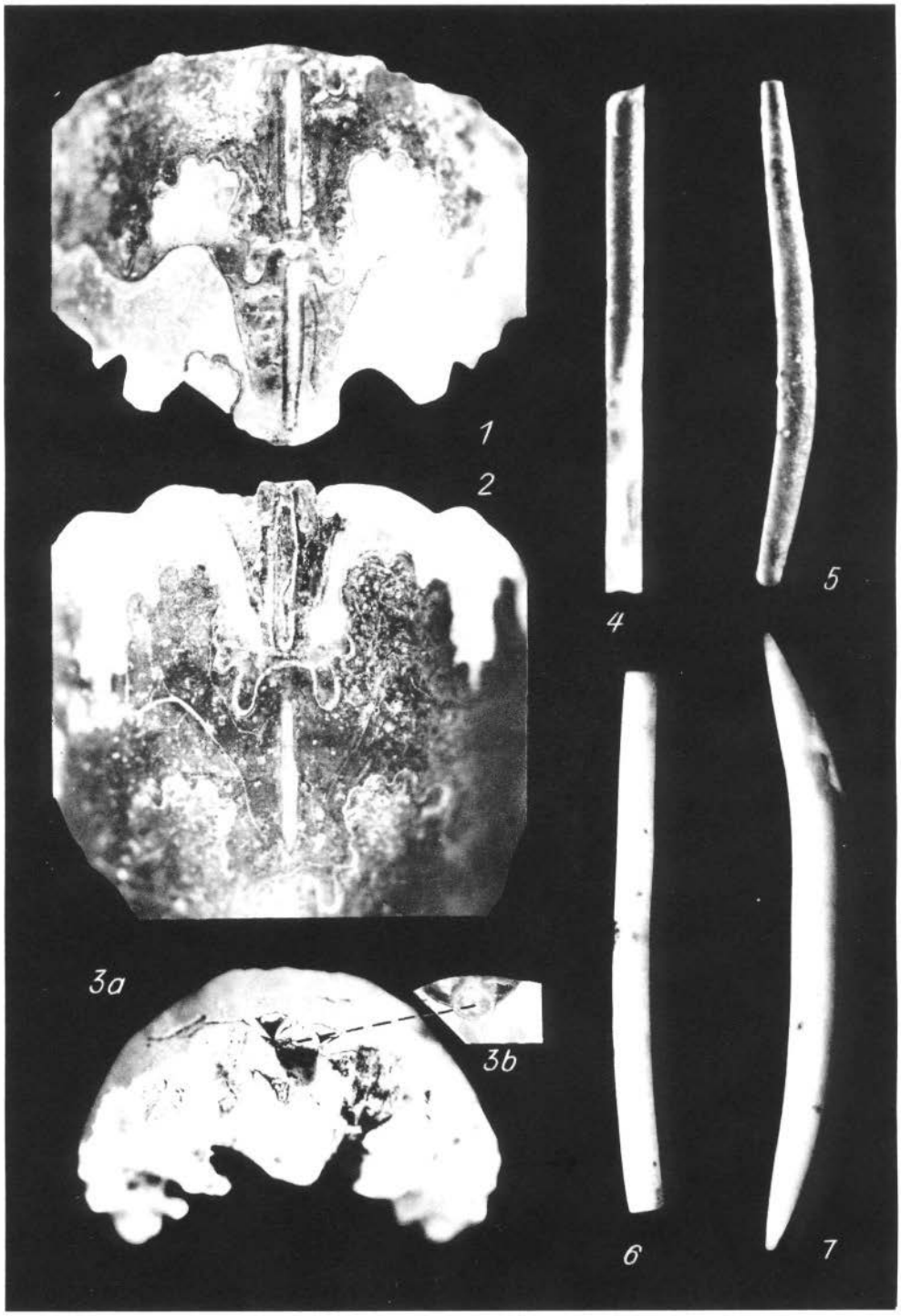
Fig. 3. Septalfläche des gleichen Exemplars, die den schräg zum Sipho einfallenden und mit ihm verbundenen Ventralabschnitt der Kammerlamelle veranschaulicht. 20×. – a geweißt; b ungeweißter Ausschnitt aus a, die dunkle Färbung der Lamelle zeigend.

Fig. 4. Rhabd. 100×.

Fig. 5. Amphistrongyl. 100×.

