Fossiler Schneckenlaich in Ammonitenwohnkammern

PETER KAISER UND EHRHARD VOIGT

LETHAIA



Kaiser, Peter & Voigt. Ehrhard 1983 04 15: Fossiler Schneckenlaich in Ammonitenwohnkammern. [Fossil gastropod eggs in ammonite living chambers.] *Lethaia*, Vol. 16, pp. 145–156. Oslo. ISSN 0024-1164.

Three kinds of gastropod eggs are described from the Middle Liassic (Pliensbachian) of northern Germany. Circular, netlike or honeycomb patterns on the innerside of the living chambers of the ammonite Pleuroceras spinatum (Brugière) and two Lytoceratids are compared with spat of Recent Gastropoda (Neritaceae and Columbellidae [?]). Other interpretations, such as ooids, conelles, faecal pellets, or eggs of ammonites are excluded. The striking likeness between spat of Recent Columbellidae and incrusting cheilostomatous membranimorph bryozoans (Conopeum) is pointed out. On the muddy sea floor, open lamellibranch shells and living chambers of ammonites offered a suitable hard and sheltered substrate for gastropod spawn.

Gastropoda, Neritacea, eggs, ammonite living chambers, Cheilostomata, faecal pellets, Jurassic, Pliensbachian, NW Germany.

Aus dem norddeutschen Lias γ - δ (Pliensbachium) werden drei Kategorien von Gastropodenlaich beschrieben. Es handelt sich teils um isolierte kreisrunde oder waben- bis netzartige Strukturen auf der Innenwand von Ammonitenwohnkammern, besonders von *Pleuroceras spinatum* (Brugière) und zwei Lytoceratiden. Die Deutung als Gastropodenlaich gründet sich auf den Vergleich mit rezenten Eiablagen von Gastropoden (Neriten und Columbellidae $\{?\}$). Andere Deutungsmöglichkeiten (Ooide, Conellen, Kotpillen, Ammoniteneier) werden ausgeschlossen. Auf die verblüffende Ähnlichkeit zwischen rezentem Columbellidae-Laich und inkrustierenden cheilostomen membranimorphen Bryozoen (*Conopeum*) wird hingewiesen. Die Innenräume von Molluskenschalen (Ammonitenwohnkammern, klaffende Schalen von Lamellibranchiaten) boten auf schlammigen Weichböden Substratlaichern unter den Gastropoden offenbar günstige Laichgelegenheiten.

P. Kaiser, Zoologisches Institut der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, Bundesrepublik Deutschland; E. Voigt, Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Hamburg, Bundesstrasse 55, D-2000 Hamburg 13, Bundesrepublik Deutschland; 30. Dezember, 1981 (revidiert 1982 0817).

Während über die Eier tertiärer (Roya y Gomez 1924; van Straelen 1928; Cox 1960) und pleistozäner (Binder 1972) Landschnecken mehrfach berichtet wurde, ist der Laich mariner Gastropoden anscheinend bisher nur aus dem Lias δ_2 (Amaltheenschichten) bei Salzgitter (Niedersachsen, Bundesrepublik Deutschland) bekannt geworden (Kaiser & Voigt 1977). Dieser erste von W. Pockrandt (Hannover) gemachte Fund zeigt auf einem Steinkern von Pseudopecten aequivalvis (Sowerby) ca. 250 1,3-1,5 mm große runde Gebilde, bei denen es sich nach dem Vergleich mit rezentem Schneckenlaich nur um fossile Eikapseln von Gastropoden handeln kann. Bereits während des Druckes dieser Arbeit hatten wir von Dr. R. Jordan (Hannover) ein Wohnkammerbruchstück von Pleuroceras spinatum (Brugière.) erhalten, auf dem sich über 200 ähnliche runde, nur etwas kleinere Eier in Pyrit-Umrandung befinden (Fig. 1A und D).

Zwischen und neben ihnen weist dieser Ammonit jedoch auch unregelmäßig begrenzte Flec-

ken mit einem Netz- oder Wabenmuster, ebenfalls in Pyriterhaltung (Fig. 1B und C) auf, das nur einen Vergleich mit ähnlichen Eigelegen rezenter Gastropoden zuläßt. Dieser Befund veranlaßte uns, nach weiterem derartigen Material zu suchen.

Daher wurden von E. V. in verschiedenen paläontologischen Sammlungen die Wohnkammern von Ammoniten in Steinkernerhaltung überprüft, da allein auf diese Weise der Nachweis der auf der Innenseite eines Ammonitengehäuses abgelegten Eier zu führen ist. Erfahrrungsgemäß bietet die glatte Oberfläche von Ammoniten-Steinkernen aus Kalk- oder Toneisensteingeoden noch am ehesten Gewähr für die gute Erhaltung und das Auffinden dieser sehr unscheinbaren Objekte. Auf den Steinkernen der so häufigen Weißjuraammoniten des schwäbischen und fränkischen Jura wurden sie bisher ebensowenig beobachtet wie auf Ammoniten, deren Steinkerne aus Mergel oder Sandstein bestehen.

Unsere Fahndung nach weiterem Material ergab nun einige Stücke aus den Amaltheenschichten des bereits erwähnten Fundortes Haverlahwiese (Sammlung des Niedersächsischen Landesamtes für Bodenforschung (NLfB) in Hannover, coll. Jordan) und von Irmenseul bei Alfeld (Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Göttingen). Dazu kommt noch ein von einem unbekannten Fundort stammendes Bruchstück eines Lytoceraten (Coll. Schlagintweit der Sammlung des Instituts für Paläontologie und Historische Geologie der Universität München). Zuletzt erhielten wir noch von Dr. R. Jordan (Hannover) ein großes Bruchstück eines Lytoceras fimbriatum (Sowerby) aus dem Lias γ (Pliensbachium) von Haverlahwiese mit einem umfangreichen Eigelege (Fig. 3D). Diese Stücke seien im Folgenden kurz beschrieben.

Beschreibung der neuen Ammonitenfunde mit Gastropodenlaich

PLEUROCERAS SPINATUM (Brugière) aus dem mittleren Lias (Lias δ_2 , oberes Pliensbachium = Domerium) von Haverlahwiese.

