

Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br.	68	S. 75–93	8 Abb.	Freiburg, 1978
-----------------------------------	----	----------	--------	----------------

Anhäufungen scherbenartiger Fragmente von Ammonitenschalen im süddeutschen Lias und Malm und ihre Deutung als Fraßreste

Johannes Mehl, Freiburg i. Br.

Inhalt:

	Seite
1. Einleitung	76
2. Scherben von Ammonitenschalen aus dem Posidonienschiefer	77
3. Diskussion	83
Deutung als biogener Schalenbruch	84
a) Krebse	84
b) Fische	85
c) Tintenfische	87
4. Bruchversuche	88
5. Scherben von Ammonitenschalen aus dem Solnhofener Plattenkalk	89
6. Schluß	91
Schriftenverzeichnis	91
Nachtrag	93

Zusammenfassung

Anhäufungen scherbenartiger Fragmente von Ammonitenschalen aus dem Posidonienschiefer (Lias ϵ , Unt. Toarcium) Württembergs werden erstmals beschrieben und ihre Entstehung diskutiert. Aufgrund ökologischer Überlegungen werden sie als Fraßreste, verursacht durch Teuthoideen gedeutet. Die vermutlichen Fraßvorgänge, die zu den Schalenscherben führten, werden mit Beobachtungen über die Nahrungsaufnahme rezenter Tintenfische verglichen, künstliche Bruchversuche zum Verständnis des Schalenbruchverhaltens herangezogen. Schließlich wird auf ähnlich ausgebildete Ammonitenschalen-Fragmente aus dem Solnhofener Plattenkalk hingewiesen.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Geol. JOHANNES MEHL, Geolog.-Paläontol. Institut der Universität, Albertstraße 23b, D-7800 Freiburg i. Br.

Summary

In this paper accumulations of ammonitic valve fragments from the Posidonienschiefer (Lias ϵ / lower Toarcium) of southern Germany are described. Based on palaeoecological researches they are pointed out to be feeding rests caused by predatory teuthoids. Explaining this origin of valve fragments it seems to be useful to discuss feeding procedures of recent cuttle-fishes. Experiments show the mode of crushing shells and Nautilus-valves by simulated bites of teuthoids. Finally the author refers to similar ammonitic valve fragments from the Solnhofen Limestone (Tithon).

Résumé

L'article suivant est le premier à décrire des fragments de valves d'Ammonites en forme de tessons de Posidonienschiefer (Lias ϵ) et à en discuter la formation. Des recherches paléocéologiques ont mené à ce qu'on explique les fragments de valves comme restes – nutriments formés par l'absorption de nourriture de Teuthoidea prédateurs. Par comparaison on se sert d'observations de processus de nutrition chez les seiches d'à présent. Pour faire comprendre la mécanique de la rupture des valves de Mollusque on discute les résultats d'une rupture de valves, causée de façon artificielle par des expériences. Finalement l'auteur renvoie à des fragments de valves d'Ammonites, développés de façon analogue, du Solnhofener Plattenkalk (Tithon).

1. Einleitung

Mit Tausenden beschriebener Arten, verteilt auf etwa 1550 Gattungen, zählen die Ammonoideen zu den am besten erforschten, fossil überlieferten Tiergruppen, wovon die kaum noch überschaubare Fülle an Fachliteratur eindrucksvoll zeugt. Waren die Ammonoideen früher für die Forschung fast ausschließlich von stammesgeschichtlichem und stratigraphischem Interesse, so läßt sich erst in jüngster Zeit eine verstärkte Verlagerung von vorwiegend systematisch-taxonomischen Arbeiten zu biostratonomischen und ökologischen Untersuchungen erkennen. Auf Grund dieser Entwicklung entspricht das derzeitige Wissen über die Lebensweise der Ammoniten bisher noch bei weitem nicht unseren Kenntnissen bezüglich ihrer Stammesgeschichte, sondern muß vielmehr in manchen speziellen Fragestellungen als sehr unbefriedigend gelten. Dies trifft insbesondere für die vielfältigen Beziehungen zwischen Ammoniten und anderen Tiergruppen des gemeinsamen Lebensraumes zu.

In den heutigen Meeren gehören Tintenfische zu den wichtigsten Nahrungslieferanten für andere Organismen. In bedeutend stärkerem Maße muß dies für fossile Vertreter der Cephalopoden, speziell für die Ammoniten gegolten haben, die in großem Arten- und Individuen-Reichtum weltweit die Meere der Jura- und Kreidezeit bevölkerten. Über Lebensraum und Lebensweise der Ammoniten vermögen daher fossile Spuren ihrer Räuber wertvolle Rückschlüsse zu geben.

In der paläontologischen Literatur finden sich – abgesehen von einer größeren Anzahl von Arbeiten über Wachstumsanomalien an Ammoniten, die gelegentlich als Folgen nicht bestimmt deutbarer Verletzungen angesehen werden (z. B. HÖLDER,

1956 und 1970, mit vielen Literaturangaben) – nur wenige durch fossiles Material untermauerte Hinweise auf Räuber, welche den Ammoniten nachstellten. Als einmalig eindrucksvolles Beispiel sei kurz das von KAUFFMAN & KESLING (1960) beschriebene Exemplar eines großen *Placenticeras cf. whitfieldi* HYATT aus der oberen Kreide Süd-Dakotas erwähnt, das, wie die Autoren in ihrer brillanten Studie darlegen, einem Mosasaurier zum Opfer fiel. Anhand der Bißspuren ließ sich ermitteln, daß der Räuber mindestens sechzehn mal auf seine Beute zugebissen haben muß, bis er das Ammonitentier aus seinem Gehäuse zerrn und verschlingen konnte. Dieser spektakuläre Fund, der eindeutig eine Räuber-Beute-Beziehung erkennen läßt, stellt jedoch einen seltenen Einzelfall dar. Häufiger zu finden, aber schwieriger zu deuten sind dagegen scherbenartige Fragmente von Ammonitenschalen, wie sie ROLL (1935) und HÖLDER (1955) aus dem süddeutschen Weißjura erwähnen.

ROLL (1935) beschreibt Fragmente von Haploceraten und Oepelien aus dem schwäbischen Malm β und γ , deren aus mehreren konkav geschwungenen Bögen bestehende Begrenzungslinien „etwa wie Raupenfraßspuren an Blättern“ aussehen. Er führt diese Zerstörung der Ammonitengehäuse auf zangenartige Beanspruchung zurück und hält daher höhere Krebse für deren Verursacher. Zur gleichen Ansicht gelangt HÖLDER (1955) bei der Beschreibung ebenfalls süddeutschen Malm-Kalksteinen entstammender Perisphincten und Oepelien, deren Schalen im Wohnkammerbereich in mehrere Scherben zerlegt erscheinen. Diese Bruchstücke sind jedoch kaum disloziert sondern liegen, weder verdreht noch gekippt, in annähernd ursprünglicher, dem spiralförmigen Aufbau des Ammonitengehäuses entsprechender Anordnung dicht nebeneinander. HOLLMANN (1964, 1967, 1968a) zeigt in seinen ausführlichen Untersuchungen an umfangreichem Material aus verschiedenen kalkreichen Sedimenten, daß völlig identische Zerstörungsmuster, in Spiralmosaik aufgelöste Ammonitengehäuse, auf rein anorganische Weise durch untermeerische Schalenauflösung entstehen können. Die von ROLL (1935) und HÖLDER (1955) beschriebenen Ammoniten-Reste aus dem süddeutschen Malm zählt er demzufolge ebenfalls zu derartigen Subolutions-Fragmenten, bemerkt allerdings, daß es im Weißjura aufgrund der Lithofazies schwer fallen dürfte, solche Lösungsscherben von eventuell vorkommenden, echten Fraßspuren (z. B. Krebsfraß) eindeutig zu unterscheiden.

2. Scherben von Ammonitenschalen aus dem Posidonienschiefer

Angesichts dieser Problematik sind Ammonitenschalen-Fragmente aus Weißjura-Kalken im Hinblick auf ihre Deutung als mögliche Fraßreste nicht aussagekräftig. Dem Verfasser liegt jedoch ausreichend Material aus dem Posidonienschiefer (Lias ϵ /unteres Toarcium) von verschiedenen Fundorten in Württemberg vor, das eine Deutung als Subolutions-Fragmente im Sinne HOLLMANNs ausschließt. Bevor die Genese dieser Anhäufungen scherbenartiger Bruchstücke von Ammonitenschalen diskutiert wird, soll zunächst die Beschreibung dreier typischer Funde exemplarisch für das gesamte vorliegende Fossilmaterial folgen:

Beispiel 1 (s. Abb. 1, 2a und 3)

Fundort: Steinbruch des Portlandzementwerks Rudolf Rohrbach KG, Dotternhausen, Kleiner Heuberg, Württemberg

Fundschrift: Posidonienschiefer (Lias ϵ , Unter-Toarcium).

