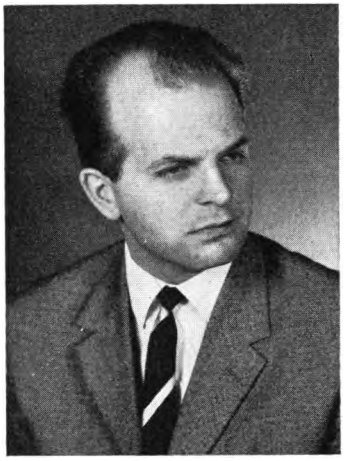
N. Jb. Geol. Paläont. Abh. | 125 | 467—479 Festband Schindewolf | Stuttgart, Juni 1966

Über Austern und Serpeln als Epöken auf Ammonitengehäusen

Von

Josef Merkt, Hannover

Mit Tafel 42 und 1 Beilage



Zusammenfassung: In einer kritischen Diskussion der Argumente, die bisher für den Nachweis der Besiedelung unbewohnter oder bewohnter Ammonitengehäuse durch Epöken vorgebracht worden sind, wird gezeigt, daß vor allem diejenigen Beweiskraft besitzen, die mit Hilfe paläontologischer Methoden gewonnen wurden.

Obwohl in älteren und neuen Arbeiten die Schwimmfähigkeit der eingerollten Cephalopoden angezweifelt wird, ist es sicher, daß sogar durch Epöken belastete Ammoniten ihre schwimmende Lebensweise beibehalten konnten.

Bei einigen Exemplaren der Gattungen *Euagassiceras* und *Arnioceras* (ob. Sinemurium) konnte bewiesen werden, daß ihre Gehäuse noch bewohnt waren, als sie von Austern und Serpeln besiedelt wurden. Sie reagierten nämlich auf den Bewuchs durch diese Epöken. Die exzentrisch festsitzenden Epöken störten das Schwimmgleichgewicht der Ammoniten. Dieses wurde dadurch wiederhergestellt, daß der Gehäusebau von der Planspirale in eine Schraubenspirale überging.

Versuche, die Bauzeit einer Ammonitenwindung im Vergleich zum Alter der epökischen Austern zu schätzen, lieferten ähnliche Werte wie die von SCHINDEWOLF (1934) ermittelten.

Abstract: Published criteria in favour and against pre-mortal overgrowth of ammonite shells are critically discussed. Among these the biological criteria are the most conclusive ones. While some authors doubt the ability of coiled cephalopods to swim at all, it can be shown that even ammonites with a burden of epizoans remained afloat.

Some specimens of *Euagassiceras* and *Arnioceras* (Upper Sinemurium) with lopsided overgrowth by oysters and serpulids restored equilibrium by growing in a screw, instead of a planispiral. Competetive growth of hosts and epizoan oysters indicates similar growth rates for the ammonite shell as given by SCHINDEWOLF (1934).

Résumé: L'application de méthodes paléontologiques au sujet d'épizoaires de céphalopodes permet de distinguer entre une colonisation des céphalopodes au stade ou bien vivant ou bien mort.

Il est prouvé que les céphalopodes enroulés, malgré leurs surcharges par des épizoaires n'ont pas perdus leur aptitude de nager.

Quelques ammonites des genres *Euagassiceras* et *Arnioceras* chargés des huîtres et des serpulides étaient vivants. Le changement des spirales des ammonites de la forme aplanie à une forme hélicoïdale montre une compensation des poids imposés excentriques par les épizoaires.

La période du développement d'une spire des ammonites en relation avec l'âge individuel des huîtres est de l'ordre des évaluations de SCHINDEWOLF (1934).

1. Einleitung

Diese Untersuchung wurde an selbst gesammelten Ammoniten ausgeführt, die vorwiegend aus der Sauzeanumbank Nordwestdeutschlands stammen. Für mancherlei Rat und Unterstützung danke ich Herrn Dr. h. c. K. HOFFMANN, Hannover, und den Kollegen des Staatlichen Geologischen Dienstes der DDR, Dienststelle Halle.

Besonderen Dank schulde ich aber meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. O. H. SCHINDEWOLF, dessen 1934 veröffentlichte Arbeit: „Über Epöken auf Cephalopoden-Gehäusen" die Anregung zu diesem Aufsatz gab. Ich bitte ihn, diesen Beitrag als ein Zeichen meines Dankes anzunehmen.

Auf Cephalopodengehäusen aufgewachsene Organismen haben schon immer die Aufmerksamkeit der Sammler, Paläontologen und Sedimentologen auf sich gezogen. Wurden leere Ammonitenschalen besiedelt, so erhält der Bearbeiter oft Einblick in die Beschaffenheit des Meeresgrundes, Aufschluß über die Tiefe des Meeres, über die Strömungsverhältnisse am Grund, über die Sedimentationsgeschwindigkeit oder Hinweise auf die Vorgänge bei der Ablagerung der Cephalopodenschale. Sind die Gehäuse jedoch noch zu Lebzeiten der Ammonitentiere von Epöken befallen worden, dann eröffnen sich die Möglichkeiten, aus der Überlagerung der Lebensgewohnheiten beider Organismen oder deren Reaktionen aufeinander Erkenntnisse zu ziehen, die die Lebensweise, ontogenetische Daten oder den Bau der Weichteile des Cephalopoden betreffen. Die Problemstellung ähnelt dann in manchem einer Gleichung mit zwei Unbekannten, wobei sich nach der Eliminierung der einen (Epöke) die andere (Cephalopode) erschließt.

2. Bisherige Arbeiten

2.1 Unterscheidung von Bewuchs unbewohnter Gehäuse und Epökie

Wegen der verschiedenen Folgerungen für die Deutung haben sich viele Bearbeiter darum bemüht, für den Nachweis des ersten oder des zweiten Falles („unechte und echte Epökie", LINCK 1956) Argumente zu finden, die kritisch zu betrachten sich lohnt.

Die Besiedelung einer unbewohnten Schale („unechte Epökie") kommt weitaus am häufigsten vor. Man erkennt sie im allgemeinen am einseitigen Bewuchs, ein Befund, der aus mehreren Gründen nicht unbedingt verläßlich ist, wie wir noch sehen werden. Als Nachweis ist er jedoch gang und gäbe.

