



Ammonshörner

Wissenswertes über Ammoniten



Ronald E. Ottiger
Juli 2024

Vorwort

Ammoniten sind für die Wissenschaft eine ausserordentlich wichtige Tiergruppe. Millionen ihrer fossilen Überreste wurden in allen Teilen der Erde gefunden. Dank ihrer raschen Entwicklung und den morphologischen Unterschieden dienen sie als Leitfossilien und tragen dazu bei, Gesteinsschichten zu bestimmen und chronologische Abläufe besser zu verstehen. Gleichzeitig helfen Ammoniten, die Prozesse der Evolution nachzuvollziehen. Kaum ein anderes Lebewesen lässt sich so gut und über einen so langen Zeitraum verfolgen wie die Ammoniten. Doch obwohl Ammoniten seit über 200 Jahren intensiv erforscht wurden, bleiben Fragen offen und Vieles ist noch nicht restlos geklärt.

Seit den frühesten Tagen der Ammonitenforschung dienten Fossilien aus dem Aargau als Studienobjekte. Sie wurden auf den Feldern des Fricktals gefunden, in natürlichen Aufschlüssen wie dem Eisengraben bei Möhnthal, in Steinbrüchen und Rutschungen an den Flanken der Tafelberge oder in den Weinbergen von Birmenstorf. Pioniere der Forschung wie Friedrich August Quenstedt, Albert Opperl oder Casimir Moesch sichteten das Material und bereisten die Region. Einige Arten wurden erstmals aufgrund von Funden im Aargau beschrieben und sind als Holotypen der Stolz jeder wissenschaftlichen Sammlung.

Inhaltsverzeichnis

Zum Namen - Das Horn des Ammon	2
Pioniere der Ammonitenforschung	2
Zur Verwandtschaft der Ammoniten	4
Die Ursprünge der Ammoniten	5
Phönix aus der Asche – Die Radiation in der Frühen Jura	7
Über die Leitammoniten.....	8
Die Lebensweise der Ammoniten.....	9
Das Gehäuse – ein hydrostatischer Apparat	11
Von Septen und Siphon	12
Dimorphismus – von Weibchen und Männchen.....	15
Vom Wirrwarr der Arten.....	16
Die Sache mit den Aptychen.....	17
Paläogeografie - Von Tethys und Nordmeer	18
Vom Leben nach dem Tode	18
Von (ausgestorbenen) Lebenskünstlern.....	19

Zum Namen - Das Horn des Ammon

Die Bezeichnung *Ammonit* geht auf den römischen Gelehrten Plinius des Älteren zurück. Er schrieb erstmals von den *Cornua Ammonis*, die nach der ägyptischen Gottheit Ammon benannt wurden und denen man magische Kräfte zusprach. 1718 verwendete der Naturforscher Johann Jakob Scheuchzer als einer der ersten den deutschen Begriff *Ammonshorn*.

Plinius beschrieb in seiner *Historia Naturalis* die in der Oase Ammonium (heute Siwa, Ägypten) gelegene Tempelanlage und Orakelstätte des Ammon. Die dort gefundenen *Cornua Ammonis* würden zu den heiligsten Steinen Äthiopiens zählen, seien von goldener Farbe und würden, das Bild eines Widderhorns zeigend, zu weissagerischen Träumen anregen. Allerdings ist umstritten, ob die von Plinius erwähnten «Steine, die das Widderhorn» zeigen, tatsächlich Ammoniten waren. So könnte es sich auch um die Steinkerne von Schnecken der Gattung *Natica* gehandelt haben. Jedenfalls übertrug sich die Bezeichnung *Cornua Ammonis* auf die Ammoniten.

Ammon (auch Amun oder Hammon) war von einer lokalen Gottheit der Stadt Theben zum bedeutendsten Gott des alten Ägyptens aufgestiegen. Im mittleren Reich (ca. 2137–1781) wurde Ammon als Reichsgott und in Verbindung mit Re als Sonnengott Amun-Re verehrt. Später identifizierten ihn die Griechen mit Zeus und die Römer mit Jupiter. Eine der Erscheinungsformen des Ammon war der Widder als Gott der Herden und Weiden und deren Fruchtbarkeit. Ammon bzw. Zeus und Jupiter wurden daher gelegentlich mit Widderhörnern dargestellt.



Die Zeichnung aus Gessner (1565) zeigt, wie sich der Gelehrte das Ammonshorn des Plinius vorstellte.

Pioniere der Ammonitenforschung

Ammoniten weckten früh das Interesse der Wissenschaft. Bereits Conrad Gessner und Jakob Scheuchzer sammelten Ammoniten, unter anderem im Aargauer Jura. Da in der Regel nur die Schalen als Fossilien erhalten blieben, war lange unklar, um was für Tiere es sich bei den Ammoniten handelte.

Einer der ersten, der Fossilien anschaulich mit Hilfe von Holzschnitten darstellte, war der Universalgelehrte Conrad Gessner. In seinem Todesjahr, 1565, veröffentlichte er in seinem Sammelband «De omni rerum fossilium genere» verschiedene Abbildungen von Fossilien, darunter auch Ammoniten. Die Objekte stammten aus seiner eigenen Sammlung, teilweise aber auch aus derjenigen des deutschen Mediziners und Naturforschers Johannes Kenntmann. Unter dem Begriff «Fossilien» verstand Gessner nicht nur Versteinerungen, sondern alle Objekte, die aus der Erde ausgegraben werden konnten. So bildete er z.B. auch prähistorische Steinbeile ab.