(1) Ein 14 cm großes unvollständiges Exemplar, welches die inneren Windungen - und noch mit diesen verbunden - einen Teil des letzten Umganges mit der Wohnkammer zeigt (Fig. 1E-F). Im vordersten Teil der Wohnkammer befindet sich auf dem aus Toneisenstein bestehenden Steinkern, dem stellenweise noch Reste der Schale anhaften, auf beiden Flanken ein dichter Besatz von ca. 90-100 kreisrunden 1,2-1,5 mm großen Eikapseln (Fig. 1E). Auf der einen Seite des Umganges heben sie sich entweder durch ihre dunklere, durch Schwefeleisen bedingte Farbe oder durch einen schwarzen Rand deutlich von dem helleren Untergrund ab, während sie auf der anderen Seite als weiße noch mit Resten der Schale gefüllte, runde Vertiefungen in den Steinkern hineingepreßt erscheinen. Wo die Schale nicht mehr erhalten ist, bilden sie z. Teil kraterartige Vertiefungen. Daß es sich bei der weißen Substanz um Reste der offenbar jetzt in Kalzit umgewandelten Schale handelt, geht schon daraus hervor, daß sie noch von den dunklen pyritisierten Miniergängen bohrender Thallophyten (Fig. 1F) durchzogen wird, die große Teile des Steinkerns der Wohnkammer als dunkle Fäden netzartig bedecken. Dieser Befall der Schale durch bohrende Pilze oder Algen auf der Innenseite des Gehäuses entspricht ganz dem von Schindewolf (1967:146, Taf. 5:1–2) an einem Ammoniten (*Craspedites*) beschriebenen Befund.

Die von den Eiern bedeckten Flächen sind jeweils 1–2 cm² groß. Wichtig ist, daß die Eier sich nirgends überschneiden, sondern meist einen ziemlich gleichmäßigen Abstand voneinander aufweisen, obwohl gelegentlich eine tangentiale Berührung zu beobachten ist. Von den drei im Folgenden unterschiedenen Eitypen fallen diese in die erste Kategorie der großen isoliert abgelegten Eier, wie sie von uns (Kaiser & Voigt 1977) bereits aus einem *Pseudopecten* von Haverlahwiese beschrieben worden sind.

- (2) Ein 6,5 cm langes, größtenteils noch von der Schale bedecktes Wohnkammerbruchstück aus Toneisenstein (Slg. NLfB, Hannover, Kat. Nr. L 4572) zeigt beiderseits des Zopfkieles Reste von ca. einem Dutzend isolierten Eiern derselben Kategorie. Sie erscheinen hier als runde rostbraune Flecken in der weißen Schale oder an ihrem Rand.
- (3) Ein anderes 6,5 cm großes von uns bereits 1977 erwähntes Wohnkammerbruchstück (NLfB Kat. Nr. L 4570 Fig. 1A) mit nur kleinen anhaftenden Schalenresten zeigt auf der einen Flanke ziemlich ungleichmäßig verteilt über einen 4 cm messenden Bereich von vier Rippen hinweg, über 200 isolierte runde Eier von ca. 0,6-0,8 mm Durchmesser. Sie erscheinen als schwarze Kreise oder Flecke auf dem grauen Steinkern (Fig. 1B und D). Dazwischen befinden sich im Bereich der ersten und zweiten Rippe wesentlich kleinere, nur wenige Millimeter große Eigelege, die ein polygonales dunkles Netzmuster aufweisen (Fig. 1B und C). Die Erhaltung ist dieselbe wie bei den großen isolierten runden Eiern. In einem Fall wird das netzförmige Gelege durch die runden größeren Eier unterbrochen, wobei jedoch beide Strukturen scharf voneinander getrennt bleiben (Fig. 1B) und die runden Gebilde nicht von dem Netzmuster überdeckt werden, das mit unregelmäßigen Begrenzungen an ihm abschneidet. Diese Netze erinnern durch ihre rundlichpolygonalen Maschen an inkrustierende Kolonien cheilostomer Bryozoen (Fig. 4B), mit denen sie jedoch nichts zu tun haben. Sie sind unter "Eier mit Wabenmuster" behandelt.

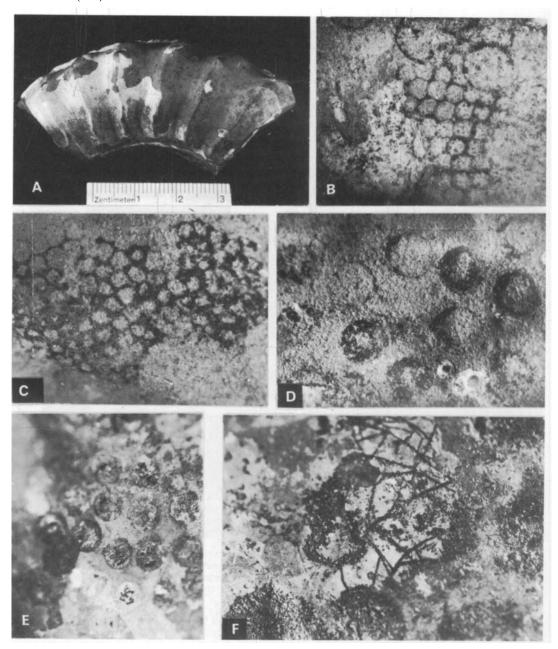


Fig. 1. Verschiedene Gastropoden-Laichmuster auf dem Wohnkammersteinkern von Pleuroceras spinatum (Brugière) mit teilweise erhaltener Schale, Domerium (Lias δ_2), Haverlahwiese bei Salzgitter (Niedersachsen, Westdeutschland) Slg. NLfB Hannover Kat. Nr. L4570. □ A. Wohnkammerfragment mit dem auf Fig. 1B–D abgebildeten Eiern, × 1. □ B. Polygonales Netzmuster eines wabenartigen Geleges neben den Umrissen einiger größerer runder Eier, × 20. □ C. Ähnliches mehr unregelmäßiges Netzmuster, × 20. □ D. Runde isolierte Eier in verschiedener Erhaltung, × 20. □ E. Ähnliches Gelege in einem anderen Exemplar. Slg. NLfB Hannover, Kat. Nr. L 4571, × 7. □ F. Von minierenden Thallophyten durchzogene Schalreste (hell) mit Eiern daneben, in demselben Exemplar wie Fig. 1E, × 20.

Various spawn patterns of gastropods on the internal mould of the living chamber of Pleurocctas spinatum (Brugière). Domerian (Lias δ_2), Haverlahwiese near Salzgitter (Niedersachsen, West Germany). Coll. NLfB, Hannover Cat. No. L 4570. \square A. Fragment of the living chamber to which the eggs figured in \square B-D are attached, \times I. \square B. Polygonal netlike pattern of honeycomblike spawn adjacent to several circular eggs, \times 20. \square C. Similar netlike pattern showing more irregular features, \times 20. \square D. Circular eggs showing a different state of preservation, \times 20. \square E. Circular spawn in another specimen. Coll. NLfB Hannover Cat. No. L 4571, \times 7. \square F. Shell remains with eggs, mined by thallophytes, from the same specimen as Fig. 1E, \times 20.

