Veröffentlichungen Naturkundemuseum Erfurt 1999 S. 57-63

Die Cephalopoden des Oberen Muschelkalkes (Mittlere Trias) und das Archimedische Prinzip

SIEGFRIED REIN, Erfurt-Rhoda

Zusammenfassung

Am Beispiel echter Epökie von *Placunopsis ostracina* BERG auf den Steinkernen von *Ceratites* DE HAAN und *Germanonautilus* MOJSISOVICS wird die Funktion des Phragmokons aus biomechanischer Sicht diskutiert. Der Phragmokon des nektonisch lebenden *Nautilus* ist ein hochsensibles gewichtsregulierendes Organ. Zur Erhaltung der Bedingung des Schwebegleichgewichts reagiert es auf Gewichtszunahme beim Gehäusewachstum mit Kammerbau. Zusätzliche Gewichtsveränderungen können offensichtlich nicht kompensiert werden und haben den Tod des Individuums zur Folge.
Sowohl *Ceratites* als auch *Germanonautilus* tolerierten größere Gewichtszunahmen (echte Epökie durch *Placunopsis*) ohne sichtbare Reaktionen beim Kammerbau. Diese Verhaltensweise wird dahingehend gedeutet, daß ihr Kammerapparat nicht unbedingt ein gewichtsregulierendes Organ für Schwimmer war. *Ceratites* und *Germanonautilus* waren offensichtlich auch ohne Epöken zu schwer zum Schweben und lebten bodenbezogen. Aufgrund ihrer grundverschiedenen Gehäusemorphologie und der wirksam werdenden hydrostatischen Gesetze unterscheiden sie sich jedoch in ihrer Lebensweise. Ceratiten brauchten zur horizontalen Fortbewegung den ständigen Bodenkontakt und trugen dabei ihr Gehäuse wie einen Hut. Der mit der breiten Ventralseite am Boden aufsitzende *Germanonautilus* wurde durch seine große ventrale Trichtermündung befähigt, sich mittels kräftigen Trichterschubs vertikal und horizontal aktiv schwimmend fortzubewegen.

Summary

The phragmocone function of ectocochleate cephalopods is discussed from a biomechanical viewpoint using true epibiotism by *Placunopsis ostracina* Berg on steinkerns of *Ceratites* DE HAAN and *Germanonautilus* MOJSISOVICS. The phragmocone of the nectonic modern *Nautilus* is a highly sensitive weight-regulating organ. For maintaining the critical condition of neutral buoyancy it reacts to a weight increase during growth by formation of new camerae. Obviously, additional changes in weight cannot be compensated for and result in the animal`s death.
Ceratites as well as *Germanonautilus* in life tolerated a considerable weight increase caused by the settlement of *Placunopsis* without visible changes of the growing phragmocone. This behaviour is interpreted as an indication that the phragmocone was not necessarily a weight-regulating device of swimmers. Obviously, *Ceratites* and *Germanonautilus* even without epizoans attached to their shell were too heavy for a floating lifestyle, and therefore both genera were bottom-dwellers. However, in detail they differ in the lifestyle because of their remarkably different shell morphology and the involved hydrostatics. *Ceratites* had to rely on a steady ground contact for horizontal motility and had to carry its shell like a hat, whereas *Germanonautilus,* normally resting on his broad venter, was capable due to its wide hyponomic sinus to actively swim vertically and horizontally utilizing his powerful funnel thrust.

1. Einleitung

Es ist allgemein üblich, die Lebensweise fossiler ectocochleater Cephalopoden durch Analogie-Vergleiche mit dem rezenten *Nautilus* zu rekonstruieren. Dementsprechend wird vorausgesetzt, daß sich diese Tiere einst wie *Nautilus* frei beweglich in der Wassersäule über dem Boden aufhielten. Allein das Vorhandensein eines Phragmokons mit Sipho gilt als ausreichender Beweis für die Gültigkeit dieser Hypothese. Berechtigte Zweifel an dieser angenommenen nektonischen Lebensweise gab es schon immer (PHILIPPI 1899, SOLGER 1901 u. a.). Sie wurden in letzter Zeit durch Berechnungen von Auftrieb und Gewicht untermauert (EBEL 1983, 1990; SHIGETA 1993). Zu ähnlichen Schlußfolgerungen gelangt man sogar schon bei konsequenter

Anwendung der Ergebnisse, die TRUEMAN (1941) bei seinen Untersuchungen hydrostatischer Eigenschaften von Gehäusen unter den Bedingungen der Schwebefähigkeit erhielt.