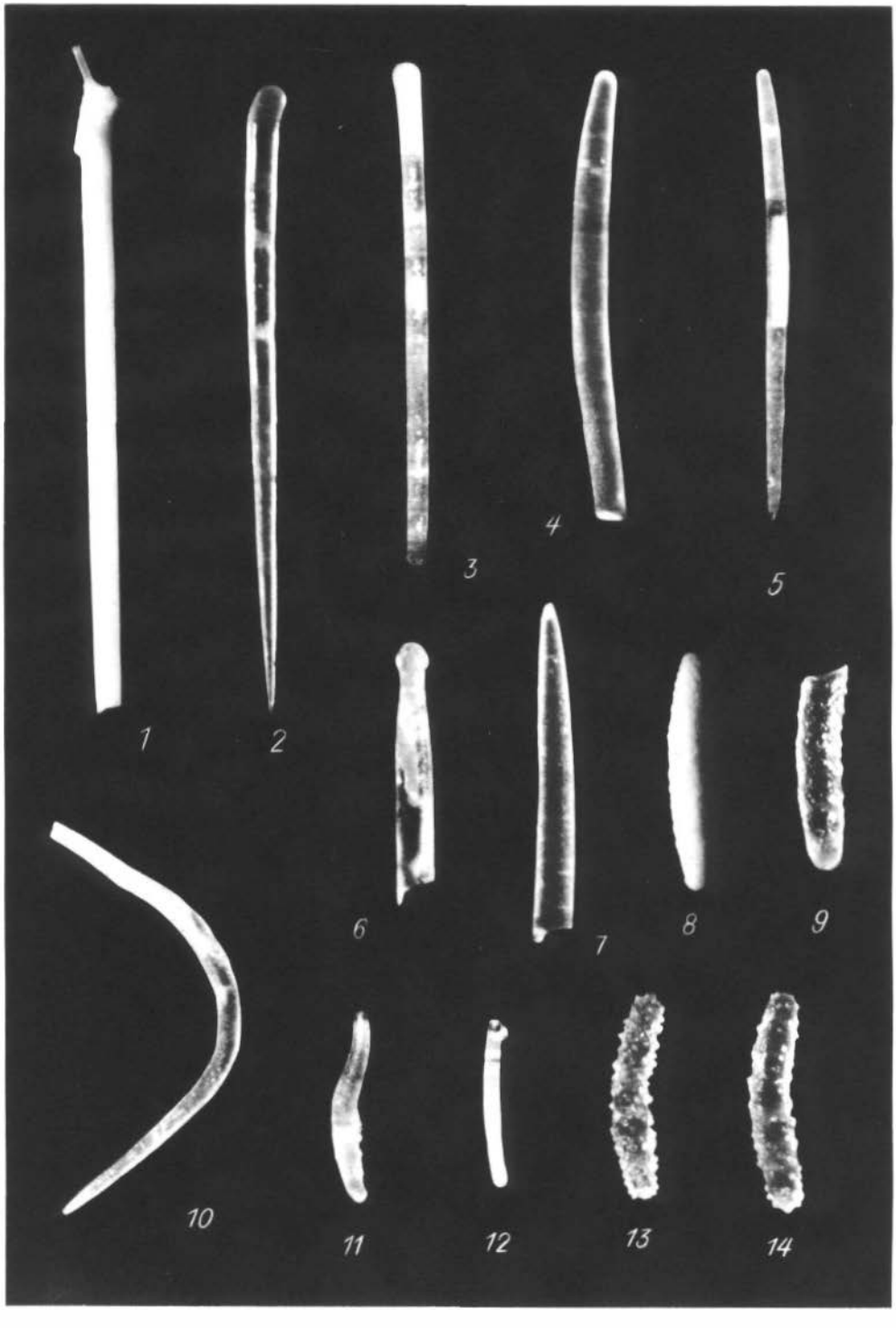
Fig. 6. Amphiox ? 100×.

Fig. 7. Amphiox. 100×.


1
2
3a
3b
4
5
6
7

TAFEL 8

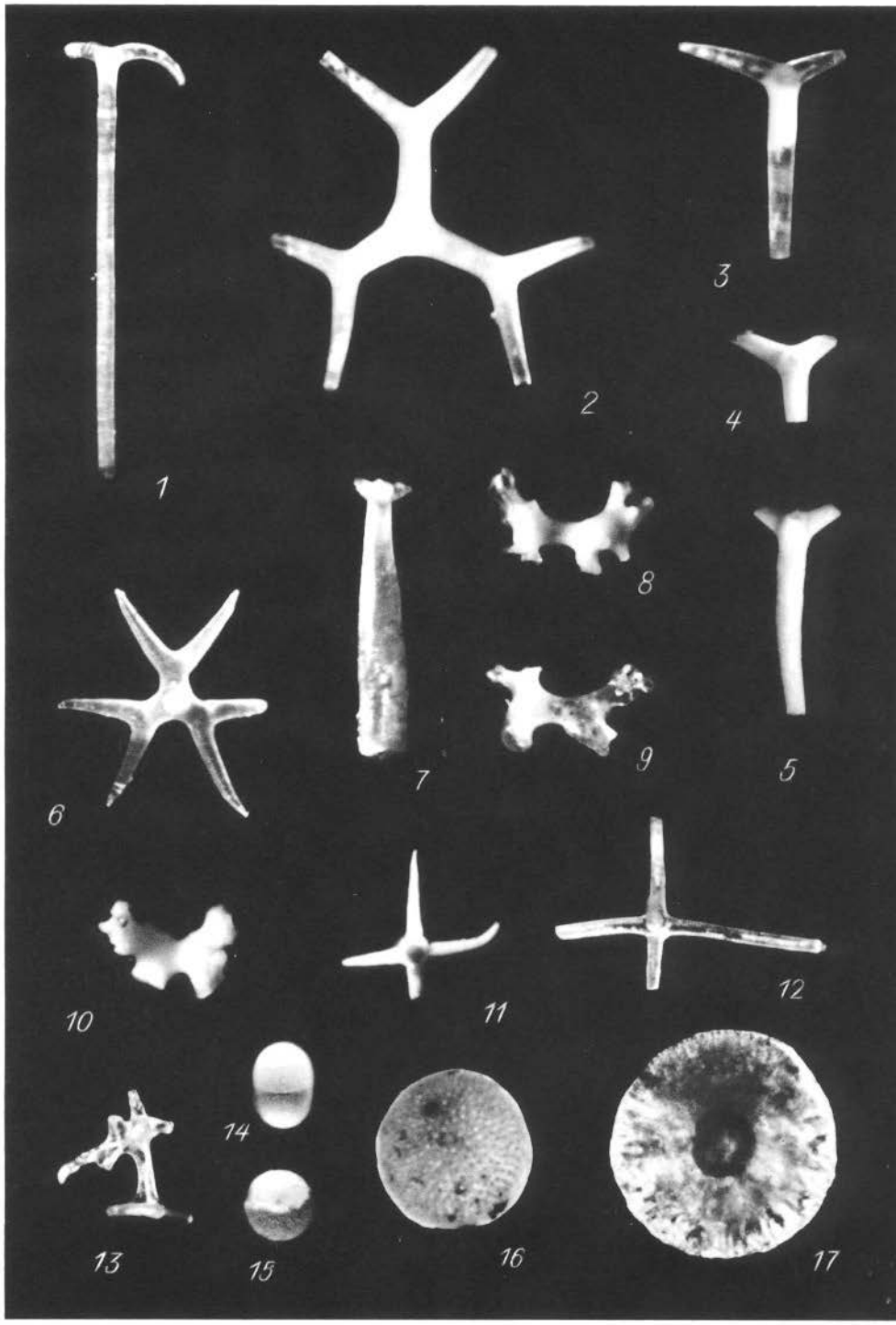
Fig. 1. Rhabd, oben mit heraustretendem abgeknickten Achsenkanal. 100 ×.
Fig. 2. Styl. 60 ×.
Fig. 3. Tylostyl. 60 ×.
Fig. 4. Amphistrongyl. 100 ×.
Fig. 5. Styl (?). 60 ×.
Fig. 6. Tylostyl. 100 ×.
Fig. 7. Amphiox? 100 ×.
Fig. 8, 9, 13, 14. Bestachelte Amphistrongyle. 100 ×.
Fig. 10. Ophirhabd. 60 ×.
Fig. 11, 12. Amphistrongyle. 60 ×.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14

