

Fossile Cephalopoden mit Weichteilen

Die Überlieferung von Weichteilen fossiler Cephalopoden, d. h. von den Vorfahren und Verwandten der heutigen Tintenfische, gehört zu den großen Seltenheiten. Es ist stets ein besonderer Glücksfall, wenn es dem Paläontologen gelingt, derartige Funde in die Hand zu bekommen. Bekannt geworden sind z. B. Weichteile vor allem von Kalmar-artigen Tintenfischen aus dem Lias von England und aus den Plattenkalken des oberen Jura von Solnhofen; man kennt sie aber auch von einem *Octopus*-Verwandten aus der Kreide des Libanon.

Die genannten Beispiele stammen von Cephalopoden mit einer inneren Schale (endocochleate Cephalopoden), die mit den Tintenfischen unserer heutigen Meere verwandt sind. Cephalopoden mit einer äußeren Schale (ectocochleate Cephalopoden) kennen wir fast nur als Fossilien. Einziges bekanntes noch heute lebendes Beispiel ist die Gattung *Nautilus*. — Reste von Weichteilen ectocochleater Cephalopoden sind uns selten überliefert. Abgesehen von Muskel- und Gefäßabdrücken, sind Schleifmarken von Armen bemerkenswert und der Überrest eines Tintenbeutels und eines fraglichen Eisackes bei Ammoniten aus dem Jura (LEHMANN 1966, 1967, KOLB 1961, 1967).

Von den bisher bekannt gewordenen 10 000 fossilen Cephalopoden-Arten entfallen mehr als $\frac{9}{10}$ auf ectocochleate Formen (Nautiloideen und Ammonoideen), während nur weniger als $\frac{1}{10}$ auf endocochleate Formen (Dibranchiaten oder Coleoidea) trifft. Um so merkwürdiger ist es, daß Weichteile von Vertretern der erstgenannten Gruppe selbst in Sedimenten, in denen die Überlieferung von Dibranchiaten-Weichteilen möglich ist, bisher nur andeutungsweise gefunden wurden. — Heute hat sich übrigens das Zahlenverhältnis der Cephalopoden-Arten zugunsten der Dibranchiaten gewandelt: Von den etwa 730 beschriebenen Arten gehören nur sechs zu den Nautiloideen, alle übrigen zu den Dibranchiaten. Das bedeutet, daß die Ammoniten ganz, die Nautiloideen größtenteils ausgestorben sind und an ihrer Stelle die Dibranchiaten aufblühen.

Die Schalen vieler fossiler Cephalopoden sind ausgezeichnete Leitfossilien mit deren Hilfe die altersmäßige Einstufung von Schichten, besonders aus Jura und Kreide, auch heute noch genauer möglich ist als mit radioaktiven Mineralien.

Welche Bedeutung kommt nun aber Funden von Weichteilen bei Cephalopoden zu?

Zunächst richtet sich ganz allgemein das Interesse darauf, zu erfahren, welche innere Organisation und Lebensweise die Vorgänger der heutigen Tintenfische hatten. Dies hat vor allem deshalb Bedeutung, weil die Einteilung der heutigen Cephalopoden meist auf Grund der Ausbildung ihrer Weichteile erfolgt. Man unterscheidet auf Grund der Kiemenzahl die zweikiemigen Dibranchiaten (*Sepia*, Kalmare, *Octopus*) und die vierkiemigen Tetrabranchiaten (*Nautilus*). Auf Grund der Armezahl unterscheidet man bei den Dibranchiaten ferner die zehnarmligen Decabrachia (*Sepia*, Kalmare) von den achtarmigen Octobrachia

(*Octopus*). — Beim tetrabranchiaten *Nautilus* entsprechen diesen Armen 94 Tentakeln. Die Ammoniten, die fossil bedeutendste Gruppe schalentragender Cephalopoden, starben am Ende der Kreide-Zeit vollständig aus. Ihrem Gehäusebau nach zeigen sie gewisse Parallelen zu den Nautiloideen, die sich bis heute erhalten haben, und man hat sie deshalb vielfach als Tetrabranchiaten angesprochen. Doch hat es an kritischen Stimmen nicht gefehlt und man neigt heute dazu, die Ammoniten als eigene Unterklasse der Cephalopoden aufzufassen und sie als solche den Nautiloideen und den Dibbranchiaten gegenüberzustellen.

