

Ammonieten als prooidier

door Nico Taverne

Van ammonieten weten de meeste mensen wel dat ze waarschijnlijk leken op een *Nautilus* en dat ze vooral krabbetjes en andere schaaldieren gegeten hebben. Vergelijkbaar dus met de prooidieren van de huidige inktvissen als de *Sepia* (de zeekat) en de *Loligo* (de pijlintvis). Ammonieten aten niet alleen, ze werden ook gegeten. Bekend is het plaatje van een ammoniet (*Placenticeras*) met de mooie rijen ronde gaatjes in de schelp. Voor velen het duidelijke bewijs dat de *Mosasaurus* het voorzien had op de ammonieten. In het standaardwerk van U. Lehmann: *Ammoniten, ihr Leben und ihre Umwelt* wordt ook melding gemaakt van mogelijke predatoren (aanvallers). Naast de zee reptielen als de *Ichthyosaurus* krijgen ook de vissen en de kreeften de eer toebedeeld de predatoren van ammonieten te zijn.

Ammonieten met een beschadiging komen veel voor. Sommige zijn zo erg beschadigd dat je ze laat liggen, 'want er zijn zoveel mooie hele'. Twee jaar geleden werd ik op ammonieten met woonkamerbeschadigingen geattendeerd door René Fraaye van het oertijdmuseum 'De Groene Poort' in Boxtel. Tijdens zijn vele geologische reizen in de Zuid-Duitse Schwäbische Alb kwam hij ze keer op keer tegen. Juist hier was het makkelijk om het fenomeen te herkennen, omdat de ammonieten in principe compleet zijn. Dat wil zeggen dat zowel het deel van de schelp met de luchtkamers alsook de woonkamer in zijn geheel gefossiliseerd is.

We denken dat de beschadigde ammonieten slachtoffer zijn geworden van een sterk gespecialiseerde rover. Gespecialiseerd omdat het lijkt alsof hij altijd hetzelfde stukje van de ammoniet uit de schelp brak. Behalve reptielen, vissen en kreeften heeft er dus nog een andere predator in de Jurassische zeeën rondgezwommen. Door de gegevens van veel ammonieten te combineren kunnen we een idee krijgen, wie de onbekende jager zou kunnen zijn. De moeilijkheid van paleobiologisch onderzoek is echter, dat het onmogelijk is een bewering te toetsen. Je weet nooit zeker of het echt zo geweest is.

Vindplaats van de ammonieten

Dit onderzoek aan woonkamerbeschadigingen is gedaan aan ammonieten die verzameld zijn in de Zuid-Duitse Zwarte Jura. Dit was omdat er hier zeer veel volledig bewaarde ammonieten verzameld konden worden. Ook op andere plaatsen en in andere geologische tijdvakken kunnen dergelijke beschadigde ammonieten gevonden worden. De aantallen zijn dan echter kleiner, waardoor het moeilijk wordt om er statistisch iets van te zeggen. De groeve in Zuid-Duitsland waar deze ammonieten gevonden kunnen worden wordt geëxploiteerd door 'Rohrbach Zement' in Dotternhausen (zie figuur 1). In het verleden werden in deze

groeve zoveel mooie fossielen gevonden, dat de directie besloot er een museum voor te bouwen. Figuur 2A en B. Dit Fossilien-museum im Werkforum is een gratis



Figuur 1. Uit het logo van de firma blijkt de betrokkenheid met de paleontologie: een gestileerde uitvoering van de zeelelie *Seirocrinus subangularis*.

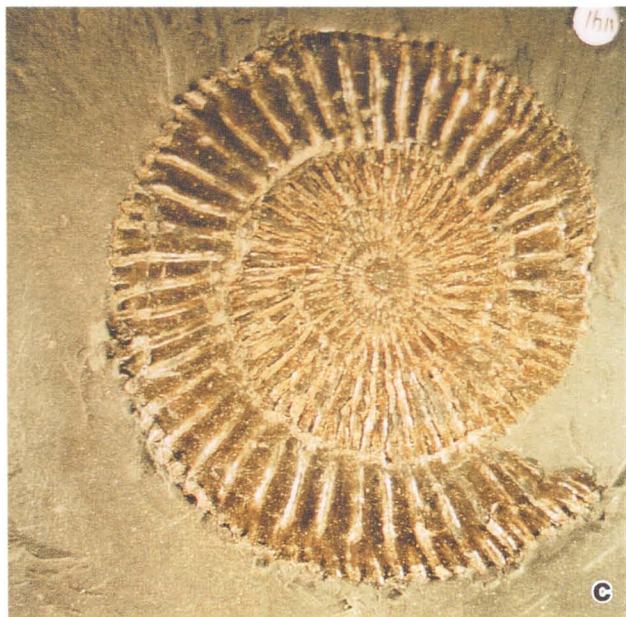
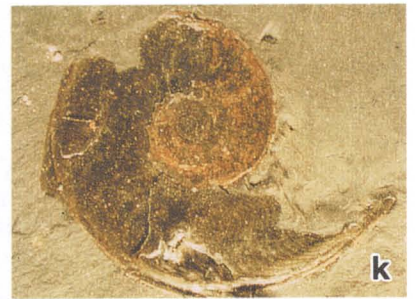
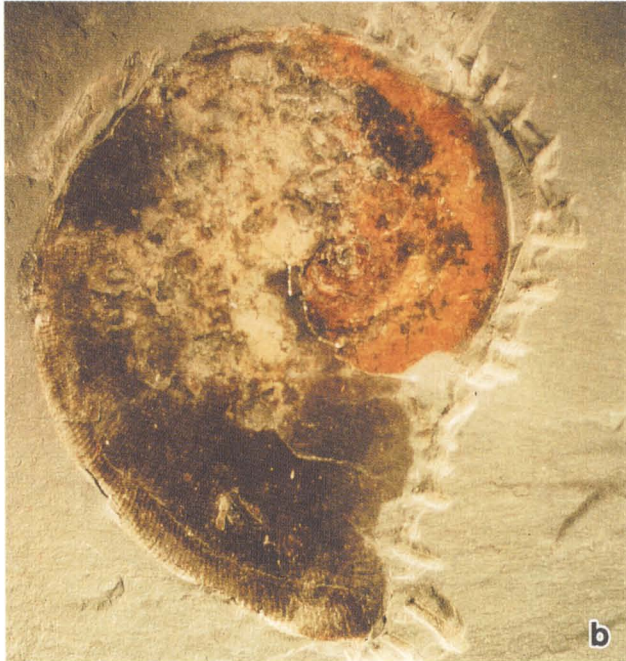
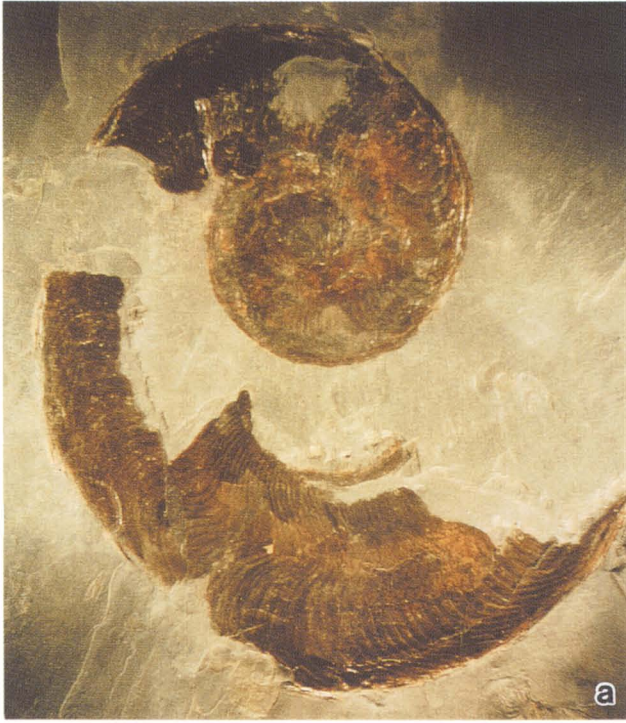