TAFEL 9

Fig. 1. Anatriaen. 60 ×.
Fig. 2. Orthodichotriaen. 100 ×.
Fig. 3. Orthotriaen. 60 ×.
Fig. 4. Caltrop. 60 ×.
Fig. 5. Protriaen. 60 ×.
Fig. 6. Orthodichotriaen. 60 ×.
Fig. 7. Prodichostylotriaen. 100 ×.
Fig. 8–10. Rhizoclone. 100 ×.
Fig. 11. Oxyhexactin. 100 ×.
Fig. 12. Oxypentactin. 60 ×.
Fig. 13. Dictyider Skelettrest mit fest verschmolzenen benachbarten Hexactinen. 60 ×.
Fig. 14. Rhax. 100 ×.
Fig. 15. Sphaer. 100 ×.
Fig. 16. Sphaer, Oberfläche der Kugel. 200 ×.
Fig. 17. Sphaer, Bruchfläche. 300 ×.

Einige der größeren Spicula stammen im Gegensatz zu den übrigen Mikrofossilien vielleicht nicht aus den Luftkammern, sondern aus Wohnkammer-Füllungen. Bei der Aufbereitung wurden die Füllgesteine nicht immer scharf voneinander getrennt gehalten.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17

TAFEL 10

Fig. 1. Rhabd, dessen sehr stark erweiterter Achsenkanal sekundär mit Glaukonit ausgefüllt ist. 270 ×.

Fig. 2. Rhabd mit glaukonitisch ausgefülltem erweiterten Achsenkanal. 200 ×.