Für die Klärung der verwandtschaftlichen Verhältnisse wäre deshalb die Kenntnis der Weichteile fossiler Formen von großer Bedeutung, insbesondere da man heute annimmt, daß die Ammoniten, Belemniten und übrigen Dibbranchiaten über die Bactriten in der Nautiloideen-Gruppe der Orthoceraten wurzeln. Da die Frage nach der Zahl der Kiemen bei fossilen Gruppen nur schwer beantwortbar sein dürfte, rückt die Frage nach der Armzahl naturgemäß in den Vordergrund: Hatten die fossilen Vertreter der Nautiloideen, z. B. die Orthoceraten wie der heutige *Nautilus* eine große Zahl von Armen oder Tentakeln oder war bei ihnen die Armzahl wie bei den Dibbranchiaten auf 8-10 Arme beschränkt? Der erste Fall würde bedeuten, daß im Laufe der Stammesgeschichte eine Reduktion der Armzahl erfolgt ist, der zweite Fall, daß es stammesgeschichtlich frühe Nautiloideen gab, die nur wenige Arme besaßen. Auf die zweite Möglichkeit deuten einige Beobachtungen an Schleif- und Einstichmarken fossiler Nautiloideen und Ammoniten hin (FLOWER 1955, KOLB 1961, 1967).

Auf Grund des bisher bekannten fossilen Materials erschien es fast aussichtslos, eine Klärung dieser Probleme zu erreichen, da die Erhaltung von Weichteilen fossiler Nautiloideen und Ammoniten zu spärlich war. Beobachtungen an neuem Material zeigen jedoch, daß selbst auf diesem so aussichtslos erscheinenden Gebiet vielleicht doch noch eine Lösung der in Frage stehenden Probleme möglich sein wird.

Dr. STÜRMER hat in den vergangenen Jahren an den verschiedensten paläontologischen Objekten systematisch Röntgen-Untersuchungen vorgenommen. Ihm kommt das große Verdienst zu, durch seine Methodik dem Paläontologen neue Einblicksmöglichkeiten in die verschiedensten Untersuchungsobjekte ermöglicht zu haben. — Bei derartigen Untersuchungen fand Dr. STÜRMER in den mitteldevonischen Wissenbacher Schiefen gut erhaltene Weichteile bei „Goniatiten“ und „Orthoceraten“. Er überließ dieses Material freundlicherweise dem Verfasser zur paläontologischen Bearbeitung. Einige der Funde sollen hier vorgestellt werden.

An den vier abgebildeten Stücken kann man deutlich einen gekammerten Teil (Gaskammern zur Regelung des Auftriebes) und einen ungekammerten Teil (Wohnkammer mit dem Weichkörper des Cephalopoden, der auch mit Kopf und Armen aus dieser noch ein Stück hervorragen kann) erkennen. Die ehemalige Kalkschale des Gehäuses, die den gekammerten und ungekammerten