PLEUROCERAS SPINATUM (Brugière) von Irmenseul b, Alfeld/Leine (Niedersachsen)

(1) Ein ähnliches Gelege wie das oben unter 1 und 2 beschriebene fand sich auf einem 5 × 4,5 × 4 cm großen Wohnkammerbruchstück aus Toneisenstein von Irmenseul aus der Sammlung des Geologisch Paläontologischen Instituts der Universität Göttingen, dem auf der einen Seite noch weiße Schalreste anhaften (Kat. Nr. 845-1). Die großen isoliert abgelegten Eier sind hier auf der anderen Flanke im Bereich von 2-3 etwa 4 cm langen Rippen unregelmäßig über einen Raum von 2×4 cm verteilt. Sie heben sich durch eine meist hellbraune Färbung von dem tiefbraunen Gestein nur wenig ab, sofern sie nicht durch ein schwaches Relief besser hervortreten (Fig. 2B). Andere erscheinen als runde dunkle Flecken auf einem hellbraunen Untergrund. Einige sind kraterförmig vertieft und weisen in der Mitte eine kleine Erhebung auf (Fig. 2C), andere zeigen ein positives Relief und erheben sich als kreisrunde graue Scheibchen über die Steinkernoberfläche (Fig. 2A) oder sind durch Verwitterung in eine ockergelbe Masse umgewandelt. Die Substanz dieser runden Scheibchen entspricht offenbar der noch stellenweise erhaltenen, wenn auch in Kalzit umgewandelten Schale, in die sie sich seitlich hinein verfolgen lassen.

Auffallend ist, daß die Eier auf dem Steinkern teils als kraterartige Vertiefungen, teils aber als hellere Scheibchen auf den Steinkern aufgesetzt erscheinen, indem sie wie aus der Schale herausgestanzt aussehen. Auf dem großen zuerst erwähnten Bruchstück von Haverlahwiese bilden sie z.T. ebenfalls flache Vertiefungen im Steinkern; teils erscheint die weiße Schale, dem Umriß der Eier entsprechend, von außen in den Steinkern hineinversenkt. Es kann sich also ebensowenig wie bei dem unten erwähnten Lytoceras um eine Bioerosion des Substrats durch die Eigelege selbst handeln, wie sie von R. Fischer (1980) erstmalig von zwei rezenten Neriten beschrieben worden sind. Wäre dies der Fall, so müßten die auf der Innenseite der Schale abgelegten Eier in diese hineingeätzt erscheinen und nunmehr als Vertiefungen in ihr zu erkennen sein, doch ist gerade das umgekehrte der Fall. Es dürfte sich hier eher um diagenetisch bedingte Lösungsvorgänge handeln, die aus Raummangel nicht näher behandelt werden können.

(2) Ein anderes 5 cm langes und 2,4 cm breites Wohnkammerbruchstück eines *Pleuroceras spinatum* (Brugière) von demselben Fundort aus der Göttinger Sammlung (Kat. Nr. 845-2) zeigt auf der Dorsalseite des Steinkerns mehrfach ein regelmäßiges Muster von ca. 0,2 mm großen gleichseitigen Sechsecken, die sich an angewitterten Stellen als dichte Packung wabenartiger Gebilde erweisen (Fig. 2D) und sich in den Steinkern hinein fortsetzen (vergl. Eikategorie II). Sie sind grundsätzlich von der gleichen Struktur wie die allerdings viel kleineren polygonalen und nur im Umriß erhaltenen Eigelege unter Fig. 1B und C.

Dasselbe Stück zeigt auf einer Vertiefung des Steinkerns mehrfach nestartige Anhäufungen von dicht gepackten 1–1,2 mm großen eiförmigen Kotpillen (pellets), wie sie ebenso von Schindewolf (1967:168, Taf. 14:1a–c) an dem erwähnten *Craspedites* beobachtet wurden (Fig. 2E).

Derartige rezente Faeces aus dem Atlantik wurden zuerst von Murray & Philippi (1892) fälschlich als Echinodermenfaeces gedeutet, worauf auch die Interpretation derartiger Kotpillen aus der sog. Koprolithenschicht des Ober-Maastrichtiums von Slavante bei Maastricht (heute Grube der Zementfabrik "ENCI") durch Voigt (1929:106, Taf. 6:4), Bonnema (1930) und andere als Echinodermenfaeces beruht.

Van Amerom, der die Maastrichter Koprolithen in einer neueren Arbeit (1971) eingehend untersucht und als Coprulus maastrichtensis benannt hat, neigt dazu, die Erzeuger unter sedimentfressenden Mollusken, insbesondere Mesogastropoden und Bivalven, zu vermuten. (Dort auch eingehende historische Darstellung der verschiedenen Deutungen.)

In unserem Falle sind Bivalven als Erzeuger wohl mit Sicherheit auszuschließen, da Muscheln sich wohl kaum zur Defäkation in die Tiefe einer Ammoniten-Wohnkammer zurückgezogen haben dürften.

Solche ovalen Faeces sind inzwischen sowohl von Polychaeten, z.B Heteromastus filiformis und Polydora (Schäfer 1962: Abb. 159 und 187) als auch bei Gastropoden (Kornicker 1962:830, Fig. 1a, und Schäfer 1962:475) und Amphineuren (Bandel 1974) bekannt geworden, obwohl nicht auszuschließen ist, daß sie auch von anderen Tieren erzeugt werden können. Im vorliegenden Fall liegt die Deutung als Gastropoden- oder Amphineurenfaeces am nächsten, da der Erzeuger zur Defäkation sich in die Ammoniten-Wohnkammer hineinbegeben hat, während die genannten im Sediment lebenden Polychaeten ihren Kot im oder auf dem Sediment ablegen. Nach Bandel (1974:3-5, Fig. 1) crzeugen sowohl die Amphineuren als auch viele Mesogastropoden (Bandel 1974:13-19, Fig. 6-9) konsistente fossil erhaltungsfähige ovale Kotpillen. Bei den Archaeogastropoden, so auch bei Neritina, fand Bandel hingegen wurst- oder stabförmige Facces. Das aber würde bedeuten, daß die hier beschriebenen liassischen Faeces nicht von Neritinen herrühren können, in denen wir die Erzeuger der großen runden isolierten Eier vermuten..

Unser Befund ist, ebenso wie der von Schindewolf, insofern von Interesse, daß leere Ammonitengehäuse sowohl zur Laichablage als auch zur Defäkation aufgesucht wurden.