Das Stück wurde im Liegenden der untersten Nagelkalkbank (Oberer Lias ϵ) gefunden.

Die Schalenfragmente sind dicht konzentriert und bedecken auf der Schieferplatte eine Fläche von 70×50 mm. Ein Teil der Scherbenanhäufung ist bei der Bergung des Fossils leider abgebrochen; das Stück ist damit nicht ganz vollständig. Die Ammonitenschale liegt in Periostrakum-Erhaltung vor. Die Bruchränder haben vor der Auflösung der aragonitischen Schale scharfe Eindrücke im weichen Sediment hinterlassen. Die Schalenscherben gehören allesamt zu einem Individuum und entstammen dem vorderen Wohnkammerbereich. Teile des Phragmokons fehlen völlig. Die kräftige sichelförmige Berippung kennzeichnet den zerstörten Ammoniten als Vertreter der Harpoceratinae. Gewisse Ähnlichkeiten weisen auf *Harpoceras exaratum* Y. & B.; der Versuch einer genauen Zuordnung zu einer Art erscheint aber in anbetracht der fragmentarischen Erhaltungsweise als nicht sinnvoll. Anhand der Berippung der Wohnkammer läßt sich die Größe des Ammonitengehäuses mit etwa 15 cm maximalem Durchmesser rekonstruieren.

Die Zusammenballung besteht aus mehr als 25 Schalenfragmenten. Exakt läßt sich deren Anzahl nicht angeben, da die Scherben derart gedrängt und zum Teil vielfach übereinander liegen. Alle Bruchstücke berühren sich, kein einziges liegt außerhalb dieser dichten Konzentration. Einige Fragmente konnten, auf Papier nachgezeichnet und ausgeschnitten, wieder zu größeren Schalenstücken zusammengesetzt werden. Dabei zeigte sich, daß zusammengehörige Scherben in der Anhäufung völlig wirr und regellos zur Ablagerung gekommen sind.

Die Größe der Schalenfragmente ist mit 10 bis 25 mm erstaunlich einheitlich; kleinere Splitter kommen nicht vor. In der Regel werden die Scherben allseitig von scharfen, bogig geschwungenen Bruchlinien begrenzt, die anscheinend völlig unabhängig von der Skulptur (parallel und in den verschiedensten Winkeln zu ihr) verlaufen. Auf diese Weise entstehen bizarr geformte Fragmente mit scharfen Spitzen. Immer wieder finden sich Scherben von grob dreieckigem Umriß. Typische Formen zeigt Abb. 2a. Einige Schalenfragmente lassen im flach einfallenden Licht deutliche Kratzspuren von mehreren Millimetern Länge erkennen, in deren Bereich das Periostrakum fehlt (s. Abb. 3). Diese Vertiefungen in der ursprünglich dickeren aragonitischen Schale sind vor deren Auflösung vom feinkörnigen Sediment abgeformt worden.

Beispiel 2 (s. Abb. 2b und 4)

Fundort: Steinbruch bei Ohmden, Nähe Holzmaden, Württemberg.

Da das Schieferstück mit den Ammonitenschalen-Fragmenten im Wegebaumaterial der Steinbruchzufahrt gefunden wurde, lassen sich leider keine genauen Angaben bezüglich der Fundschrift (Lias ϵ) geben. Das Fossil liegt in zwei Platten (Positiv und

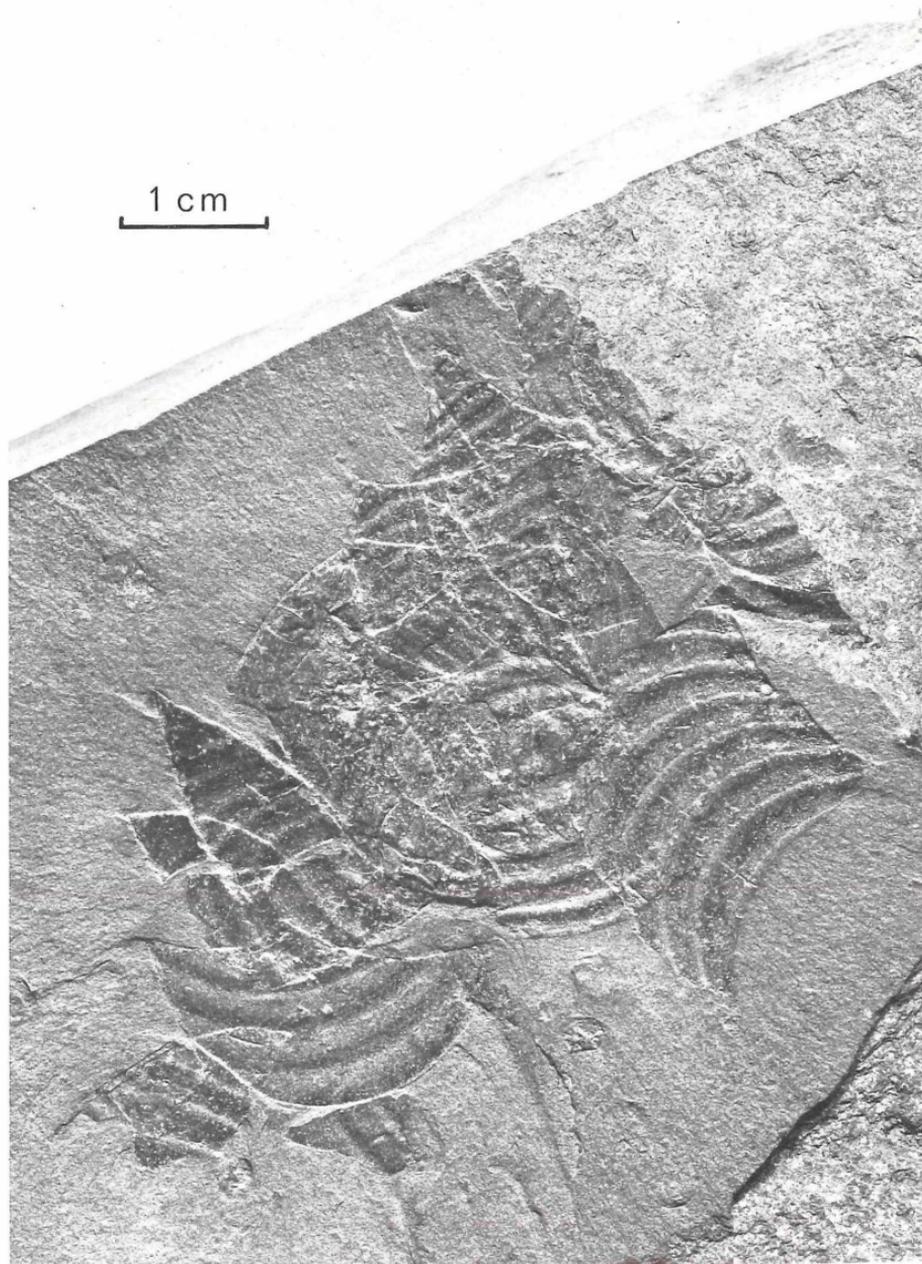


Abb. 1: Anhäufungen scherbenartiger Schalenfragmente eines Harpoceraten-Gehäuses; oberer Lias ϵ (unt. Toarcium), Dotternhausen, Württemberg.

