

AZ AMMONITES-FÉLÉK ELHALÁSÁRÓL ÉS BEÁGYAZÓDÁSÁRÓL

Dr. GÉCZY BARNABÁS*

Összefoglalás: Általánosságban az Ammonites-féléknél, a Nautilusoktól eltérőleg, a halál utáni izomkontrakció az elhalt állat gyors süllyedésére vezet, ezért az Ammonites-félék többségénél az élethely és betemetődési hely területileg többé-kevésbé azonos, bathymetrikusan azonban többé-kevésbé eltérő.

Az Ammonites-félék beágyazódása, vagy üres házuk halál utáni szállításának régi kérdése a hazai júra Ammonites-félék tanulmányozásakor, biológiai és rétegtani tekintetben egyaránt fontos. Biológiai szempontból az elterjedés módjának rögzítése minden coenológiai és állatföldrajzi vizsgálat előfeltétele. A csernyei (Bakony-hegység) klasszikus liász-dogger fauna készülő újrafeldolgozásánál ezen túlmenőleg számos részletkérdés merült fel. Ilyen az egy fajhoz tartozó alakok méreti és jellegeltérése, ami szorosan összefügg a beágyazódás kérdésével. A beágyazódás feltételeinek vizsgálatában, ami a kérdés rétegtani oldala, nem kevésbé lényeges az üledékbe került váz üres voltából vagy lágytesttel együtt történt betemetődéséből eredő különbség. A beágyazódás feltételeinek ismerete az alpi jellegű „vegyes faunák” értelmezésében is számításba kerül.

Az indo-nyugatpacifikus faunaprovincia területén, a Fidzsi- és Fülöp-szigetek környékén élő *Nautilus* üres háza az állat elhalta után messzi területekre: Afrika, Japán és Új Dél-Wales partjaira sodródik. Ugyanez érvényes a *Spirula* is: a trópus- és szubtrópusi területeken 100–1750 m mélység közt otthonos *Spirula* üres váza partközeli üledékekben világszerte gyakori.

A *Nautilus* és *Spirula* mai szállíthatóságából könnyen következtethetnénk a földtörténeti múlt kamrázott és gázzal kitöltött Cephalopoda-vázainak hasonló elterjedésére. Az Ammonites-félék elhalás utáni sodródásának lehetőségére már d'Orbigny (1849) utalt, utána Walter (1893–94) nagyhatású művében a szállítás sztratigráfiai jelentőségét is felismerte. Szerinte az üres Cephalopoda-házak elterjedése és gyakorisága az állat életmódjától és életfeltételeitől, a környezettől és a vízmélységtől egyaránt független.

A Cephalopodák körén belül a *Nautilus*-félékre Walter J. föltevése joggal általánosítható. Kobayashi (1954) a harmadidőszaki Nautiloideák elterjedését Japán területén tengeráramlások útján nekroplanktoni szállítással magyarázza. Az Ammonites-féléknél viszont más a helyzet. Itt az anyag megtartási állapota is sok esetben az utólagos szállíthatóság ellen szól (Haug 1900). Az Ammonites-félék váza gyakran vékonyabb, mint a *Nautilus*-é. A fülekkel ellátott, hosszú tuskéjú, evolút formák különösen könnyen sérülők, mégis, az üledékekben az Ammonites-házak gyakran teljesen épek. A kicsavart mellékalakok körében sok olyan típus van, mely különösen nagy méretét tekintve a *Spirula* vázáznál sokkal törékenyebb alak; ennek ellenére a töredékes megtartás a mai tengerektől partravetett *Spirula* vázát jellemzi. A megtartáson kívül az utólagos szállítás ellen tanúskodik az Ammonites-félék helyenkénti megjelenése. Egyes lelőhelyeken már a váz elfordulási módja, az alak és nagyság szerinti szétkülö-

* A dolgozat német nyelven az ELTE Term. Tud. Kar Évkönyvének 1958. évi kötetében: „Über das Absterben und die Einbettung der Ammoniten” címmel látott napvilágot.