Johann Jakob Scheuchzer bildete 1718 zahlreiche Fossilien detailgetreu ab. Viele dieser Fossilien stammten aus dem Aargauer Jura; unter anderem erwähnte er als Fundstellen Baden, Leuggern, Böttstein, das Fricktal und die Lägern. Für den Diluvianisten Scheuchzer handelte es sich bei Ammoniten um Schnecken, die bei der Sintflut «in die Höhe getrieben wurden». Damit erkannte er, dass Fossilien Überreste früherer Lebewesen waren und es sich nicht um anorganische Bildungen handelte, die in der Erdkruste oder in Folge von Mineralisationsprozessen entstanden waren. Bemerkenswert ist, dass Scheuchzer die «Ammonshörner» in Bezug brachte zu rezenten Nautiliden und vor allem zu *Spirula*. Er bildete auch ein rezentes Posthörnchen aus Ostindien ab (siehe Seite 5). Da er aber vermutlich nie ein lebendes Exemplar zu Gesicht bekam, konnte er nicht wissen, dass es sich bei diesem Objekt um das Innenskelett eines Tintenfisches und nicht um eine Schneckenschale handelte.



Der Holotyp von *Taramelliceras callicerum*, Sammlung ETH Zürich

Bereits die Römer sammelten Ammoniten

Im Jahre 2004 kam bei Grabungen im antiken Augusta Raurica eine grosse Platte mit zahlreichen Muscheln (*Gryphaea*) und einem Ammoniten (*Arietites* sp.) zum Vorschein (Schaub M. & Thüry G., 2005). Der Kalksteinblock stammt aus den «Arietenschichten» (Beggingen-Member), die in der Gegend teilweise aufgeschlossen sind, in Augusta Raurica selbst aber nicht vorkommen und auch nicht zu Bauzwecken verwendet wurden. Die Fossilienplatte war in den antiken Fussboden eines römischen Gebäudes eingepasst worden und diente vermutlich als Schmuck und Anschauungsobjekt.



In den Weinbergen oberhalb von Birmenstorf fanden Albert Oppel und andere Forscher zahlreiche Ammoniten.

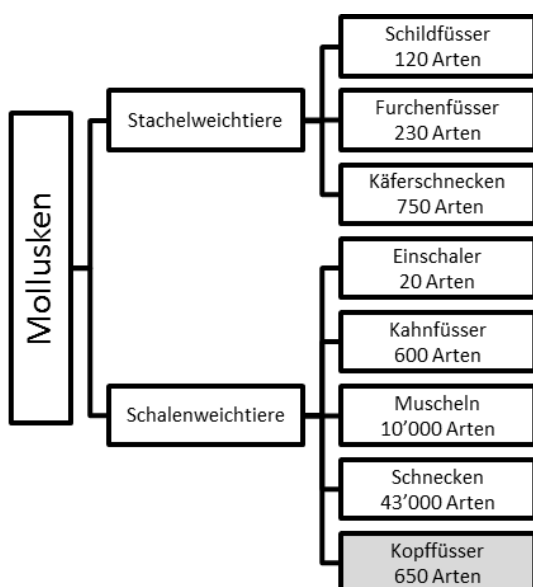
Die zweite Hälfte des 19. Jahrhunderts brachte einen Durchbruch in der Ammonitenforschung, unter anderem dank den Arbeiten von Friedrich August Quenstedt und Albert Oppel. Die beiden deutschen Wissenschaftler verwendeten dabei auch Fossilien aus dem Aargau. Vor allem die damaligen Fundstellen in den Weinbergen von Birmenstorf lieferten zahlreiche Ammoniten.

Sowohl Quenstedt wie auch Oppel sammelten dort persönlich. Eine häufige Art aus dem Birmenstorfer Weinberg «Nettel» bezeichnete Quenstedt als *Ammonites flexuosum discus*. Später benannte sein Schüler Albert Oppel die Art neu als *Ammonites calliceras*, was Quenstedt, wie so oft, nicht nachvollziehen konnte. Für die Beschreibung der Art verwendete Oppel ein Stück aus der Sammlung von Casimir Moesch, der sich intensiv mit der Erforschung der Geologie und der Fossilien des Aargaus beschäftigte. Der Ammonit befindet sich heute als Holotyp in der Sammlung der ETH Zürich.

Zur Verwandtschaft der Ammoniten

Ammoniten gehören zur Klasse der Cephalopoden (Kopffüßer) und damit zum Stamm der Mollusken (Weichtiere). Zu den Kopffüßern gehören heute neben den Coleoidea (Tintenfische im weiteren Sinne) auch die Nautiloidea. Obwohl Ammoniten wie der Nautilus über eine Aussenschale verfügten, sind die Ammoniten mit den Coleoidea näher verwandt.

Mollusken (Weichtiere)



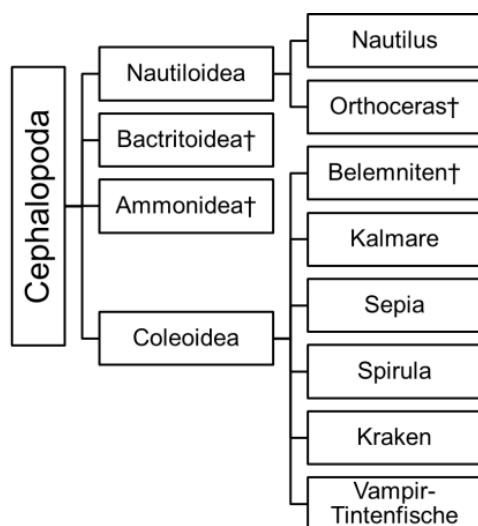
Zahlenmässig am erfolgreichsten ist die Klasse der Schnecken, die als einzige Mollusken das Land erobert haben und auch bis in kalte und alpine Klimazonen vorgestossen sind. Die Klasse der Muscheln lebt mit rund 10'000 rezenten Arten sowohl in Salz- wie auch in Süswasser. Die restlichen Mollusken leben ausschliesslich in den Ozeanen. Die Stachelweichtiere verfügen über kein eigentliches Gehäuse. Die Verwandtschaft zeigt sich aber dadurch, dass die Vertreter dieses Unterstammes stachelartige Aragonitnadeln zum Schutze ihrer Haut bilden. Bei der Klasse der Käferschnecken sind die Aragonitnadeln zu einem schalenartigen Panzer zusammengewachsen.