80

a

1 cm

b

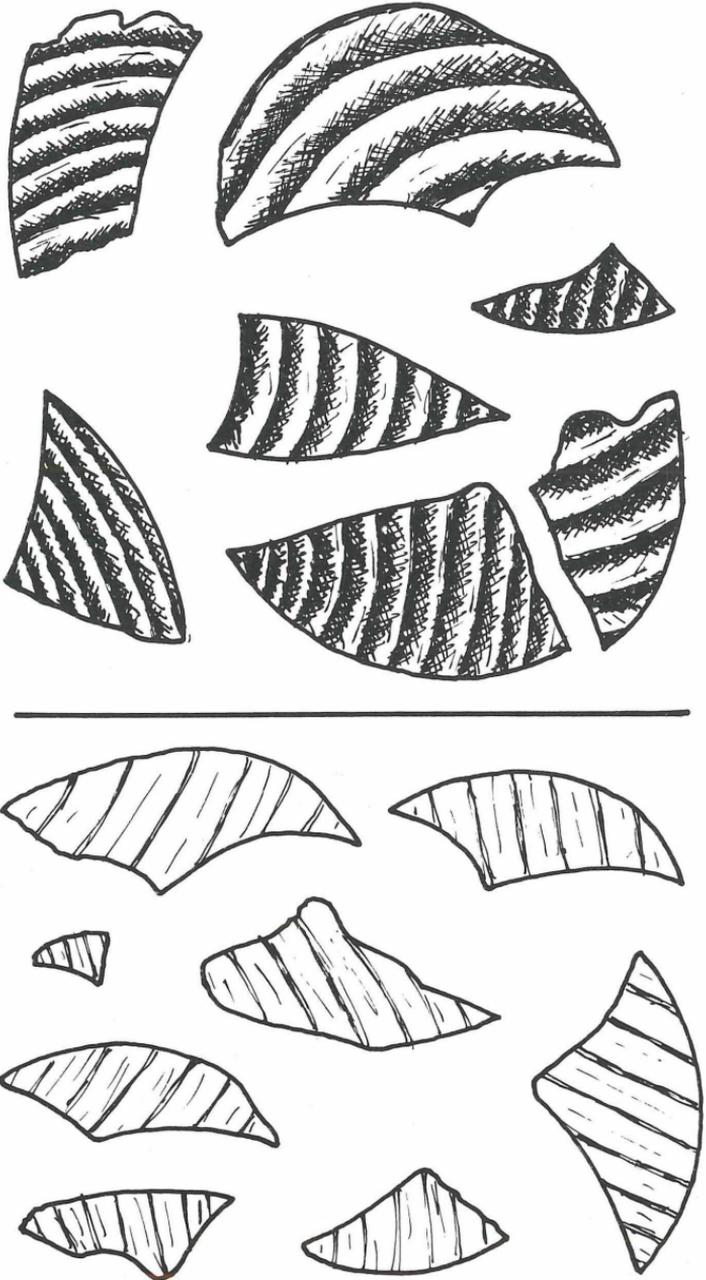


Abb. 2: Einige typische Scherben von Ammonitenschalen aus dem süddeutschen Posidonien-schiefer (Lias ϵ /unt. Toarcium). a) Schalenscherben eines Harpoceraten; Dotternhausen, Württemberg. b) Schalenscherben eines Lytoceraten; Ohmden b. Holzmaden.

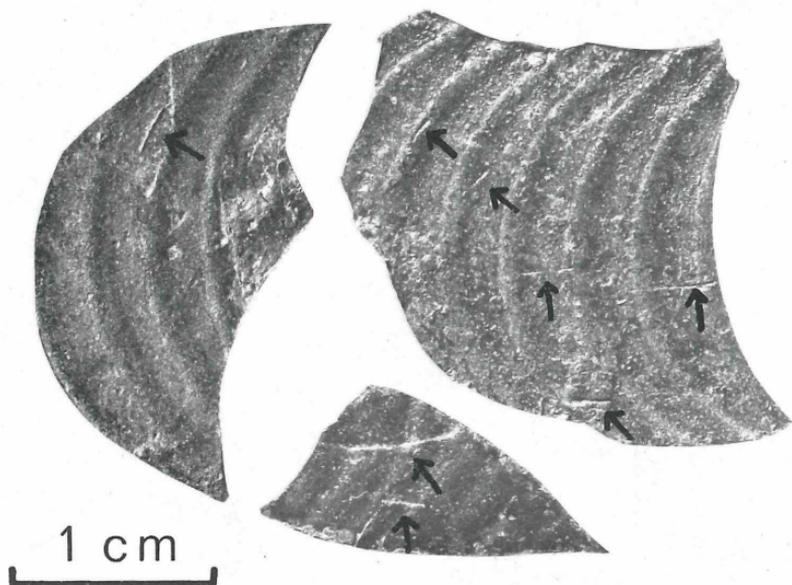


Abb. 3: Drei Scherben einer Harpoceraten-Schale aus dem oberen Lias ϵ (unt. Toarcium) von Dotternhausen (Württemberg) mit feinen Kratzmarken (Pfeile), wohl Bißspuren spitzer Teuthoideen-Kiefer.

Negativ) vor. Die Schalenanhäufung liegt auf der Schichtfläche inmitten einer großen Platte, die außer zwei winzigen Ammoniten fossilieer ist und erreicht etwa die Ausdehnung einer Streichholzschatel. Die Schalenfragmente liegen ebenfalls in Periostrakum-Erhaltung vor und zeigen zum Teil deutlich in das Sediment eingedrückte Begrenzungslinien. Eine sehr feine, gerade, parallele Schalen-Streifung in etwas unregelmäßigen Abständen im Millimeter-Bereich weist den Ammoniten als Angehörigen der Gattung *Lytoceras* SUESS aus, doch ist auch hier eine Artbestimmung nicht durchführbar. Die Schalenscherben entstammen alle dem Wohnkammerbereich eines Individuums. Das Ammonitengehäuse dürfte einen maximalen Durchmesser von etwa 60 bis 70 mm nicht überschritten haben.

Die 29 Schalenbruchstücke bilden eine engbegrenzte Konzentration auf sonst fossilieerer Schichtfläche. Wengleich die einzelnen Scherben zwar nicht ganz so dicht liegen wie bei Beispiel 1, so berühren sie sich doch fast alle und liegen teilweise drei- bis vierfach übereinander. Die wirre Anordnung der Schalenfragmente gleicht

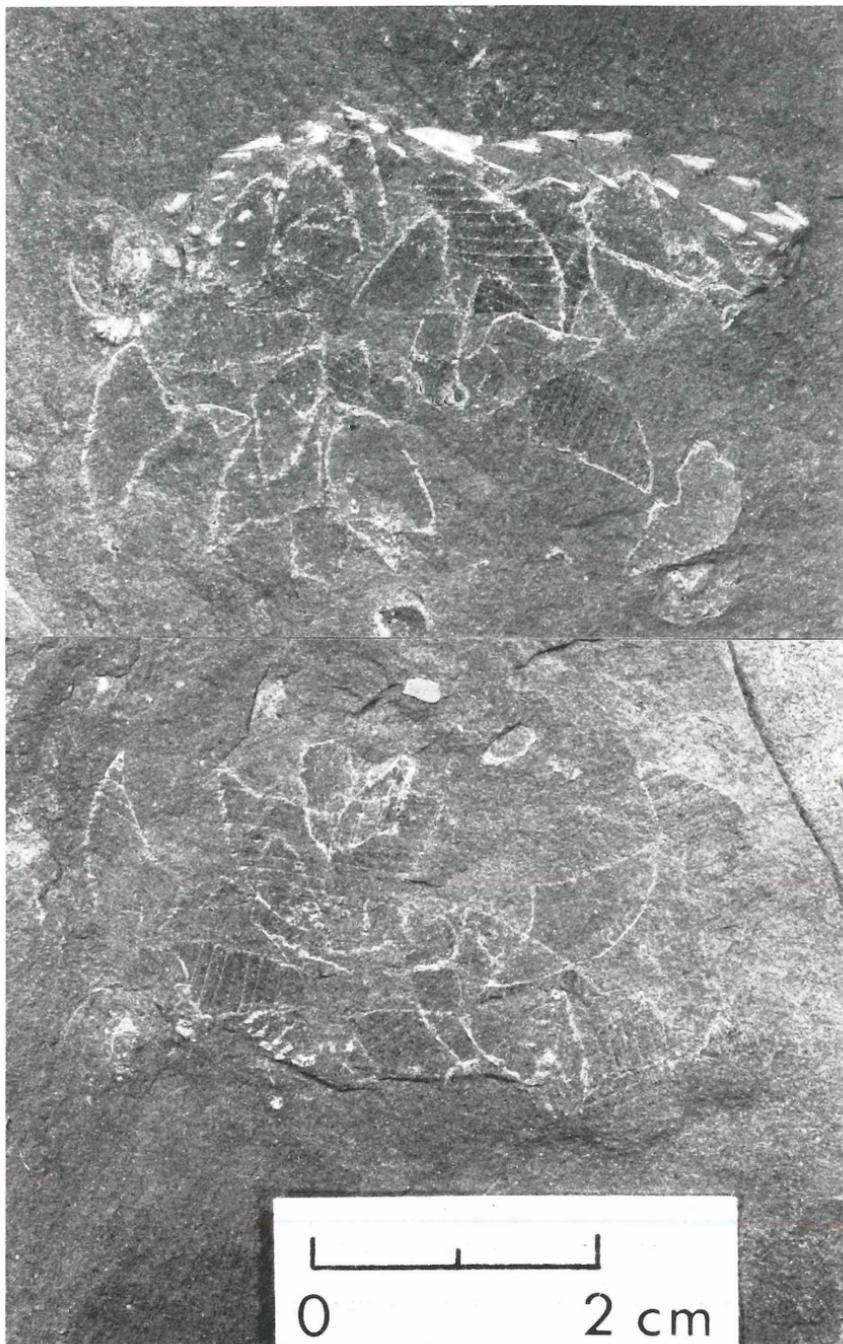


Abb. 4: Anhäufung scherbenartiger Schalenfragmente eines Lytoceraten-Gehäuses (Positiv und Negativ); Lias ϵ (unt. Toarcium), Ohmden bei Holzmaden.