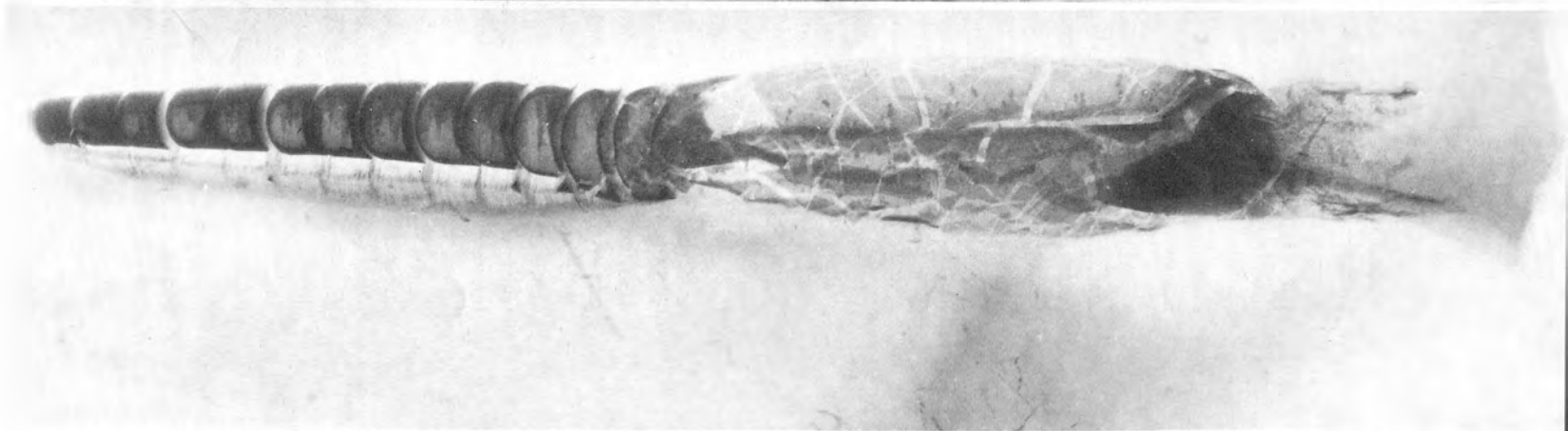
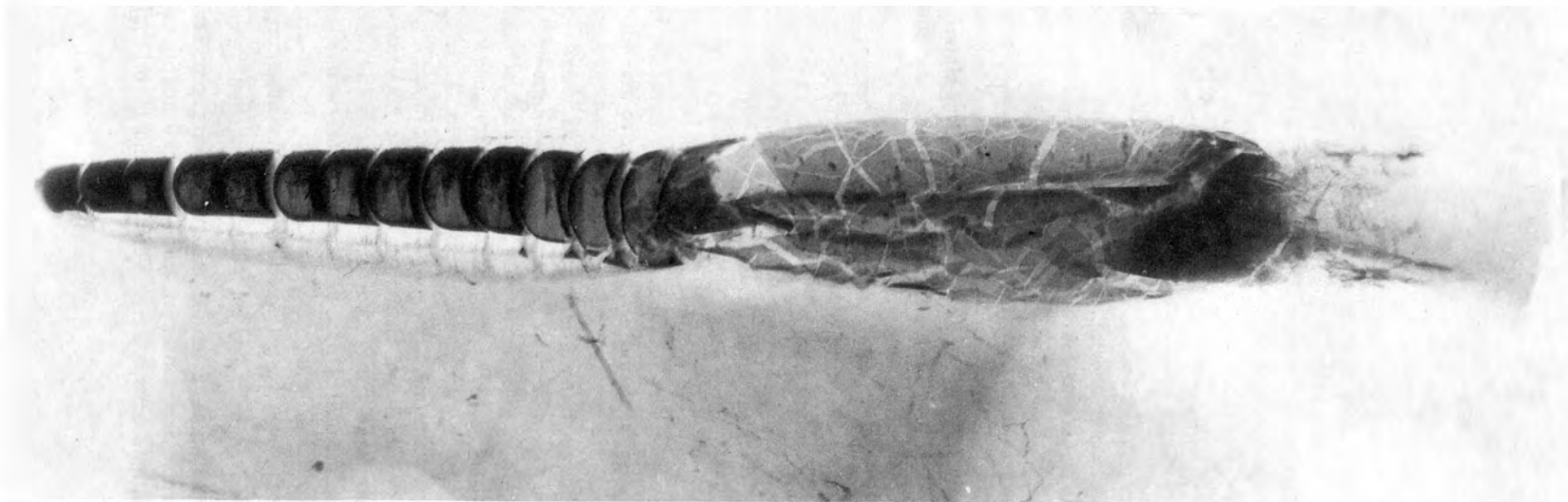
Teil umgab, ist an einzelnen Stellen, vor allem an der Außenseite der Kammern, als hellgraue Silhouette noch erkennbar. Sie wird auch dadurch markiert, daß sie feine schwarze Streifen in annähernd parallelen Lagen horizontal durchziehen; bei diesen handelt es sich wohl um Einlagerung von organischer Substanz (Conchiolin) in die Kalkschale, wie sie auch vom rezenten *Nautilus* bekannt ist (vgl. STENZEL 1964). Die Kammerscheidewände, die ebenfalls aus Kalk bestanden, sind nicht mehr erkennbar. Das gleiche gilt teilweise auch für den Siphon, ein strangförmiges Organ, das die Gaskammern miteinander verband und der Regelung des Gashaushaltes in den Kammern diente.