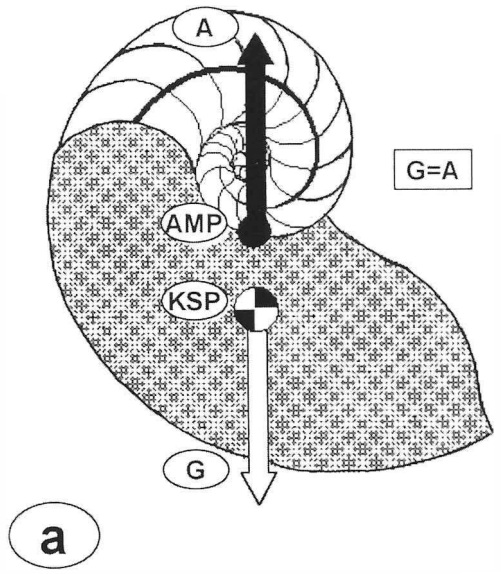
Eine Bestätigung dieser neuen theoretischen Erkenntnisse könnte mit solchen fossilen Individuen erbracht werden, die zu Lebzeiten auf Störungen des angenommenen Schwebegleichgewichts durch augenscheinliche Gewichtserhöhung reagieren mußten. Ein Beispiel ist der Bewuchs von *Placunopsis ostracina* BERG auf den Steinkernen von *Ceratites* und *Germanonautilus*. Er gehört zu den Besonderheiten der fossilen Erhaltung im Oberen Muschelkalk (Mittlere Trias). Mit dem gesicherten Nachweis echter Epökie stellt sich die Frage, inwieweit diese zusätzliche Belastung der Gehäuse ihr bislang postuliertes Schwebe- und Schwimmvermögen negativ beeinträchtigte.

2. *Nautilus* und das Gesetz des Archimedes

Die spezifische Fähigkeit des rezenten *Nautilus*, Gehäuse und Weichkörper im labilen Schwebegleichgewicht zu halten, resultiert aus dem abgestimmten Wechselspiel der nach oben gerichteten Auftriebskraft A (= Produkt aus Volumen und spezifischem Gewicht der verdrängten Wassermenge) und der ihr entgegen wirkenden Gewichtskraft G (= Summe aller Teilgewichte von Schale, Weichkörper und Kammerinhalte).

A G

Diese einfache Gleichung für den Schwebezustand eines Körpers in einer Flüssigkeit entspricht dem schon seit mehr als 2000 Jahren von Archimedes erkannten Prinzip. Dabei greift die Auftriebskraft im Körpermittelpunkt (AMP) und die Gewichtskraft



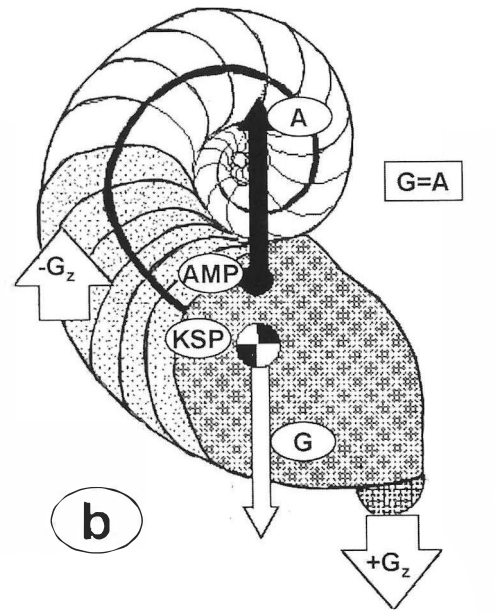


Abb. 1. a: *Nautilus* befindet sich im Schwebegleichgewicht, wenn die Auftriebskraft A (= Produkt aus Volumen und spezifischen Gewicht der verdrängten Wassermenge) seiner Gewichtskraft G (= Summe aller Teilgewichte von Schale, Weichkörper und Kammerinhalte) entspricht. Dabei setzt die Auftriebskraft im Auftriebsmittelpunkt (AMP) und die ihr entgegen wirkende Gewichtskraft im Körperschwerpunkt (KSP) an. Weil gesetzmäßig beide Punkte immer senkrecht übereinander liegen, wird damit die Gehäusestellung vorgegeben.

Abb. 1. b: Gewichtsveränderungen können nur innerhalb eines geringen Toleranzbereiches kompensiert werden. Daß dieser äußerst gering ist, wird am Schema zweier pathologischer *Nautilus pompilius* sichtbar. An Stelle des normalen Schalenvorbaues wurden lediglich überdimensionierte Kalkwülste an der Gehäusemündung ($+G_z$) gebildet. Durch den dadurch fehlenden Volumenzuwachs (= keine Zunahme der Auftriebskraft) nahm die Gewichtskraft einseitig zu und konnte nur mit Flüssigkeitsabgabe und zusätzlichem Kammerbau ($-G_z$) ausgeglichen werden. Das hatte eine stete Verkürzung der Wohnkammer zur Folge, die zwangsläufig zum Tod der Tiere führte. Dieser gesetzmäßige Vorgang kann mit der Situation des zu Lebzeiten erfolgten Epökenbewuchses der Gehäuse von *Ceratites* und *Germanonautilus* gleichgesetzt werden, denn auch in diesem Fall wird nur die Gewichtskraft einseitig vergrößert.