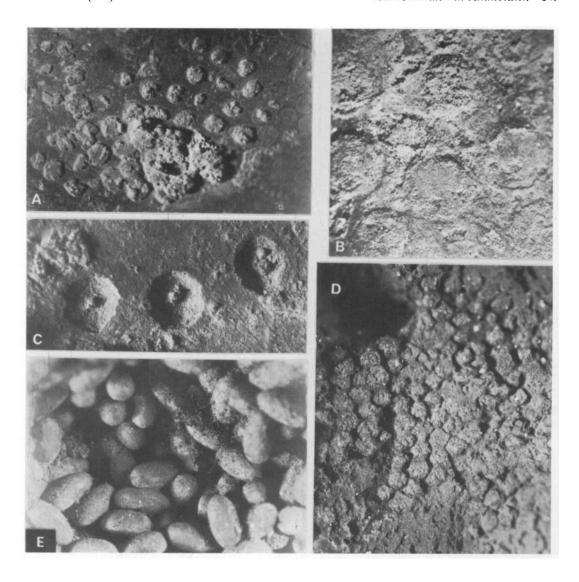


Fig. 2. Gastropoden-Eigelege und Kotpillen in Wohnkammer-Steinkernen von Pleuroceras spinatum (Brugière). Domerium (Lias δ₂), Irmenscul bei Alfeld/Leine, (Niedersachsen, Westdeutschland), Slg. Geol. Pal, Inst. der Univ. Göttingen. 🗖 A. Gruppe von isolierten runden Eiresten, die als Scheibehen dem Steinkern-Bruchstück aufgesetzt erscheinen. Slg. Geol.-Pal. Inst. Univ. Göttingen 845-1, \times 7. \square B. Schwach reliefartige Erhaltung von runden isolierten Eiern auf demselben Stück, \times 20. \square C. Als kraterartige Vertiefungen mit kleinem Zentralkegel überlieferte isolierte Eiablagen in demselben Steinkern, × 20. 🗆 D. Wabenartiges Eigelege in Steinkernerhaltung. Slg. Geol.-Pal. Inst. Univ. Göttingen 845-2, × 20. 🗆 E. Nest von Kotpillen in demselben Exemplar, \times 20.

Spawn of gastropods and faecal pellets within the living chamber (internal moulds) of Pleuroccras spinatum (Brugière), Domerian (Lias δ_2) from Irmenseul near Alfeld/Leine (Niedersachsen, West Germany) Coll. Geol.-Pal. Inst. Univ. Göttingen, 845-1. \square A. Cluster of remains from isolated eggs preserved as small discs upon the internal mould surface, × 7.

B. Round isolated eggs preserved as faint reliefs, same specimen, × 20. \square C. Deposited eggs recorded as cruterlike cavities with small central cones in the same internal mould, × 20. \square D. Honeycomb-like spawn preserved as internal mould. Coll. Geol. Pal. Inst. Univ. Göttingen, 845-2, \times 20. \square E. Nest of faecal pellets within the same specimen, \times 20.

Eigelege in Lytoceras fimbriatum (Sowerby) von Haverlahwiese

Ein großes $25 \times 12 \times 11$ cm messendes, zur Hälfte aus einem Teil der Wohnkammer bestehendes Bruchstück von Lytoceras fimbriatum (Sowerby) aus dem Lias γ₃ (unteres Pliensbachium) der ehemaligen Eisenerzgrube Haverlahwiese (leg. Dr. R. Jordan, Slg. NLfB Hannover, Kat. Nr. L 4573) zeigt auf dem Steinkern, über eine Fläche von ca. 8 × 4 cm verbreitet, über 100 runde Eier (Fig. 3D). Sie sind stets dunkel umrandet oder erscheinen als dunkle Flecken auf hellerem bis dunkelgrauem Untergrund. Die Besonderheit dieses Stückes besteht darin, daß die Eier z.T. verschiedene Größe aufweisen. Neben einer Durchschnittsgröße von ca. 1,5 mm variiert ihr Durchmesser zwischen 2,5 mm (selten) und nur 1 mm. Die großen Eier sind also erheblich größer als die sonst hier beschriebenen. Wie bei den übrigen Gelegen zeigen sie selbst bei geringstem Abstand keine Überschneidungen sondern höchstens eine tangentiale Berührung. Im Gegensatz zu den oben beschriebenen Stücken fällt auf, daß der relativ breite ringförmige graue Rand von kleinen vakuolenartigen Hohlräumen durchsetzt erscheint. Ob dies einen echten strukturellen Unterschied darstellt oder nur durch die Art der Fossilisation bedingt ist, muß noch offenbleiben.

Lytoceras-Wohnkammer von einem unbekannten Fundort

Es handelt sich um ein 8 cm langes und 3,5 cm breites Wohnkammerbruchstück eines Lytoceraten der Coll. Schlagintweit aus der Sammlung des Instituts für Paläontologie und Historische Geologie der Universität München. Das Exemplar besteht ebenfalls aus Toneisenstein und trägt ein aufgeklebtes Etikett "Coll. Schlagintweit Vol. 31 p. 53, 659", enthält jedoch keine Angaben über Herkunft und Alter. Es ist uns nicht gelungen, den Sinn dieser Angaben, die sich keinesfalls auf eine Publikation beziehen, zu enträtseln. Vermutlich hat Schlagintweit das Stück auf einer seiner Expeditionen in Asien gesammelt. Es wird heute unter "Schlagintweit: 1872 XV 504" aufbewahrt.

Auf der linken Seite des vorderen Wohnkammerendes befinden sich, teils unregelmäßig verstreut, teils fast regelmäßig quinkunxial in annähernd gleichen Abständen kreisrunde Gebilde unserer Eikategorie I. Sie treten hier in zwei verschiedenen Erhaltungszuständen auf: Einmal

schwarz umrandet als hellere Kreise auf glattem dunklen Untergrund (Fig. 3A und B), während sie unmittelbar daneben, wo die glatte Steinkernoberfläche von einer hauchdünnen, glänzend braunen Verwitterungskruste überzogen wird, ein deutliches Relief aufweisen und kraterartig vertieft sind. Auffallenderweise lassen sich die großen isolierten Eier z.T. in diese Rinde hineinverfolgen, wo sie jedoch als schüsselförmige Vertiefungen erscheinen.

Nur wenige Millimeter davon entfernt zeigt die Rinde ein wenig regelmäßiges Wabenmuster kleinerer Eier mit etwa 0,2-0,3 mm großen Vertiefungen (Fig. 3C), das sich auf dem glatten Steinkern fortsetzt. Hier erscheinen diese Eier im Gegensatz zu den großen isolierten als sehr unscheinbare flache narbenartige Grübchen, deren Relief erst durch eine fast horizontal gerichtete Beleuchtung deutlich wird. Da die Eier nur auf der Innenseite der Schale abgelegt sein können, dürften die Vertiefungen nur deren Abdrükke im Sediment darstellen. Sie können nicht mit den sehr ähnlichen Grübchen verglichen werden, welche durch die Bioerosion auf dem Substrat unter abgelegten Eiern entsteht und von R. Fischer (1980, siehe oben) an rezenten Eiablagen von Neriten beschrieben wurde, da eine Eiablage auf dem Toneisensteinkern nicht in Betracht kommt.