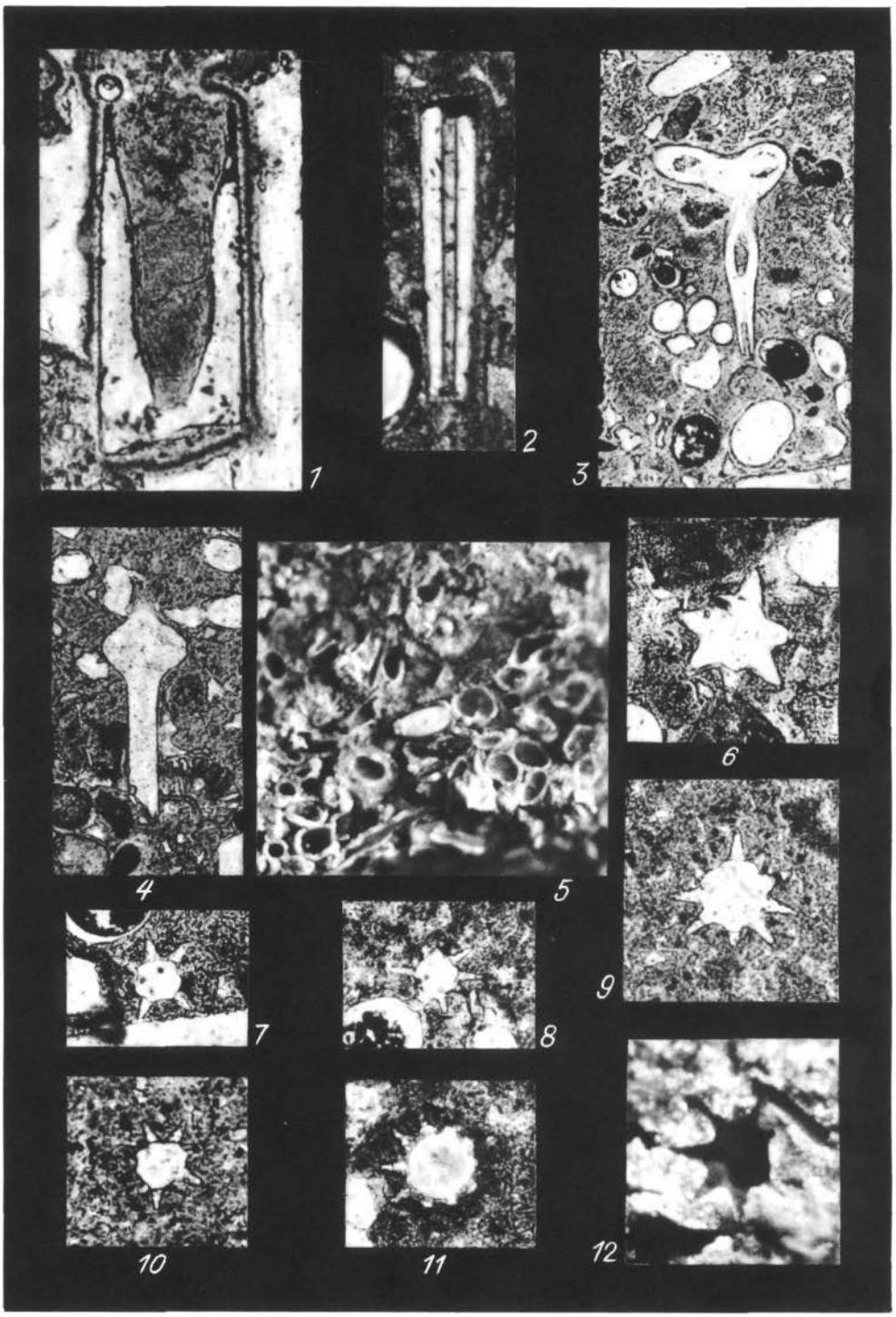
Fig. 3. Triaen (Protriaen ?) und Rhax (Hohlform). 100 ×.

Fig. 4. Hexactin?, Hohlform im Schliff. 100 ×.

Fig. 5. Anreicherung von Rhaxen, in der Mitte sekundäre Ausfüllung des stark erweiterten Achsenkanals einer Stabnadel. 60 ×.

Fig. 6–11. Stachelkugeln als Hohlformen in Dünnschliffen. 200 ×.

Fig. 12. Stachelkugel (Hohlform) im Querbruch einer Kotpille (Taf. 14, Fig. 1 a, b). 200 ×. – Diese Form und die von Fig. 6 (weiterhin vielleicht auch die von Fig. 7–11) könnten zu den Alcyonarien gehören.