im Körperschwerpunkt (KSP) an (TRUEMAN 1941). Da beide Punkte immer senkrecht übereinander liegen, wird die Gehäusestellung damit gesetzmäßig vorgegeben. Während die Größe der Auftriebskraft innerhalb eines gewissen Zeitraums annähernd konstant bleibt (= Gehäusevolumen), variiert die Gewichtskraft vor allem bedingt durch Stoffwechselprozesse und muß ständig reguliert werden. Der diesbezügliche Gewichtsausgleich erfolgt über den Sipho mit der in den letzten Kammern des Phragmokons befindlichen Flüssigkeit. Das Gewicht dieser Flüssigkeitsmenge ist somit der (theoretisch) maximale Toleranzbereich zur Gewichtsregulierung. Darüber hinausgehende Gewichtszunahmen können auf Dauer nur durch eine Vergrößerung der Auftriebskraft ausgeglichen werden, d. h. durch anormale Vergrößerung des Gehäusequerschnittes. Zu derartigen Veränderungen des Gehäusebauplanes ist *Nautilus* jedoch offensichtlich nicht befähigt, denn er reagiert lediglich im Phragmokon-Bereich mit gewichtsreduzierend wirkenden zusätzlichem Kammerbau. Die daraus resultierende Verkürzung der Wohnkammer hat den vorzeitigen Tod des Individuums zur Folge.

Diese Reaktion wird an zwei abnormal gewachsenen Individuen von *Nautilus pompilius* aus dem Jura Museum Eichstätt beispielhaft sichtbar (s.Tafel 1/2 bei KEUPP & RIEDEL 1995), die an Stelle eines Gehäusevorbaus an der Gehäusemündung nur noch überdimensionierte pathologische Kalkwülste ausschieden. Zur Erhaltung des Schwebegleichgewichts mußte diese stetige Gewichtszunahme mit dem Bau zusätzlicher Kammern ausgeglichen werden, wobei der Weichkörper immer weiter aus dem Gehäuse geschoben wurde. Die ständig kürzer werdende Wohnkammer führte unweigerlich zum Tod der Tiere.

Aus biomechanischer Sicht sind diese Gesetzmäßigkeiten ohne Einschränkung auf alle Cephalopoden mit Außengehäuse zu übertragen. Das bedeutet, daß bei einer nektonischen Lebensweise von *Ceratites* und *Germanonautilus* deren Organismus zwangsläufig auf die Besiedlung durch Epöken (= zusätzliche Gewichtszunahme) mit entsprechenden Maßnahmen reagieren mußte. Somit wäre der Befund einer Querschnittsvergrößerung des Gehäuses (= Vergrößerung der Auftriebskraft) oder die Verkürzung der Wohnkammer (= Verringerung der Gewichtskraft) als Reaktion auf die Mehrbelastung ein Beweis dafür, daß auch die Muschelkalk-Cephalopoden wie der rezente *Nautilus* nektonisch lebten. Anderseits bedeutet das Fehlen derartiger Anpassungen jedoch, daß die Gehäuse nicht im Schwebegleichgewicht gehalten wurden.

3. Echte Epökie bei *Ceratites* und *Germanonautilus*

3.1. Direkte Reaktion des Wirtes auf echte Epökie

Die Sichtung umfangreichen Beleg-Materials mit nachweislich echter Epökie erfolgte mit der Zielstellung, etwaige Veränderungen im Gehäuse- oder Kammerbau nachzuweisen, die zu einer Vergrößerung des Gehäusequerschnittes oder zur Verkürzung der Wohnkammer geführt haben könnten. Das Ergebnis ist eindeutig. Einige Individuen tolerierten mehr als 200 *Placunopsis* problemlos über große Zeiträume auf ihrem Gehäuse (REIN 1996, 1997 a;b). Trotz beträchtlicher Gewichtserhöhung war in keinem Falle eine Tendenz zum Ausgleich des Mehrgewichts zu beobachten.