Sitzt der Epöke auf der Innenseite der Wohnkammer, so ist zweifellos eine unbewohnte Ammonitenschale bewachsen worden (A. H. MÜLLER 1950: 35, LINCK, 1956: 164). Verschiedentlich ist auch die Möglichkeit diskutiert worden, daß leere, flottierende Cephalopodenschalen von Epöken befallen werden können (A. H. MÜLLER, 1950: 35 und PHILIPPI, 1897: 50). Hier ist auf die Arbeiten von GEISLER (1939), KOBAYASHI (1954) und REYMENT (1958) zu verweisen, in denen gezeigt wird, daß leere Nautilusschalen höchstens 1—3 Monate driften können. Von Ammonitenschalen wissen wir nur, daß ihre Chancen, pseudoplanktonisch verfrachtet zu werden, wegen ihres zarteren Baues noch geringer sind (SCOTT, 1940: 315). Aber auch drei Monate reichten nicht aus, um etwa eine *Placunopsis* auf einem Ceratitengehäuse groß werden zu lassen (SEILACHER, 1960: 193). Es wäre allenfalls denkbar, daß eine *Placunopsis*-Larve sich während der kurzen und noch keinesfalls bewiesenen Driftzeit am Ceratitengehäuse festsetzt und später am Meeresgrund auf ihm weiterwächst.

Bei bestimmten Epöken (z. B. Serpeln, vgl. SCHINDEWOLF, 1934: 17) deutet deren regellose Verteilung auf dem Ammonitengehäuse darauf hin, daß dieses zum Zeitpunkt des Befalls nicht mehr bewohnt gewesen war.

Überwächst ein Epöke die Wohnkammer und die Mündungsöffnung eines Ammoniten, dann ist die betreffende Schale bestimmt schon einmal einsedimentiert und wieder aufgearbeitet worden (GEISLER, 1939).

Der zweite Fall (Bewuchs lebender Cephalopoden, „echte Epökie") ist für uns interessanter. Es handelt sich bei den Epöken beinahe ausschließlich um Serpeln, Austern (seltener andere Muscheln) und Bryozoen. Der vielfach angeführte Nachweis des Befalls der Flanken beider Seiten (z. B. SCHÄFLE, 1929: 80—81) ist nicht stichhaltig. Wir wissen nämlich, daß starke Strömungen auch in großen Meerestiefen vorkommen und die Wellenbewegung in der Flachsee sehr tief reicht. Durch solche Vorgänge können am Boden lagernde Schalen mehrfach umgedreht und neu bewachsen worden sein. Vor Helgoland wurden in 10 m Tiefe noch Steine umgewendet, die 2 kg schwer waren (ANDRÉE, 1920: 525). Daher sind auch andere Argumente für Lebendbewuchs hinfällig, wie Besiedelung der Ventralseite von Ammoniten oder weitere Lagen der Epöken zum Ammonitengehäuse, die zufällig sein können, etwa Aufsitzen einer *Discina* auf der höchsten Erhebung eines in Lebendstellung orientierten *Scaphites* (AGER, 1963: 91, Fig. 5, 12). An dieser Stelle müssen auch die Arbeiten von GANSS (1935) und KUSS (1963) erwähnt werden, die von Crinoiden als Epöken auf Cephalopoden berichten. Beide Autoren führen als Nachweis der Epökie bestimmte Lagen der Crinoiden-Haftscheiben zur Lebendstellung der Ammonitenschalen ins Feld; ferner die Beobachtung, daß die Cephalopoden

mit dem besiedelten Teil der Schale nach unten abgelagert worden sind, denn die Gegenseite ist korrodiert (GANSS 1935: 327 ff., KUSS 1963: 210). Dazu ist in aller Kürze folgendes zu sagen: ein gaserfüllter Phragmokon kann eine leere, am Meeresboden aufsitzende Cephalopodenschale sicher länger in aufrechter („Lebend"-)Stellung halten (derartige „Absetzstellungen" sind in der Literatur bekannt) als im Schwimm- oder Schwebezustand. In dieser Zeit kann die Schale leicht besiedelt werden. Wenn sie später umfällt, kommt die durch die Besiedler belastete Seite natürlich nach unten zu liegen. Diese Orientierung wird sich bei den zu erwartenden anschließenden Umlagerungen immer wieder einstellen. Nach neueren Untersuchungen muß man damit rechnen, daß Cephalopodenschalen nur in Ausnahmefällen von Umlagerungen verschont geblieben sind. Der zweite Teil ihrer Argumentation läßt darauf schließen, daß beide Autoren diese Tatsache nicht in ihre Überlegungen einbezogen haben. Die vorstehende Deutung wird allen Beobachtungen von GANSS und KUSS ebenso gerecht wie deren Darstellungen, die demzufolge zumindest keine Beweiskraft besitzen. Sie vermeidet die hier offensichtlich nicht unabweisbar notwendige Vorstellung von Cephalopoden, die für sie mächtige bewegliche Anhänge mitschleppen mußten.

Etwas ganz anderes ist es, wenn die Windungen des Ammoniten über den Epöken hinweggewachsen sind: alle diese Ammoniten lebten zweifellos mit ihren Epöken zusammen. Im Schrifttum findet man viele Zitate, die von solchen Schalenaggregaten berichten (SCHINDEWOLF, 1934, siehe dort ältere Literatur, GEISLER, 1939: 225 ff., A. H. MÜLLER, 1950: 34 ff., LINCK, 1956: 162 ff.), wenn deren Wesen auch nicht immer erkannt worden ist (WÄHNER, 1894: Taf. 1, Fig. 1, 2 und 1—3). A. H. MÜLLER (1950: 34) meint sogar, nur in diesen Fällen dürfe Lebendbewuchs als gesichert gelten. Es gibt jedoch noch andere Beweise dafür. So, wenn das Ammonitentier bestimmte pathologische Reaktionen zeigt, die auf den Bewuchs durch Epöken zurückgeführt werden müssen (LANGE, 1932: 231, SCHINDEWOLF, 1934: 20, Taf. 2, Fig. 5). Davon wird in dieser Arbeit die Rede sein.