Unter den großen isolierten Eiern lassen einige in ihrem Innern dunkle spiral- bis ringförmige Strukturen erkennen, die embryonalschalenartige Gebilde innerhalb der Eikapseln darstellen könnten (Fig. 3B). Leider hat vorsichtiges Anschleifen diese Strukturen nicht deutlicher herausgehoben. Wir empfehlen diese Problematika der Aufmerksamkeit künftiger Untersucher. Embryonalschalen in fossilen Landschneckeneiern beschreibt Binder (1972:38, Taf. 1 und 2) aus pleistozänem niederösterreichischem Löss.

Vergleiche mit rezenten Eiablagen von Gastropoden

Bei allen bisher vorliegenden fossilen Funden handelt es sich um Eiablagen in Molluskenschalen. Wenn man die Laichgewohnheiten rezenter prosobrancher Meeresschnecken zugrunde legt, ist das nicht weiter verwunderlich. Die meisten Vertreter produzieren Laichmassen, die dem Untergrund und seinem Bewuchs angeheftet werden (Substratlaicher). Auf marinen Hartböden, wie Felsen, Riffen und dergleichen, kann

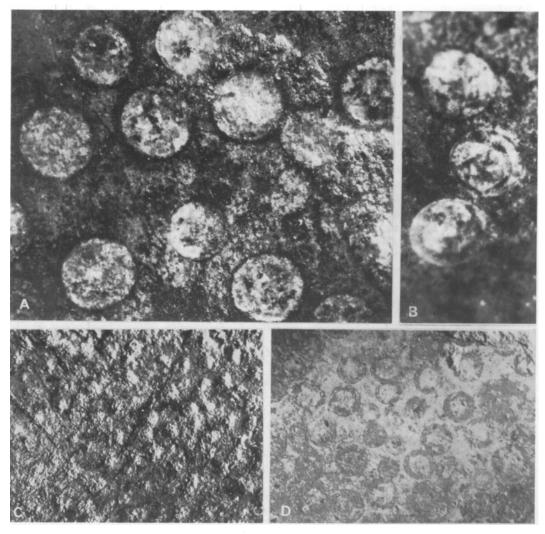


Fig. 3. Gastropoden-Eigelege in Wohnkammerbruchstücken (Steinkern) von Lytoceraten. (A–C unbekannter Herkunft, Slg. Institut für historische Geologie und Paläontologie, Univ. München. Coll. Schlagintweit: 1872 XV 504). □ A. Runde isolierte Eier als helle Kreise auf dem dunklen Steinkern, × 25. □ B. Einige Eier desselben Geleges, z.T. anscheinend mit spiraligen Resten der Embryonalschale darin, × 25. □ C. Kleinere Eier in der Nachbarschaft der großen, × 20. □ D. Eier unterschiedlicher Größe aus einer Wohnkammer von Lytoceras fimbriatum (Sowerby) von Haverlahwiese aus dem Lias γ Unteres Pliensbachium = Carixium), Slg. NLfB, Hannover, Kat. Nr. L 4573, × 20.

Spawn of gastropods within the living chamber (internal moulds) of Lytocerates (A–C provenance unknown, Coll. Inst. for Hist. Geology and Palaeontology, Univ. Munich. Coll. Schlagintweit: 1872 XV 504). \square A. Round isolated eggs as light circles on the dark internal mould, \times 25. \square B. Some eggs of the same spawn cluster apparently with spiral remains of the embryonic shell, \times 25. \square C. Surface of the same specimen showing numerous smaller eggs in low relief, near the larger ones, \times 20. \square D. Eggs of different size from the living chamber of Lytoceras fimbriatum (Sowerby) Loc. Haverlahwiese, Lias γ , Lower Pliensbachium (= Carixium) Coll. NLfB, Hannover, Cat. No. L 4573, \times 20.

das überall geschehen. Auf Weichböden sind feste Laichplätze aber rar. In solchen Lebensräumen werden Molluskenschalen zum Festheften der Eiablagen bevorzugt. Bei rezenten Funden aus solchen weichgründigen Biotopen lassen sich

Eiablagen der veschiedensten Gastropoden dicht gedrängt nebeneinander beobachten. Selbst das Innere von toten Schalen wird von einzelnen Arten heimgesucht, z.B. von *Drupa nebulosa* (Bandel 1976).

Zur Deutung der großen runden isolierten Eireste (Kategorie I)

Diese lassen sich am ehesten mit Eiern von Neriten vergleichen. Dem gleichen Autor (Bandel, briefliche Mitteilung) verdanken wir den Hinweis, daß unter den Archaeogastropoden die Eikapseln der Neritacea sehr widerstandsfähig sind, da in ihre Kapselwände Kalzit-bzw. Aragonitkügelchen eingelagert sind. Sie bieten also beste Voraussetzungen für die Fossilisierung. Auch Fischer (1980) hält auf Grund seiner Studien an rezenten Gelegen von Nerita funiculata und Nerita scabricosta die Zuordnung unserer 1977 beschriebenen Funde aus Haverlahwiese zu den Neritaceen für wahrscheinlich.

Die Neritacea stellen unter den Archaeogastropoden zweifellos die höchstentwickelten Schnecken dar. Ist es ihnen doch gelungen, über marine Bereiche hinaus Süßwasserlebensräume und mit der Familie der Helicinidae sogar das Festland zu erobern. Innere Befruchtung und die Ablage fester angehefteter Eikapseln sind als Stadien dieser Höherentwicklung zu verstehen.

Die Eikapseln der rezenten Neritaceen sind meistens oval, gelegentlich auch rund und bestehen aus einer konvexen Kalotte und einer tellerartigen Basis. Die Kalotte wird beim Schlüpfen abgeworfen. Ihre Struktur ist pergamentartig und wenig quellfähig. Mit ihr können oberflächlich feinste Fremdkörper, wie Sedimentpartikelchen verklebt sein (z.B. Theodoxus). Nach dem Schlüpfen der Larven oder Jungtiere bleibt nur die tellerartige Basis zurück. Auffällig ist deren wulstartiger weißer Rand. Dieser ist von anderer Konsistenz als der Kapseldeckel. Er ist quellfähig und im aufgequollenen Zustand sehr elastisch. Auch die Innenfläche der Basis ist mit einer gelatineartigen Substanz bedeckt. Diese ist aber sehr dünn und hinfällig. Zwischen dem Kapseloberteil und dem Wulst befindet sich eine präformierte Trennungslinie, an der eine sehr saubere Ablösung des Deckels erfolgt. Die mikroskopische Untersuchung zeigt in dem Wulst, nicht aber im Deckel oder Boden, feinste parallel angeordente Fibrillen, die etwa gleichsinnig wie der Wulst verlaufen. Vielleicht hängt die auffällige Widerstandsfähigkeit des Wulstes mit dieser Feinstruktur zusammen. Es dürfte sich um eine conchinartige Substanz handeln, die Fäulnisprozessen lange standhält und damit leicht fossilisierbar ist. Auf Grund dieser Zusammenhänge ist an der Zuordnung unserer einzeln auftretenden ringförmigen Strukturen zur Familie der Neritidae oder ihr sehr nahestehender Gastropoden kaum zu zweifeln. Die unterschiedliche Größe der ringförmigen Bildungen, wie auf dem großen *Lytoceras fimbriatum* (Sowerby) von Haverlahwiese, könnten auf mehrere Arten, wenn nicht Gattungen hinweisen.