Da weder *Ceratites* noch *Germanonautilus* auf Gewichtszunahme reagierten, kann geschlußfolgert werden, daß sie kein Schwebegleichgewicht regulieren mußten. Zur Bestätigung dieser Annahme kommt man zusätzlich mit der Überlegung, daß sich das Gewicht der Aufsiedler durch deren Stoffwechsel ständig ändern mußte. Auf derartige unkontrollierbare Vorgänge außerhalb seines Organismus konnte der Wirt nicht unmittelbar reagieren. Somit erscheint auch aus dieser Sicht die Möglichkeit zur Regelung eines ohnehin schon labilen Gleichgewichtszustandes von vornherein undenkbar. Da die Ontogenie jedoch trotz dieser Beeinträchtigungen ungestört verlief, kann ihre sonstige Lebensweise nicht wesentlich behindert worden sein. *Ceratites* und *Germanonautilus* waren offensichtlich auch ohne Epöken zu schwer zum Schweben (s. a. EBEL 1983) und dem Bodenleben optimal angepaßt.

3.2. Indirekte Reaktion des Wirtes auf echte Epökie

Vom Aufwachsen der Veligerlarven von *Placunopsis* bis zum Überwachsen ihrer verschiedenen Altersstadien durch die folgende Gehäusewindung des Wirtes können große Zeiträume liegen (REIN 1997b). Eine Vorstellung vom Ausmaß dieser zusätzlichen Beeinträchtigung vermittelt das äußere Erscheinungsbild. Hier verhalten sich

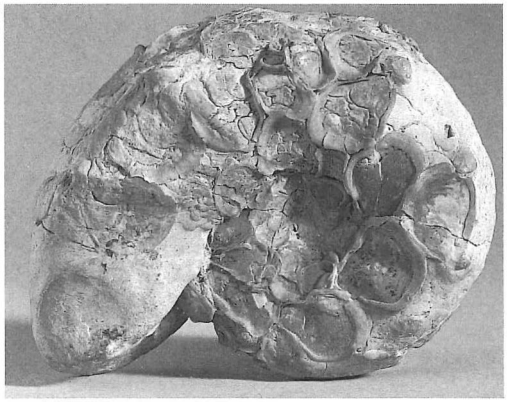


Abb. 2: *Ceratites spinosus*, DE 139 mm, Original REIN (1996: Abb: 2a). Echte Epökie von mehr als 100 *Placunopsis ostracina*. Foto: F Behr
Etwa 20 % der Ceratiten des germanischen Muschelkalkes sind von Epöken (echte Epökie) besiedelt. Im Gegensatz zu *Nautilus* (Schema 1b) sind trotz beträchtlicher Gewichtszunahme weder beim Kammerbau noch am Gehäusequerschnitt anormale Bildungen zu erkennen. Dies wird als ein sicherer Hinweis für eine fehlende Gewichtsregulierung gedeutet.

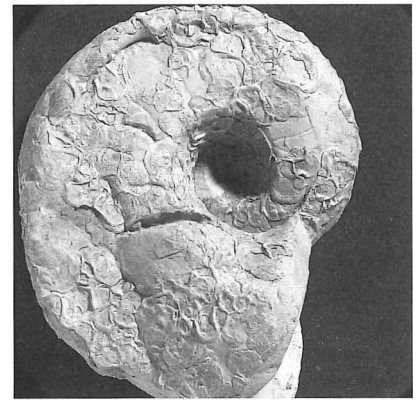


Abb. 3: *Germanonautilus bidorsatus*, DE 142 mm, Original REIN (1997 a: Abb. 2). Echte Epökie von mehr als 300 *Placunopsis ostracina* und *Spirorbis valvata*. Foto: F Behr. Ähnlich wie bei *Ceratites* ist echte Epökie auf *Germanonautilus* gleichfalls häufig und ohne negative Folgen in der Ontogenie. Die in der Abbildung sichtbar vom Weichkörper überwachsenen *Placunopsis*-Generationen belegen die lange Überlebenszeit des Wirtes mit den Epöken. Die fehlenden Reaktionen beim Gehäusebau auf diese Mehrbelastung zeigen, daß auch *Germanonautilus* noch kein Schwebegleichgewicht regulierte.

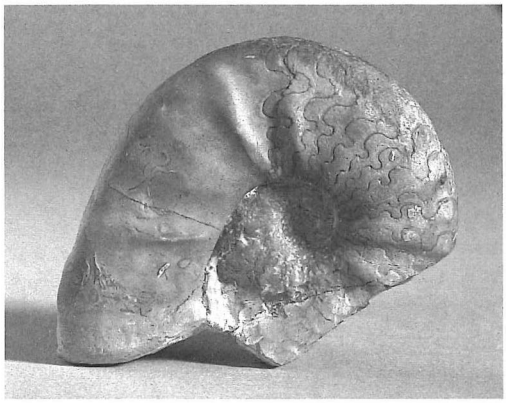


Abb. 4: *Ceratites compressus*, DE 77 mm, überwachsene *Placunopsis ostracina*. Original REIN (1966: Abb. 8), Foto: F. Behr.
Das Gehäuse von *Ceratites* ist eine planspiral aufgerollte Röhre. Beim Überwachsen der Epöken am Mündungsrand des Gehäuses entsteht in Abhängigkeit von der Größe des Hindernisses ein von außen sichtbarer Knick in der Windung. Sowohl die sich dauernd ändernde Gehäusesymmetrie, als auch die in Größe und Gewicht veränderlichen Epöken haben eine ständige anormale Verlagerung des Körperschwerpunktes während der weiteren Ontogenie zur Folge. Diese vom Organismus des Wirtes unkontrollierbaren Veränderungen sind mit einer nektonischen Lebensweise im Zustand des Schwebegleichgewichtes unvereinbar.