Schließlich gelang es nachzuweisen, daß gesetzmäßige Bindungen der Epöken an Lebendstellung und/oder Wachstumsrichtung der Gehäuse vorkommen (SCHINDEWOLF, 1934: 17 ff. und LANGE, 1932: 230 ff.). Hierher gehört auch die Entdeckung von SEILACHER (1960: 189 ff.), daß manche Epöken auf Cephalopodengehäusen geotrop eingeregelt sind.

Wir sehen, daß nur die unter paläontologischen Gesichtspunkten gewonnenen Erkenntnisse gestatten, einen Fund eindeutig einer der beiden Gruppen zuzuweisen.

2.2 Lebensweise der Ammoniten

Nur wenig jünger als die Diskussion um den Bewuchs lebender Cephalopoden durch Epöken ist eine weitere, die sich daran anschließt. Vermutlich unter dem Eindruck der Arbeit von WALTHER (1897: 261—262)

glaubten PHILIPPI (1899: 69), DUNBAR (1928: 164—165) und andere, aus der Tatsache der Besiedelung einen Hinweis auf die Trägheit und Schwimmunfähigkeit der Cephalopoden ableiten zu müssen. Diese Ansicht wird in jüngster Zeit dadurch gestützt, daß sich immer häufiger zeigt, auf welch enge Räume das Vorkommen gewisser Ammonitenspezies oder -rassen beschränkt ist. Der Schluß von der Arealbindung auf eine träge, bodengebundene Lebensweise der Ammoniten liegt nahe, und er wird von manchem modernen Bearbeiter auch gezogen.

Diese Autoren müßten aus denselben Gründen den meisten rezenten Fischspezies — falls sie ihnen fossil vorlägen — wegen ihrer Standorttreue die Schwimmfähigkeit absprechen.

Trotz allem behalten die Ausführungen DACQUÉ's (1921: 516 ff.) und vor allem DIENER's (1912: 82—84) ihr Gewicht. Es ist schwer vorstellbar, daß der gaserfüllte Phragmokon, der seinem Wesen nach ein Auftriebsorgan ist, seine Funktion nicht oder unzureichend erfüllt haben sollte. Er wäre dann als höchst empfindlicher und aufwendig ausgestatteter Apparat eine „Fehlkonstruktion" der Natur, die dennoch (gegen die Gesetze der Selektion) ihren Trägern so wenig geschadet hätte, daß sie vom Paläozoikum bis zum Ende der Kreidezeit überleben konnten.

Es ist zunächst denkbar, daß die Bedingungen für durch Epöken belastete Ammoniten ungünstiger waren. Wenn man die Abbildungen von dem über und über mit Austern bewachsenen *Buchiceras* sieht (SEILACHER, 1960), möchte man nicht glauben, daß ein solches Tier noch schwimmfähig gewesen sein soll. Besonders dann nicht, wenn man den Ansichten und Berechnungen von TEICHERT (1933: 188—193), TRUEMAN (1941: 357—358) und REYMENT (1958: 118) folgt. Diese Autoren kommen zu dem Schluß, daß die Gehäusecephalopoden etwa im Gleichgewicht mit dem Meerwasser waren und nur einen geringen Spielraum besaßen, um zusätzliche Belastungen auszugleichen. Austern beschwerten ihren Wirt mit einem erheblichen Gewicht, das durch ihre Wasserverdrängung nur unbedeutend verringert wurde, da sie eine schwere und dicke Schale haben (von dem spezifischen Gewicht des Kalzits = 2,71 bleiben immer noch etwa 1,3—1,4 übrig, wenn man davon das spezifische Gewicht des Meerwassers und einen geschätzten Betrag für Porosität und organische Einlagerungen der Schale abzieht). Und dennoch konnte dieses *Buchiceras* schwimmen: noch zu seinen Lebzeiten siedelten sich auf seiner Ventralseite Austern an, die auch gediehen, was undenkbar wäre, wenn eben diese Ventralseite auf Grund gelegen oder am Grund entlanggeschleift worden wäre. Aus dieser Tatsache muß man folgern, daß zumindest dieses *Buchiceras* über eine größere Auftriebsreserve verfügt hat als ihm die obengenannten Autoren zubilligen. In anderen Fällen mögen die Verhältnisse ähnlich sein. Daneben kann nicht bestritten werden, daß viele Ammoniten unter der zu groß gewordenen Last des Epöken zu Boden gedrückt wurden und dort verkümmerten oder zugrunde gingen (SCHINDEWOLF, 1934: 22).

3. Austern auf Ammonitengehäusen

3.1 Beschreibung neuer Funde

Unter den 1700 vorzüglich und mit der Schale erhaltenen Exemplaren von *Euagassiceras resupinatum* (SIMP.), die mir aus der Sauzeanumbank (oberes Sinemurium) des südlichen Heinbergs (Bl. Ringelheim 3927) vorlagen (MERKT, 1966), befanden sich sechs Ammoniten, die auf einer Seite von *Liostrea irregularis* (MÜNST.) bewachsen sind. Diese Austern bedecken die ganze Nabelfläche und einen Teil der Flanke des äußersten Umgangs (vgl. Taf. 42 Fig. 1). Zwei Stücke waren lebend befallen worden, was durch die außergewöhnliche Reaktion bewiesen wird, mit der die Tiere den Befall beantworteten: die letzten eineinhalb Windungen weichen von der Medianebene der Spirale ab, und zwar nach der von der Auster abgewandten Seite hin (Taf. 42 Fig. 1). Es entsteht das Bild einer Schraubenspirale mit zunehmender Steigung. (Ähnliches hat schon LANGE (1934: 231) beobachtet. Er stellte fest, daß die „veränderte Gleichgewichtslage des Schalenaggregats ... auf die Form des Ammonitengehäuses nicht ohne Einfluß geblieben" ist und spricht von einer „elliptischen Abweichung" von der Spiralebene.) Gleichzeitig erscheinen krankhafte Veränderungen der Umgänge, alternierende Rippen, Rippenausfall und vor allem pathologische Rippenverformungen, die sonst selten sind. In einem der Fälle werden diese Erscheinungen von einer asymmetrischen Querschnittsverformung eingeleitet. Diese ist mit einer zusätzlichen Eindellung verbunden, wie sie gewöhnlich bei Mantelverletzungen auftritt. Ihr entspricht eine 260° (= eine Wohnkammerlänge) davor liegende Lobendrängung über drei Septen. Die letzten Septen sind nicht gedrängt; die Tiere verendeten also rasch.