Die Röntgenaufnahmen zeigen die Auskleidung der Kammern durch später in Pyrit umgewandelte organische Substanzen. Sie war entlang der ehemaligen Kammerwände am stärksten und tritt jetzt als kräftiger schwarzer Randstreifen meist deutlich in Erscheinung.

Der gerade gestreckte Cephalopode (Abb. 1) läßt in seinem unteren Abschnitt die Gaskammern erkennen. Die unterste, d. h. älteste erhaltene Kammer scheint sich in der Mitte etwas zu verjüngen; vielleicht lag hier der Siphon. Interessanter ist die Wohnkammer, die mindestens ebenso lang wie der gekammerte Teil ist. Auch hier läßt sich randlich, vor allem links unten, die ehemalige Kalkschale noch als undeutliche Kontur erkennen. Im übrigen ist der Mantelsack, der die kalkige Wohnkammer auskleidete, vielfach an Ober- und Unterseite zerrissen. Im Mantelsack sind Organe erhalten. Vergleiche mit Röntgenaufnahmen rezenter Cephalopoden, Vergleiche mit präparierten rezenten Tintenfischen und Angaben in der Literatur (z. B. MEYER 1913, NAEF 1922, LANE 1957, STENZEL 1964) ergeben als wahrscheinlichste Deutung dieser Organe: Das dunkle reortenartige Gebilde am oberen Ende der Wohnkammer entspricht Muskel- und (?) Knorpel-Bildungen; der obere, rundliche Anteil nimmt dabei die Region des Schlundkopfes ein, der untere, tütenförmige Abschnitt den Bereich der retrahierenden Muskeln für Schlundkopf und Trichter. Sehr auffallend ist das lange Strangpaar, das die gesamte Wohnkammer durchzieht. Der Laie wird sich vorstellen können, daß es sich bei diesem vermutlich um den Magen-Darm-Traktus handelt. Dieser tritt am unteren Ende des oben erwähnten tütenförmigen Gebildes aus einer Einbuchtung desselben in die Mantelhöhle aus und setzt sich, allerdings vielfach zerstückelt, nach unten bis zum Ende der Wohnkammer fort. Hier ist hinter dem dunklen Gebilde, das von der Seite hereingedrückt sein dürfte, an sehr guten Stereoaufnahmen ein schwaches sackförmiges Gebilde

▶

Abb. 1. „Bactritide“ aus dem Wissenbacher Schiefer (unteres Mitteldevon) von Wissenbach/Dillkreis. SMF XI 1372. $\times 2,6$. Dieses und die drei folgenden Bilder sind Röntgen-Stereoaufnahmen. Um den richtigen räumlichen Eindruck zu erhalten, ist ein Stereobetrachter zu verwenden. Dunkel sind die pyritreichen Teile des Fossils und eine dickere Zone im Gestein (rechts); hell sind dünnere Zonen des Gesteins. (Alle Röntgen-Stereoaufnahmen: W. STÜRMER).



wahrnehmbar, das dem Magen entsprechen dürfte. Der ausführende Ast des Darmtrakts zieht dann geradlinig nach oben bis in die Höhe des Schlundkopfes. Hier dürfte er in die Trichterbucht eingemündet sein. Der Trichter selbst ist nicht eindeutig erkennbar, er dürfte am oberen rechten Rand des runden Gebildes liegen oder er ist möglicherweise durch dieses verdeckt.