der des Dotternhausener Fundes. Wie dort ist auch die Größe der Scherben recht einheitlich. Neben wenigen nur einige Quadratmillimeter großen Bruchstückchen liegen sie alle im Bereich von etwa 10 bis 15 mm und sind damit durchaus etwas kleiner und zierlicher als in Beispiel 1. Die bogig geschwungenen Bruchlinien gleichen in Verlauf und Anordnung dem Dotternhausener Fund völlig. Einige typische Scherben zeigt Abb. 2b.

Beispiel 3 (s. Abb. 5)

Fundort: Steilwand am Prallhang der Eyach an der alten Stadtmühle von Frommern bei Balingen, Württemberg.

Fundschiicht: Unterer Lias ϵ (Unter-Toarcium).

Nur kurz erwähnt werden soll eine Scherbe von 70 mm Länge und 30 mm größter Breite (s. Abb. 5), die aus dem mündungsnahen Wohnkammerbereich eines riesenhaften Harpoceraten-Gehäuses (von ca. 30 cm Durchmesser) herausgebrochen worden sein muß. Der Hohlkiel des Ammoniten begrenzt auf der einen, je ein bogig-geschwungener, scharfer Bruchrand auf den beiden anderen Seiten das spitz-dreieckige, v-förmige Schalenfragment. Auf dem nur in Periostrakum-Erhaltung vorliegenden Schalenbruchstück ist sehr feine, gebogene Anwachsstreifung erkennbar. Obwohl die Scherbe viel größere Ausmaße erreicht als jene der Beispiele 1 und 2, ist die Art der Bruchlinienführung doch recht ähnlich.

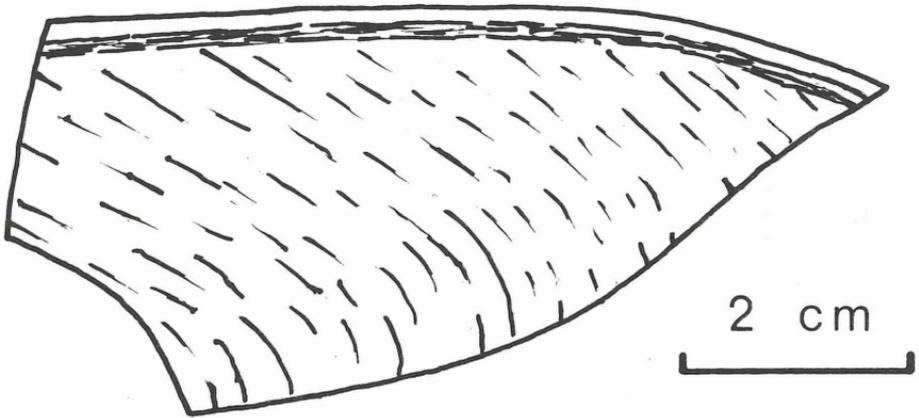


Abb. 5: 7 cm lange Scherbe aus dem vorderen Wohnkammerbereich eines sehr großen Harpoceraten-Gehäuses; unt. Lias ϵ (unt. Toarcium), Frommern bei Balingen.

3. Diskussion

Zur Deutung der beschriebenen Anhäufungen von Ammonitenschalen-Fragmenten ist zunächst an strömungsbedingten Schalenbruch in stark bewegtem Wasser zu denken. Obwohl von BRENNER (1976) bodennahe Wasserströmungen im Lias ϵ an-

hand von eingeregeltten Ammonitengehäusen nachgewiesen worden sind, dürfte die Wasserbewegung nicht für Schalenbruch und Schillbildung ausgereicht haben, da eindeutige Hinweise hierfür bislang fehlen. Der Deutung der Scherbenanhäufungen als Produkte wasserbewegungsbedingter, mechanischer Zerstörung steht weiterhin die dichte Zusammenballung der jeweils zu einem Individuum gehörigen Ammonitenreste entgegen. Schließlich stimmt das Bruchverhalten nicht mit dem für Bruchschille typischen (HOLLMANN, 1968b) überein. In dem von HOLLMANN beschriebenen Aulacostephanus-Schill aus dem Kimmeridge-Clay von Osmington/Dorset wechseln vielmehr lange, gerade mit kurzen, konkav geschwungenen und feingesägten, scharfartigen Bruchlinien ab, die zudem stärkere Abhängigkeit von Schalen-Skulptur und Dicke erkennen lassen.

Die Deutung der Schalenscherben als Subsolutions-Fragmente im Sinne HOLLMANNs ist aufgrund der starken Dislozierung der zudem mehrfach übereinander liegenden Bruchstücke, die vor der Auflösung der Aragonit-Schale erfolgt sein muß sowie der Periostrakum-Erhaltung nicht stichhaltig. Zudem lassen sich einige der Fragmente lückenlos aneinandersetzen (s. o.). Würde man das vorliegende Material als Lösungsscherben ansehen, so müßte ein nicht geringer Teil der Schalen den Lösungsprozessen zum Opfer gefallen sein, und die Stücke dürften sich nicht mehr zusammenfügen lassen.

Deutung als biogener Schalenbruch

Da somit anorganisch bedingter Schalenbruch als Entstehungsursache ausscheidet, muß man in den Scherbenzusammenballungen biogene Zerstörung der Ammonitengehäuse sehen. Im Folgenden sollen nach dem Ausschlußprinzip die im Posidonien-schiefer auftretenden Tiergruppen im Hinblick auf potentielle Ammonitenräuber überprüft werden. Dabei können nur Tiere ab einer gewissen Größe in Betracht kommen, da die Räuber größer als ihre Beute gewesen sein müssen, und die oben beschriebenen Schalenscherben Ammonitengehäusen von 15 cm (Beispiel 1) oder gar 30 cm (Beispiel 3) Durchmesser zuzuordnen sind.

a) *Krebse*

Der Ansicht von ROLL (1935) folgend, sollen zunächst höhere Krebse als mögliche Verursacher der zerbrochenen Ammonitenschalen diskutiert werden. Krebse zählen zu den seltensten Fossilien im Posidonien-schiefer. Etwa 90% von ihnen gehören zu den Proeryoniden, deren breiter, dorsoventral abgeflachter Cephalothorax sie als „die typischsten Bodenbewohner unter den jurassischen Krebsen“ (BEURLEN, 1925, S. 298) und damit als „gar keine oder nur ganz schlechte Schwimmer“ (BEURLEN, 1925, S. 300) kennzeichnet. Somit kämen sie höchstens als Aasfresser in Betracht, wozu sie aber die Ammonitenschale nicht derart kleinstückig hätten zerbrechen müssen, da bei abgestorbenen Ammoniten der verschließende Aptychus sehr schnell aus seiner Lage gefallen sein dürfte und somit die Weichteile frei zugänglich waren. Auch

ist sehr fraglich, ob in dem sauerstoffarmen Wasser am Meeresboden überhaupt benthonisches Leben möglich gewesen sein mag. ALDINGER (1965) hält Benthos aufgrund mangelnden Wasseraustausches an einer Sprungschicht für unwahrscheinlich, und BEURLEN (1925) weist auf die schlechte Erhaltung der Proeryoniden (Antennen, Extremitäten und Schwanzflossen fehlen meist oder sind zumindest stark beschädigt) in den Posidonienschiefern hin, was ihn wie HAUFF (1921) zu der Annahme führt, die Tiere seien in totem Zustand in das Ablagerungsgebiet eingeschwemmt worden.