Figuur 2. A. De groeve achter de cementfabriek van Rohrbach Zement in Dotternhausen. De persoon met de blauwe helm is dr. M. Jäger.

B. Het verkleinen van de grote steenplaten.

toegankelijk museum met een bijzonder fraaie collectie Jura-fossielen. De meeste fossielen komen uit de groeve die direct achter de fabriek ligt. Het museum heeft twee preparateurs en een conservator in vaste dienst, zodat de vele bijzondere vondsten een veilig onderkomen vinden. Voor het museum is een klopplaats ingericht. Hier wordt wekelijks een vrachtwagen vol materiaal gestort, waar bezoekers kunnen zoeken naar fossielen.

De in de groeve ontsloten lagen horen tot de Zwarte Jura (Onder-Jura = Lias). Preciezer: de Lias-epsilon en dat is hetzelfde als het Onder-Toarcien. Het soort gesteente is de Posidonia Schiefer (in het Engels *Posidonia shale*) en is genoemd naar een kleine, zwemmende bivalve, de *Posidonia*. Het gesteente is geen echte schalie maar een oliehoudende leisteen. Tot 10 % van het gewicht bestaat uit organisch materiaal, waardoor het economisch rendabel is om het te exploiteren en te verbranden. De hierbij vrijkomende warmte is voldoende om het hele fabriekscomplex van elektriciteit te voorzien. De vrijkomende as wordt vervolgens gebruikt in de cementfabricage.



Figuur 3 (op nevenstaande pagina)

a. *Harpoceras* met geheel beschadigde woonkamer (type A-beschadiging) (x0,5). b. *Phylloceras heterophyllum* (x0,7). c. *Dactylioceras* (x0,7). d. *Hildoceras* (type B-beschadiging) (x0,7). e. *Harpoceras falcifer* met aptychus (x1). f. *Harpoceras falcifer* met aptychus en beschadiging (type B) (x1). g. *Pleydellia* sp. (x1). h. *Dipoloceras* sp. uit het Albien van Caravaca (omgeving Murcia, Spanje) (x1). j. *Harpoceras falcifer* (x0,7). k en l. *Harpoceras falcifer* met type B-beschadiging (x1). m. woonkamerresten van *Dactylioceras* (x0,7).

In deze geologische periode was het milieu vlak boven de zeebodem op deze plaats voornamelijk zuurstofarm tot zuurstofloos. Dat weten we omdat er weinig bentische (op de bodem vastzittende) organismen aangetroffen zijn. Het aantal aaseters op de zeebodem was dan ook meestal gering, getuige de regelmatige vondsten van ammonieten waarin nog maag- en darminhoud gevonden is (Jäger en Fraaye 1997). Dit bewijst dat er omstandigheden waren waardoor de dieren meteen na hun dood naar de bodem zonken. Daar bleven ze, onbereikbaar voor aaseters, totdat ze bedekt werden met sediment. Soms was er gedurende korte perioden wel leven dicht bij de zeebodem mogelijk. Dat weten we door de vondsten van schaaldieren (garnaaltjes en kreeftjes), die hun toevlucht zochten in de lege woonkamers van ammonieten (Fraaye en Jäger 1995). Uit recente vondsten blijken er ook vissen, zoals de *Dapedium* (zie figuur 5), een schuilplaats in de lege ammonietschelpen gezocht te hebben.

Beschadigingen door predatie

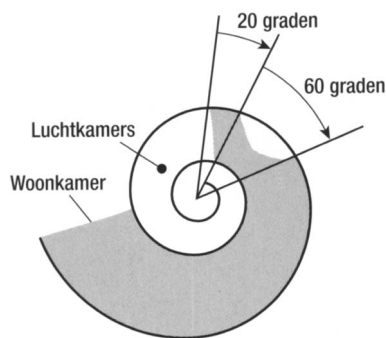
Er zijn twee soorten beschadigingen van de schelp te onderscheiden. De eerste soort (type A) (Taverne, Fraaye en Jäger 1999) kenmerkt zich door het geheel beschadigd zijn van de woonkamer (zie figuur 3a). In sommige gevallen ligt het deel van de schelp met de luchtkamers nog naast de kapotte woonkamer. Dit is een aanwijzing dat het kapotmaken van de schelp op de zeebodem gebeurde of er vlak boven. Een andere aanwijzing dat deze soort beschadigingen vlak boven de zeebodem plaatsvond vinden we in de hoopjes schelpresten die netjes bij elkaar liggen (zie figuur 3m) (Mehl, 1978). Zou het kapotknippen van de schelp ergens hoger in de waterkolom gebeurd zijn, dan zouden al die schelprestjes alle kanten op gedwarfeld zijn. Bij het tweede type beschadiging (type B) vinden we ammonieten met een relatief kleine beschadiging van de woonkamer. Hier is aan de achterkant van de woonkamer (dus dicht bij de laatste luchtkamer) een stukje schelp verdwenen (zie figuur 3 d, f, g, h, k, l). Verder in dit verhaal zullen we vooral aandacht besteden aan dit tweede type beschadiging.