Normalerweise kommen in jeder Eikapsel viele Embryonen zur Entwicklung und gelangen später als schon beschalte Kriechstadien ins Freie. Ausnahmsweise fallen vorhandene Nähreier einem allein in der Kapsel übrigbleibenden Tier zum Opfer, so daß dieses allein schlüpft, wie das bei *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus) bekannt ist. Vielleicht können auch die spiralförmigen Strukturen in den Kapselresten auf *Lytoceras* (Fig. 3B) als solche Jugendschalen gedeutet werden.

Zur Deutung der netz- bis wabenförmigen Laichreste (Kategorie II)

Problematischer ist die Zuordnung der netzartig erhaltenen Reste, wie sie besonders in der Wohnkammer von Pleuroceras spinatum (Brugière) vorliegen (Fig. 1B und C). Die größeren Ähnlichkeiten bestehen mit filmartig aufgekitteten Eiern, wie sie von rezenten Anachis-Arten (z.B. Anachis obesa, (Adams) vergl. Bandel 1973) und anderen Columbelliden bekannt sind. Hierbei ist aber auf die zeitliche Diskrepanz hinzuweisen, die sich aus der geologischen Überlieferung ergibt. Die Familie der Columbelliden gehört zu den Neogastropoden und diese sind nicht vor der Unterkreide nachzuweisen, Eine verbindliche Zuordnung muß also vorerst offenbleiben. Wenn sie dennoch zum Vergleich angeführt werden, so mehr um die wabenförmige Musterbildung der Eiablage zu demonstrieren, die sicher auch noch in anderen Gastropoden-Gruppen verwirklicht wurde, ohne allerdings hinreichend bekannt zu sein.

An solchen rezenten Gelegen wird aber die auffällige Sechseck-Form der fossilen Reste dadurch verständlich, daß jede der kleinen kuppelförmigen Eikapseln auf einer sechseckigen Basisplatte sitzt (Fig. 4D). Beim Schlüpfen der Larven wird nur der oberste Teil als Decke (Fig. 4C) abgeworfen. Der übrigbleibende Teil des Geleges erscheint wie ein offenes Netz (Fig. 4A, C, E) und kann an cheilostome Bryozoenkolonien (Conopeum, Fig. 4B) erinnern. Da die Kapseln gegeneinander versetzt aufgekittet werden, ergibt sich als fossiles Relikt zwangsläufig ein Wabenmuster (Fig. 1B, C). Als dunkle Schwefelei-

sen-Inkrustation zeigt sich dann auf dem Wohnkammersteinkern eine beinahe photographisch exakte Wiedergabe der basalen organischen Reste. In anderen Fällen ist offenbar das organische Gerüst frühzeitig verloren gegangen und nur die kuppelförmige Struktur der Eikapseln hat sich reliefartig als Negativ, wie in Fig. 2D erhalten. Auf diese Weise könnten auch die krater- bis grübchenförmigen Vertiefungen auf dem Steinkern entstanden sein (Fig. 2C).

Andere Deutungsmöglichkeiten

Andere Interpretationen für unsere Strukturen, wie Ooide, Conellen, Kotpillen sind ebenso abzulehnen, wie auch die naheliegende Annahme, daß es sich um den Laich der betreffenden Ammoniten selbst, in denen sie gefunden wurden, handeln könnte. Letzteres nicht nur deswegen, weil Ammonitenlaich in besonderen Beuteln gebildet wird (Lehmann 1966, Müller 1969) und nicht an der Wohnkammerwand als Substrat abgelegt wird, sondern auch aus dem einfachen Grund, weil es sich in drei Fällen jeweils um zwei völlig verschiedene Formen, kreisrunde neben netz- oder wabenartigen Gelegen, handelt.

Um Eisenooide, wie sie in verschiedenen Liasstufen in Norddeutschland häufig vorkommen, handelt es sich bei den runden isolierten Gebilden sicher nicht, da Ooide in den Amaltheentonen hier ganz fehlen.

Ansatzstellen von Conellen scheiden ebenfalls aus, da diese weder so kreisrund sind wie bei den hier beschriebenen Eiern, noch stets untereinander konstante Größenklassen aufweisen. Auf einem Pleuroceras-Bruchstück von Irmenseul befinden sich einige korrodierte Conellen, die mit den vorliegenden Eigelegen nicht verwechselt werden können.

Auf die Ähnlichkeit der netzartigen Strukturen (Fig. 1B und C) mit inkrustierenden Zooecien cheilostomer Bryozoen (Fig. 4B) wurde oben bereits hingewiesen. Welche überraschende Ähnlichkeit zwischen gewissen inkrustierenden cheilostomen Bryozoen der Gattung Conopeum Gray und wabenförmigen Eigelegen von Gastropoden besteht, sei durch Fig. 4 dokumentiert. Abbildungen von derartigem Gastropodenlaich (Fig. 4A, C-E) allein ohne Kenntnis des Originals könnten selbst einen Bryozoenspezialisten in die Irre führen!

Für die netz- und wabenförmigen Strukturen scheidet die Deutung als Kotpillen (faecal pellets) von vornherein aus, da es Mikrokoprolithen in netzartigen, flächenhaften Verbänden ebenso wenig gibt wie isolierte kreisrunde beziehungsweise kugelige oder halbkugelige an Schalen angeheftete Kotpillen.

Biotop

In der tonigen Facies des mittleren Lias in Norddeutschland waren schlammige Weichböden durchaus die Norm. Trotz der wohl zeitweise und lokal herrschenden ziemlich anaeroben Sedimentationsbedingungen der dunklen, an fein verteiltem Schwefeleisen reichen Tone bzw. Tonsteine, waren die Lebensbedingungen in den Amaltheenschichten des Salzgittergebietes nicht besonders ungünstig, wie die zahlreichen benthischen Mollusken (Brauns 1871), Brachiopoden, die nicht seltenenen Crinoidenreste und die reichen Foraminiferen- und Ostracodenfaunen beweisen. Speziell im Amaltheenton von Haverlahwiese sammelte H. Pockrandt (Hannover) zahlreiche Lamellibranchiaten, Gastropoden, Crinoidenstielfragmente und Serpulidenröhren. Wir sind Herrn Pockrandt dankbar, daß er uns diese mit den oben besprochenen Pleuroceras- Gehäusen zusammen vorkommenden Fossilien zum Studium zur Verfügung gestellt hat, die einen Einblick in die benthische Lebensgemeinschaft des Amaltheenton-Meeres gestatten. Auch das Hamburger Institut für Geologie und Paläontologie besitzt viele Muscheln und Schnecken von Haverlahwiese (leg. Dr. W. Weitschat).