nülés teljes hiánya eleve az összerosottság ellen tanúskodik (L a n g e 1952). Ezen túlmenően, a fauna összetétele, mint ezt H a u g már 1900-ban hangsúlyozta, sok esetben eredetileg is együttes életet feltételez. A variációs vizsgálatok valóban megerősítik a beágyazott alakok populációs kapcsolatát, olyannyira, hogy T r u e m a n (1941) a Marston-Marble-i Promicroceras-féléket nagyságeltérésük szerint öt különböző generációra bonthatta. A lelőhelyek regionális összehasonlítása hasonlóképpen a faunák eredeti összefüggésére utal. Ez úton különíthette szét S c o t t t (1943) vízmélység szerint is a nagykiterjedésben nyomonható texasi krétafáciések Ammonites-féléit, és ugyanígy hivatkozhatott B e n e c k e (1905) a Phylloceras- és Lytoceras-félék zárt földrajzi elterjedésére, amikor a posztmortális szállítás ellen foglalt állást. Ez alakok nyílttengeri üledékekben való nagy gyakorisága a szállítás feltételének különösen ellentmond, hiszen az üres házak főlhalmozódása szállítás esetében a tengerpartok környékén történik (U h l i g 1911). A faunák térbeli elrendeződésén túlmenően lelőhelyenként időbelileg is sok esetben szabályos összefüggés mutatkozik. Így Csernyén az alpi jellegről tanúskodó Phylloceras-, Lytoceras-félék uralma a középsőliásztól a felsődoggerig állandó (G é c z y 1958). A faunák tér- és időbeli kapcsolata nem a szállító erő, a mozgó közeg hiányából adódik. Tengeráramlás, ami különösen a júra folyamán a kiegyenlített klímából következő a mainál kisebb mérvű ugyan, a mezozoikum folyamán mindvégig feltehető. Sok jel vall arra, hogy inkább a szállítás másik feltétele, a váz üressé válása hiányzik, vagyis a beágyazódás a lágytesttel együtt történhetett. Erről tanúskodnak azok az Ammonites-félék, melyeknek lakókamrája az Aptychust is megőrzi (B e n e c k e 1905), és még inkább ezt bizonyítja a solnhofeni Opeelia-lelet, melynek gyomortartalma is ránk maradt (G ü r i c h 1924, S c h w a r z b a c h 1936). A lágytest jelenlétét feltételezi a beágyazódásnál K o v á c s (1956) elgondolása: a bakonyi Ammonites-félék vázát burkoló mangánkéreg kiválása a lágytest bomlásával kapcsolatos. Ezek ismeretében érthető az, hogy W a l t h e r korán revidálta nézetét (1897) s a posztmortális szállításról csak szórványosan és hirtelenül megjelenő alakokra vonatkoztatta.

Az Ammonites-féléknél tehát általában az üres váz szállításának hiányára, a Nautilustól eltérő beágyazódásra következtethetünk. Posztmortális folyamatról lévén szó, a lágytesttel együtt történő beágyazódás fenéklakó életmóddal közvetlenül nem magyarázható. Épp a *Nautilus* az, mely legalábbis táplálékával a fenék élővilágához kötött, míg az Ammonites-félék alaki bélyegeik után ítélve, inkább tekinthetők lebegő, úszó lényeknek. D a c q u é (1921) feltevése szerint az általában a tenger felső régióiban élő Ammonitesek vázának lesüllyedésénél esetenként a kamraválaszfal sűrűbb voltából és a hosszabb lakókamrából fakadó súlyöbületnek lehet szerepe. Pusztán a két szempont alapján az Ammonites-félék tömegének beágyazódása nehezen érhető el. A hosszú lakókamra nagyméretű lágytestre utal, melynek kiesésével a lágytest fajsúlyának a tengervíz fajsúlyánál nagyobb volta miatt a váz, éppen könnyebbedik. A kamraválaszfal súly-növelő szerepe ugyanígy kérdéses. T r u e m a n (1941) vizsgált Ammonites-félinél a kamraválaszfalak össz súlya a ház súlyának mindössze 3–6%-a, és az alacsony érték, a kamraválaszfal vékonyságát tekintve, érthető. A súlyos kamraválaszfal a D a c q u é -től is elfogadott hidrosztatikus feladatnak mond ellent. D i e n e r (1912) a posztmortális szállítás hiányát az Ammonites-félék bonyolult kamravarratvonalával magyarázza, amennyiben a kamraválaszfal peremének tagoltsága a lágytesttel szorosabb kapcsolatot biztosít, megakadályozva a lágytest kiesését a lakókamrából, ami pedig az egyszerű kamravarratvonalú Nautilusnál gyorsan bekövetkezik. Viszont a váz és lágytest kapcsolatából, amit különben a rögzítőizom inkább biztosít, a gyors lesüllyedés még nem következik. A mai *Spirula* felszínre emelkedése és szállítódása, jöllehet belső vázú, közvetlenül az állat elhaltával, a lágytest fől bomlásával egyidejűleg megkezdődik (B r u u n 1943).