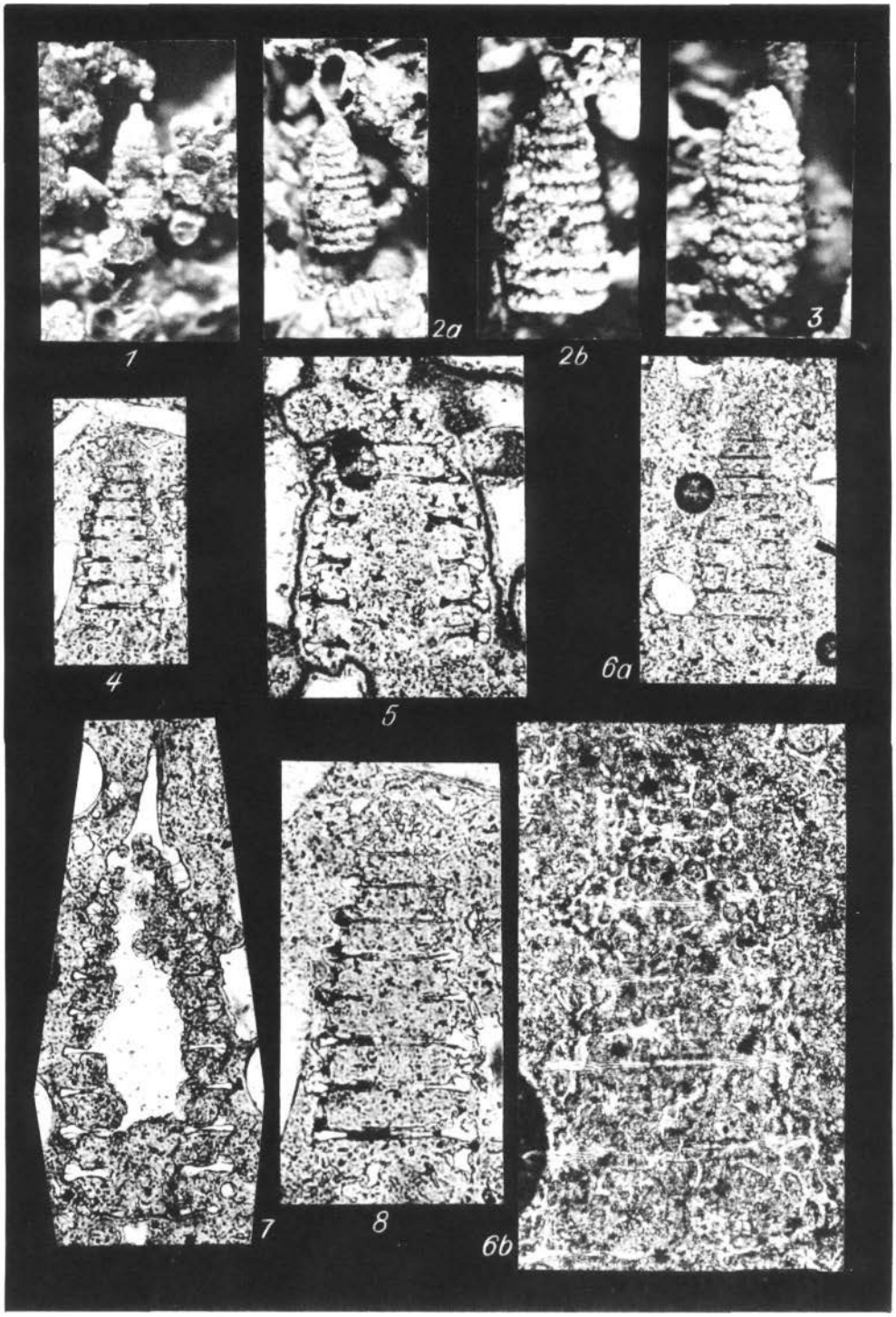

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

TAFEL 11

Radiolarien (Nassellaria).

Fig. 1–3. Körperlich erhaltene Formen auf Bruchflächen des Spiculits, mit Chalcedon umkrustet. – 1: 60×. – 2: vergrößerte Ausschnitte aus Taf. 2, Fig. 1. a: 60×, b: 100×. – 3: 100×.

Fig. 4–8. Schnittbilder aus Dünnschliffen. – 4: 100×. – 5: 200×. – 6a: 100×, 6b mit deutlich erkennbarer Gitterstruktur der Oberfläche, 450×. – 7 u. 8: 200×.


1
2a
2b
3
4
5
6a
7
8
6b

TAFEL 12

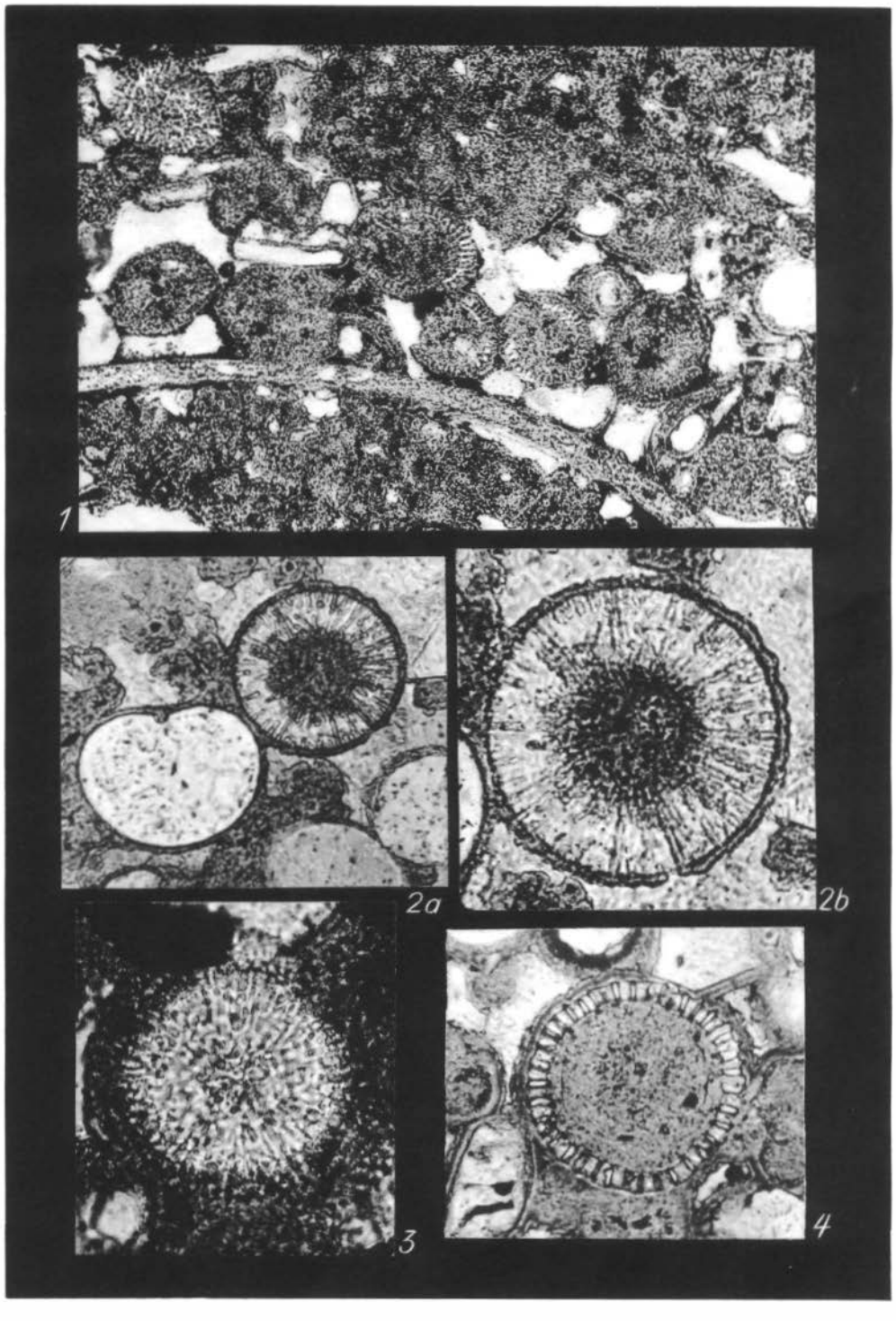
Radiolaria (Spumellaria) oder Sphaere von Porifera in einstweilen nicht sicher deutbaren Schliffbildern.