Sehr selten sind bisher im Posidonienschiefer dekapode Krebse der Gattung *Uncina* gefunden worden, die in den obersten, gut durchlüfteten Wasserschichten gelebt haben dürften. Im Gegensatz zu den Proeryoniden stellen sie mit verlängertem Abdomen, kräftiger Schwanzflosse und sehr dünnem Panzer ausgesprochene Schwimmformen dar. Das vordere Pereiopodenpaar ist stark verlängert und abgeflacht und zu einem Schwimorgan umgestaltet und somit nicht mehr zum Knacken von Schalen geeignet.

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß beim Nahrungserwerb rezenter dekapoder Krebse völlig andere Bruchmuster in Molluskenschalen entstehen (HOLLMANN, 1969), was sich auch funktionell durch den Scherenbau erklären läßt (SCHÄFER, 1954 und 1962). Typisch für rezenten Krebsfraß an Schalentieren sind zudem oft gekerbte Scherbenränder, die durch das Abnagen feiner Kalksplitter entstehen, mit denen die Tiere ihren hohen Kalkbedarf decken. Man könnte erwarten, daß dies aus physiologischen Gründen bei fossilen höheren Krebsen ähnlich war. Zusammenfassend lassen sich Krebse als Verursacher der Schalenfragmentanreicherungen ausschließen.

b) *Fische*

Der Posidonienschiefer hat im Laufe der Zeit eine reichhaltige fossile Fischfauna geliefert. Um mögliche Ammonitenräuber zu erkennen, untersucht man die Fauna zweckmäßigerweise nach ökologischen Gesichtspunkten. ALDINGER (1965) ordnet die Fische des Posidonienschiefers ihrer Bezahnung nach drei Gruppen mit unterschiedlicher Lebensweise zu: in Fische mit Fang-, Knack- und reduziertem Gebiß.

Zu den Arten mit Fanggebiß sind zu rechnen *Ohmdenia*, *Saurorhynchus*, *Pachycormus*, *Sauropsis* und *Caturus*. Schlanker torpedoförmiger Körperbau, stark vergrößerte Brustflosse, reduzierte Rückenflosse und eine große Schwanzflosse auf einem zylindrischen Schwanzstiel kennzeichnen die Vertreter dieser Gruppe als schnelle Schwimmer. Das Fanggebiß in Verbindung mit einer großen Maulspalte ist zum Ergreifen der Beute funktionstüchtig, nicht jedoch zum Zerkleinern der Nahrung. Daher verschlingen solche schnellen Räuber ihre Beutetiere (meist kleinere Fische) unzerkleinert, wie an erhaltenen Mageninhalten von *Pachycormus* und *Caturus* auch fossil belegt ist. Somit sind Vertreter dieses Typs nicht zur Bildung derartiger wie der oben beschriebenen Schalenscherben-Anhäufungen befähigt.

Die Vertreter der Fische mit einem Greifknackgebiß aus Kieferzähnen, die dem Ergreifen und inneren kugeligen Zähnen, die dem Zerknacken der Beute dienen (z. B. *Lepidotus*, *Dapedius*) oder einem einfachen Knackgebiß ohne Greifzähne (z. B. *Acanthorhina*) zeichnen sich durch einen hochrückigen, scheibenförmigen Körper mit zur

Schwanzflosse hin verlängerten Rücken- und Afterflossen aus. Aufgrund des Körperbaus und der Lage und Anordnung des Gebisses waren diese Fische zur gründelnden Nahrungsaufnahme am Boden (bei steil gestellter Körperlängsachse) oder zum Abweiden treibender Gegenstände (z. B. Treibholz mit Muschelbewuchs) bestens angepaßt. Diese Lebensweise läßt sie jedoch nicht als Ammonitenräuber erscheinen. Auch weist das Bruchmuster der beschriebenen Ammonitenschalen gegen einen Räuber mit Knackgebiß. Beim Zerknacken und Zermalmen mit den dicht nebeneinander im Innern von Kiefer und Gaumen sitzenden Kugelzähnen ist ein Zerspringen der Schale in einheitlich große Bruchstücke unmöglich; vielmehr zeichnet sich der durch Nahrungserwerb dieser Fische verursachte Schalenbruch durch unsortierte, unregelmäßig begrenzte Fragmente und Splitter unterschiedlichster Größe aus. Auch läßt eine derartige Bezahnung keinen differenzierten Zubiß zu, durch den sich der gekammerte Gehäuseteil eines Ammoniten sauber von der Wohnkammer abtrennen ließe. Bei den beschriebenen Ammonitenresten handelt es sich aber immer nur um Wohnkammerteile.

Spuren, die auf die Fraßtätigkeit von Fischen mit Knackgebiß zurückzuführen sind, scheinen mir dagegen in den im Raum Holzmaden häufig zutagetretenden, flächig verbreiteten, unsortierten Ansammlungen zerbrochener Muschelschalen (von *Inoceramus dubius* SOW.) vorzuliegen (s. Abb. 6). In diesen Schillhorizonten sind die Reste der Mahlzeiten von Fischen wie *Lepidotus*

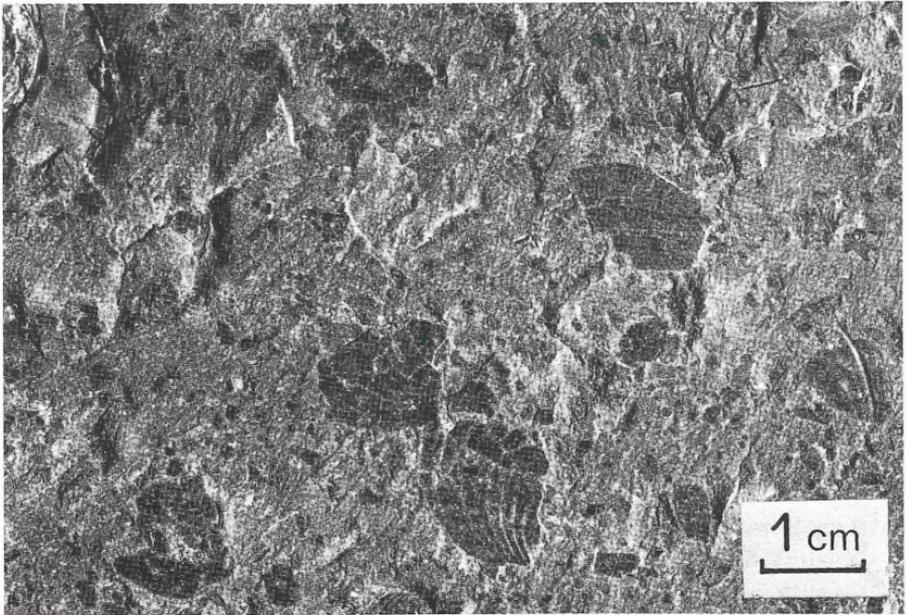


Abb. 6: *Inoceramen*-Bruchschill, gedeutet als Fraßreste eines Muschelpflaster abweidenden Fisches mit kugelzähmigem Knackgebiß (s. Text). Lias ε (unt. Toarcium), Holzmaden, Württemberg.

zu sehen, die auf das Abweiden der zahlreichen mit Inoceramen dicht bewachsenen Treibholzstämme spezialisiert gewesen sein dürften.