Diener elméletét kiegészítendő, a váz Nautilustól eltérő gyors süllyedésében az Ammonites-kamraválaszfal előredomborulásának tulajdonítunk szerepet. A külső-vázaz Cephalopodák kamraválaszfal formája Solger (1901) szerint a belső gáznyomás és a külső víznyomás kölcsönhatásából következik. Amennyiben a kamraválaszfal építése a felső vízrétegekben megy végbe, a kisebb víznyomás a belső gáz túlnyomására vezet, ami előrefeszítve a lágytest hátsó falát, előredomboruló kamraválaszfalat hoz létre (Ammonites-félék). A nagyobb vízmélységben élőknél (Nautilus-félék, ősi Goniatitesek) viszont a víz túlnyomása érvényesül, homorú falú kamraválaszfalképzést eredményezve. Mivel a kamraválaszfal elválasztása az állat életében szükségképpen nyugalmi helyzettel párosul, és legalábbis a test hátsó falának mozdulatlanságával jár, nehezen érthető Pia (1914) ellenérve, aki a víz túlnyomásában és az állat előrehúzódsában ellentmondást lát. Solgertől függetlenül pusztán mechanikai szempontból is az Ammonites-félék esetében a kamraválaszfal építése helyét a felső vízrégióban kell keresnünk. Pfa ff (1911) szerint az előredomboruló kamraválaszfal nyomás szempontjából előnyösebb, mivel a nyomáshatásnak kitett boltozat hatszoros megterhelést bír el, mint a húzóhatásnak kitett homorú kamraválaszfal felülete. A domború Ammonites-kamraválaszfal építésének előfeltétele, a test hátsó falának előredomborulása, ez esetben is csak alacsony víznyomású helyen lehetséges.

A keletkezett kamraválaszfal alakja az állat függőleges irányú mozgását messze-mentően befolyásolja. A mai Nautilussal foglalkozva K e f e r s t e i n (1862–66) feltételezi, az állat süllyedése és emelkedése az utolsó kamraválaszfal és a lágytest hátsó fala közötti üres térség gáztérfogatának szabályozásával történik. Feltevését M e i g e n (1870) számításai támogatják: mivel a váz és a lágytest súlya a kiszorított víz súlyával többekévvé azonos, a lakókamra hátsó részének gáztérfogat-változása elég ahhoz, hogy a felemelkedés, illetve lesüllyedés megtörténjék. P i a (1923), W a l t h e r (1919–1927) és B e r r y (1928) kétségből vonja a váz hidrosztatikus jelentőségét. Valóban, funkció szempontjából a szilárd váz a halak úszóhólyagjánál kevésbé plasztikus, ami különben a halak magasabb specializálódásából természetesen következik. Viszont a Nautilusnál és hasonlóképpen az Ammonites-féléknél is a kamraválaszfal előtti gáztérfogat, legalábbis a vázépítés lezárulásáig, eltekintve a kamraválaszfal építés nyugalmi szakaszaitól, előfeltétele a növekedésnek. E gáztérfogat felhasználása a függőleges mozgás szempontjából annál valószínűbb, mivel a mai *Spirula* is, jóllehet lakókamranélkül, redukált belső vázú, lesüllyedését és felemelkedését feltehetően az utolsó kamraválaszfal előtti gáztérfogat változtatásával végzi (B r u u n 1943). K e f e r s t e i n elméletét az Ammonites-félék körére S c h m i d t (1925) alkalmazza, figyelembe véve az eltérő kamraválaszfal formából adódó mozgásdifferenciát. A homorú kamraválaszfalú Nautilusnál a test hátsó falának izmai összehúzódkor a gáz térfogatnövekedését, tehát az állat felemelkedését eredményezik, míg az Ammonites-féléknél éppen megfordítva, az izmok összehúzódsága az előredomboruló testfal kiegyenesedésére, a kamraválaszfal előtti gáztérfogat csökkenésére vezet. Az izmok összehúzódsága tehát az állat süllyedésével jár.