Es geht nicht an, das Ausweichen aus der Planspirale als bruchlose diagenetische Verbiegung zu deuten, weil eine solche Deformation bei keinem der übrigen 1700 Exemplare zu beobachten war. Die anderen vier Stücke, die am Boden liegend und unbewohnt besiedelt wurden, sind nicht aus der Planspirale herausgedrückt worden und weisen auch sonst keine morphologischen Veränderungen auf. Der Einwand, die Austern hätten die zentralen Teile der Spirale vor der Verdrückung geschützt, während die überstehenden Windungen betroffen worden seien, entfällt daher. Überdies wurde festgestellt, daß die Schalenaggregate, bei denen die Ammonitengehäuse verändert sind, mit der Auster nach unten im Sediment gelegen haben, während bei den anderen Exemplaren die Austern sich oben auf der Spirale befanden (MERKT, 1966). Deswegen ist es ausgeschlossen, daß die beiden pathologisch mißgebildeten Gehäuse von kranken Tieren stammen, die zufälligerweise postmortal besiedelt worden sind.

3.2 Lebensgemeinschaft und Umgebung von Ammonit und Auster

Die Einblicke in Lebensweise und Umgebung der Ammoniten, die ein Vergleich unserer *Liostrea irregularis* (MÜNST.) mit der sehr ähnlichen

Ostrea edulis LINNÉ erlaubt, sind bescheiden. Schon Bekanntes wird bestätigt.

Man muß bei der Eliminierung der einen oben erwähnten Unbekannten — hier *Liostrea irregularis* — sehr vorsichtig zu Werke gehen, denn eine auf ein Ammonitengehäuse aufgewachsene Auster lebte in mehrfacher Hinsicht nicht mehr in der gewohnten Umgebung und unter den üblichen Bedingungen.

Eine ansatzbereite Austernlarve kann sich mit einem als Lasso gebrauchten Byssusfaden an einem Gegenstand festhalten und sich innerhalb von 12 Minuten mit Zement auf Lebenszeit daranheften. Da sie so wenig Zeit dafür benötigt, gelingt es einer Larve leicht, sich auf einem schwimmenden Ammoniten anzusiedeln. Im übrigen können sich die schwärmenden Larven den Siedlungsplatz nicht aktiv suchend auswählen. Die zufällige Gunst oder Ungunst des einmal eingenommenen Platzes entscheidet über die Zukunft des Tieres (A. H. MÜLLER, 1950: 32). Immerhin berichtet KORRINGA (1952: 305), daß starke Strömungen den Festsetzungsvorgang behindern und daß *Ostrea edulis* sich ungern an schwimmenden Gegenständen und selten auf vertikalen Flächen ansetzt, Bedingungen, wie sie bei schwimmenden Ammoniten gegeben sind. Daraus wird begreiflich, warum Austern nicht häufiger als Epöken an Ammoniten auftreten. Nach KORRINGA (1952: 305) siedelt sich *Ostrea edulis* vorwiegend in Wassertiefen von 1,5 bis 3 m und nur ausnahmsweise in größeren Tiefen als 10 m an. Vorausgesetzt, daß diese Beobachtungen auf unsere Epöken übertragbar sind, muß man folgern, daß entweder das Liasmeer im Heinberg nicht tiefer war als vielleicht 20—50 m oder daß die oben erwähnten vier übrigen Ammoniten ebenfalls schwimmend nahe der Meeresoberfläche von Austernlarven befallen worden sind, was aber, wie wir gesehen haben, nahezu ausgeschlossen ist. (Gewöhnlich erlauben Muscheln keine Angaben über die Wassertiefe, da sie sich ihren Standort nach der Wassertemperatur aussuchen).

Zweifellos störte es die festgewachsenen Austern, daß die Einwirkung der Schwerkraft (SEILACHER, 1960: 192) ständig wechselte, denn sie rotierten beim Wachstum des Wirtstieres langsam mit. Neben diesen negativen Einflüssen gab es auch Vorteile für Muscheln, die auf lebenden Ammoniten festsaßen: bewegtes Wasser fördert das Wachstum (KORRINGA, 1962: 287), das andererseits durch zu viel Plankton, Detritus und vor allem Schlamm, wie es am Meeresgrund zu erwarten ist, behindert wird (LOOSANOFF & NOMEJKO, 1949: 92—93). Da sich also außergewöhnliche positive und negative Faktoren überlagern, werden wir später die Wachstumsgeschwindigkeit und damit das Alter der Epöken sehr zurückhaltend einschätzen müssen.

Die Gattung *Ostrea* ist im Gegensatz zur resistenteren, weil nicht festgewachsenen Gattung *Crassostrea* (z. B. *Gryphaea*) sehr empfindlich gegen Einsinken in weichen Untergrund. In der Sauzeanumbank des südlichen

Heinbergs wurden mehr Austern auf leeren und bewohnten Gehäusen gefunden als im Sediment. Sichere Bodenfauna (wie Schnecken und andere Muscheln) fehlt dort beinahe völlig. Man muß daraus schließen, daß der Meeresgrund zur Zeit der Bildung der Sauzeanumbank weich und schlammig war und die meisten Austernlarven deswegen zugrunde gingen, weil sie auf keinen festen Gegenstand trafen, auf dem sie vor dem tödlichen frühzeitigen Einsedimentieren bewahrt blieben.