Cephalopoden (Kopffüßer)

Die Klasse der Cephalopoden oder Kopffüßer hat den höchsten Entwicklungsstand im Stamm der Mollusken erreicht. Versuche bei Kraken und Sepia zeigen, dass diese Tiere über sehr gut entwickelte Sinnesorgane, ein zentrales Nervensystem und über ein Kombinations- und Lernvermögen verfügen, das denen von Wirbeltieren nicht nachsteht. Heute umfasst die Klasse die Nautiloidea und die Coleoidea (Tintenfische im weiteren Sinne) mit den beiden Gruppen der 10-armigen-Tintenfische (Kalmare, Sepia, Spirula) und den 8-Armigen Tintenfischen (Kraken

und Vampir-Tintenfische). Ausgestorben sind die Baktritoidea und die Ammonoidea. Eher überraschend ist, dass Cephalopoden auch im Vergleich mit anderen Mollusken nicht sehr alt werden. Die rezenten Arten scheinen nicht älter als 2 bis 3 Jahre zu werden.¹ Im Gegensatz dazu können Käferschnecken mehr als 10 Jahre leben. Westermann (1996) vermutete eine Lebenserwartung von ein bis zwei Jahren bei kleinwüchsigen Ammoniten (< 5 cm) und von 5 bis 10 Jahren bei grösseren Arten.

Bei den rezenten Cephalopoden bildet nur Nautilus eine Aussenschale. Im Gegensatz zu den Ammonitengehäusen sind die Kammerscheidewände bei Nautilus aber einfach gebaut und der Siphon verläuft mehr oder weniger mittig. Aber auch bei den Coleoidea zeigt sich die enge Verwandtschaft zu den Ammoniten unter anderem am Gehäuse. Dieses liegt bei *Spirula* und *Sepia* innerhalb des Weichkörpers, ist aber ebenfalls gekammert, verfügt über einen Siphon und dient zweifellos als hydrostatisches Organ. Bei den Kalmaren ist das ursprüngliche Gehäuse reduziert zu einem aus Chitin aufgebauten, stabförmigen Endoskelett, das aufgrund seiner Form als *Gladius* (nach dem römischen Kurzschwert) bezeichnet wird. Die vermutlich von den 10-armigen Tintenfischen abstammenden achtarmigen Kraken verfügen über kein Innenskelett mehr. Bemerkenswert ist aber, dass die Weibchen von *Argonauta*, dem «Papierboot», ein aus Calcit aufgebautes Gehäuse bilden. Dieses ist aber nicht gekammert und dient ausschliesslich als Behälter für das Gelege. Die *Argonauta*-Schale wird zudem nicht vom Mantel, sondern von Drüsen eines Armpaares abgesondert und ist nicht mittels Muskeln und Bändern mit dem Weichkörper verbunden.



Bei den Kalmaren ist das ursprüngliche Gehäuse reduziert zu einem aus Chitin aufgebauten, stabförmigen Endoskelett, das aufgrund seiner Form als *Gladius* (nach dem römischen Kurzschwert) bezeichnet wird. Die vermutlich von den 10-armigen Tintenfischen abstammenden achtarmigen Kraken verfügen über kein Innenskelett mehr. Bemerkenswert ist aber, dass die Weibchen von *Argonauta*, dem «Papierboot», ein aus Calcit aufgebautes Gehäuse bilden. Dieses ist aber nicht gekammert und dient ausschliesslich als Behälter für das Gelege. Die *Argonauta*-Schale wird zudem nicht vom Mantel, sondern von Drüsen eines Armpaares abgesondert und ist nicht mittels Muskeln und Bändern mit dem Weichkörper verbunden.



Die Innenschale eines rezenten Posthörnchens aus Scheuchzer (1718)

Die Ursprünge der Ammoniten

Obwohl auch bezüglich der Abstammung der Ammoniten noch viele ungeklärte Fragen bestehen, wird heute mehrheitlich davon ausgegangen, dass sich die Ammonoidea, zu denen auch die eigentlichen Ammoniten gehören, im frühen Devon, also vor rund 400 Millionen Jahren, von den Bactritida abspalteten.

Der gemeinsame Vorfahre: *Plectronoceras*

Doch beginnen wir früher, im Kambrium, zu einer Zeit also, in der sich das Leben vielfältig und in sehr unterschiedliche Richtungen entwickelte (Kambrische Radiation). *Plectronoceras*, ein nur wenige Zentimeter grosses Weichtier, gilt als gemeinsamer Vorfahre aller Kopffüsser.

Phönix aus der Asche – Die Radiation in der Frühen Jura

Am Ende der Trias standen die Ammoniten am Rande des Aussterbens. Schwerwiegende globale Umweltveränderungen, vermutlich ausgelöst durch weiträumigen Flutbasalt-Vulkanismus, führten an der Trias/Jura-Grenze vor 201 Millionen Jahren zu einem Massenaussterben, das rund 50% aller marinen Gattungen betraf. Lediglich die Phylloceraten überlebten mit wenigen Gattungen diesen Faunenschnitt.

Der Grund für ihr Überleben lag möglicherweise in ihrer geringen Spezialisierung und der weiten Verbreitung. Ihr Lebensraum war der offene Ozean, auf den sich die Umweltveränderungen möglicherweise weniger stark auswirkten als auf die Flachwasserbereiche der Schelfmeere.