Vertreter des dritten Fischtyps mit reduziertem Gebiß kommen allein schon aufgrund ihrer geringen Größe nicht als Ammonitenräuber in Frage. Ihre bis auf wenige Kieferzähnen reduzierte Bezahnung (z. B. *Ptycholepis*, *Leptolepis*) sowie die bei *Ptycholepis* zu einem Reusenapparat umgestalteten Kiemenbögen weisen Fische dieses Typs als Kleintier- bis Planktonfresser aus. – Aus den genannten Gründen scheidet somit Fische als Verursacher der Schalenfragment-Anreicherungen aus. Das bedeutet aber nicht, daß Fische der Jura- und Kreidezeit sich nicht auch von Ammoniten ernährt haben. Nur sind die fossilen Spuren, die von der Jagd der Räuber auf Ammoniten zeugen, anders gestaltet (s. z. B. MEHL, 1978a und b). Das oben zur Lebensweise aufgrund der Bezahnung der Fische gesagte trifft übertragen auch auf die marin lebenden Reptilien des Posidonienschiefers (Ichthyosaurier, Plesiosaurier und Meereskrokodile) zu, die daher ebenfalls nicht als Verursacher der Ammonitenreste infrage kommen.

c) Tintenfische

Als letzte zu untersuchende Tiergruppe verbleiben Vertreter der Dibranchiata („Tintenfische“). Diese Cephalopodengruppe ist im Fossilmaterial des Lias ϵ neben den zahlreichen Belemniten durch die Teuthoidea (Kalmar-artige Tintenfische) vertreten, deren stürmische Entwicklung im Lias einsetzte. Da die heute in den Weltmeeren verbreiteten Kalmare sich von ihren jurassischen Vorfahren nicht sehr erheblich unterscheiden, ist es zulässig, ihre Lebensweise zum Vergleich heranzuziehen. Desgleichen kann man die Sepioidea (Sepia-artige Tintenfische) und auch *Nautilus* in die Betrachtungen miteinbeziehen, soweit sich diese auf die in Bau und Funktionsweise sehr ähnlichen Kieferapparate beschränken. Rezente Cephalopoden besitzen einen kräftigen, oft weit vorragenden Kieferapparat aus einem Ober- und einem ihn übergreifenden, papageienschnabelähnlichen Unterkiefer. Beide bestehen aus Conchiolin und können durch Kalkeinlagerungen verstärkt sein. Besonders bei den Teuthoidea und den Sepioidea finden sich Kiefer mit sehr scharfen Schneiden; so wird berichtet, der große Humboldtstrom-Tintenfisch *Ommastrephes gigas* sei in der Lage, damit die stärksten, stählernen Angelleinen zu durchbeißen (LEHMANN, 1976, S. 86). Rezente Cephalopoden können mit Hilfe des Kieferapparates Krebspanzer und Muschelschalen zerbrechen und sogar die dickschaligsten Patellen vom Untergrund ablösen und zerstückeln. Über die Funktionsweise der Kiefer geben Beobachtungen am rezenten *Nautilus* Aufschluß, der bei Kämpfen unter Artgenossen seinen Gegnern V-förmige Stücke aus der Schale im Mündungsbereich der Wohnkammer heraus-trennen kann. Auch dibranchiate Cephalopoden beißen ihren Beutetieren (z. B. Muscheln, Krebsen) scharf umrandete Scherben aus der Schale, von denen sie das Fleisch mit der Radula ablösen. Anschließend werden die Schalenreste fallengelassen, gelangen also nicht in den Magen.

Aufgrund ihrer Form und Erhaltung dürften die Scherben von Ammonitenschalen aus dem Lias ϵ durch einen ganz ähnlichen Freßvorgang entstanden sein. Die wie die

Ammoniten in den oberen Wasserschichten lebenden Teuthoideen waren ähnlich ihren heutigen Nachfahren schnelle wendige Schwimmer (rezente Tintenfische erreichen bis zu 70 Stundenkilometer Geschwindigkeit!). Alle jetztzeitlichen Dibranchiata sind ausschließlich Fleischfresser. Von einigen Arten wird auch *Nautilus* gejagt. Es liegt daher nahe anzunehmen, daß die Teuthoideen des Lias sich neben anderen Tieren auch von Ammoniten ernährt haben. Große Formen wie *Geoteuthis* oder *Beloteuthis* waren sicher in der Lage, ausgewachsene Ammonitentiere zu überwältigen, zumal von manchen rezenten Tintenfischen bekannt ist, daß sie sogar auf Artgenossen, die nur geringfügig kleiner sind als sie selbst, Jagd machen.

Der Freßvorgang dürfte so abgelaufen sein, daß der räuberische Teuthoide seinem Opfer von der Mündung her Schalenstücke mit seinem Kieferapparat herausbiß und das anhaftende Fleisch mit der Radula abnagte. Der Freßvorgang von der Mündung her erklärt, warum die Scherbenanhäufungen immer nur aus Wohnkammerfragmenten bestehen. Den gekammerten, an Weichteilen leeren Teil der Schale nach der Mahlzeit ebenfalls noch zu zerbrechen, wäre für den Räuber wenig reizvoll gewesen. Die innerhalb einer Anhäufung einheitliche Scherbengröße ist, da abhängig von Funktionsweise und Ausmaßen des Teuthoideen-Kieferapparates, verständlich, ebenfalls die Ähnlichkeit immer wiederkehrender Scherbenurrisse.

Schließlich gibt die Deutung der Schalenfragmente als Fraßreste räuberischer Teuthoideen auch eine befriedigende Erklärung für die auffällig dichte Konzentration der Scherben. Mag man zuerst in den Anhäufungen Koprolithen oder Speiballen sehen, so wird diese Vermutung durch die Periostrakum-Erhaltung der Schale widerlegt, da dieses empfindliche organische Häutchen sicher zuerst den Verdauungsprozessen zum Opfer gefallen wäre. Nach dem oben geschilderten Freßvorgang läßt sich die Konzentration der Fragmente leicht deuten: Durch zerfetzte Reste des an der Schale anhaftenden Mantels miteinander verbunden, sanken die abgenagten Schalenscherben zu Boden, während der leichte, gekammerte Teil des seiner Wohnkammer und des darin befindlichen Weichkörpers beraubten Ammonitengehäuses langsam fortgedriftet sein dürfte. Auch bei einem längeren Sinkweg war somit eine engräumige Ablagerung der Schalenfragmente vorbestimmt. Selbst eine bodennahe Wasserströmung, wie sie von BRENNER (1976) genau für den Fundhorizont von Beispiel 1 in Dotternhausen nachgewiesen wurde, konnte die miteinander verbundenen Scherben nicht auseinanderspülen und über eine größere Fläche verteilen.

Alle Beobachtungen zusammenfassend sind somit in den Anhäufungen scherbenartiger Fragmente von Ammonitenschalen aus dem Lias ϵ durch Teuthoideen verursachte Fraßreste zu sehen. Ob die Räuber auf Ammoniten als Nahrung spezialisiert waren, mag dahin gestellt sein; die erstaunliche Übereinstimmung in der Gestaltung der Scherbenansammlungen läßt daran denken.

4. Bruchversuche

Um die beim Freßvorgang durch den Teuthoideen-Kieferapparat bewirkten Bruchvorgänge besser zu verstehen, wurden Schalenbruchversuche an rezenten Muscheln (*Anodonta cygnea* L. = dünne Schalen; *Mytilus edulis* L. = dickere Schalen) sowie an

Nautilus durchgeführt. Bei der zangenähnlichen Funktionsweise der Cephalopoden-Kiefer ist die Druckeinwirkung durch die beiden Spitzen der Kiefer punktförmig konzentriert. Aus diesem Grund wurden die Bruchversuche mit den Kiefern ähnlich gestalteten, spitzen Kneifzangen durchgeführt. Dabei zeigte sich, daß die Schalen infolge des punktuell wirkenden Druckes *zerspringen*, und die Bruchlinien *nicht durch einen schneidenden Vorgang* entstehen. Der bogig geschwungene Verlauf der Scherbenränder hat seine Ursache wohl in den nicht direkt übereinanderliegenden Druckpunkten der beiden Kieferspitzen, von denen die untere papageienschnabelartig über die obere vorgreift. Vom Druckpunkt aus verläuft der Schalensprung in einem Bogen zum nächstgelegenen Schalenrand.

Solche Versuche können lediglich einen kleinen Einblick in die Mechanik der Schalenbruchvorgänge vermitteln und zu deren besseren Verständnis dienen. Die genaue Übertragung der dabei erzielten Ergebnisse auf fossiles Material oder gar eine Erklärung der Scherbenformen der beschriebenen Ammonitenschalen aufgrund der Versuche erscheint trotz manch augenscheinlicher Ähnlichkeiten zu gewagt und sollte unterbleiben. Wie sehr die Entstehung bestimmter Bruchmuster von kaum erfassbaren, physikalischen Parametern abhängt, zeigt z. B. die Beobachtung, daß bei sehr dünnen Muschelschalen trotz gleichbleibender Versuchsbedingungen das Bruchverhalten unter Wasserbedeckung (wohl infolge der durch das Wasser geminderten Oberflächenspannung der Schale) anders ablaufen kann als an der Luft. Die Erklärung fossil dokumentierter biogener Schalenbruchvorgänge sollte daher, wie oben geschehen, zunächst auf ökologischen Überlegungen beruhen.