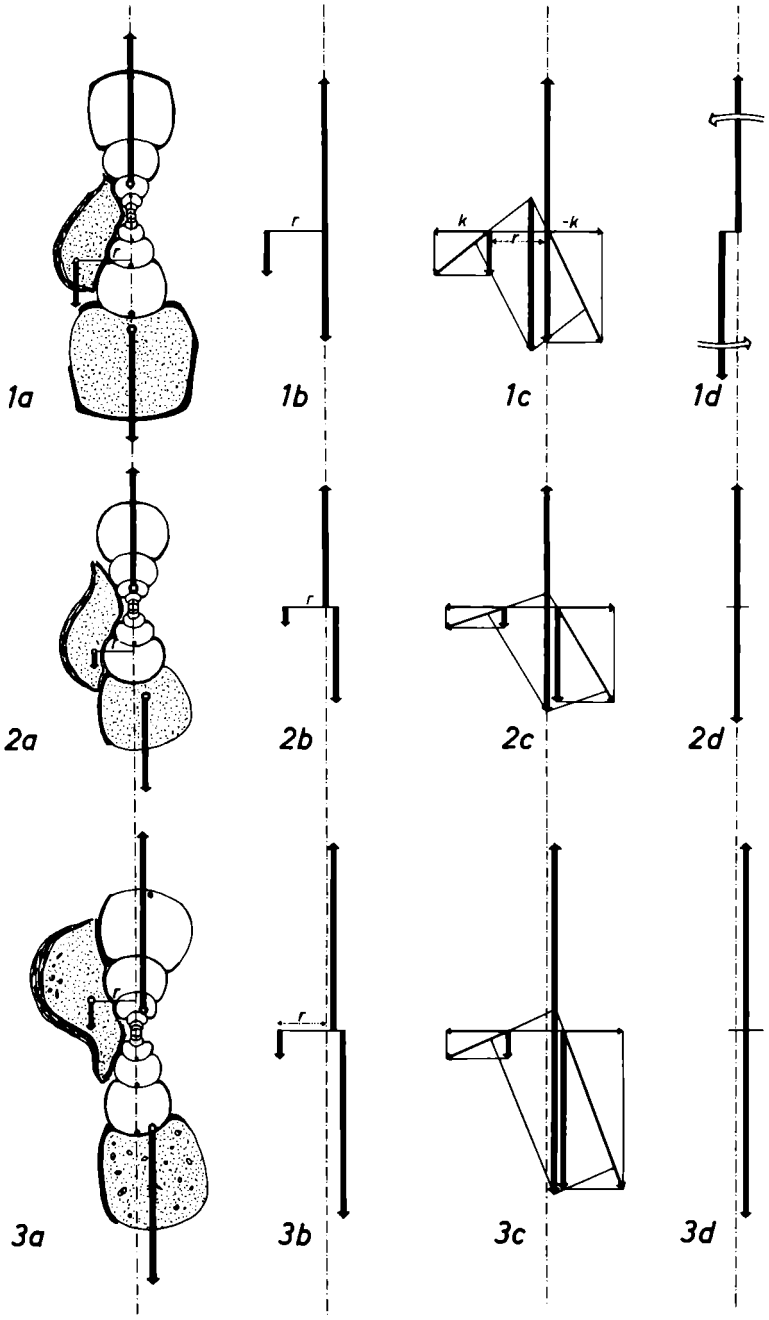
3.3 Deutung des pathologischen Wachstums der Ammoniten

Es ist nun interessant zu überlegen, warum die befallenen Tiere eine Schraubenspirale gebaut haben. Die Deutung, daß sie von den Austern aus ihren Planspiralen hinausgedrängt wurden, entfällt, wie das Schliffbild Taf. 42 Fig. 1 zeigt. Der Ammonit kehrte nämlich auch dort nicht in die Planspirale zurück, wo ihn die Muschel nicht hätte daran hindern können. Auch ist es nicht möglich anzunehmen, der Wirt habe von seinem „feindlichen Gast" abrücken wollen. Beide Reaktionen hätten außerdem das Gleichgewicht eines aufrecht schwimmenden Ammoniten gestört, da sie aus anderen als Gleichgewichtsgründen vollzogen worden wären. Hier ist der Weg zu einer Lösung unserer Frage.

Eine Auster, die auf den Flanken eines Ammoniten siedelt, muß sein Gleichgewicht stören. Um das zu zeigen und um zu beweisen, daß das Ausweichen aus der Planspirale dazu dient, das Gleichgewicht zu erhalten, stellen wir folgende Überlegungen an. Auf einen schwebenden Ammoniten wirkt ein antiparalleles Kräftepaar in der Spur der Medianebene: Gewicht und Auftrieb (= Gewicht der verdrängten Wassermasse) (Beil. 1, Fig. 1 a, b).

Das Gewicht einer festgewachsenen Auster greift in diesem System an einem Punkt im Abstand r von der Spur der Medianebene an. Da alle Kräfte auf einen starren Körper wirken, braucht die ganze Lage der Angriffspunkte (= Schwerpunkte) nicht bestimmt zu werden, denn nach den Gesetzen der Mechanik ist es zulässig, die Angriffspunkte von Kräften längs ihrer Wirkungslinien beliebig zu verschieben. Die in unserem Falle nicht meßbaren Kräfte und die jeweilige ebenfalls unbekannte Größe des Abstandes r verändern das Ergebnis nur quantitativ. Die Gewichte einer Auster und eines normal gewachsenen Ammoniten lassen sich nun zeichnerisch im Kräfteparallelogramm zu einer Resultierenden vereinigen (Beil. 1, Fig. 1 c), die mit dem Auftrieb ein Drehmoment erzeugt, das im Sinne der gekrümmten Pfeile wirkt (Beil. 1, Fig. 1 d) und den Ammoniten zum Kentern bringen kann. Weicht das Tier von der Planspirale ab, wie in Beil. 1, Fig. 2a—d dargestellt wird, so ist das Drehmoment verschwunden und das Gleichgewicht für einen aufrecht schwimmenden Ammoniten gewahrt.

Wie man aus Beil. 1, Fig. 3a—d sieht, rückt beim Weiterwachsen des Tieres auch der Schwerpunkt des verdrängten Wassers aus der Medianebene.


1a
1b
1c
1d
2a
2b
2c
2d
3a
3b
3c
3d
r
k
-k

Dadurch ist das Tier gezwungen, den Schwerpunkt seines Gewichtes noch weiter zu verlagern, um ein Drehmoment zu vermeiden. Außerdem wächst die Auster ständig mit; sowohl ihr Gewicht als auch der Abstand r des Angriffspunktes des Gewichtes von der Medianebene verändern sich ständig zu Ungunsten des Ammoniten. Es entsteht folgerichtig eine Schraubenspirale mit zunehmender Steigung, und zwar so lange, bis das Wirtstier stirbt, vielleicht weil seine Auftriebsreserven erschöpft sind oder weil es schließlich doch kentert.