Meten van de ammonieten

Zoals in veel gelaagde sedimenten zijn de fossielen die erin gevonden worden platgedrukt tot een tweedimensionaal geheel. Het gesteente is gecompacteerd tot ongeveer 5 % van de oorspronkelijke dikte. Van de ammonieten die hier gevonden worden is de aragonietsschaal opgelost. Overgebleven is het periostracum, een organisch laagje dat ooit de buitenste laag van de schelp gevormd heeft.

Belangrijk voor dit onderzoek was de fossilisatie van zowel de woonkamer als de luchtkamers. Hierdoor was het mogelijk om metingen aan de ammonieten te doen en een indruk te krijgen over de positie van de woonkamerbeschadigingen (zie figuur 4).

De meest voorkomende ammonieten zijn de geslachten *Harpoceras*, *Dactylioceras*, *Hildoceras* en in mindere mate *Phylloceras* (zie de voorplaat). In totaal zijn er ongeveer 400 ammonieten gemeten, waarvan bekeken is of er een beschadiging was die aan predatie toe te schrijven is. Het gelaagde karakter van de



Figuur 4. De precieze plaats van de beschadiging van type B wordt gemeten door een hoekmeting uit te voeren vanuit het middelpunt van de ammoniet ten opzichte van het laatste septum tussen woonkamer en luchtkamers.

Posidonia shales maakt het relatief makkelijk om ammonieten te verzamelen zonder de noodzaak om nog verder te prepareren. Meestal liggen de ammonieten geheel op het splijtvlak van het gesteente. Desondanks was er toch een aantal ammonieten waarvan het niet duidelijk was of de beschadiging veroorzaakt is door predatie of door de manier van verzamelen. In de grafieken zijn deze ammonieten apart weergegeven.

Resultaten van de metingen

Per ammonietengeslacht zijn er drie grafieken gemaakt.

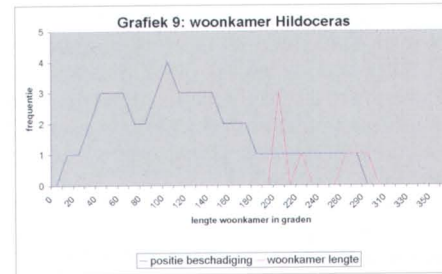
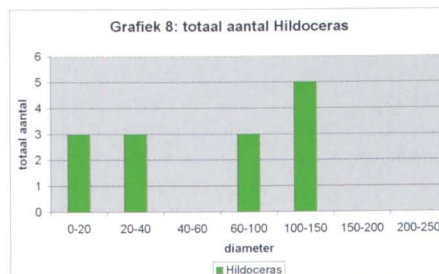
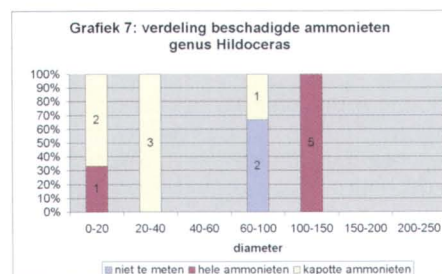
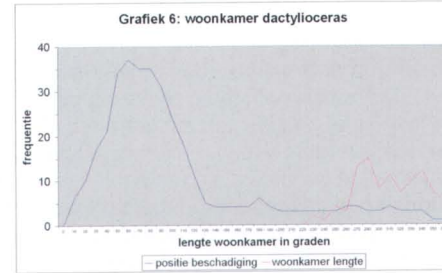
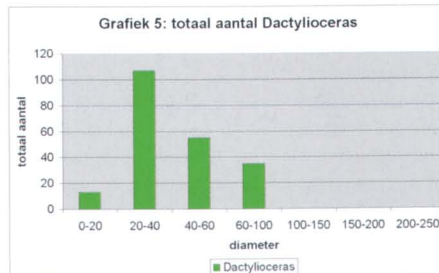
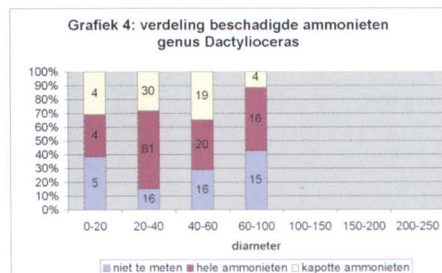
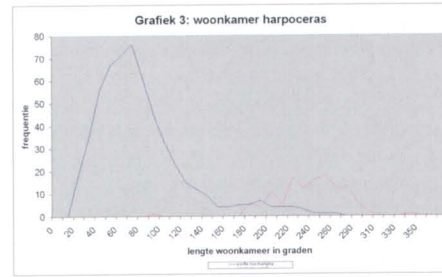
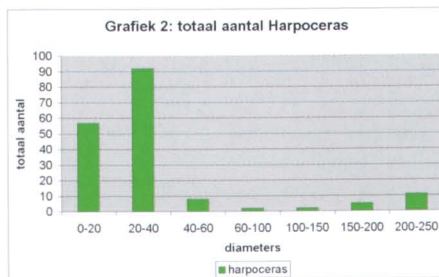
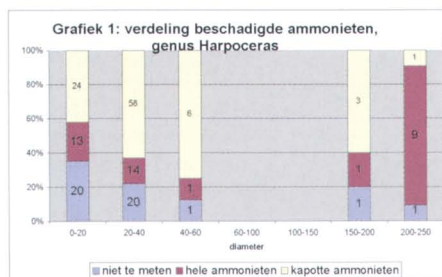
In grafiek 1, 4 en 7 wordt aangegeven hoe de verdeling tussen beschadigde en niet-beschadigde ammonieten is. Wat bij alle drie grafieken opvalt is dat het vooral de jonge dieren zijn die beschadigd zijn. Van de volwassen dieren is een veel kleiner aantal beschadigd. Hierbij gaan we ervan uit dat de grootste exemplaren die gevonden zijn volwassen waren. Er is niet gekeken naar de mogelijke verschillen tussen mannelijke en vrouwelijke exemplaren. Ook de ammonietjes tot twee centimeter in diameter zijn minder vaak beschadigd. Dit komt doordat deze exemplaren vaak in massagraven aangetroffen werden en niet door predatie om het leven kwamen.

Waarom de volwassen exemplaren minder vaak ten prooi vielen aan een predator is onbekend. Misschien werd hun schelp uiteindelijk zo groot dat de predator de schelp niet meer kapot kreeg. Algemeen wordt aangenomen dat volwassen dieren een andere leefgewoonte hadden dan de jongen. Ze zochten hun voedsel in dieper water en waren misschien daarom minder goed bereikbaar voor een predator.