5. Scherben von Ammonitenschalen aus dem Solnhofener Plattenkalk

In den unter-tithonischen Solnhofener Plattenkalken finden sich Ammonitenschalen-Fragmente, die den oben beschriebenen aus dem Posidonienschiefer ähneln. MAYR (1967, Abb. 4a und Taf. 5 / Fig. 5) bildet übereinanderliegende, von bogigen Bruchlinien umrissene Scherben (s. Abb. 7a) als fragliche Fraßspuren ab und weist darauf hin, daß ähnliche Bruchstücke von Ammonitenschalen in den Plattenkalken häufig vorkämen. In einem Fall liegen zwölf Schalenscherben dicht nebeneinander. Nachdem MAYR (1967, S. 9) „mechanische Ursachen wie Brandung“ ebenso als Entstehungsgrund ausschließt wie Subsolution, hält er biogenen Schalenbruch durch Fische oder Ichthyosaurier für möglich.

Dem Verf. liegen ähnliche Gruppen von Ammonitenschalen-Fragmenten aus dem Solnhofener Plattenkalk vor, von denen eine hier wiedergegeben ist (s. Abb. 7b und 8). Fundort und genaue Fundschicht der Gravesien-Bruchstücke lassen sich leider nicht angeben, da das Fossil in einem Supermarkt (!) erworben wurde. Die Form dieser Scherben sowie ihre Konzentration lassen in Analogie zu den besser erhaltenen Funden aus dem Posidonienschiefer ebenfalls die Deutung als von Tintenfischen (Teuthoideen oder Sepioideen) verursachte Fraßreste zu.

Spuren anderer Ammonitenräuber dürften dagegen in den von JANICKE (1967 und 1969, Taf. 10, Abb. 2) abgebildeten Bruchstücken einer Gravesienschale aus dem Soln-

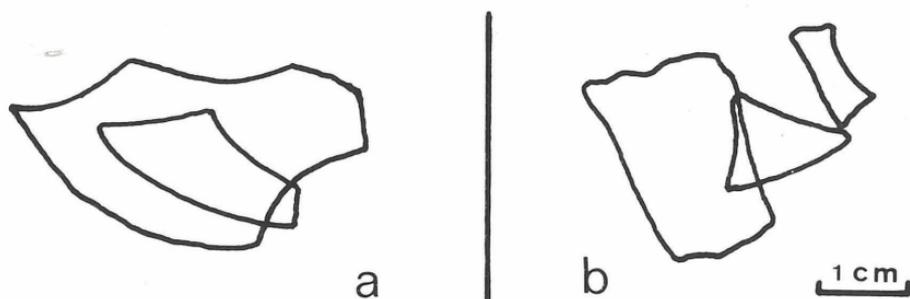


Abb. 7: Scherben von Ammonitenschalen aus dem Solnhofener Plattenkalk (unt. Tithon) der Frankenalb. a) nach MAYR, 1967, Abb. 4. b) Scherben einer Gravesien-Schale.

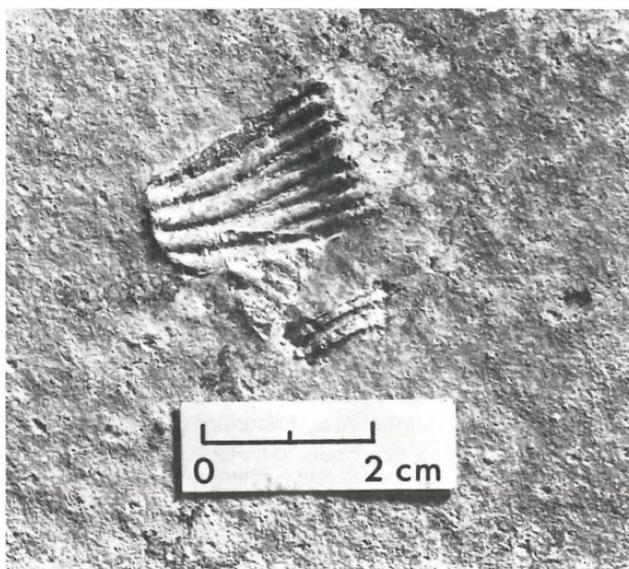


Abb. 8: Scherbenartige Fragmente eines Gravesien-Gehäuses; Solnhofener Plattenkalk (unt. Tithon), Frankenalb.

hofener Plattenkalk von Wintershof bei Eichstätt vorliegen. Auf einer 100×50 cm messenden Platte liegen zahlreiche Schalenfragmente unterschiedlichster Form und Größe weit gestreut. Aufgrund des der Ammonitenschale aufsitzenden Austernbewuchses deutet JANICKE die Reste als das Werk eines auf Muscheln spezialisierten „schaltierfressenden Fisches wie z. B. *Gyrodus*“. Die splitterig wirkenden, teilweise sehr kleinen und unsortierten Schalenbruchstücke dürften auch m. E. durch das zermalmende Kauen eines Fisches mit Kugelzahnplaster (wie *Lepidotus* oder *Gyrodus*) entstanden sein. Nach dem Freißvorgang sind die Fragmente wohl einzeln auf den Meeresboden herabgesunken, worauf die weit gestreute Anordnung der Stücke

ebenso hinweist wie die Beobachtung JANICKES, daß die Schalen „gewölbt unten“ eingebettet wurden (langsames Sinken im Stillwasser). Ein ähnliches Sinkverhalten ist bei den ursprünglich durch Mantelreste miteinander verbundenen Schalenbruchstücken aus dem Lias ϵ nicht zu erwarten und auch nicht festzustellen. Auf die Ähnlichkeit der Gravesien-Trümmer JANICKES mit dem Inoceramen-Bruch aus dem Posidonienschiefer (s. o.) sei verwiesen.

6. Schluß

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß dibranchiate Cephalopoden („Tintenfische“) in den Meeren der Jura-Zeit (und sicher auch in denen der Kreide) zu den wichtigsten Ammonitenräubern gehörten. Spuren ihrer Freßtätigkeit sind, wie es scheint, im süddeutschen Jura nicht selten überliefert, jedoch bisher gänzlich übersehen (Posidonienschiefer) oder nur zurückhaltend beurteilt worden (Malm). Die obigen Ausführungen zeigen, wie wichtig es ist, im Gelände nicht nur schöne, vollständig erhaltene Fossilien aufzusammeln, sondern vielmehr auf beschädigte Stücke und unscheinbare Fragmente zu achten, die für Biostratonomie und Palökologie wichtige Hinweise erbringen können.

Schriftenverzeichnis

- ALDINGER, H. (1965): Zur Ökologie und Stratinomie der Fische des Posidonienschiefers (Lias Epsilon). – Senck. leth., **46a**, 1–12, 3 Abb., 1 Tab., Frankfurt/M.
- ALTMANN, J. S. & NIXON, M. (1970): Use of the beaks and radula by *Octopus vulgaris* in feeding. – J. Zool. **161**, 25–38, London.
- BARTHEL, K. W. (1964): Zur Entstehung der Solnhofener Plattenkalke (unteres Untertithon). – Mitt. Bayr. Staatssamm. Paläont. hist. Geol., **4**, 37–69, 1 Abb., 4 Taf., München.
- BEURLEN, K. (1925): Einige Bemerkungen zur Sedimentation in dem Posidonienschiefer Holzmadens. – Jber. u. Mitt. d. Oberrhein. geol. Ver., **14**, 298–302, Stuttgart.
- BRENNER, K. (1976): Ammoniten-Gehäuse als Anzeichen von Palaeo-Strömungen. N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **151**, H. 1, 101–118, 15 Abb., Stuttgart.
- CLARKE, M. R. (1962): Significance of Cephalopod Beaks. – Nature, **193**, 4815, 560–561, London.
- DEAN, B. (1901): Notes on living *Nautilus*. – Amer. Naturalist., **35**, 819–837, Boston.
- HAUFF, B. [Vater] (1921): Untersuchung der Fossilfundstätten von Holzmaden im Posidonienschiefer des Oberen Lias Württembergs. – Palaeontographica, **64**, 42 S., 2 Abb., 21 Taf., Stuttgart.
- HAUFF, B. [Sohn] (1953): Das Holzmadenbuch. – 54 S., 4 Abb., 80 Taf., Öhringen (Rau).
- HÖLDER, H. (1955): Belemniten und Ammoniten als Beutetiere. – Aus der Heimat, **63**. Jg., H. 5/6, 88–92, 6 Abb., Öhringen (Rau).
- (1956): Über Anomalien an jurassischen Ammoniten. – Paläont. Z., **30**, 95–107, 9 Abb., Stuttgart.