Trias	Früher Jura				Mittlerer Jura				Später Jura		
Rheatum	Hettangium	Sinemurium	Plinsbachium	Toarcium	Aalenium	Bajocium	Bathonium	Callovium	Oxfordium	Kimmeridgium	Tithonium
	LYTOCERATINAE								ANCYCLOCERATINA		
						PERISPINCTINA					
	Psiloceratidae/AMMONITINA										
						HAPLOCERATINA					
	PHYLLOCERATINA										

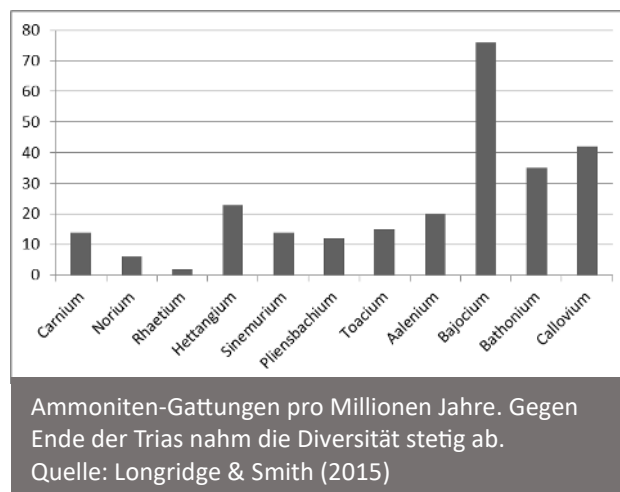
Phylogenetik der Ordnung Ammonitida, umgezeichnet nach Yacobucci (2015)



Im Aargauer Jura finden sich Vertreter der Gattung *Psiloceras* im Schambelen-Member (Foto). Die ältesten Schichten des Frühen Juras fehlen im Aargauer Jura aber.

Was folgte, ist bemerkenswert, aber für massive Faunenschnitte nicht ungewöhnlich: Die Ammoniten erholten sich und das Beinahe-Ende war der Beginn einer Radiation in der frühen Jurazeit. Begünstigt durch bessere Lebensbedingungen und einen Anstieg des Meeresspiegels gelang es den Ammoniten, die verschiedenen Lebensräume und ökologischen Nischen neu zu besiedeln.

Am Beginn dieser Entwicklung stand ein unscheinbarer Ammonit: *Psiloceras*. Die Gattung, die sich von den Phylloceraten (genauer: von *Rhacophyllites*) abtrennte, gilt als Vorfahre aller Vertreter der Unterordnungen Ammonitina und Lytoceratina³. Dazu könnte die planktonische Lebensweise dieses kleinen Ammoniten beigetragen haben. Durch Strömungen konnte er sich rasch verbreiten. Allerdings verlief der Anstieg der Biodiversität während der Frühen Jura unregelmässig und es dauerte 30 bis 40 Millionen Jahre, bis die Ammoniten das Massenaussterben vollends überwunden hatten.



Über die Leitammoniten

Der britische Geologe William «Strata» Smith (1749 - 1839) hatte erkannt, dass manche Fossilien nur in bestimmten Schichten zu finden sind. Er nutzte dieses Erkenntnis, um weit entfernt liegende Gesteinsschichten zu korrelieren. Damit legte er den Grundstein für die Stratigraphie. Später prägte Leopold von Buch (1774 – 1853) den Begriff «Leitfossilien».

Der Franzose Alcide d'Orbigny (1802 bis 1857) unterteilte die Jura-Zeit und definierte chronostratigraphische Stufen, deren Namen auch heute noch verwendet werden (u.a. Kimmeridgium, Oxfordium, Callovium). Diese Stufeneinteilung wurde durch Albert Opel (1831 – 1865) verfeinert. Opel teilte den Jura in 36 biostratigraphische Zonen ein. Seine Arbeiten waren ausschlaggebend für die heutigen Biozonen und Subzonen.

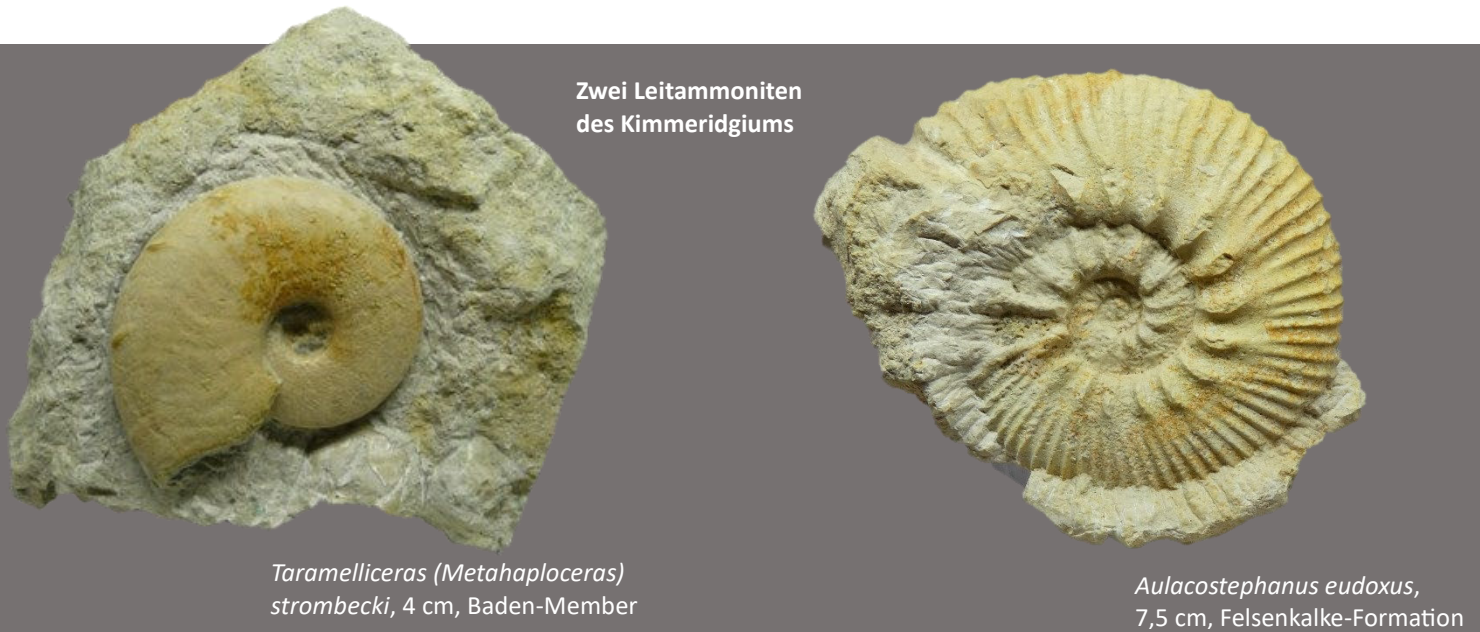
Leitfossilien sollten nur während einer kurzen Zeitspanne gelebt haben, dabei aber geografisch weit verbreitet sein und in möglichst unterschiedlichen Lebensräumen vorkommen. Zudem sollten Leitfossilien leicht bestimmbar und häufig zu finden sein. Leider trifft vor allem Letzteres oftmals nicht auf die Verhältnisse im Aargauer Jura zu. Für die Korrelation der Biozonen wird daher oftmals nicht nur auf die Namen gebenden Ammoniten abgestützt, sondern es werden andere, weiter verbreitete Arten herangezogen.