De grafieken 2, 5 en 8 laten de verhouding zien tussen de verschillende grootte van de ammonieten. Grafiek 2 en 5 laten zien wat je verwacht. Veel jonge exemplaren en weinig volwassenen. In grafiek 2 bij het geslacht *Harpoceras* is nog iets bijzonders te zien. Er zijn veel kleintjes en ook relatief veel grote ammonieten van meer dan 20 cm diameter. Waar zijn de ammonieten in de grootte van 6 tot 15 cm? Wie het weet mag het zeggen.

Het is niet voor het eerst dat dit opvalt. In deze groeve worden ammonieten van deze grootte zelden gevonden. Een mogelijke verklaring is, dat de bijna-volwassen dieren wegtrekken om elders voedsel te zoeken en dat dit gebied vooral door volwassen vrouwtjes (?) en hun jonge nakomelingen gebruikt werd.

De grafieken 3, 6 en 9 geven een belangrijke aanwijzing voor de uiteindelijke conclusies. De rode lijn geeft aan wat de lengte van de woonkamer in de gemeten exemplaren was. *Dactylioceras* blijkt de langste woonkamer te hebben, vaak bijna een hele winding. De blauwe lijn geeft aan waar de woonkamer beschadigd is. Het eerste wat opvalt is dat de meeste beschadigingen in hetzelfde gebied zitten. Het tweede wat opvalt is dat de lengte van de woonkamer geen invloed heeft op de plaats van de beschadiging. Zowel bij *Dactylioceras* met een lange woonkamer als bij *Harpoceras* met een korte woonkamer zit de beschadiging toch in het eerste deel van de woonkamer. Dit steeds weer terugkeren van een beschadiging op dezelfde plaats geeft een waardevolle aanwijzing over de mogelijke predator. Namelijk dat de predator in staat was om bewust dat plekje op te zoeken. Daarvoor zijn een paar handelingen nodig. Ten eerste moet de predator de ammoniet vast kunnen grijpen.



Vervolgens moet de predator de ammoniet dusdanig kunnen manoeuvreren dat het juiste plekje van de schelp kapot gemaakt kan worden. Ten derde moet de predator sterk genoeg zijn om de schelp te kraken.

Hieronder volgt een opsomming van mogelijke predatoren met de overweging waarom ze wel of niet de mogelijke dader zijn.

Opsomming van mogelijke predatoren

Vissen

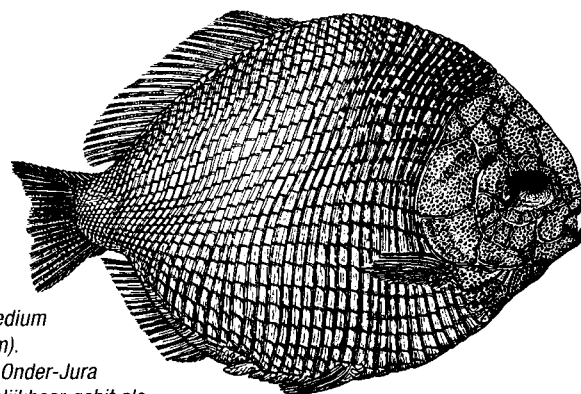
Volgens oude literatuur zijn veel beschadigingen terug te voeren op vissenbeten (Lehmann 1976). Dit omdat bij een natuurlijke positie van de ammoniet het beschadigde deel van de schelp naar boven is gericht. Ook de beschadiging aan het eind van de woonkamer wordt toegeschreven aan predatie door vissen. Saunders (1992) beschrijft de aanvallen van een teleost (beenvis) op een *Nautilus*. Het resultaat: een beschadiging van de mondrand. De vis beukte een schelp zolang tegen een koraalrif tot de woonkamer gekraakt was. Dit is een gedrag dat verscheidene vissen hadden op meerdere, geografisch verschillende, plaatsen. Een zelfde vis probeerde in open water een *Nautilus* aan te vallen, maar kreeg geen greep op de gladde schelp, die totaal niet beschadigde. Van de *Nautilus*-schelpen verzameld in de buurt van koraalriffen bleek 50 % van de schelpen gerepareerde breukvlakken te hebben. Deze breukvlakken waren terug te voeren op 'kraakgedrag' van vissen. Opvallend is, dat bij *Nautilus*-schelpen die verzameld waren in een rivierdelta zonder riffen in de buurt geen van de schelpen grote breukvlakken vertoonden. Vissen zijn dus wel in staat om schelpen te kraken. Dat ze verantwoordelijk zijn voor de gevonden beschadigingen is echter onwaarschijnlijk.

Tijdens het Mesozoïcum waren er nog niet zoveel beenvissen als nu. Daar zijn verschillende aanwijzingen voor. Op plaatsen waar nu geen beenvissen voorkomen wordt de zeebodem massaal door slangsterren bevolkt. Ook in de Jura zijn er nog veel vindplaatsen met massaal voorkomende slangsterren, en waren er dus weinig beenvissen (Aronson).

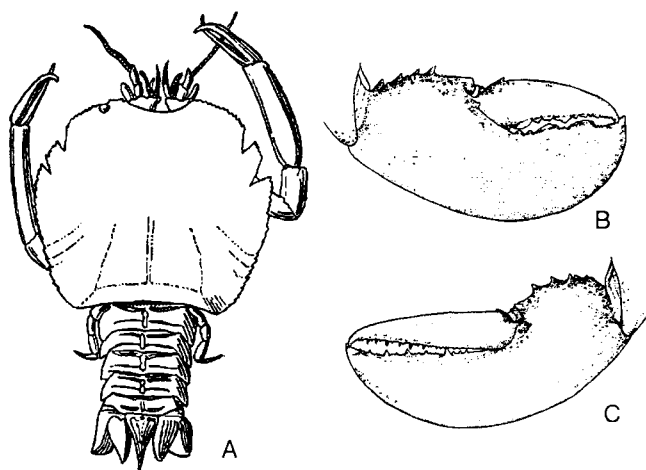
De eigenschap om grote mollusken te kunnen kraken evolueerde pas in het Boven-Krijt of Tertiair. Dat weten we omdat er vanaf dit moment pas een selectiedruk stond op de schelpdikte van de mollusken. Met andere woorden: vanaf het Boven-Krijt zien we dat het vooral de schelpen met een dikke schelp en stevige mondrand waren die toen succesvol werden. Deze stevige schelpen ontstonden dus als reactie op het sterker worden van de predatoren (Vermeij, 1975 en 1977).