- (1970): Anomalien an Molluskenschalen, insbesondere Ammoniten, und deren Ursachen. – Paläont. Z., **44**, 182–195, 12 Abb., Stuttgart.
- (1973): *Miscellanea cephalopodica*. – Münster. Forsch. Geol. Paläont., H. **29**, 39–76, 10 Abb., 3 Taf., Münster.
- HOLLMANN, R. (1964): Subsolutions-Fragmente (Zur Biostratonomie der Ammonoidea im Malm des Monte Baldo/Norditalien). – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **119**, 22–82, 7 Abb., 4 Taf., Stuttgart.
- (1967): Über diagenetische Testae pseudoseccatae von *Schloenbachia varians* (SOWERBY 1817) und *Inoceramus crippsi* (MANTELL 1822) sowie über vertikalgerichtete, setzungsbedingte Schalen-Verschachtelungen. – 4 S., vervielfält. Manusk., Ammonoidea-Kolloquium, Tübingen.
- (1968a): Diagenetische Gehäuse-Hypertrophie an Ammoniten aus dem Oberjura Ostafrikas. – N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **130**, 305–334, 4 Abb., 5 Taf., Stuttgart.
- (1968b): Zur Morphologie rezenter Mollusken-Bruchschille. Paläont. Z., **42**, 217–235, 14 Abb., 2 Taf., Stuttgart.
- (1969): Die Entstehung fossilisationsfähiger Schalen-Fraßreste, dargestellt am Nahrungserwerb von *Homarus gammarus* (Crustacea, Decapoda). – Helgoländer wiss. Meeresunters., **19**, 401–416, 10 Abb., Hamburg.
- JANICKE, V. (1967): Fossil-Sediment-Strukturen in untertithonischen Plattenkalken der südlichen Frankenalb. – 116 S., 24 Abb., 15 Taf., Diss. nat. math. Fak., München.
- (1969): Untersuchungen über den Biotop der Solnhofener Plattenkalke. Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., **9**, 117–181, 21 Abb., 5 Taf., München.
- KAUFFMAN, E. G. & KESLING, R. (1960): An Upper Cretaceous Ammonite bitten by a Mosasaur. – The Univers. of Michigan, Contr. Mus. Paleontol., **15**, 9, 193–248, 7 Abb., 9 Taf., Ann Arbor.
- KLAEHN, H. (1929): Mit tierischen Besatz bewachsene Holzreste aus dem schwäbischen Posidonienmeer, nebst Bemerkungen über die in diesem herrschenden physikalischen, chemischen und bionomischen Verhältnisse. Jh. vaterl. Ver. Naturkde. Württ., **85**, 138–163, 11 Abb., Stuttgart.
- LEHMANN, U. (1975): Über Biologie und Gehäusebau bei *Dactyloceras* (Ammonoidea) aufgrund einer Fraktur-Analyse. – Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg, H. **44**, 195–206, 2 Abb., 1 Taf., Hamburg.
- (1976): Ammoniten – Ihr Leben und ihre Umwelt. – 177 S., 143 Abb., Stuttgart (Enke).
- MAYR, F. X. (1967): Paläontologie und Stratonomie der Plattenkalke der Altmühlalb. – Erlanger geol. Abh., **67**, 40 S., 8 Abb., 16 Taf., Erlangen.
- MEHL, J. (1978a): Ein Koprolith mit Ammoniten-Aptychen aus den Solhofener Plattenkalken. – Jber. wetterau. Ges. ges. Naturkde., **129–130**. Jg., 85–89, 2 Abb., Hanau/Main.
- (1978b): Ein Hecticoceras (Ammonoidea) mit Bißspuren. – N. Jb. Geol. Paläontol., Mh., Stuttgart, im Druck.
- PAPP, A., ZAPFE, H., BACHMAYER, F. & TAUBER, A. F. (1947): Lebensspuren mariner Krebse. – Sitz. Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. 1, **155**, 281–317, Wien.
- RIEBER, H. (1975): Der Posidonienchiefer (oberer Lias) von Holzmaden und die Grenzbitumenzone (mittlere Trias) des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz). – Jh. Ges. Naturkde.

- Württ., **130**, 163–190, 8 Abb., Stuttgart.
- ROLL, A. (1935): Über Fraßspuren an Ammonitenschalen. – Zbl. Min. Geol. Paläont., **1935**, B., 120–124, 11 Abb., Stuttgart.
- SCHÄFER, W. (1954): Form und Funktion der Brachyuren-Schere. – Abh. senckenb. naturf. Ges., **489**, 1–65, 128 Abb., Frankfurt.
- (1962): Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee. – 666 S., Frankfurt (Kramer).
- SCHMIDT, H. (1961): Ein Mosasaurier als Ammoniten-Mörder. – Natur und Museum, **91**, 303–311, 7 Abb., Frankfurt.
- SCHWARZBACH, M. (1936): Zur Lebensweise der Ammoniten. – Natur und Volk, **66**, 8–11, 3 Abb., Frankfurt.
- THIERMANN, A. (1954): Über verheilte Verletzungen an zwei kretazischen Ammoniten-Gehäusen. – Fortschr. Geol. Rheinl.-Westf., **7**, 27–30, 1 Taf., Krefeld.
- WEPFER, E. (1926): Die Auslaugungsdiagenese, ihre Wirkung auf Gestein und Fossilinhalt. – N. Jb. Min., Beil.-Bd., **54**, Abt. B, 17–94, Stuttgart.
- WODINSKY, J. (1969): Penetration of the shell and feeding on gastropods by *Octopus*. – Amer. Zool., **9**, 997–1010, Utica N. Y.

Nachtrag

Vorstehende Ausführungen sind Teil umfangreicher Untersuchungen an Ammoniten mit Fraßspuren, über die der Verf. am 27.1.1978 anlässlich eines gemeinsamen Kolloquiums der Geologischen und Mineralogischen Institute der Universitäten Basel und Freiburg berichtete. Kurze Zeit später erschien die Veröffentlichung von TH. KELLER (Fraßreste im süddeutschen Posidonienschiefer – Jh. Ges. Naturkde. Württ., **132**, S. 117–134, 6 Abb., erschienen Dez. 1977, ausgeliefert Anfang 1978). Da das Manuskript zu vorliegender Arbeit zu diesem Zeitpunkt bereits abgeschlossen und zum Druck eingereicht war, konnte im Text nicht mehr auf KELLERS Untersuchungen eingegangen werden. KELLER beschreibt neben Fraßspuren an Belemnitenrostren (auffallenderweise keine solchen an Muschelschalen, s. o.), einem Speiballen und Fischresten auch eine Anhäufung von zwölf Scherben eines Ammonitengehäuses (*Hildoceras* sp.). Nach Form und Anordnung scheint dieses Fossil dem obiger Ausführung zugrunde liegenden Material sehr ähnlich zu sein. KELLER kommt jedoch aufgrund von zwei Bruchversuchen mit präparierten Schraubzwingen an Nautilus-Gehäusen zum Schluß, bei dem Räuber handele es sich um einen Fisch mit „Quetschzahn-Gebiß“, obwohl er sich der Problematik solcher Versuche durchaus bewußt ist: „Die an Nautilus erhaltenen Ergebnisse können zweifellos nicht einfach auf Ammoniten verallgemeinert werden. Abweichende Gehäusegeometrie, abweichende Gebißformen, Bißweisen werden abweichende Bruchmuster bedingen“ (S. 122). Weder die beiden Bruchversuche mit idealisierten Gebißapparaten (man bedenke allein den Unterschied in der Funktionsweise zwischen einer Schraubzwinde und zweier durch Gelenke miteinander verbundener, gegeneinander beweglicher Kiefer) noch die dabei erhaltenen Bruchmuster (KELLER, Abb. 3) scheinen mir genügend signifikante Aussagen zuzulassen, so daß ich für das KELLER'sche Stück ebenfalls die oben dargelegte Entstehungsweise (Fraßreste von Teuthoideen) annehme.

Das fast gleichzeitige Erscheinen zweier unabhängiger Arbeiten über derart ausgefallene Objekte wie Fraßspuren an Ammonitenschalen aus dem süddeutschen Posidonienschiefer unterstreicht deutlich, wie stark das Interesse an biostratonomischen und ökologischen Untersuchungen im Lias ε nach langen Jahren der Vernachlässigung inzwischen gestiegen ist.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau](#)

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: [68](#)

Autor(en)/Author(s): Mehl Johannes

Artikel/Article: [Anhäufungen scherbenartiger Fragmente von Ammonitenschalen im süddeutschen Lias und Malm und ihre Deutung als Fraßreste 75-93](#)