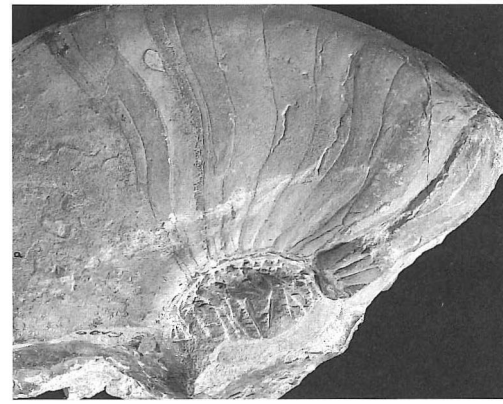


Abb. 5a: *Germanonautilus tridorsatus*, dicht stehende Septen am hinteren Nabelrand und vor der Wohnkammer, Original REIN (1997 b: Abb. 6a), Foto: F. Behr.
Der Weichkörper von *Germanonautilus* liegt in der Wohnkammer direkt auf der vorigen Windung. Das hat zur Folge, daß aufsitzende Epöken vom elastischen Weichkörper überwachsen werden und dabei keine äußerlich sichtbaren Veränderungen am Gehäusebau entstehen. Die Probleme kommen, wenn der apikale Teil des Weichkörpers die neuen Septen über die Epöken-Reste einpassen muß. Dabei kann es zu Verlagerungen des Siphos und extrem dicht stehenden Septen kommen. Mit derartig geringem Kammervolumen sind die vom rezenten *Nautilus* bekannten, in engen Grenzen möglichen gewichtsregulierenden Prozesse mit der Kammerflüssigkeit undenkbar. Wenn *Germanonautilus* derartige Situationen trotzdem problemlos überstand, ist das ein weiterer Hinweis dafür, daß er kein Schwebegleichgewicht regulieren konnte.

Ceratites und *Germanonautilus* gleich. Das ändert sich jedoch mit dem Überwachsen des/der Epöken durch das Gehäuse des Wirtes. Die dabei entstehenden Probleme für den Wirt sind aufgrund ihrer gegensätzlichen Gehäusemorphologie grundverschieden.

3.2.1. Besonderheiten bei *Ceratites*

Das Ceratiten-Gehäuse besteht aus einer rundum geschlossenen, planspiral aufgerollten Röhre mit einer Wohnkammerlänge von 180°. Da beim Gehäusewachstum diese Röhre über die Epöken gebaut werden mußte, verändert sich abhängig von der Größe des Hindernisses, durch einen Knick in der Windung das äußere Erscheinungsbild (REIN 1996a). Für einen Ceratiten in postulierter Schwimmlage wären durch die ständige Verlagerung des KSP beim Wachstum und der damit verbundenen Veränderung der Gehäusestellung im Wasser ernsthafte Probleme bei einer horizontalen Fortbewegung mit Trichterschub entstanden.

3.2.2. Besonderheiten bei *Germanonautilus*

Im Unterschied zu *Ceratites* wird von *Germanonautilus* (und *Nautilus*) beim Gehäusewachstum die Schale beidseitig direkt an die Lateralseite der überbauten Windung gekittet (Nahtbildung). Das hat zur Folge, daß der Weichkörper im gesamten Wohnkammerbereich unmittelbar auf der Außenschale der vorigen Windung liegt. Beim Überwachsen darauf festsitzender Epöken durch den elastischen Weichkörper sind folglich am Gehäusebau keine Veränderungen zu erwarten. Echte Probleme entstehen für den hinteren Weichkörper erst beim Einbau der Septen auf und über die Epöken. Die Ursache dafür liegt in der speziellen Bauweise dergestalt, daß das neue stark gewölbte Septum an den Ansatzstellen im Gehäuse dachziegelartig das zuvor gebaute überlappt. Bei größeren "Hindernissen" hat der offensichtlich nicht sehr elastische apikale Mantel Probleme beim Einbau des neuen Septums. Es kommt zu aberranten Bildungen bei denen z. T. auch der Sipho in ungewöhnlicher Weise verlagert werden kann (REIN 1997).