Das Ergebnis bestätigt erneut die ohnehin gesicherte Auffassung von der aufrechten Lebendstellung der eingerollten Cephalopoden. Auch beweist der Lebendbewuchs, daß die befallenen Ammoniten über ihrer Schale kein Weichteilgewebe besaßen, eine Tatsache, die eigentlich ebenfalls keines zusätzlichen Beleges mehr bedurft hätte. Wichtiger ist der Hinweis auf ein Gleichgewichtsorgan, das die Schwimmlage überwachte und nötigenfalls den Gehäusebau kontrollierend steuerte. Dieser folgte offensichtlich nicht nur blindlings der Spur der vorangehenden Windung, um damit allein die senkrechte Schwimmlage durch das Zusammenspiel von Gewicht und Auftrieb gewissermaßen von selbst herzustellen. Eine derartige Einrichtung des stabilen Gleichgewichts hätte im Normalfall ausgereicht. Endlich sehen wir, daß die Euagassiceraten sich in dieser Situation damit begnügen konnten, ihre Windungen aus der Medianebene herauszukippen. Sie veränderten die gattungsmäßig und artlich festgelegten Eigenschaften des Windungsquerschnitts und der Skulptur auch dann kaum, wenn sich dadurch das Gleichgewicht hätte leichter erhalten lassen.

4. Serpeln auf Ammoniten

In diesem Zusammenhang lag es nun nahe zu untersuchen, wie sich Ammoniten verhalten haben, deren Rücken von Serpeln asymmetrisch bewachsen waren. Formen mit hohem, scharfem Kiel mußten die Würmer zwingen, an einer Seite des Kiels angelehnt zu wachsen, da der Kielfirst selbst zu wenig Auflagefläche geboten hätte. Es war zu erwarten, daß sie dann das Gleichgewicht eines derartigen Schalenaggregates gestört hätten. Das kann man tatsächlich bei zwei Arnioceraten beobachten, die mir aus dem Arietenkalk in einem Straßenaufschluß bei Neukirch/Rottweil und aus der Sauzeanumbank in der ehemaligen Tongrube von Völpke, Bezirk Oschersleben, vorlagen. Beim Überwachsen der Serpeln lösten sich die Gehäuseröhren von den vorhergehenden Windungen, folgten der neuen Spur der Serpeln und wichen damit aus der Spiralebene und dem Gleichgewicht ab, das aber nicht so drastisch gestört wurde wie bei Austernbewuchs. Daher ist auch keine so starke Reaktion zu erwarten wie dort.

Das *Arnioceras* aus Neukirch (G. P. I. Univ. Tü.: 1302/3) überwuchs die Wurmröhre eineinhalb Windungen lang und überholte sie auf der letzten Halbwindung wenig vor der Ebene des bei der Bearbeitung angefertigten

Anschliffs. Diese letzte Halbwindung wurde inzwischen weit aus der Medianebene herausgedrängt und zeigt als erste eine sichere Reaktion auf den Befall: die Verbindungslinie vom Kiel bis zum höchsten Punkt der konkaven Einbuchtung der Dorsalseite (im Diametralschnitt) teilt die letzte Windung in zwei ungleiche Abschnitte. Hier wurde nun wahrscheinlich der Windungsquerschnitt geringfügig verändert, und zwar so, als ob das Gleichgewicht wiederhergestellt werden sollte.

Noch deutlicher reagierte das *Arnioceras* aus Völpke (Taf. 42 Fig. 2). Die drittletzte Halbwindung ist etwas deformiert, da sie durch eine kleine Serpel behindert wurde, die bald darauf einging. Diese Serpel hat keine Bedeutung für unsere Fragestellung erlangt. Eine größere Serpel wuchs jedoch von der Flanke her auf die Externseite, begleitete den Kiel, wurde von eineinhalb Windungen des Ammoniten überwachsen, dessen Gehäuse sie aus der Spiralebene herausführte, und endet gegenüber der Mündung des Wirtes, wie es nach den Ergebnissen der Arbeiten von LANGE (1932: 230) und SCHINDEWOLF (1934: 16—18) zu erwarten ist. Die beiden letzten Halbwindungen des *Arnioceras* zeigen Anomalien. Eine Linie, die im Querschnittsbild vom Kiel bis zum höchsten Punkt der Dorsalseite gezogen wird, trennt die letzte Halbwindung in zwei ungleiche Teile und ist bei ihr und der vorletzten Halbwindung gegen die Spur der Medianebene geneigt, wieder so, daß das Schwimmgleichgewicht erhalten blieb.

Die bei Austernbewuchs gemachten Erfahrungen werden hier also bestätigt.

Es ist jedoch nicht ganz sicher, ob die Querschnittsasymmetrien auch wirklich vorhanden sind. Bei dem durch die Erhaltung bedingten ungünstigen Präparationszustand läßt sich nämlich nicht zweifelsfrei entscheiden, ob die Anschliffflächen auf beiden Seiten der Windungen in vergleichbaren Abschnitten liegen. Wenn eine Schliffläche eine stark skulpturierte Gehäuseröhre auf der einen Seite durch eine Rippe, auf der anderen Seite in einem Rippental schneidet, ergibt sich auch ein asymmetrisches Querschnittsbild.

5. Versuch einer Altersbestimmung

Leider ist es nicht möglich, analog zu der Untersuchung, die SCHINDEWOLF (1934: 22—26) mit den Serpeln durchgeführt hat, anhand der Austern etwas Genaueres über das Lebensalter der Ammoniten auszusagen. Die Informationen über die Austern sind zu unbestimmt. Die Altersangaben in der umfangreichen zoologischen Literatur lassen einen weiten Spielraum. Außerdem haben wir gesehen, daß wir von der Größe unserer Austern nicht sicher auf ihr Alter schließen können. Endlich liefert unser Material keine zureichenden Daten über die Zeitpunkte des Befalls und der Reaktionen der Ammoniten. Sicher ist nur, daß Wirt und Epöke gleichzeitig gestorben sind. Mit Hilfe von sedimentpetrographischen Indizien (MERKT, 1966) läßt sich nämlich zeigen, daß die Austern nach der Ablagerung unter den Ammoniten im Schlamm lagen. Das war ohnehin zu erwarten und hat ihren sicheren Tod bedeutet.