Fig. 1. Anhäufung zahlreicher Exemplare in einer Ammoniten-Luftkammer. 100×.

Fig. 2. Exemplar mit radialer Speichenstruktur, links daneben Rhax (2a). – a: 250×, b: 450×.

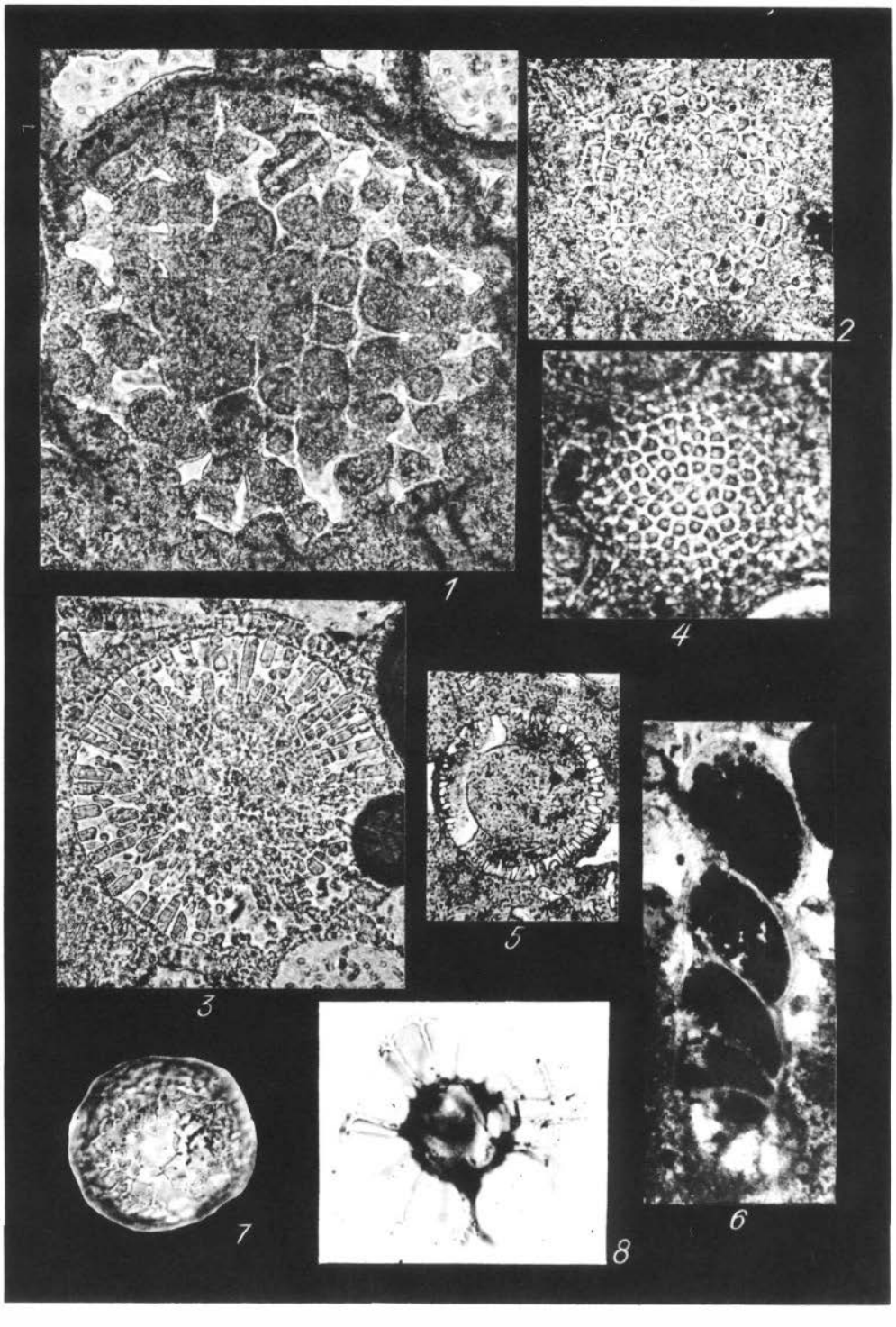
Fig. 3. 270×.

Fig. 4. 270×.


1
2a
2b
3
4

TAFEL 13

Fig. 1. Spumellarie mit grobem polygonalen Gitterwerk. 450 ×.
Fig. 2. Kleinere Spumellarie mit feinem polygonalen Gitterwerk. 450 ×.
Fig. 3–5. Spumellarien oder Sphaere von Poriferen ? – 3: 450 ×. – 4: 450 ×. – 5: 200 ×.
Fig. 6. Foraminifere (Nodosariinae). 200 ×.
Fig. 7. *Cymatiosphaera* sp. 400 ×.
Fig. 8. *Cannosphaeropsis* cf. *aemula* (DEFLANDRE). 400 ×.


1
2
4
3
5
6
7
8

TAFEL 14

Fig. 1. Großes „Gelege" von Kotpillen in der Wohnkammer eines *Craspedites*. Das Nest ist in zwei Teilstücke zerspalten; a u. b zeigen das eine Bruchstück in verschiedener Beleuchtung, in c ist das andere Spaltstück abgebildet. Tübingen Nr. 1342/5. 30 ×.