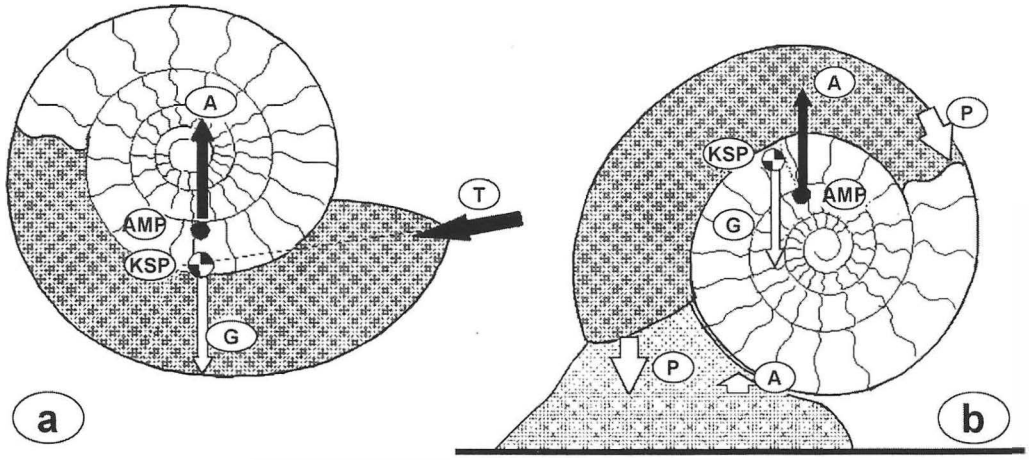


Abb. 6: Vagil-benthonische Lebensweise von *Ceratites*
(a) Für die Gehäusestellung frei beweglicher ectocochleater Cephalopoden gelten die von TRUEMAN (1941) präzisierten biomechanischen Gesetzmäßigkeiten. Danach liegen KSP und AMP immer senkrecht übereinander. Die stabile Lage des Gehäuses wird vom Abstand des KSP vom AMP beeinflußt. Je näher beide Punkte zusammenrücken (evolute Gehäuse, lange Wohnkammern), um so instabiler wird das System. Für *Ceratites* mit 180° Wohnkammerlänge ist damit eine Gehäusestellung vorgegeben, bei der die Mündung nach vorn oben zeigt. Weder in der freien Wassersäule, noch am Boden wäre damit eine Fortbewegung mittels Trichterschub (T) wie bei *Nautilus* möglich.
(b) Berücksichtigt man die Fähigkeit der Ceratiten, problemlos größere Zusatzbelastungen zu bewegen, so ist dies nur bei ständiger Kraftübertragung (P) vom Gehäuse mit Bodenkontakt möglich. Sowohl die Gestalt des Weichkörpers als auch die Stellung des Gehäuses bleiben dabei hypothetisch.

Das geringe Kammervolumen zwischen den aberranten Septen deutet an, daß unter diesen Bedingungen eine kurzzeitige Gewichtsregulierung mit Kammerflüssigkeit, wie sie der rezente *Nautilus* praktiziert, undenkbar wird. Die große Überlebensdauer derartiger Grenzfälle ist ein weiteres Indiz dafür, daß *Germanonautilus* noch kein Schwebegleichgewicht erzeugen konnte.

4. Horizontale Fortbewegung

Da in Schwimmstellung Auftriebsmittelpunkt (AMP) und Körperschwerpunkt (KSP) immer senkrecht übereinander liegen (TRUEMAN 1941), schränkt ein planspiral aufgerolltes starres Außengehäuse die Beweglichkeit enorm ein. Aufgrund dieser hydrostatischen Gesetzmäßigkeit ist die Position der Gehäusemündung von der Wohnkammerlänge abhängig. Wegen seiner relativ kurzen Wohnkammer (ca. 135°) zeigt die Mündung des rezenten *Nautilus* stets nach vorn unten und ermöglicht im Schwebegleichgewicht mit geringstem Krafteinsatz eine horizontale Fortbewegung mittels Trichterschub. Diese Art der Fortbewegung würde mit jeder weiteren Verlängerung der Wohnkammer immer uneffektiver. Zum einen nähert sich dabei der Körperschwerpunkt immer mehr dem Auftriebsmittelpunkt. Das hat eine zunehmende Instabilität der Gehäusestellung zur Folge. Zum anderen pendelt die Gehäusemündung immer mehr nach oben, so daß schließlich der Trichterschub (T) nicht mehr vom Boden weg führt (EBEL 1983).

Bei am Boden aufsitzenden Gehäusen ab einer Wohnkammerlänge von 180° und mehr wäre die Mündung nach vorn oben ausgerichtet. Aus dieser Stellung erscheint ein aktiver Ortswechsel mit Trichterschub nicht mehr denkbar. Wie aus den bisher angeführten Argumenten hervorgeht, waren die Gehäuse von *Ceratites* und *Germanonautilus* zu schwer zum Schweben. Deshalb trifft dieses Problem auf beide zu. Aus diesen Gründen stellt sich bei benthonischer Lebensweise die Frage nach einer biomechanisch praktikablen horizontalen Fortbewegungsweise. Die Antwort erklärt sich aus ihrer unterschiedlichen Gehäusemorphologie.