Wenn wir annehmen, daß *Liostrea* ebenso wie *Ostrea* ein Alter von 6 bis 8 Jahren erreichten, und die Größen unserer Epöken mit denen andernorts in Norddeutschlands Sauzeanumbank gefundenen Austern vergleichen, können die Epöken etwa 3—4 Jahre alt geworden sein. Betrachtet man das Wachstum von *Ostrea edulis* (ORTON, 1935: 341), das einer Exponentialfunktion folgt, so muß man vermuten, daß das Gleichgewicht des Ammoniten erst 1—2 Jahre nach dem Befall durch die Austernlarve so gestört wurde, daß das Ammonitentier zu einer Reaktion gezwungen war. Nach diesem Zeitraum nämlich tritt die Wachstumskurve von *Ostrea* in den Bereich starker Steigung ein, die für Exponentialfunktionen typisch ist. Setzt man den Beginn der Reaktion des Ammoniten auf diesen Zeitpunkt an, so bedeutet das, daß eineinhalb Windungen eines *Euagassiceras* in 2—3 Jahren gebaut worden sind. Dieser Wert liegt innerhalb der von SCHINDEWOLF (1934: 25/26) angeführten Angaben, die aber besser begründet sind als die unseren. Die große Toleranz bei SCHINDEWOLF (½—3 Jahre/Umgang) darf darüber nicht hinwegtäuschen.

Literaturnachweis

AGER, D. V.: Principles of Paleoecology. — 371 S., New York, San Francisco, Toronto, London 1963.

ANDRÉE, K.: Geologie des Meeresbodens. — Bd. II, XX und 689 S., 7 Taf., 139 Abb., 1 Karte, Leipzig (BORNTRAEGER) 1920.

DACQUÉ, E.: Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. — 777 S., 345 Abb., Berlin (BORNTRAEGER) 1921.

DIENER, K.: Verbreitung und Lebensweise der Ammoniten. — Verh. k. k. zool. bot. Ges., Wien, Jg. 1912, 82—84, Wien 1912.

DUNBAR, C. O.: On an Ammonite Shell investing Commensal Bryozoa. — Amer. J. Sci. **16** (5), 164—165, New Haven, Conn. 1928.

GANSS, O.: Crinoidenhaftscheiben auf Ammoniten. — Zbl. Miner. etc., B 1935, 325—336, 5 Abb., Stuttgart 1935.

GEISLER, R.: Zur Stratigraphie des Hauptmuschelkalkes in der Umgebung von Würzburg mit besonderer Berücksichtigung der Ceratiten. — Jb. preuß.-geol. L.-Anst. 1938, **59**, 197—248, Taf. 4—8, 16 Abb., Berlin 1939.

GÖTZ, G.: Bau und Biologie fossiler Serpuliden. — N. Jb. Miner. usw., Beil.-Bd. **66**, 385—438, 4 Abb., Taf. 22 und 23, Stuttgart 1931.

GRASSÉ, P.: Traité de Zoologie, tome **V**, Fasc. II, 1054-2221, Paris 1960.

KÄSTNER, A.: Lehrbuch der speziellen Zoologie, Teil I: Wirbellose, 478 S., 491 Abb. Stuttgart 1960.

KOBAYASHI, T.: A Contribution toward Palaeo-Flumenology, Science of the Oceanic Current in the Past, with a Description of a New Miocene *Aturia* from Central Japan. — Japan. J. Geol. Geogr., **25** (1/2), 35—57, Taf. 5, 3 Abb., 1 Tabelle, Tokyo 1954.

KORRINGA, P.: Recent Advances in Oyster Biology. — Quart. Rev. Biol., **27**, 266—308 und 339—365, Baltimore 1952.

KUSS, S. E.: *Cyrtocrinus nutans* (GOLDF.) als Ammoniten-Epöke im Malm alpha von Blumberg (Baden). — Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., **53**, 205—212, 4 Abb., Freiburg i. Br. 1963.

LANGE, W.: Über Symbiose von *Serpula* mit Ammoniten im unteren Lias Norddeutschlands. — Z. dt. geol. Ges., **84**, 229—234, Taf. 7, 9 Abb., Berlin 1932.

LINCK, O.: Echte und unechte Besiedler (Epöken) des deutschen Muschelkalkmeeres. — Aus der Heimat, **64**, (9/10) 161—169, Taf. 33—36, Öhringen 1956.

LOOSANOFF, V. L. & NOMEJKO, Ch. A.: Growth of oysters, *O. virginica*, during different months. — Biol. Bull., **97**, 82—94, Lancaster 1949.

MERKT, J.: Über *Euagassiceras resupinatum* (SIMPSON), Ammonoidea, aus der Sauzeanumbank Nordwestdeutschlands. — Geol. Jb., **84**, 23—88, 27 Abb., Taf. 2—6, Hannover 1966.

MÜLLER, A. H.: Stratonomische Untersuchungen im oberen Muschelkalk des Thüringer Beckens. — Geologica, **4**, 74 S., 11 Taf., 10 Abb., 9 Tab., Berlin 1950.

ORTON, H. J.: Laws of shell-growth in English native oysters *(O. edulis)*. — Nature, **135**, 340—341, London 1935.

PHILIPPI, E.: Über Austern aus den Solenhofener Kalkschiefern. — Z. dt. geol. Ges., **49**, Verh., 49—52, 1 Abb., Berlin 1897.

— Über ein interessantes Vorkommen von *Placunopsis ostracina* v. SCHLOTH. sp. — Z. dt. geol. Ges., **51**, Verh., 67—69, 2 Abb., Berlin 1899.

REYMENT, R. A.: Some factors in the distribution of fossil cephalopods. — Stockh. Contr. Geol., **1** (6), 97—184, 7 Taf., Stockholm 1958.