Schließlich sind oberhalb der Wohnkammer einige undeutliche zipfelartige Fortsätze zu beobachten, in welchen man Relikte der Arme und vor allem ihrer Basis zu sehen hat. Ihre Zahl dürfte 10 nicht überschritten haben.

Abb. 2 bis 4 zeigen „Goniatiten“ mit Fortsätzen an der Mündung. Die Goniatiten sind die ältesten Vertreter der Ammoniten; sie leiten sich über zahlreiche Zwischenformen durch allmähliche Einrollung des Gehäuses von der Gruppe der Orthoceraten ab (vgl. ERBEN 1966). Das auf Abb. 3 abgebildete Stück läßt sowohl die innerste Kammer, den nicht ganz eingerollten, rundlichen Protoconch als auch die folgenden Gaskammern gut erkennen. Die vorderste Kammer (Wohnkammer) ist weitgehend mit pyritisiertem organischem Material ausgefüllt (Dunkelfärbung). An verschiedenen Stellen ist die Kontur der ehemaligen Kalkschale noch gut erkennbar.

Abb. 2 u. 4 zeigen vom vorderen Teil der Wohnkammer ausgehend einige kürzere und längere Fortsätze, die als zarte Gebilde noch ein Stück weiter nach vorne reichen und als Arme zu deuten sind. Auffallend sind die beiden besonders langen Arme, die sich nahe dem Außenrand der Wohnkammer befinden. Die Gesamtzahl der Arme dürfte auch hier nicht mehr als höchstens zehn betragen haben, wobei die Frage, ob die langen Arme Äquivalente der Tentakelarme rezenter Cephalopoden sind, zunächst noch offen bleiben soll. Die Weichteile, insbesondere die Arme des Exemplares der Abb. 2 befinden sich wohl schon im Stadium fortgeschrittener Zersetzung und sind deshalb nicht mehr so klar identifizierbar wie die der Abb. 4.

Bei dem Exemplar der Abb. 3 stehen die Gaskammern, vor allem zur Wohnkammer hin, gedrängter, vielleicht ein Hinweis darauf, daß das Stück ausgewachsen war. Der Siphon ist am Außenrand der Gaskammern deutlich als Verbindungsrand der Kammern erkennbar. Der Weichkörper erfüllt die Wohnkammer, die gut erkennbar ist, und ragt noch ein Stück aus ihr hervor. Der vordere Abschnitt ist in zwei Teilen kontrahiert. Wie die Einbuchtung in der Mitte des vorderen Abschnittes des Weichkörpers zu deuten ist, steht noch dahin (Mund?). Vor dieser Einbuchtung kann man bei genauer Betrachtung eine runde Erhebung mit rauher Oberfläche beobachten. Sie entspricht möglicherweise dem Auge, zumal man im Stereobild ein entsprechendes Organ auf der hinteren Seite beobachten kann. Vor dem kontrahierten Weichkörper liegen noch einige undeutliche Fortsätze, die aber nur sehr vage als Arme anzusprechen sind.