A mai molluszkák körében a csigák házukba visszahúzódsága, a kagylók övszezárt teknővel pusztulnak el. A hasonlóképpen feltételezett izomkontrakció a *Nautilus* elhalásakor felemelkedésre vezet. A tenger felszínén ezért ma csak haldokló vagy nagy viharok után erőtlően sodródó Nautilusokat találhatunk (S t e n z e l 1957). Ez utóbbi esetben feltehető, az izmok görcsös összehúzódsága a vihar elleni küzdelem következménye lehet. Az Ammonites-félék elhalásánál, ugyanígy az izmok összehúzódsásával számíthatunk, ami a kamraválaszfal eltéréseiből fakadóan, az állat gyors süllyedésére vezet. Mivel az állat teljesen visszahúzódsott házába, érthetően hiányzik minden lágytestre utaló lakókamrán kívüli lenyomat a solnhofeni Ammoniteseken (A r k e l l 1957). A test visszahúzódsága, mivel a süllyedés sebessége az alakellenállással fordított arányban van,

meggyorsítja a süllyedést, mely természetesen a vázat az élethelynél mélyebb régiókba is viheti. Ezzel magyarázható az Ammonites-félék gyakorisága azokon a területeken, melyek a virágzó fenéklakó élet feltételeit nem biztosíthatták (Solnhofen, Holzmaden és a mediterrán júra mélyebb tengeri üledékei).

A fenékre süllyedt elhalt állat sorsát az itt uralkodó fizikai-kémiai hatások szabják meg. A lágytest felbomlása után, ha a felszabadult gáz eltávozása akadályba ütközik, és a lágytest pusztulásából adódó súlycsökkenést sem a vázra ráarakódó, sem a lakókamrába benyomuló üledék nem egyenlíti ki, a váz utólagosan felemelkedhet. Ennek a folyamatnak egyik szakaszát Rothpletz (1909) solnhofeni Ammonites-elemzése példázza, ahol az üres váz gáztartalma boltozatszerűen megemeli a ráarakódó üledéket. A víz felemelkedésével alárendelten a posztmortális szállítódásra is lehetőség nyílik. Ez azonban a bentosz alakok hasonló szállítottságával (Gastropodák, Echinidák, sőt Schäfer 1953. évi megfigyelése szerint Lamellibranchiatiák is szállíthatnak) inkább helyi jelentőségű. Ugyanez érvényes a sekélytengeri formák esetében, a hullámlás vagy áramlás okozta összemosódásra is.