Van de beenvissen zijn de cipriniden (karperachtigen) het 'oudst of primitiefst'. Röntgenopnamen van een etende brasem laten zien hoe een mossel gekraakt wordt. De mossel wordt achter in de bek eerst in positie gebracht en wordt dan pas in zijn geheel gekraakt (Nagelkerke en Sibbing 1996). Deze vissen gebruiken hun keelkaken om een schelp in zijn geheel te kraken en kunnen niet een klein stukje van een schelp kraken. Bovendien lijkt het voor een vis een onmogelijke klus om een ammoniet steeds een stukje op te schuiven in zijn bek tot de schelp op de juiste plaats gekraakt kan worden.

Vissen waren dus waarschijnlijk niet verantwoordelijk voor de type B-beschadiging. Er zijn echter wel fossiele aanwijzingen dat vissen ammonietjes gegeten hebben.



Figuur 5. *Dapedium politum* (40 cm). Een vis uit de Onder-Jura met een vergelijkbaar gebit als *Lepidodus*, die 80 cm lang kan worden. (Naar British Mesozoic Fossils).



Figuur 6 A. *Eryon* (ca. 16 cm), een kreeft uit de Boven-Jura met twee gelijkvormige scharen. B. kraakschaar en C. snijschaar van de recente Amerikaanse kreeft *Homarus americanus* (Elner, 1981).

In de platenkalk van Solnhofen is één coproliet (uitwerpsel) gevonden waarin een aantal kleine aptychen zat. Men denkt dat deze coproliet van een *Lepidotus* geweest kan zijn (Mehl 1978).

Lepidotus was een in de Jura voorkomende beenvish met stompe tanden op zijn kaken. Tand die waarschijnlijk alleen sterk genoeg waren om kleine schelpen te kraken, waarna de prooi in zijn geheel opgeslokt moest worden. De tanden waren niet geschikt om de prooi te verkleinen. Figuur 5.

Reptielen

Op veel afbeeldingen met als onderwerp de zeefauna tijdens het Mesozoïcum zien we reptielen, die ammonieten te pakken nemen. Bekend is de afbeelding van een grote *Placenticeras* met rijen gaten in de schelp (zie Gea, december 1999 voor een mooie foto op pag. 146). Volgens Kauffman & Kesling (1960) werd deze ammoniet maar liefst 16 keer gebeten door een *Mosasaurus*. Recente studies van ammonieten met deze beschadigingen werpen echter een ander licht op de zaak. Binnenin de gefossiliseerde ammonietenschelpen blijken soms nog fossiele slakkenhuisjes te zitten. Bij nauwkeurige bestudering van de gaatjes in de ammoniet blijken er duidelijke rasp-

sporen op de randen te zitten. En slakken bezitten een rasptong. Deze onderzoekers deden ook nog proeven met een nagebouwde *Mosasaurus*kaak, waarmee ze in een *Nautilus*schelp beten. Dat leverde beslist geen mooie ronde gaatjes op (A. Schulp, 2000). Er is echter geen twijfel mogelijk, dat mariene reptielen het wel degelijk op koppotigen hadden voorzien. In hun magen werden wel de resten van vangarmen van belemnieten aangetroffen, maar niet de harde, kalkige rostra (Seilacher 1982). Ichthyosaurussen konden hun prooi dus wel oriënteren. Haaien waren minder selectief, getuige de fossiele haai met tientallen belemnietenrostra in zijn maag (Fossilien aus Holzmaden, 1986).

Zeeschildpadden

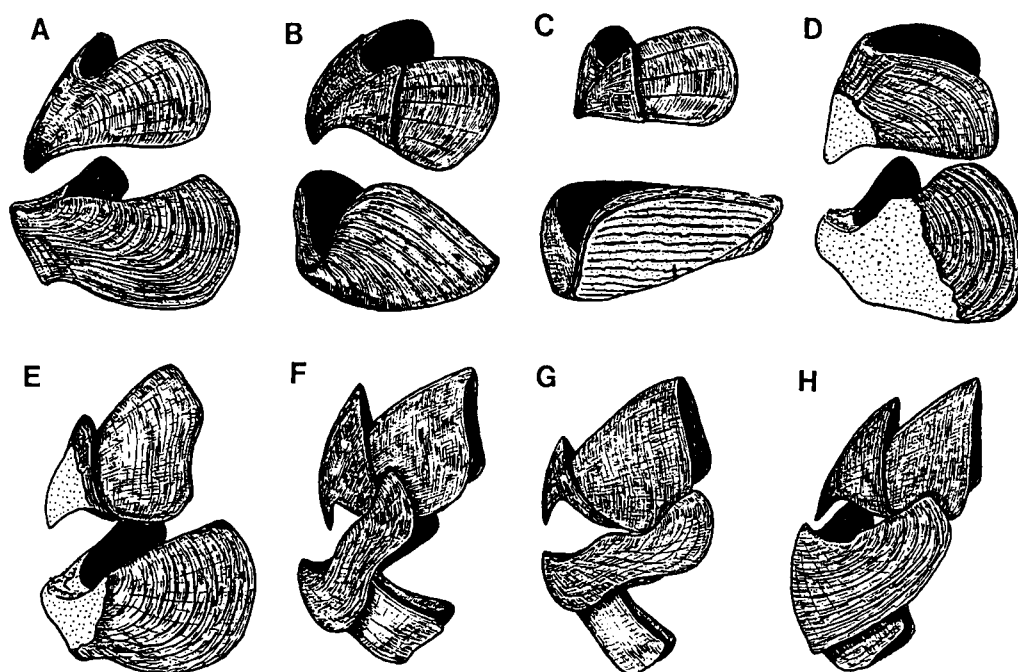
Zeeschildpadden hebben een harde, verhoornde, snavelvormige bek, die zeker krachtig genoeg was om ammonietenschelpen te kraken. Tijdens recent onderzoek werden in een groot bassin een *Nautilus* en een schildpad bij elkaar gezet. Een snelle aanval van de schildpad resulteerde in een totaal vermorzelde schelp. Waarna zoveel mogelijk van de *Nautilus* opgegeten werd voordat er andere schildpadden in de buurt kwamen. Zeeschildpadden waren er al tijdens de Jura. Voor deze dieren geldt ook dat ze niet in staat zijn om een klein stukje uit een schelp te bijten. Ook hebben ze niet de mogelijkheid om de schelp te hanteren; de type B-beschadiging zal waarschijnlijk niet door een schildpad veroorzaakt zijn.