Die Jurazeit begann per Definition vor 201.4 Millionen Jahren (+/- 0,6 Mio.) mit dem ersten Auftreten von *Psiloceras spelae*, einer Art, die sich in den österreichischen Alpen, aber auch in den USA (Nevada) oder in Peru findet.



Proscaphites patturatis, 27 mm, Schellenbrücke-Bank, Leit-ammonit der mediterranen Patturatis-Zone

Seit dem Bathonium sind im europäischen Raum zwei verschiedene Lebensbereiche erkennbar, welche Arten der Tethys und subboreale Arten des Nordmeeres umfassen. Bei der Festlegung der Biozonen wurde dies berücksichtigt. So gehört beispielsweise die Schellenbrücke-Bank des Fricktals zur subborealen Cordatum-Zone (nach *Cardioceras cordatum*). Die zeitgleiche Tethys-Zone wird nach dem kleinen Ammoniten *Proscaphites paturattensis* benannt. Im Aargauer Jura kommen beide Arten vor.

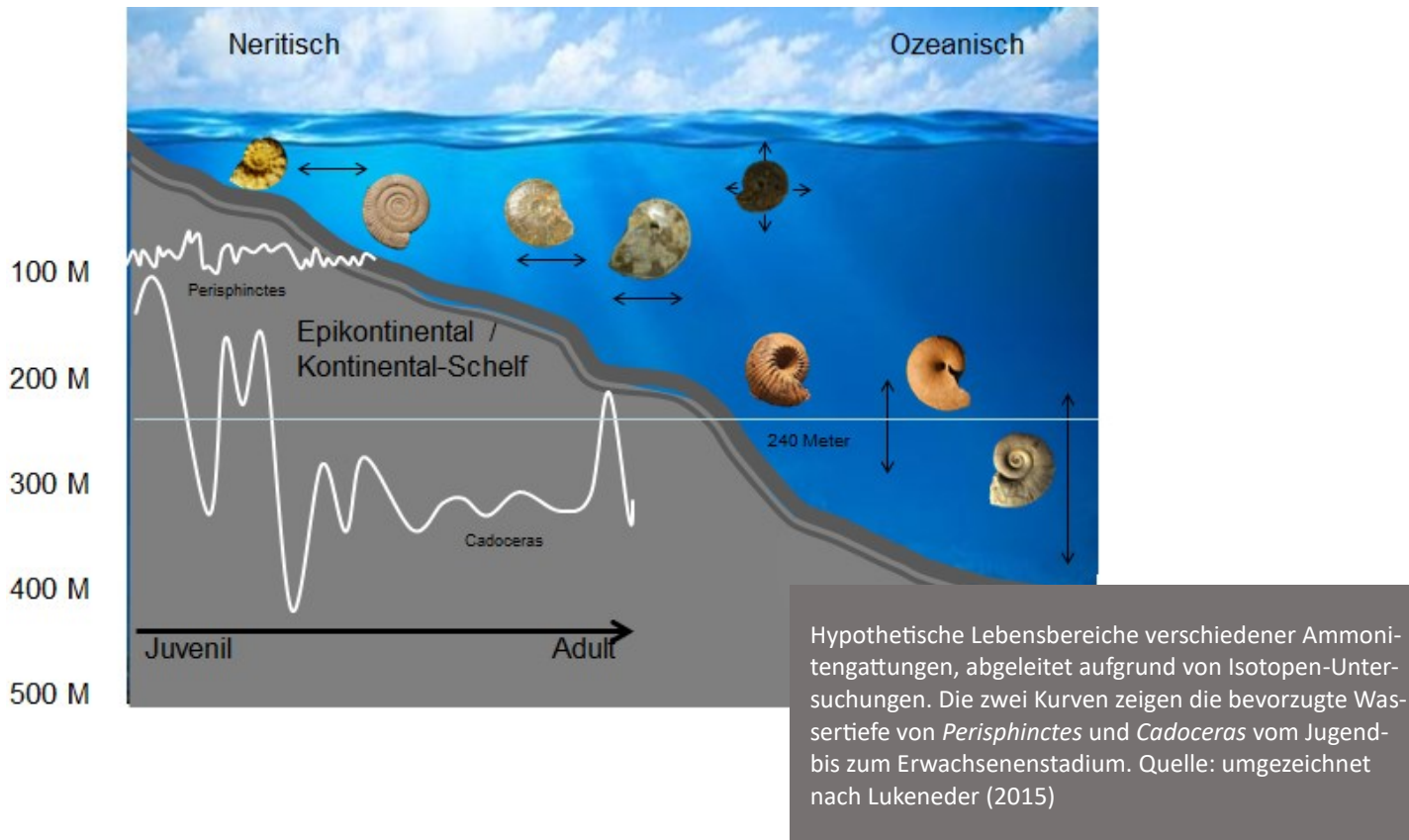


Die Lebensweise der Ammoniten

Seit langem diskutieren Ammonitenforschende über die Lebensweise dieser Tiere. Vor allem geht es dabei um die Frage, ob die Ammoniten wie Schnecken am Meeresboden gelebt haben (benthonisch) oder ob sie sich, wie ihre engeren Verwandten, mehr oder weniger frei in der Wassersäule bewegten (nektonisch).