Es ist schwierig, aus dem jetzt vorliegenden Material und beim gegenwärtigen Stand der nicht abgeschlossenen Untersuchungen, schon weitreichende Schlußfolgerungen zu begründen. Dies muß einer späteren Veröffentlichung vorbehalten

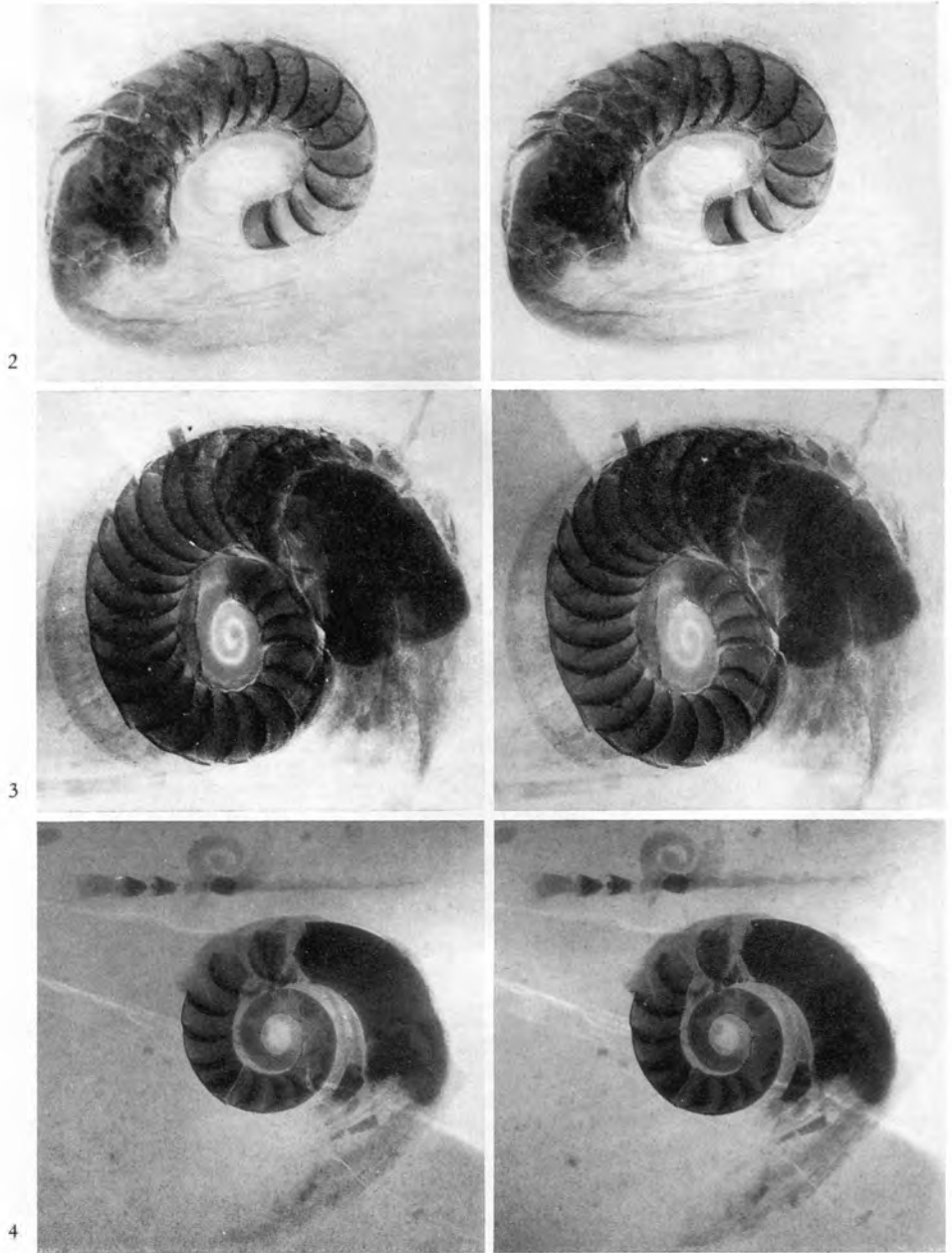


Abb. 2-4. „Goniatiten“ aus dem Wissenbacher Schiefer (unteres Mitteldevon) von Wissenbach/Dillkreis. SMF XI 472i₁, 1353, 472k₁. ×3.

ten bleiben. In diesem Aufsatz soll aber noch kurz darauf hingewiesen werden, daß die bis jetzt untersuchten Stücke die Vermutung zulassen, daß ihre Armzahl tatsächlich jener entsprechen dürfte, die wir heute bei den Dibranchiaten (Octobranchia und Decabranchia) finden. Damit würde sich ergeben, daß die Ammonoiten und ihre Vorfahren den heutigen Tintenfischen sowie den Belemniten jedenfalls im Hinblick auf die Armzahl näher stehen als den eigentlichen Nautioloideen.