Crustacea (schaaldieren)

Krabben en kreeften zijn schaaldieren die gereedschap hebben om schelpen te kunnen kraken.

De meeste nu levende krabben die schelpdieren eten hebben twee verschillende scharen. Een grote om te kraken, een kleine om te knippen. De scharen zijn ook geschikt om de prooi goed in positie te brengen. In een artikel van Juanes (1992) worden 40 recente onderzoeken met elkaar vergeleken, waarin gekeken werd hoe krabben en kreeften met hun prooi omgaan. In al die onderzoeken kwam naar voren dat krabben en kreeften altijd een veel kleinere prooi pakken dan ze aan zouden kunnen. De reden hiervan is dat beschadiging van de scharen invloed heeft op de latere manier van voedsel verzamelen, groei, sterven en ook seksueel succes. Deze dieren zijn dus heel zuinig op hun gereedschap en kiezen daarom altijd voor de makkelijkste manier om een schelp te openen.

Als voorbeeld zullen we een schelp van een recente *Nautilus* nemen. Neem de schelp in je hand en bedenk wat de makkelijkste manier is om de woonkamer kapot te maken. Dan druk je niet het ronde midden van de schelp kapot maar dan pel je hem open, beginnend bij de woonkameropening. Figuur 3a laat een ammoniet zien waarvan de hele woonkamer kapotgeknipt is.



Figuur 7. Driedimensionale reconstructie van de kauwapparaten van verschillende uitgestorven en recente koppotigen volgens Tanabe en Fukuda. A-D zijn de kaken van fossiele koppotigen, E-H zijn de kaken van recente koppotigen. A. *Eoasianites* (goniatiet, Boven-Carboon); B. *Psiloceras* (ammoniet, Onder-Jura). *Anaptychus*-type; C. *Hildoceras* (ammoniet, Onder-Jura). *Aptychus*-type; D. *Gaudryceras* (Lytocerotina, Boven-Krijt). *Rhynchaptychus*-type) E. *Nautilus*, F. *Sepia*, G. *Octopus*, H. *Vampyroteuthis*.

Dit kan door een kreeft gedaan zijn. Krabben waren er namelijk nog niet in de Onder-Jura. In zijn boek *Ammoniten, ihr Leben und ihre Umwelt* laat Lehmann een figuur zien waarin een primitieve kreeft (figuur 6A) een ammoniet opeet. Het is onwaarschijnlijk dat kreeften met dergelijke kleine scharen een ammonietenschelp kunnen kraken. Daar was de ronde schelp te sterk voor. Lehmann vindt het feit, dat de ammonietschelp aan één zijde over de hele lengte opengeknipt is, een duidelijke aanwijzing voor predatie door kreeften.

Cephalopoden

Dan zijn er nog de *Nautilus*, de ammoniet, de belemniet en de pijlinktvis.

De nu nog levende koppotigen zijn zonder uitzondering gespecialiseerde roofdieren. Ze hebben vangarmen, die in staat zijn een prooi te vangen en op de goede manier naar de mond te brengen. Ook hebben alle nu nog levende koppotigen een sterke, verhoornde kaak in de vorm van een snavel. Deze kaken zijn sterk genoeg om bijvoorbeeld het pantser van een krab moeiteloos open te knippen. Figuur 7 geeft een overzicht van de kaken van de diverse koppotigen.

De onderzochte ammonieten (*Harpoceras*, *Dactyloceras*, *Hildoceras*) hebben stompe aptychi (zie figuur 7C). Hiermee predaerden de ammonieten vooral op kleine prooien. Die werden min of meer van de bodem opgescheept en vrijwel in het geheel doorslijkt (Morton 1987). In ammonieten van dezelfde vindplaats zijn resten aangetroffen van het maag-darm-kanaal van de ammoniet. Herkenbaar waren de resten van kleine crustaceën en soms werden ook kleine aptychi gevonden en sifunkels (Jäger en Fraaye 1997). Dat er ook sifunkels gevonden worden betekent dat de kleine prooi-ammonietjes in hun geheel naar binnen gewerkt zijn.

Het Rhynaptichus-type kaken is beschreven bij *Lytoceras* en *Phylloceras* uit het Krijt. De getande kaken van zowel *Nautilus* enerzijds en *Lytoceras* / *Phylloceras* anderzijds zijn een convergente evolutie. Dat wil zeggen dat ze onafhankelijk van elkaar ontstaan zijn, waarschijnlijk omdat deze vorm van de kaken het meest geschikt was voor de prooi. In de maag en krop van *Phylloceras* (*Phylloceras*) *heterophyllum* zijn zowel hele als gekraakte schalen van *Inoceramus dubius* (2-3 cm) gevonden (Riegraf, 1992). De recente *Nautilus* heeft een voorkeur voor het eten van het abdomen van dode kreeften. Ook zijn in de krop van de *Nautilus* resten van zee-egelingewanden en van de schaal gevonden (Saunders 1978). De kaken van de *Nautilus* kunnen dus niet alleen knippen, maar ook malen. *Nautilus* is een echte aaseter en is minder geschikt om actief te jagen. Het bouwplan van de *Nautilus* is onveranderd sinds de Midden-Trias (Saunders 1978). Het is dan ook onwaarschijnlijk dat het gebruik van zijn kaken toen verschillend was van de manier waarop de kaken nu gebruikt worden.

Coleoidea (de recente inktvissen)

Eerder in dit verhaal werd al gesteld, dat de beschadiging van de woonkamers altijd op dezelfde plaats zit. Logische conclusie is dan dat de aanvalleur op zoek was naar die speciale plek. Kijken we bij ammonieten op die plek aan de binnenkant van de schelp dan zien we indrukken, die duiden op de aanhechting van spieren. Deze spieren (de retractor-spieren) gebruikte de

ammoniet om bij dreigend gevaar de weke delen terug te trekken in de schelp. Het idee is, dat het kapotmaken van de schelp juist op die plaats verband houdt met de retractor-spieren. Immers als de retractor-spieren niet meer verankerd zijn aan de schelpwand dan kan de ammoniet zich niet meer in de schelp terugtrekken en is hij weerloos. Figuur 8A.