Auch heute noch lässt sich diese Frage nicht mit absoluter Sicherheit beantworten, zumal auch über die Form des Weichkörpers nur spekuliert werden kann. Vieles spricht aber für eine nektonische Lebensweise der Ammoniten: Fossilien in Gesteinsschichten, die in anaerobem, lebensfeindlichem Milieu des Benthos entstanden oder das Fehlen von Spurenfossilien, die zu erwarten wären, wenn Milliarden von Ammoniten während Jahrtausenden auf dem Meeresboden herumgekrochen wären. Vor allem aber das Gehäuse selbst: Weshalb der komplexe Aufbau mit Septen, Gas gefüllten Kammern und Siphon, wenn das Gehäuse nicht zur Regulierung des Auftriebes gedient hätte? Dies schließt aber ein Habitat direkt über dem Benthos (nekto-benthonisch) nicht aus. Lehmann (1976) vertrat die Ansicht, Ammoniten hätten überwiegend eine bodenbezogene Lebensweise geführt. Nur auf diese Weise seien die Formenvielfalt und der ausgeprägte Provinzialismus der Ammoniten zu erklären. Der Meeresgrund bot Nahrung und die Möglichkeit, sich vor Fressfeinden zu verstecken. Lehmann (1976) vermutete, dass die massiven Unterkiefer (Aptychen) von *Aspidoceras* zum Aufwühlen des Meeresbodens eingesetzt wurden.

Eine andere Meinung vertrat Westermann (1996), der je nach Grösse und Gehäuseform von einer planktonischen, nektonischen oder nekto-benthonischen Lebensweise ausging.



Neuere Untersuchungen versuchen, die Frage des Lebensraumes mit Hilfe von Isotopen zu klären. Beim Aufbau des Aragonits (Calciumcarbonat, CaCO_3) der Schale wird Sauerstoff aus dem Meerwasser eingelagert. Das Verhältnis⁴ des schwereren Sauerstoffisotops ^{18}O zum Isotop ^{16}O lässt Rückschlüsse zu auf die Wassertemperatur und damit auf die Meerestiefe, in welcher die Kalkschale gebildet wurde. Das Verfahren beinhaltet aber noch einige Unsicherheiten, unter anderem ist der Temperaturverlauf in der Wassersäule der Meere des Erdmittelalters nicht bekannt. Die Ergebnisse solcher Isotopenuntersuchungen lassen mehrheitlich darauf schliessen, dass Ammoniten während ihrer Entwicklung unterschiedliche Wassertiefen bevorzugten. Einzelne Arten scheinen zu Beginn der Entwicklung in warmem, flachem Wasser gelebt zu haben, in der Jugend in tiefere Bereiche abgestiegen und im ausgewachsenen Stadium wieder in weniger tiefes Wasser aufgestiegen zu sein. Bei anderen Arten verlief die Entwicklung umgekehrt. Anzumerken ist aber, dass andere aktuelle Studien⁵ aufgrund ähnlicher Untersuchungen zum Schluss gelangen, die Lebensweise der Ammoniten sei überwiegend und während allen Lebensphasen nekto-benthonisch gewesen.

Insgesamt spricht einiges dafür, dass Ammoniten nach einer anfänglich planktonischen Phase der Ammonitenbrut, sehr unterschiedliche Lebensbereiche und Wassertiefen besiedelt haben. Die Lebensweise war demnach sowohl planktonisch, nektonisch wie auch nekto-benthonisch. Gut möglich sind zudem auch vertikale Migrationen in der Wassersäule während des Tages, wie dies vom rezenten *Nautilus* bekannt ist, der nachts in geringere Wassertiefen aufsteigt. Die Besiedlung unterschiedlicher Habitate erklärt auch die grosse Formenvielfalt der Ammoniten.

Ammoniten verfügten vermutlich über einen Trichter, der ihnen mit Hilfe des Rückstossprinzips aktive Schwimmbewegungen in alle Richtungen erlaubte. Das Schwimmverhalten und die Fähigkeit zur Beschleunigung waren dabei von der Form des Gehäuses, des Trichters und der Ausstosskapazität abhängig. Forschungsergebnisse kommen zum Schluss, dass hochmündige, involute (oxykone) Gehäuse am besten geeignet zum relativ schnellen Schwimmen und zur Beschleunigung waren. Schlecht geeignet für aktives Schwimmen waren aufgeblähte, cadikone Gehäusetypen.

Nicht abschliessend beantworten lässt sich die Frage, ob zwischen der Gehäuseform und dem Lebensbereich (namentlich Meerestiefe und Wasserdruck, aber auch Salzgehalt und Temperatur) ein Zusammenhang bestand. Die Mehrzahl der Studien geht davon aus.

Das Gehäuse – ein hydrostatischer Apparat

Die Schale der Ammoniten bot einen gewissen Schutz vor Fressfeinden und die Verteidigungsfunktion stand vermutlich am Beginn der Schalenevolution. Bei Muscheln, Schnecken und anderen Weichtieren dient die Schale auch heute noch nahezu ausschliesslich diesem Zweck. Bei den Ammoniten übernahm die Schale, die etwa 15% - 20% der Gesamtmasse⁶ des Tieres ausmachte, aber eine weitere wichtige Funktion: mit der Schale bzw. dem Gehäuse konnte der Auftrieb und die Lage reguliert werden, sie war also ein hydrostatischer Apparat.

Dass ein osmotischer Mechanismus das Grundprinzip ist, das den Cephalopoden ermöglicht, die Flüssigkeit aus den Gehäusekammern abzupumpen, wurde erstmals 1943 bei *Spirula* beobachtet⁷. Die gegenüber dem Meerwasser tiefere Salzkonzentration der Kammerflüssigkeit bewirkt einen osmotischen Druck, durch den das Wasser in Richtung der höheren Salzkonzentration aus der Kammer abfließt. Das zurückbleibende Vakuum wird mit Gasen aus dem Blut des Tieres (vor allem Stickstoff) aufgefüllt. Die Wirkung der Osmose ist hingegen vom hydrostatischen Druck abhängig. Mit zunehmender Wassertiefe wirkt dieser dem osmotischen Druck entgegen und verhindert einen weiteren Abfluss des Wassers. Bei *Nautilus pompilius* werden die Kammern unter einer Tiefe von 250 Metern wieder mit Wasser gefüllt. Die Tiere steigen daher periodisch auf etwa 200 Meter auf, um die Kammerfüllungen neu zu kalibrieren⁸. Andererseits verbringt *Spirula* nur einen kleinen Teil seines Lebens in Wassertiefen von weniger als 250 Metern. Eigentlich müssten die Kammern daher volllaufen, doch offenbar ist *Spirula* in der Lage, den Wasserdruck zu überwinden. Die Erklärung liegt in einem durch Mitochondrien unterstützten lokalen Osmosesystem. Die Mitochondrien produzieren Energie⁹, die für den aktiven



Die mittleren Kammern dieses Ammoniten wurden nicht mit Sediment verfüllt, in den Hohlräumen bildeten sich Calcitkristalle. Die letzte Wohnkammer ist teilweise erhalten (Pfeil = letzte Kammertrennwand).