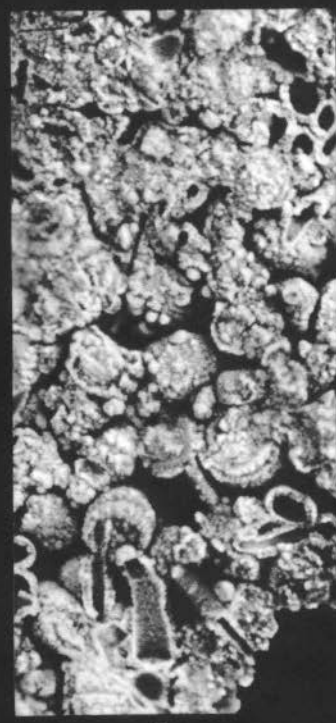
Fig. 2. Dünnschliff durch eine Kotpille. 60 ×.

Fig. 3. Bruchfläche des Spiculits mit Stabnadeln, Sphaeren, Rhaxen und Radiolarien, alles mit Chalcedon umkrustet. 60 ×.

1a

2

1b

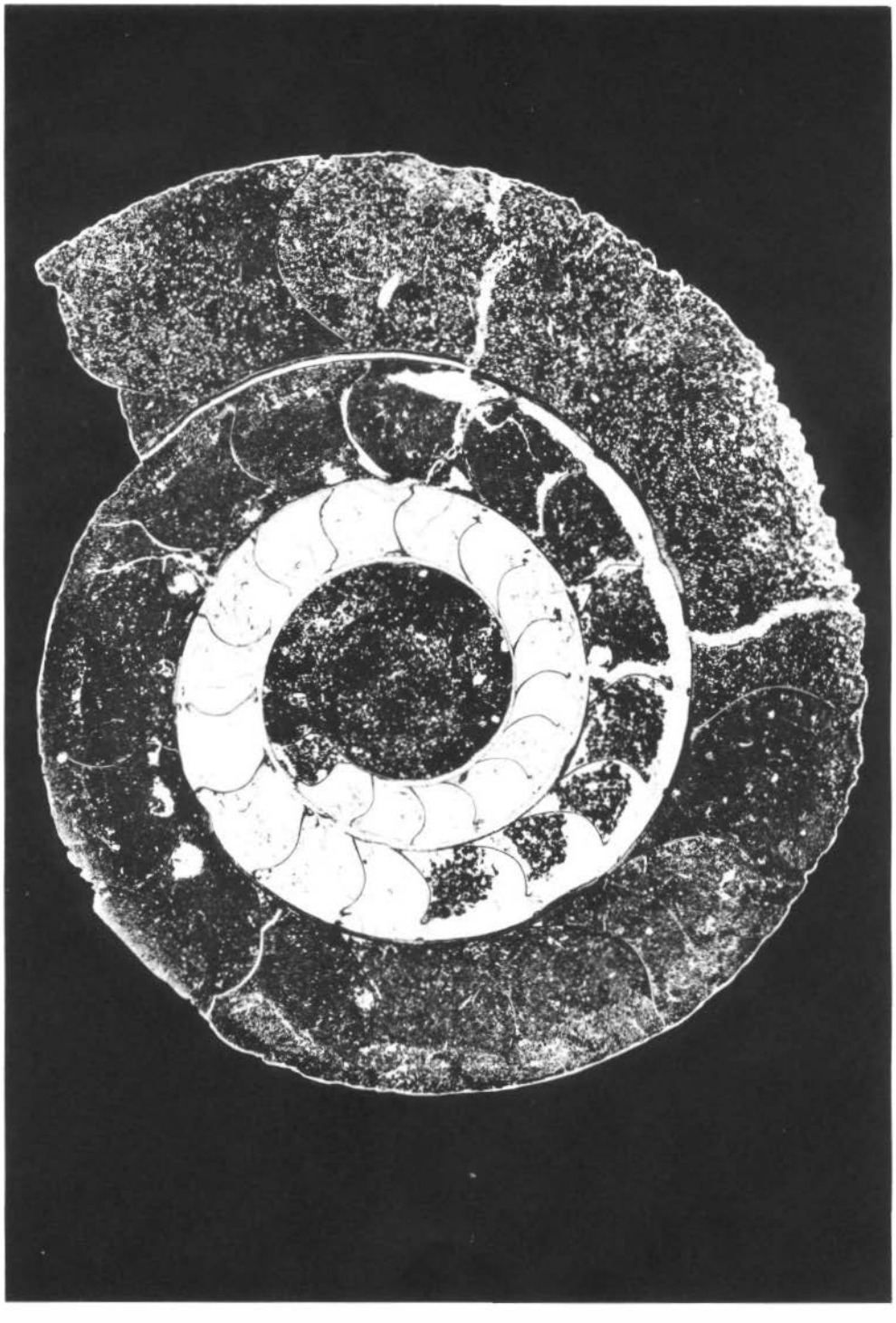


3

1c

TAFEL 15

Medianschliff eines *Craspedites*. Die Luftkammern der letzten $1^1/_2$ Umgänge zeigen einen zusammenhängenden Füllungsschub von Spiculit, nach innen allmählich ausklingend. Mit Deutlichkeit hebt sich streckenweise der Füllungskanal in der Siphonalregion ab. Tübingen Nr. 1342/6. 5,5 ×.