IRODALOM — REFERENCES

1. Arkell, W. J.: Mesozoic Ammonoidea in C. Moore: Treatise on Invertebrate paleontology I. Mollusca 4. Cephalopoda. Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press. 1957. — 2. Benecke, E. W.: Die Versteinungen der Eisenerzformation von Deutsch-Lotharingen. Abh. Geol. Spez. Kart. Els. Loth. N. F. VI. Strassburg 1905. — 3. Berry, E. W.: Cephalopod Adaptations. Quart. Rev. Biol. III. Baltimore 1928. — 4. Bruun, A.: The biology of Spirula spirula. Dana rep. 24. Copenhagen 1943. — 5. Dacqué, E.: Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin 1921. — 6. Diener, C.: Lebensweise und Verbreitung der Ammoniten. Neues Jb. f. Min. Geol. Pal. II. Stuttgart 1912. — 7. Géczy B.: A csernyei júra cephalopodák mennyiségi értékelése. Földt. Közl. 88. Bpest. 1958. — 8. Gürich, G.: „Ammonitenbrut“ von *Oppelia storspis* nach Michael. Zentrblatt f. Min. Geol. u. Pal. Stuttgart, 1924. — 9. Haug, E.: Les Géosynclinaux et les aires continentales. Bull. Soc. Géol. Fr. III. Ser. 28. Paris 1900. — 10. Kieferstein, W.: Cephalopoda in Bronns's Klassen und Ordnungen der Weichtiere II/2 Leipzig 1862—1866. — 11. Kobayashi, T.: A contribution toward palaeo-flumenology. Jap. Jour. Geol. Geogr. XXV. Tokyo 1954. — 12. Kovács, L.: Manganerzabscheidung in den jurassischen Ammonitenmeeren. Mitt. d. Berging. Geo. Ing. Techn. Univ. XIG. Sopron 1956. — 13. Lange, W.: Der untere Lias am Fonsjoch und seine Ammonitenfauna. Palaeontographica. A. 102. Stuttgart 1952. — 14. Meigen, W.: Ueber den hydrostatischen Apparat des Nautilus pompilius. Arch. f. Naturgeschichte. 36. Berlin 1870. — 15. Pfaff, E.: Über Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Suturlinie. Jber. d. Niedersächs. Geol. Ver. IV. Hannover 1911. — 16. Pia, J.: Über die ethnologische Bedeutung einiger Hauptzüge in der Stammesgeschichte der Cephalopoden. Ann. d. Nat. Hist. Mus. XXXVI. Wien 1923. — 17. Pia, J.: Untersuchungen über die Gattung *Oxynticeras*. Abh. d. K. K. Geol. Reichsanst. XXIII. Wien 1914. — 18. Rothpletz, A.: Über die Einbettung der Ammoniten in die Solnhofener Schichten. Abh. d. II. Kl. d. K. Ac. d. Wiss. XXIV. München 1909. — 19. Schäfer, W.: Schwimmende Verfrachtung von Muschelklappen. Natur u. Volk. 83. Frankfurt a. M. 1953. — 20. Schmidt, M.: Ammonitenstudien. Fortschritte d. Geol. u. Pal. 10. Berlin 1925. — 21. Schwarzbach, M.: Zur Lebensweise der Ammoniten. Natur u. Volk. 66. Frankfurt a. M. 1936. — 22. Scott, G.: Palaeobiological factors controlling the distribution and mode of life of Cretaceous Ammonoids. Journ. of Pal. 14. Tulsa 1940. — 23. Solger, F.: Die Lebensweise der Ammoniten. Naturw. Wochenschr. N. F. I. Jena 1901. — 24. Stenzel, H. B.: Nautilus in Treatise on Marine Ecol. Pal. Geol. Soc. Amer. Mem. 67. Baltimore 1957. — 25. Trueman, E.: The Ammonite-body chamber with special reference to the buoyancy and mode of life of the living Ammonites. Quart. Journ. Geol. Soc. 96. London 1941. — 26. Uhlig, W.: Die marinen Reiche des Jura und der Unterkreide. Mitt. Geol. Ges. IV. Wien 1911. — 27. Walther, J.: Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. Jena 1893—1894. — 28. Walther, J.: Ueber die Lebensweise fossiler Meeresthiere. Zeitschr. d. Geol. Ges. XLIX. Berlin 1897. — 29. Walther, J.: Allgemeine Palaeontologie. Berlin 1919—1927.

On the decease and interment of Ammonites

by Dr. B. GÉCZY

Contrary to the Nautilus genera subject to wide postmortal transport, the Ammonite tests, generally, soon sink to the sea bottom. This rapid sinking of the test containing the soft part of the body may be explained by the muscular contraction on death, because the contraction of the muscles and the resulting forward bulge of the septum causes, in case of the Ammonites, a relative volume decrease. Thus, in the bulk of the Ammonites the biotope and thanatotope are areally more or less coincident, while bathymetrically there may be a more or less significant difference.

An unabridged German text of this paper will be found in Vol. II. 1958. of the *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis, Sectio geologica*, under the title „Über das Absterben und die Einbettung der Ammoniten“.