Transport von Na⁺ Ionen¹⁰ durch die Membran verwendet wird. Mit dieser «Salzpumpe» ist es möglich, auch in Tiefen von mehr als 250 Metern Flüssigkeit aus den Kammern abzuleiten.

Ammoniten waren auch in der Lage, Flüssigkeit in die Kammern zu pumpen und auf diese Weise dem Auftrieb entgegenzuwirken. Dies war unter anderem im Falle eines teilweisen Verlustes der Wohnkammer, z.B. nach einem Angriff eines Fressfeindes, lebensnotwendig. Durch den Masseverlust wäre der Ammonit ansonsten unkontrolliert bis zur Wasseroberfläche aufgestiegen¹¹. Vermutlich war die Kapazität, mit der Kammern wieder «geflutet» werden konnten, bei den Ammoniten höher als bei Nautilus¹², was auf die stark verfalteten Septen zurückzuführen sein dürfte. Für rasche Veränderungen des Auftriebes, etwa für eine Flucht vor Fressfeinden, reichte die osmotische Pumpe trotzdem nicht aus. Der rezente Nautilus ist in der Lage pro Tag maximal 1 ml Flüssigkeit pro Kammer abzupumpen¹³. Die Auffüllrate ist etwa doppelt so hoch.

Von Septen und Siphon

Damit die Schale als hydrostatischer Apparat funktionierte, war es erforderlich, diese aus getrennten Kammern aufzubauen und Flüssigkeit aus den Kammern abzupumpen. Dazu diente der Siphon, der die inneren Kammern mit der Wohnkammer verband.

Im Laufe des Wachstums bauten Ammoniten zahlreiche Kammerscheidewände (Septen) auf. Dazu lösten sie – vereinfacht gesagt – den Weichkörper vom letzten Septum, zogen den Körper ein Stück vor und schieden eine neue Scheidewand aus, die mit Calciteinlagen (Aragonit) verfestigt wurde, während das Tier gleichzeitig das Vorderende der Wohnkammer verlängerte. Die einzelnen Septen waren vermutlich mit einer organischen Membran überzogen, die wie ein Fließblatt wirkte. Durch die Membran wurde Flüssigkeit aufgrund des osmotischen Drucks aus der Kammer zum Siphon geleitet.



Die Lobenlinien bei diesem *Procerites* sind in den inneren Windungen gut erkennbar.

Der Siphon war ein dünnes Rohr, welches alle Kammern des Phragmokons durchlief und in der Wohnkammer endete. Auch die heute noch lebenden Kopffüssler mit gekammerter Innen- oder Aussenschale (Sepia, Spirula und Nautilus) besitzen einen Siphon. Während beim rezenten Nautilus der Siphon mittig liegt, verlief der Siphon bei den meisten Ammonoidea entlang der Aussenseite des Gehäuses. Durch diese Lage resultierten eine maximale Länge und damit eine maximale Oberfläche des Siphons, welche zum Gas- und Flüssigkeitsaustausch zur Verfügung stand. Nur bei den Clymeniden des späten Devons lag der Siphon an der Innenseite. Diese Gruppe von Ammonoidea kompensierte den kürzeren Siphon dadurch, dass dieser deutlich dicker war und damit einen grösseren Umfang aufwies.



Erhaltener Siphon bei einem Ammoniten aus dem Herznach-

Lobenlinien

Auf Steinkernen ist oftmals die Kontaktlinie der Septen mit der Innenseite der Gehäusewand erkennbar. Diese werden als Lobenlinien oder Suture bezeichnet, wobei die zur Mündung hin gewölbten Abschnitte als Sättel und die zur Anfangskammer hin gebogenen als Loben bezeichnet werden.

Bei den Neoammoniten sind die Lobenlinien wesentlich stärker zerschlitzt als bei deren Vorfahren, den Meso- und Paläoammoniten.



Einfache Lobenlinien sind charakteristisch für die Paläoammoniten («Goniatiten»), hier am Beispiel eines *Popanoceras indoaustralicum* (3,5 cm) aus dem Perm der Insel Timor.

Anhand der Lobenlinien lassen sich bei Steinkernen die gekammerten Innenwindungen, das Phragmokon, von der Wohnkammer abgrenzen. Allerdings sind die Lobenlinien nicht immer deutlich sichtbar und bei einigen Funden ist daher nur schwer feststellbar, wo die Wohnkammer beginnt. Auch die Frage, ob die Gehäuse von ausgewachsenen, geschlechtsreifen Ammoniten stammen, lässt sich oft nur schwer beantworten. Neben der Gehäusegrösse gelten die Ausbildung eines deutlichen Mundsaums oder von Apophysen (beim Mikrokonch, siehe Seite 15) als

sicheres Zeichen. In der Literatur wird zudem oft die Lobendrängung erwähnt. Dabei sind die Abstände zwischen den letzten Septen im Vergleich mit den früher gebildeten deutlich verkürzt.