4.1. Besonderheiten bei *Ceratites*

Bei *Ceratites* steht der Mündungsrand der 180° langen Wohnkammer annähernd senkrecht zum Nabel. Theoretisch wäre bei diesem Gehäusebau eine horizontale Fortbewegung in Schwimmlage wie bei *Nautilus* mit Trichterschub gerade noch möglich. Allerdings würde die ständige Verlagerung des Körperschwerpunktes durch Epöken-Bewuchs schon bald diese Fähigkeit begrenzen (REIN 1996). Bei benthischer Lebensweise könnte eine Fortbewegung mittels Trichterschub in keinem Fall vom Boden wegführen. Deshalb sind aus biomechanischer Sicht horizontale Ortswechsel für Ceratiten

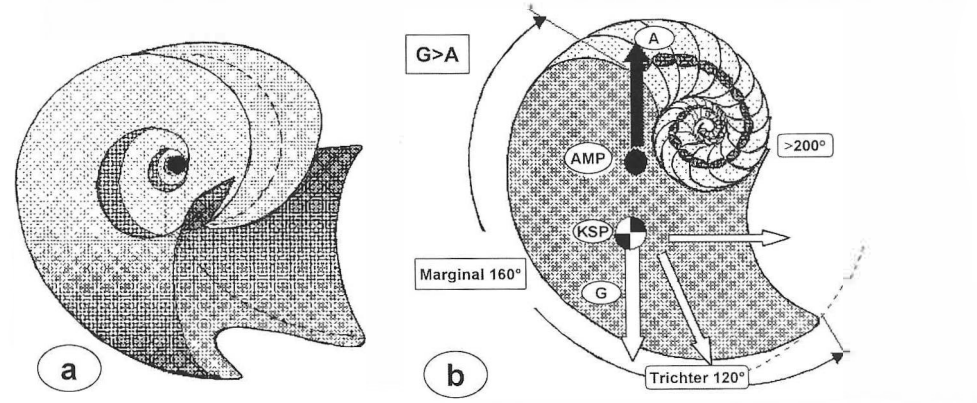


Abb. 7: Necto-benthonische Lebensweise von *Germanonautilus*.
(a) Konstruktionsschema des *Germanonautilus*-Gehäuses
(b) Trotz einer Wohnkammerlänge von 210° im Nabelbereich ermöglicht die besondere Gehäusemorphologie des *Germanonautilus* aktive Schwimmbewegungen. Zum einen weil der Abstand von AMP zu KSP eine relativ stabile Gehäuse-Lage vermittelt. Zum anderen weil seine ventrale Trichtermündung bis auf 120° vor das letzte Septum zurück reicht und der Trichterschub nur ein geringes Drehmoment erzeugt. Mit dieser Gehäusebauweise und der Fixierung des beweglichen muskulösen Trichters an der Nabelkante und dem Marginalrand wird ein nahezu senkrechtes Abheben vom Boden ermöglicht. Im Unterschied zum rezenten Nautilus erfolgen diese Bewegungen jedoch gegen die Schwerkraft und nicht aus dem Schwebegleichgewicht.

nur bei ständigem Bodenkontakt vorstellbar, wobei das Gehäuse wie ein Hut getragen wird.

4.2. Besonderheiten bei *Germanonautilus*

Der Mündungsrand des Germanonautilus-Gehäuses zieht von der im Nabelbereich bis 210° langen Wohnkammer zur Marginalkante auf 160° zurück und endet ventral in einer weiten Trichtermündung bei 120°. Im Unterschied zu *Ceratites* liegt bei dieser Gehäusekonstruktion die breite Ventralseite mit der weiten Trichtermündung stabil am Boden auf. Da Körperschwerpunkt und Auftriebsmittelpunkt relativ weit auseinander liegen, resultiert daraus eine einigermaßen stabile Schwimmlage. Aus biomechanischer Sicht sind damit gute Voraussetzungen gegeben, mit Hilfe eines großen muskulösen Trichters kurzzeitig aktiv in vertikaler und horizontaler Richtung zu schwimmen (REIN 1998). Dabei macht die große ventrale Trichter-Öffnung das Gehäuse optimal manövrierfähig.