Dit idee komt niet zomaar uit de lucht vallen. We nemen weer de *Nautilus* als voorbeeld. De *Nautilus* heeft ook iemand die het op zijn weke delen voorzien heeft. Namelijk de *Octopus*, de acht-armige inktvis (Saunders 1978). Onderzoek laat zien dat er bij 5-13 % van de gevonden *Nautilus*schelpen gaten zijn aangetroffen, veroorzaakt door de *Octopus*. Dit zijn geen grote kapotgebeten stukken schelp maar boorgaatjes, gemaakt met de rasp tong van de *Octopus*. Deze gaatjes lijken geconcentreerd te zijn op de plaats waar de mantelspieren aanhechten. De *Octopus* spuit dan door dat kleine gaatje speeksel naar binnen. Dit speeksel bevat een enzym dat de aanhechting tussen schelp en spieren verbreekt, waardoor de *Nautilus* uit zijn schelp valt en opgegeten kan worden. Figuur 8B en C.

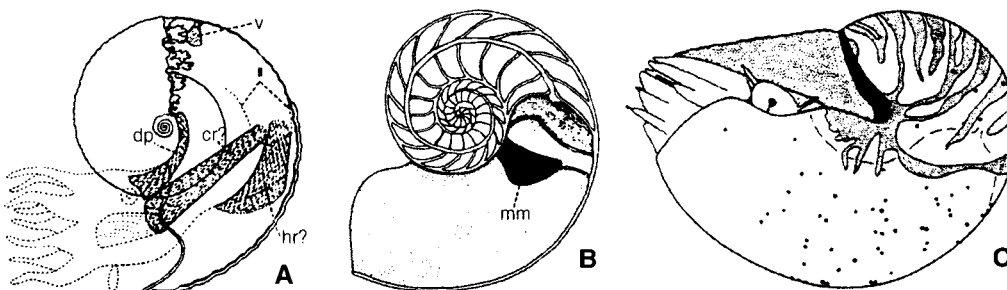
De *Octopus* heeft behalve een rasp tong ook snavelvormige kaken (zie figuur 7 F-H). Dezelfde kaken zijn niet alleen bij andere recente inktvissen aangetroffen maar ook bij fossiele Teuthoidea (pijlinktvis) en belemnieten (Seilacher 1987?). Tijdens de Jura leefden belemnieten en Teuthoidea naast elkaar. De belemnieten hadden echter geen zuignappen op de tentakels maar kleine haakjes. Haakjes aan de tentakels lijken niet geschikt om een gladde schelp mee te pakken.

De Teuthoidea hadden geen haakjes maar waarschijnlijk wel zuignapjes. De recente teuthoïde inktvissen zijn snelle, gespecialiseerde jagers, die zich met de vissen kunnen meten. Met hun tentakels kunnen ze hun prooi vangen en in de juiste positie naar de mond brengen. Hun kaken zijn scherp en sterk genoeg om door het dikke, verkalkte pantser van krabben heen te bijten. Voor het bouwplan van deze inktvissen geldt ook dat er niet veel veranderd is sinds de Jura (Naef 1916). Deze teuthoïde inktvissen hebben dus alles in huis wat nodig is om de type B-beschadiging te kunnen aanrichten.

In 1999 werd bij een bezoek aan de groeve een fossiele teuthoïd gevonden in dezelfde laag waarin ook de beschadigde ammonieten gevonden zijn. Dat bewijst nog niets. Het wachten is nu op een fossiele teuthoïd waar de maag- en darminhoud bewaard zijn gebleven. Goed genoeg bewaard om de resten van ammonieten in aan te treffen.

Acknowledgements

I especially want to thank Dr. M. Jäger for his hospitality during my visits at the Rohrbach Zement quarry and the museum. Though there is only one Spanish ammonite displayed in this paper, I want to thank Dr. Miguel Angel Mancheño from the Geology department of the Murcia University for his company and guiding during our fieldwork. Last but not least I thank Dr. René Fraaye for his enthusiasm about the subject of this paper and for creating the possibility to collect the ammonites.



Figuur 8 A. Reconstructie van het spiersysteem van de Krijt ammoniet *Aconeceras*. dp, gepaarde dorsale(rug) spier. cr, de kop retractor spier. hr, hyponoom retractor spier. B. schematische bouw van de nautilus. mm, aanhechting spieren. (Doguzhaeva en Mutvei, 1996) C. Compositie van levensbedreigende boorgaten in levend gevangen *Nautilus belauensis* (Saunders et al, 1987).

- Aronson, R.B. and Sues, H.: The paleological significance of an anachronistic Ophiuroid community.
- British Mesozoic fossils (1972): British Museum of Natural History. Londen.
- Daqué, E. (1920): Geologie, Teil II Stratigraphie. Vereinigung Wissenschaftlicher Verleger, Berlin und Leipzig.
- Doguzhaeva, L. and Mutvei, H. (1996): Attachment of the body to the shell in ammonoids. In Ammonoid paleobiology, editors Landman, N.H., Tanabe, K. and Davis, R.A. Plenum Press, New York.
- Elnor, R.W. and Campbell, A. (1981): Force, function and mechanical advantage in the chelae of the American lobster *Homarus americanus* (Decapoda: Crustacea). Journal of Zoology, London, vol. 193, pp. 269 – 286.
- Fossilien aus Holzmaden (1986): Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Heft 11. ISSN 0341-0161.
- Fraaye, R. (1999): Oertijdmuseum De Groene Poort te Bostel. Gea (1999), vol. 32, nr. 4 pag. 145-146.
- Fraaye, R. and Jäger, M. (1995): Decapods in ammonite shells; examples of inquilinism from the Jurassic of England and Germany. Paleontology, vol. 38, part 1, pp. 63 – 75.
- Hauf, B. and Hauf, R.B. (1981): Das Holzmadenbuch. Repro druck GmbH 70736 Fellbach, Deutschland.
- Jäger, M. (1993): Das Fossilienmuseum im Werkforum. Rohrbach Zement, Dotternhausen.
- Jäger, M. and Fraaye, R. (1997): The diet of the early Toarcian ammonite *Harpoceras falciferum*. Paleontology, vol. 40, part 2, pp. 557 – 574.
- Juanes, F. (1992): Why do decapod crustaceans prefer small sized molluscan prey? Marine ecology progress series vol. 87, pp. 239 – 249.
- Lehmann, U. (1976): Ammoniten; ihr Leben und ihre Umwelt. Ferdinand Enke Verlag, pp. 130 – 140.
- Morton, N. and Nixon, M. (1986): Size and function of ammonite aptychi in comparison with buccal masses of modern cephalopods. Lethaia, vol. 20, pp. 231 – 238.
- Naef, A. (1916): Die Teutoidea oder Kalmar-artigen Tintenfische. In: Die fossilen Tintenfische. Jena Verlag von Gustav Fisher (1922).
- Nagelkerke, L.A.J. and Sibbing, F.A. (1996): Efficiency of feeding on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) by common bream (*Alburnus alburnus*), white bream (*Blicca bjoerkna*), and roach (*Rutilus rutilus*): the effects of morphology and behavior. Canadian journal of fisheries and aquatic sciences, vol. 53, pp. 2847 – 2861.
- Mehl, J. (1978): Anhäufungen schalenartiger Fragmente von Ammonitenschalen im süddeutschen Lias und Malm und ihre Deutung als Frassreste. Ber. Naturf. Freiburg i. Br. Vol. 68, pp. 75 – 93.
- Mehl, J. (1978): Ein Koprolith mit Ammoniten-ptychen aus den Solnhofener Plattenkalken. Jber. Wetterau. Ges. Naturkunde vol. 129, pp. 85 – 89.
- Saunders, W.B. et al (1978): The jaw apparatus of recent *Nautilus* and its paleontological implications. Paleontology, vol. 21, pp. 129 – 141.
- Saunders, W.B. et al (1978): Predation on *Nautilus*. In *Nautilus*, the biology and paleobiology of a living fossil. Editors W.B. Saunders and N.H. Landman. Plenum press, New York.
- Schulp, A. (2000): Hap- of rasporen op inktvishuisjes? Natuur & Techniek, wetenschapsmagazine.
- Seilacher, A. (1982): Posidonia shales (Toarcian, S. Germany) – Stagnant basin model revalidated. In: Paleontology, essential of historical geology, pp.25 – 55.
- Seilacher, A. (1987?): Die holzmadener Posidonienschiefer; Entstehung der Fossilagerstätte und eines Erdölmuttergesteins.
- Tanabe, K. and Fukuda, Y.: Morphology and function of cephalopod buccal mass (in prep.)
- Taverne, N. Fraaye, R.H.B. and Jäger, M. (1999): Predation of early jurassic ammonites. Abstract. V. International symposium. Cephalopods – present and past.
- Vermeij, G.J. (1977): Patterns in crab claw size: the geography of crushing. Systematic zoology, vol. 26, pp. 138 – 151.
- Vermeij, G.J. (1975): Evolution and distribution of left-handed planispiral coiling in snails. Nature, vol. 254, pp. 419 – 420.