Brauns (1871:297) gibt bereits aus den Amaltheenschichten Norddeutschlands folgende, allerdings hier nicht revidierte Liste von über ein Dutzend Gastropoden an: Cerithium blainvillei Münster, Turitella undulata Benz, Turbo paludinaformis Schübl, Turbo marginatus Zieten, Trochus subsulcatus Goldfuß, Trochus umbilicatus Koch & Dunker, Trochus fimbriatus Sowerby, Trochus heliciniformis Zieten, Pleurotomaria expansa Sowerby, Pleurotomaria helicinoides Roemer, Pleurotomaria anglica Sowerby, Actaeonina variabilis Brauns.

Pleurotomaria expansa Sowerby und Trochus heliciniformis Zieten werden von Brauns ausdrücklich aus den Amaltheentonen von Haverlahwiese erwähnt.

Für die Zeit des Lias γ (Unt. Pliensbachium = Carixium) und des unteren Lias δ (Domerium, stokesi-Subzone) hat H. Hoffmann unter Mitarbeit von R. Jordan, Hannover, in einer in Kürze erscheinenden Arbeit zahlreiche Belege für die Schwellennatur des Gebietes um Haverlahwiese gesammelt, die in der benthischen Fauna und in einer mehrere Subzonen umfassenden Kondensationsbank zum Ausdruck kommt.

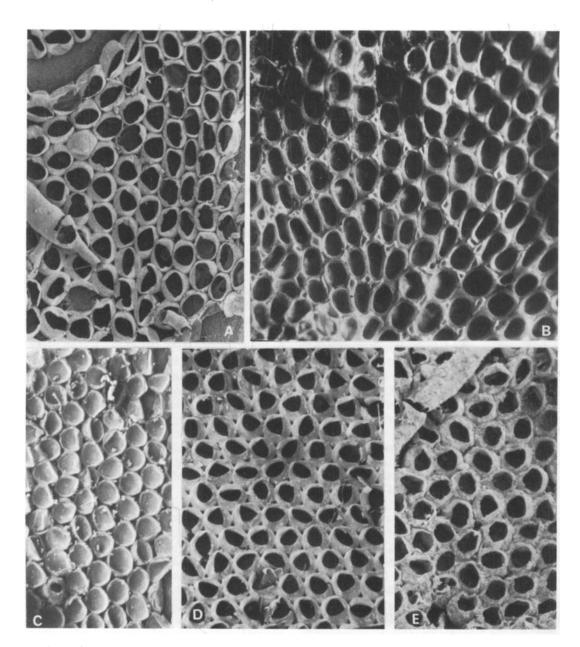


Fig. 4. Verschiedene Eigelege von rezenten Gastropoden im Vergleich zu cheilostomen Bryozoen. □ A. Durch Schlüpfen größtenteils geöffnete Eikapseln eines Geleges aus der Familie der Columbellidae (?); Mittelmeer, Kreta, \times 80. □ B. Zooecien des Bryozoons Conopeum reticulum (Linneaus), Insel Föhr, Nordsee, zum Vergleich mit der nebenstehenden Fig. 4A, \times 20. □ C. Noch geschlossene Eiablage, Familie Columbellidae (?); Fundort Halbinsel Mirra, sdl. Tokio, Japan, leg. Dr. R. Jordan, \times 70. □ D. Dasselbe Gelege, durch Schlüpfen geöffnet, \times 70. □ E. Unbekannter Columbelliden(?)-Laich, durch Schlüpfen geöffnet. Mittelmeer, Kreta, \times 70.

Various kinds of spawn from Recent gastropods in comparison with cheilostome bryozoan zooecial pattern. ☐ A. Spawn opened by hatching, unknown Columbellidae (?); Mediterranean, Crete, ×80. ☐ B. Zooecia of the Recent bryozoan Conopcum reticulum (Linnaeus), Island of Föhr (North Sea), ×20. ☐ C. Closed egg-cases of unknown Columbellidae (?); Mirra Peninsula south of Tokyo, Japan, ×70. leg. Dr. R. Jordan. ☐ D. The same spawn, opened by hatching, ×70. ☐ E. Unknown spawn (Columbellidae [?]) resembling membranimorph bryozoans. Mediterranean, Crete, ×70.

Bedingungen für die Erhaltung fossiler mariner Gastropodeneier

Abschließend sei darauf hingewiesen, daß fossile Eiablagen von marinen Gastropoden keineswegs häufig zu beobachten sind. Selbst bei der Durchsicht umfangreicher Fossil-Sammlungen fanden sich bisher nur wenige neue Spuren, wie sie hier beschrieben wurden. Die Erhaltung der Eiablagen ist offensichtlich nur unter besonders günstigen Umständen möglich und stark faziesabhängig. In Kalk-Mergel- und Sandsteinfazies sind Funde von marinem fossilen Gastropodenlaich kaum zu erwarten, psammitische Fazies ist für die Erhaltung und Auffindung dieser zarten Strukturen am wenigsten geeignet.

Derbe Kapselbildungen haben im Gegensatz zu gelatinösen Laichmassen natürlich weitaus bessere Aussichten fossilisiert zu werden. Bei unseren Funden, sowohl denen aus Pseudopecten (Kaiser & Voigt 1977), als auch den hier beschriebenen aus Wohnkammern von Ammoniten, waren die Eiablagen ursprünglich innerhalb von abgestorbenen Schalen deponiert worden, so daß sie nur auf den Steinkernen erkennbar sind. Im Schutze dieser Hohlräume wurden sie sicher frühzeitig vom Sediment eingedeckt, was ihre gute Erhaltung gewährleistete. Zugleich erklärt sich daraus aber auch die relative Seltenheit fossiler Eiablagen. Daß das Innere von Wohnkammern der Ammoniten besonders günstige Bedingungen für die Fossilisation vergänglicher Weichkörperreste darstellt, haben auch die Funde von Ammonitenlaich durch U. Lehmann (1966) gezeigt.

Wetzel (1969) fand mit Hilfe von Dünnschliffen in der Wohnkammer eines Dogger-Ammoniten (Choffatia) Kügelchen mit Kalzitfüllung, die er als Eier ansieht. Sie haben etwa die Größe der von uns beschriebenen Molluskeneier. Für diese stellten die Wohnkammern über einen mechanischen Schutz hinaus wohl zeitweise anaerobe Räume dar, in denen Zerfallprozesse aufgehalten wurden. Auch die Erhaltung ganzer Kotpillennester in der Tiefe der Wohnkammern wird in diesem Zusammenhang verständlich.