Vorliegende Untersuchungen wären ohne vergleichende Untersuchungen an rezenten Cephalopoden nicht möglich gewesen. Der Autor möchte insbesondere Herrn Dr. S. RIETSCHEL, Natur-Museum Senckenberg, für seine Hilfsbereitschaft, vor allem bei der Beschaffung und Präparation von rezenten Tintenfischen, sowie für anregende Diskussionen sehr herzlich danken. Auch Prof. Dr. P. RIETSCHEL, Frankfurt/M., Dr. GEUS und Dr. SCHOLL, Erlangen, unterstützten meine Untersuchungen. Ing. U. GOERING, Erlangen, fertigte Röntgenbilder rezenter Cephalopoden an, wofür ebenfalls bestens gedankt sei. Mein ganz besonderer Dank gebührt aber Dr. W. STÜRMER, der mit seinen Röntgenaufnahmen half, die Dunkelheit, die über den frühen Cephalopoden noch immer hängt, aufzuhellen.

Schriften: DONOVAN, D. T. 1964: Cephalopod phylogeny and classification. - Biol. Rev., **39**: 259-287; Cambridge. — ERBEN, H. K. 1966: Über den Ursprung der Ammonoidea. - Biol. Rev., **41**: 641-658; Cambridge. — FLOWER, R. H. 1955: Trails and tentacular impressions of orthocerid Cephalopods. - J. Paleontol., **29**: 857-867; Tulsa/Okl. — JELETZKY, J. A. 1966: Comparative morphology, phylogeny, and classification of fossil Cephalopods. - Univ. Kans., Pal. Contr. **7**; Lawrence/Ks. — KOLB, A. 1961: Die Ammoniten als Dibranchiata. - Geol. Bl. NO-Bayern, **11**: 1-26; Erlangen. — KOLB, A. 1967: Ammoniten-Marken aus den Solnhofener Schiefer bei Eichstätt (Ein weiterer Beweis für die Oktopoden-Organisation der Ammoniten). - Geol. Bl. NO-Bayern, **17**: 21-37; Erlangen. — LEHMANN, U. 1966: Dimorphismus bei Ammoniten der Ahrensburger Lias-Geschiebe. - Paläont. Z. **40**: 26-55; Stuttgart. — LEHMANN, U. 1967: Ammoniten mit Tintenbeutel. - Paläont. Z., **41**: 132-136; Stuttgart. — MEYER, W. TH. 1913: Tintenfische unter besonderer Berücksichtigung von *Sepia* und *Octopus*. - Monogr. einheim. Tiere, **6**; Leipzig. — NAEF, A. 1922: Die fossilen Tintenfische. - (Fischer) Jena. — STENZEL, H. B. in MOORE, R. C. 1964: Treatise on Invertebr. Paleont., K, Mollusca 3; Lawrence/Ks. — STÜRMER, W. 1964: Einige besondere Ergebnisse der Anwendung von Röntgenstrahlen in der Paläontologie. - Dtsch. Röntgenkongreß 1963: 23-25. Stuttgart (Thieme). — STÜRMER, W. 1965: Röntgenaufnahmen von einigen Fossilien aus dem Geologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg. - Geol. Bl. NO-Bayern, **15** (4): 217-223. Erlangen. — STÜRMER, W. 1967: Röntgenaufnahmen von Fossilien. - Image, 1967 (2): 25-32. Grenzsch.

Verfasser: Privatdozent Dr. ARNOLD ZEISS, Geologisches Institut der Universität Erlangen-Nürnberg, 852 Erlangen, Schloßgarten 5.