Boekbesprekingen

Fossilien auf Gotland, Entstehung, Bestimmung und Fundorte, door Sara Eliason; uitg. Länsmuseum på Gotland, 2000; afm. 15 x 22 cm; prijs 200 SKR. ISBN nummer: 91-88036-39-1.

Dit boek is bedoeld als veldgids voor mensen die in Gotland fossielen willen verzamelen. De uitvoering van dit boek is kenmerkend voor een goede veldgids. Het formaat is niet te groot (15 x 22 cm) en ingebonden in een harde kaft. Dit staat garant voor het vaak openen van het boek zonder dat de bladzijden loslaten.

In het eerste deel van het boek wordt de geologie van het eiland behandeld. Gotland bestaat in zijn geheel uit Silurische gesteenten. Sedimentgesteenten, die tussen 409 en 439 jaar geleden zijn afgezet in een ondiepe zee, in de nabijheid van een kust. Dit pakket sedimentgesteenten is ongeveer 500 meter dik en opgebouwd uit gelaagde kalkstenen, mergels, zandsteen en rifkalksteen. Hiermee komen we op een sterk punt van dit boek. Een in kleur uitgevoerde geologische kaart geeft een goed overzicht van de plaatsen waar de verschillende gesteentes dagzomen. Van elk gesteentepakket is aangegeven wat de dikte, de kleur en de samenstelling is. In het boek vinden we kleurenfoto's van de gesteenten en er is aangegeven in welke ontsluitingen het bewuste gesteente gevonden kan worden. Zo is er alles aan gedaan om de stratigrafie van het Siluur voor iedereen herkenbaar te maken.

Het tweede deel van het boek is gewijd aan de voornamelijk ongewervelde dieren die de Silurische zee en koraalriffen bevolkt hebben. Dit deel begint bij de sponzen, de stromatoporen en de neteldieren. Voor de koralen is een groot deel van het boek gereserveerd, mede omdat een groot deel van de gevonden fossielen koralen zijn.

Met duidelijke tekeningetjes wordt uitgelegd wat het verschil is tussen de Rugose koralen en de Tabulate koralen. Per diergroep zijn er foto's opgenomen van de meest voorkomende fossielen. Hiermee kom ik bij een minpuntje van dit boek: er is niet aangegeven van welke vindplaats de fossielen komen.

Na de koralen is er een deel ingeruimd voor de weekdieren. Een leuk detail is dat er op Gotland ook fossielen van monoplacophore weekdieren gevonden kunnen worden (monoplacophore weekdieren zijn heel primitieve 'slakken', waarvan men denkt dat ze de 'oermollusk' waren, de voorouder van alle nu levende weekdieren). Ook vertegenwoordigers van de inktvissen worden gevonden. Het betreft meest Orthoceraten, voorouders van de nautilus maar met een rechte schelp. Mosdiertjes (Bryozoa) zijn ook ruim vertegenwoordigd.

Zowel korstvormende alsook sessiele soorten worden veel gevonden. Het meest worden echter de brachiopoden (armpotigen) gevonden. In duidelijke tekeningetjes wordt aangegeven wat nu precies het verschil is tussen een tweekleppige schelp en een armpotige. Zelfs voor veel geroutineerde amateurpaleontologen is dat verschil niet altijd duidelijk. Ook voor de trilobieten is aandacht. De in hetzelfde phylum geplaatste zeeschorpioenen worden op Gotland zelden gevonden. Het betreft dan meestal vondsten van losse huidplaten. De stekelhuidigen zijn vooral vertegenwoordigd in de overvloedige resten van zeeleliesten-gels, waartussen toch nog regelmatig kelken gevonden worden. Graptolieten, conodonten en tentaculieten zijn fossiele diergroepen die wel behandeld worden, maar deze worden door de meeste amateurverzamelaars makkelijk over het hoofd gezien. Om de fossiele resten van vissen te vinden moeten we op zoek tussen de microfossielen, die we krijgen bij het oplossen van de kalksteen in azijnzuur. Dan kunnen er verschillende soorten schubben gevonden worden.

In het derde en laatste deel van het boek vinden we een overzicht van de vindplaatsen. De meeste zijn natuurlijke ontsluitingen: de eindeloze kliffen langs de kust. Per vindplaats een platte-