Hier ist die Beobachtung von Gill & Cobban (1966) erwähnenswert, wonach in 190 Fällen Bryozoenbesiedlung auf der Innenwand der Wohnkammern von Baculiten aus der nordamerikanischen Oberkreide gefunden wurden. Auch von rezenten Nautiliden ist bekannt, daß die leeren Wohnkammern häufig von benthischen Organismen besetzt sind.

G. Ernst (1967) fand in den Wohnkammern großer Kreide-Ammoniten (Pachydiscus) gelegentlich sogar Thanatocoenosen ganz verschiedener benthischer Tiergrupen wie Echiniden, Lamellibranchiaten, Gastropoden, Cirripedier und Krebsreste, die ausgesprochen biotopfremde Besonderheiten in den Weichböden des Schreibkreidemeeres darstellen und gibt eine Zusammenstellung älterer Zitate zu diesem Thema aus der Literatur. Auch unsere Befunde wären somit ein Spezialfall des von Ernst "Wohnkammer-Zönose" genannten Aufenhalts oder Ansiedlung von tierischen Organismen in Ammonitenwohnkammern.

Dank. - Die Verfasser sind Herrn Dr. R. Jordan (Hannover) zu Dank verpflichtet, daß er ihnen nicht nur die von ihm gefundenen Ammoniten mit den fossilen Eigelegen, sondern auch rezentes Material und andere Informationen zur Verfügung gestellt hat, ebenso den Herren Dr. S. Ritzkowski und Prof. O. Walliser (Göttingen) und Prof. Herm und Prof. Hagn (München), sowie Herrn W. Pockrandt (Hannover) für die Ausleihung von Material. Herrn Dr. K. Bandel (Erlangen) und Prof. Dr. R. Fischer (Hannover) danken wir für wertvolle Hinweise, sowie Herrn Dipl. Geol. H. Ernst und Dr. D. Keyser (Hamburg) für die Anfertigung der Stereoscan-Aufnahmen.

Literatur

Amerom, H. W. J. van 1971: Kotpillen aus der Oberen Kreide im Maastricht-Aachener Raum (Nord-West Europa). Med. Rijks Geol. Dienst, Nieuwe Serie 22, 9-18.

Bandel, K. 1973: Spawning and development of some Columbellidae from the Caribbean Sea of Columbia (South America). Veliger 16, 271-282.

Bandel, K. 1974: Faecal pellets of Amphineura and Prosobranchia (Mollusca) from the Caribbean Coast of Columbia, South America. Senckenbergiana Marit. 6, 1-31

Bandel, K. 1976: Morphologie der Gelege und ökologische Beobachtungen an Muriciden (Gastropoden) aus der südlichen Karibischen See. Verhandl. Naturf. Ges. Basel 85, 1u.2.

Binder, St. 1972: Fossile Schneckeneier aus dem niederösterreichischem Löss. Ann. Naturhistor. Mus. 76 (Ehrenberg-Festschrift), 37-39.

Bonnema, J. H. 1930: Bidrage tot de Kennis van de Coprolithen uit de Kunrader Formatie (K) en het maastrichtsch Tufkrijt. M. Nat. Hist. Maandblad 19, 2.

Brauns, D. 1871: Der untere Jura im nordwestlichen Deutschland von der Grenze der Trias bis zu den Amaltheentonen mit besonderer Berücksichtigung seiner Molluskenfauna. 493 S. Verl. Fr. Vieweg, Braunschweig.

Cox, L. R. 1960: General characteristics of Gastropoda. In Moore, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Palaeontology. Part I. Mollusca 1, 184-1169. Geological Society of America. Boulder, Colorado, and University of Kansas Press, Lawrence, Kansas,

Ernst, G. 1967: Über Fossilnester in Pachydiscus-Gehäusen und das Lagenvorkommen von Echiniden in der Oberkreide NW-Deutschlands. Paläont. Z. 41:3/4. 211-229.

- Fischer, R. 1980: Bioerosion durch Gelege von Nerita funiculata und Nerita scabricosta (Gastropoda). Neues Jahrb. Geol. Paläont. Mh, 287–292.
- Gill, J. R. & Cobban, W. A. 1966: The Red Bird Section of the Upper Cretaceous Pierre Shale in Wyoming. *Geol. Surv. Pap.* 393-A, A1-A73.
- Hoffmann, K. 1982: Die Stratigraphie, Paläogeographie und Ammonitenführung des Unterpliensbachiums (Carixium, Lias γ) in Nordwestdeutschland. Geol. 1b. A 55, (im Druck).
- Häntzschel, W., El-Baz, F. & Amstutz, G. C. 1968: Coprolites, an Annotated Bibliography. Geol. Soc. Am. Inc. Mem. 108, 1–131.
- Kaiser, P. & Voigt, E. 1977: Über eine als Schneckenlaich gedeutete Eiablage in einer Schale von *Pseudopecien* aus dem Lias von Salzgitter. *Paläont. Z. 51*, 5–11.
- Kornicker, L. S. 1962: Evolutionary trends among mollusc faecal pellets. J. Pal. 36, 829–834.
- Lehmann, U. 1966: Dimorphismus bei Ammoniten der Ahrensburger Liasgeschiebe. Paläont. Z. 40, 26–55.
- Müller, A. H. 1969: Ammoniten mit 'Eierbeutel' und die

- Frage nach dem Sexualdimorphismus der Ceratiten (Cephalopoden). *Mber. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin 10*, 411–420.
- Murray, J. & Philippi, E. 1908: Die Grundproben der Deutschen Tiefsee-Expedition. Wiss. Ergebnisse der Deutschen Tiefseexpedition 'Valdivia' 10, 77-206.
- Roya y Gomes 1924: Huevos fósiles des Vallés-Panadas (Barcelona). Bol. (r.) Soc. españ. Hist. nat. 24, 28–33.
- Schäfer, W. 1962: Aktuopaläontologie nach Studien in der Nordsee. 666 S. Frankfurt/M.
- Schindewolf, O. H. 1967: Analyse eines Ammonitengchäuses. Abh. Akad. der Wissenschaften und der Literatur in Mainz. Math. Naturwiss. Kl. 8, 139–188.
- Straelen, V. van 1928: Les ocufs des reptiles fossiles. *Palaeo-biologia 1*, 195–312.
- Voigt, É. 1929: Die Lithogenese der Flach- und Tiefwassersedimente des jüngeren Oberkreidemeeres. Jahrb. Hallesch. Verb. zur Erforschung der mitteldeutschen Bodenschätze und ihrer Verwendung. 8 N.F., 1–136.
- Wetzel, W. 1969: Seltene Wohnkammerinhalte von Neoammoniten. Neues Jahrb. Geol. Paläont. Mh. Heft 1, 46-53.