5. Schlußfolgerungen

Das Vorkommen beträchtlicher Mengen von Epöken, die auf den Gehäusen gemanischer Ceratiten und *Germanonautilus* siedelten, wirft die Frage auf, ob ihr Phragmokon wirklich ein gewichtsregulierendes Organ zum Erhalt eines Schwebegleichgewichts war. Ausgehend vom Archimedischen Prinzip müssen bei nektonischer Lebensweise alle Cephalopoden mit einem Außengehäuse auf zusätzliche Gewichtserhöhung reagieren. Dafür bleiben dem Individuum lediglich zwei Möglichkeiten. Entweder erhöhte es zusätzlich seinen Auftrieb durch Vergrößerung des normalen Gehäusequerschnitts, oder es glich das Mehrgewicht durch Flüssigkeitsabgabe und zusätzlichen Kammerbau aus.

Das Fehlen jeglicher Reaktionen auf die Gewichtszunahme durch die Epöken muß deshalb als Beweis dafür gedeutet werden, daß weder *Ceratites* noch *Germanonautilus* ein Schwebegleichgewicht erzeugen konnten. Die langzeitige und problemlose Tolerierung des Zusatzgewichts wird vielmehr als Hinweis dafür gedeutet, daß beide auch ohne Epöken zu schwer zum Schweben waren und benthisch lebten. Aufgrund ihrer abweichenden Gehäusemorphologie unterscheidet sich jedoch ihre Lebensweise deutlich voneinander.

Bei *Ceratites* mit einer 180° langen Wohnkammer sind horizontale Ortswechsel nur bei ständigem Bodenkontakt denkbar, wobei das Gehäuse wie ein Hut getragen wird. Demgegenüber erscheinen bei *Germanonautilus* aufgrund seiner abweichenden Gehäuseform kurzzeitig aktive Schwimmbewegungen gegen die Schwerkraft mit einer kräftigen Trichtermuskulatur in vertikaler und horizontaler Richtung möglich. Die angeführten Beispiele aus dem Muschelkalk zeigen, daß das Vorhandensein eines Kammerapparats bei Schalencephalopoden noch nicht als Nachweis für ein gewichtsregulierendes Organ zur Erzielung eines Schwebegleichgewichtes angesehen werden kann. Es ist vielmehr zu vermuten, daß diese Fähigkeit des rezenten *Nautilus* erst später erworben wurde und somit eine Apomorphie darstellt.

Dank

Ich danke den Herren K. Ebel (Markdorf), H. Grimm (Erfurt) und M. Hartmann (Erfurt) für anregende Diskussionen, Frau B. Blumenstengel (Jena) für die Hilfe bei der Literatursuche und Herrn F. Behr für die Anfertigung der Fotos.

Literatur

EBEL, K. (1983): Berechnungen zur Schwebefähigkeit von Ammoniten. - N. Jb. Geol. Paläont. Mh., 1983, **10**: 614-640, 15 Abb., Stuttgart.

- (1990): Swimming abilities of ammonites and limitations. - Paläont. Z., **64**; 1/2: 25-37, 5 Abb., Stuttgart.

KEUPP, H.& RIEDEL, F. (1995): *Nautilus pompilius* in captivity: a case study of abnormal shell growth. - Berliner geowiss. Abh., (E), **16**: 663-681, 4 Taf., Berlin.

PHILIPPI, E. (1899): ..ein interessantes Vorkommen von *Placunopsis ostracina* V. SCHLOTHEIM. sp. auf *Ceratites* ... - Z. Dtsch. geol. Ges., **51**: 67-69, 2 Abb., Berlin.

REIN, S. (1996): Über Epöken und das Schwimmvermögen der Ceratiten. - Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **11**, 65-75, 13 Abb., Schleusingen.

- (1997a): Biologie und Lebensweise von *Germanonautilus* Mojsisovics 1902; Teil I: Das Schwimmvermögen von *Germanonautilus*. - Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **12**, 43-51, 12 Abb., Schleusingen.

- (1997b): Über Wachstum und Lebensalter der germanischen Ceratiten. - Veröff. Naturkundemuseum Erfurt, **16**: 197-206, 11 Abb., Erfurt.
- (1998): Biologie und Lebensweise von *Germanonautilus*.- Teil II: Ontogenie, Ernährung und Ökologie. - Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen, **13**: 3-14, 14 Abb., Schleusingen.

SOLGER, F. (1901): Die Lebensweise der Ammoniten. - Naturw. Wschr., 1; **8**: 89-94, Jena.

TRUEMAN, A. E. (1941): The ammonite body-chamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonite. - Quarterly Journal of the Geological Society of London **96**: 339-383.

Anschrift des Verfassers:

Siegfried Rein
Hubertusstraße 69
D-99094 Erfurt-Rhoda

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Veröffentlichungen des Naturkundemuseums Erfurt (in Folge VERNATE)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Rein Siegfried

Artikel/Article: Die Cephalopoden des Oberen Muschelkalkes (Mittlere Trias) und das Archimedische Prinzip 57-63