TAFEL 16

Medianschliffe von Ammonoideen, die verschiedene Ausfüllungsstufen des Siphos und der Luftkammern mit Sediment veranschaulichen.

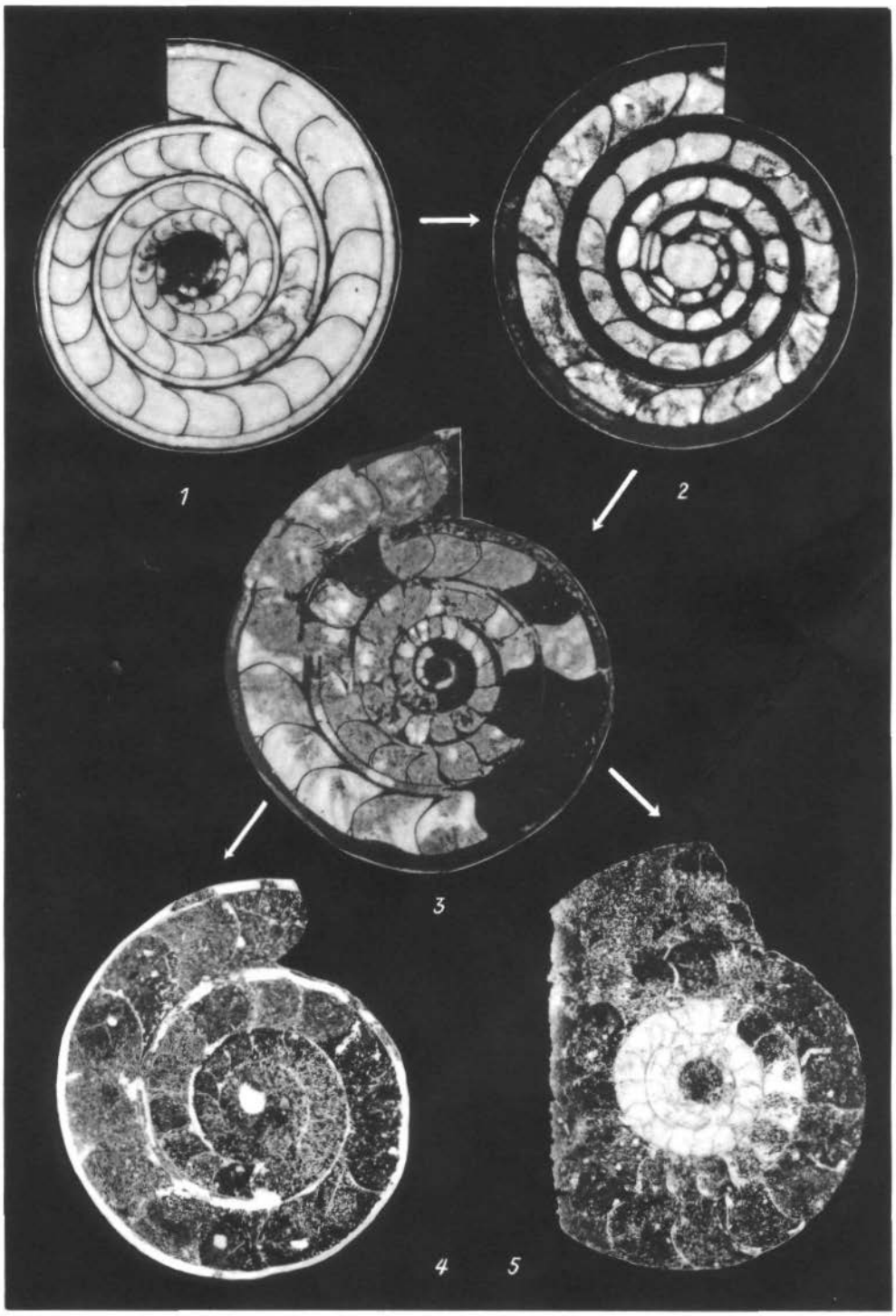
Fig. 1. *Goniatites striatus* Sow. Unterkarbon (Goniatites-Stufe), Bockswiese-Lautenthal (Harz). Sipho und Luftkammern mit Calcit gefüllt. (Aus SCHINDEWOLF 1935, Taf. 22, Fig. 2.) 5 ×.

Fig. 2. *Ptychites latifrons* MOJS. Anis, Eisfjord (Spitzbergen). Sipho mit Sediment, Luftkammern mit Calcit gefüllt. (Aus SCHINDEWOLF 1935, Taf. 22, Fig. 1.) 15 ×.

Fig. 3. *Craspedites* sp. Auf dem letzten Umgang sind der Sipho und einige Luftkammern mit Sediment gefüllt; intrakamerale Conchiolin-Lamellen. 4 ×.

Fig. 4. *Craspedites* sp. Sipho und Luftkammern mit Sediment gefüllt; Sipho auf den letzten $1^1/_2$ Umgängen meist ausgebrochen. Tübingen Nr. 1342/7. 4 ×.

Fig. 5. *Craspedites* sp. Die letzten Windungen des Gehäuses veranschaulichen ein zusammenhängendes Füllungssystem, das nach innen allmählich abklingt. Die drei anschließenden Luftkammern enthalten Sediment aus einer anderen Quelle. Tübingen Nr. 1342/8. 2,5 ×.


1
2
3
4
5