SCHÄFLE, L.: Über Lias- und Doggeraustern. — Geol. Paläont. Abh., N. F., **17** (2), 65—150, 6 Taf., 12 Abb., Jena 1929.

SCOTT, G.: Paleoecological factors controlling the distribution and mode of life of cretaceous Ammonoids in the Texas area. — J. Paleont., **14**, 299—323, Tulsa 1940.

SCHINDEWOLF, O. H.: Über Epöken auf Cephalopodengehäusen. — Paläont. Z., **16** (1/2): 15—31, Taf. 2, Berlin 1934.

SEILACHER, A.: Epizoans as a key to Ammonoid Ecology. — J. Paleont., **31** (1), 189—193, 3 Abb., Tulsa 1960.

TEICHERT, C.: Der Bau der actinoceroiden Cephalopoden. — Palaeontographica (A) **78**, 111—230, Taf. 8—15, Stuttgart 1933.

TRUEMAN, A. E.: The ammonite bodychamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonite. — Quart. J. Geol. Soc., **96** (4), 339—383, London 1941.

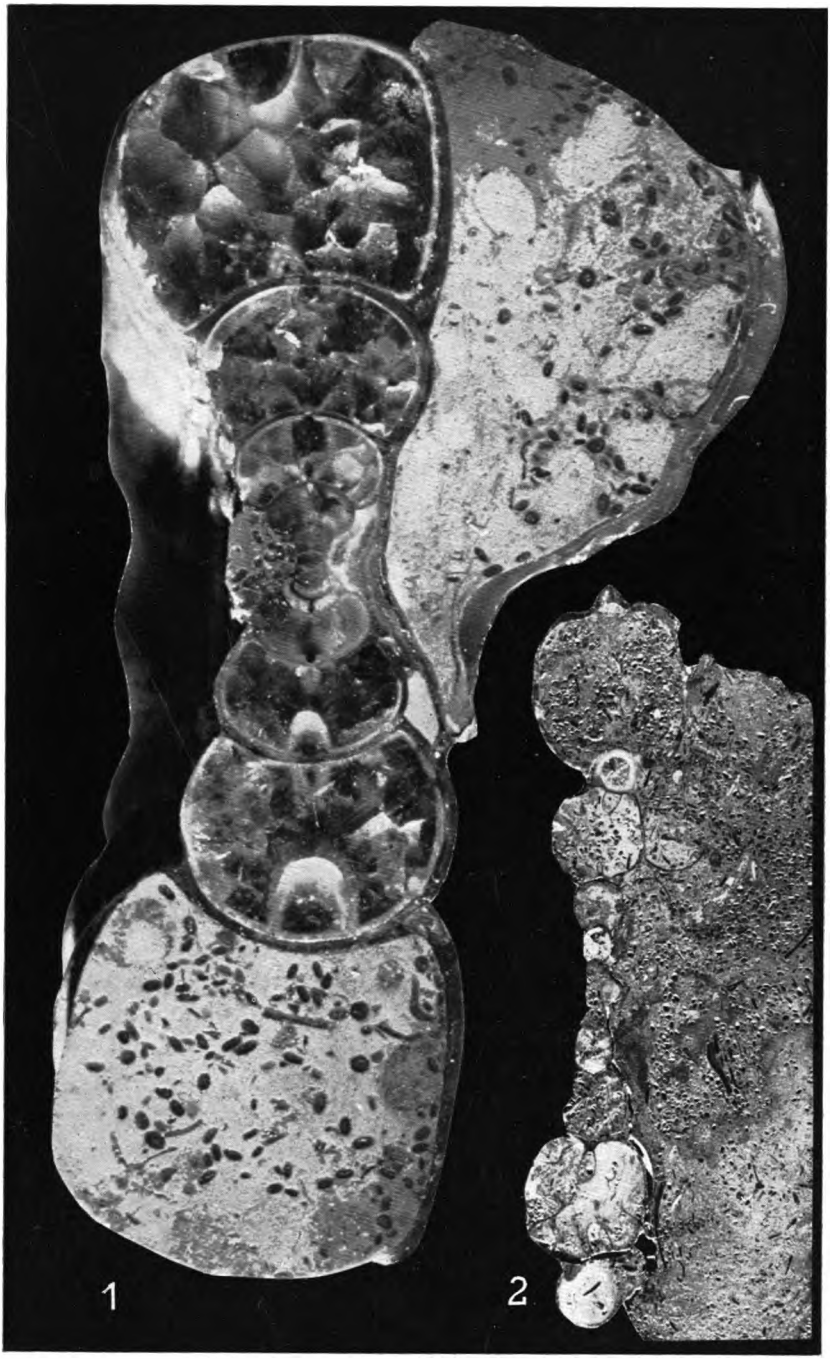
WÄHNER, F.: Beiträge zur Kenntnis der tieferen Zonen des unteren Lias der nordöstlichen Alpen. — Beitr. Paläont. u. Geol. Österr.-Ung. u. Orients, **9**, 1—54, Taf. 1—10, Wien 1894.

WALTHER, J.: Über die Lebensweise fossiler Meerestiere. — Z. dt. geol. Ges., **49**, 209—273, 2 Fig., Berlin 1897.

Bei der Schriftleitung eingegangen am 20. Mai 1965.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Geologe Dr. JOSEF MERKT, 3 Hannover-Buchholz, Alfred-Bentz-Haus, Postfach 54



J. Merkt: Über Austern und Serpeln als Epöken auf Ammonitengehäusen.

Erläuterungen zu Tafel 42

Fig. 1. *Euagassiceras resupinatum* (SIMP.) mit aufgewachsener *Liostrea irregularis* (MÜNST.), Diametralschnitt 6x. Sauzeanumbank, Heinberg/Bl. Ringelheim 3927 G. P. I. Univ. Tü.: 1302/1

Fig. 2: *Arnioceras sp.* mit aufgewachsener Serpel. Diametralschnitt 2x. Sauzeanumbank, Völpke/Bl. Hötensleben 3832 G. P. I. Univ. Tü.: 1302/2

Alle abgebildeten oder im Text mit der Typen-Katalog-Nummer 1302/ff. bezeichneten Stücke werden in der Originaliensammlung des Geologisch-Paläontologischen Institutes der Universität Tübingen aufbewahrt.