Doch zurück zu den stark zerschlitzten Septen der Neoammoniten. Seit langem rätselt die Wissenschaft über den Zweck dieser Verfallung. Liegt der Grund in der Versteifung des Gehäuses, das dadurch erst in grösseren Tiefen Gefahr lief, vom Wasserdruck zerquetscht zu werden? Gegen diese Erklärung spricht aber, dass offenbar keine Korrelation zwischen dem Grad der Septenverfallung und der Tiefe des Lebensraumes bestand. Obwohl Nautilus nur sehr einfach geformte Scheidewände besitzt, liegt die Implosionstiefe seines Gehäuses bei rund 800 Metern, einer Tiefe also, die Ammoniten vermutlich nicht erreichen konnten.¹⁴

Oder konnte durch die stärkere Verfaltung Flüssigkeit gespeichert werden, ohne dass diese in den Kammern hin- und her schwappte und die Kontrolle der Lage erschwerte? Vieles spricht dafür, dass in der Oberflächenvergrößerung der Septen der entscheidende Vorteil bestand. Durch die grössere Membran, die zusammen mit dem Siphon als hydrostatisches Organ diente, waren ein rascherer Flüssigkeitsaustausch und damit eine schnellere Korrektur des Auftriebs möglich.



Im Gegensatz zu den Paläoammoniten und den Mesoammoniten der Trias (Foto oben: *Ceratites nodosus*) waren die Lobenlinien der Neoammoniten wesentlich stärker zerschlitzt (Foto unten: *Parkinsonia*)

Auch über die Mechanismen, die bei der Bildung der Septen wirkten, bestehen unterschiedliche Hypothesen. Das Modell der Bindungspunkte¹⁵ leitet die Septenform von Spannungskräften ab, die auf die elastische Membran zu Beginn der Septenbildung wirkte. Die Membran war demnach artspezifisch an bestimmten Punkten an der Gehäusewand befestigt. Durch hydrostatischen Druck verformte sich die Membran zu Loben und Sätteln, wobei die Verfaltung mit zunehmender Anzahl von Bindungspunkten komplizierter wurde.

Dimorphismus – von Weibchen und Männchen

Bereits im 19. Jahrhundert überlegten Paläontologen, ob sich die Gehäuse von männlichen und weiblichen Ammoniten voneinander unterschieden¹⁶. Den Beweis dazu erbrachten erst die Arbeiten von J.H. Callomon und H. Markowski im Jahre 1963. Heute gilt Dimorphismus, also das zeitgleiche Vorkommen von zwei unterschiedlichen Morphotypen derselben biologischen Art, als gesicherte Tatsache.

In der Regel werden die grösseren, als Makrokonche bezeichneten Gehäuse, den weiblichen, die kleineren Mikrokonche den männlichen Tieren zugeordnet. Makrokonche erreichten die Geschlechtsreife später, entsprechend wurden ihre Gehäuse grösser und entwickelten Skulpturmerkmale, die auf den Gehäusen der jüngeren männlichen Ammoniten fehlten. Bei vielen dimorphen Paaren besteht ein Windungsverhältnis von 6:8, d.h. die Makrokonche bildeten zwei zusätzliche Gehäuseumgänge¹⁷. Die inneren Windungen von Makro- und Mikrokonch sind identisch, daher lassen sich Männchen und Weibchen im Jugendstadium nicht unterscheiden. Dabei ist anzumerken, dass Sexualdimorphismus nicht bei allen Ammoniten vorkommt bzw. deutlich ausgeprägt ist. Auch was die Paarbildung anbelangt, bestehen in manchen Fällen noch Unsicherheiten.



Glochiceras nimbatum, 10 mm, mit erhaltener Apophyse, Hornbuck-Member

Markowski (1963) stellte fest, dass in den von ihm untersuchten Schichten in Polen etwa gleich viele Makro- wie Mikrokonche vorkommen. Diese Feststellung trifft aber nicht auf alle dimorphen Paare zu. So ist beispielsweise *Mirosphinctes*, der als Mikrokonch von *Euaspidoceras* gilt (siehe Cover), in der Schellenbrücke-Bank des Aargauer Juras selten. Der Grund dafür könnten unterschiedliche Lebensräume von männlichen und weiblichen Tieren sein, wie dies auch bei bestimmten rezenten Cephalopoden beobachtet wird. Männchen und Weibchen könnten sich demnach in unterschiedlichen Meeresbereichen aufgehalten und sich lediglich zur Fortpflanzung zusammengefunden haben.

Ausgewachsene Mikrokonche bilden oftmals komplexe Mundsäume an der Wohnkammer aus. Der Zweck dieser als Apophysen («Ohren») bezeichneten Schalenbildungen ist unklar. Möglicherweise dienten diese dem Männchen bei bzw. nach der Paarung als Fressschutz gegen das grössere Weibchen.



Apophyse (4 cm) eines mikrokonchen *Ataxioceras*, die zur Untergattung *Parataxioceras* gestellt werden.

Vom Wirrwarr der Arten

Bei vielen Ammoniten besteht eine starke Variabilität innerhalb der gleichen Art. In früheren Arbeiten und Monographien wurden unterschiedliche Formen oftmals als eigene Arten beschrieben, was zur Aufsplitterung der Gattungen führte. In neueren Arbeiten wird die innerhalb der gleichen Art bestehende Formenvielfalt weitaus stärker berücksichtigt. Für Fossilien sammelnde wird die Bestimmung ihrer Funde dadurch aber nicht einfacher.

Callomon (1985) vertrat die Ansicht, dass im gleichen Horizont und gleichen Habitat nicht mehrere, eng verwandte Ammonitenarten lebten (Monospezies). Demnach sind unterschiedliche Gehäusemerkmale nicht Ausdruck verschiedener biologischer Arten, sondern lassen sich mit dem Geschlechtsdimorphismus bzw. der allgemeinen, innerhalb einer Art bestehenden Variationsbreite erklären. Wie gross die morphologischen Unterschiede aufgrund intraspezifischer Variabilität sein können, zeigt sich am Beispiel von *Quenstedtoceras*. Gygi und Marchand (1982) stuften die bisherigen «Arten» *Q. lamberti*, *praelamberti*, *intermissum*, *sutherlandiae* und *ordinarium* als mikro- und makrokonche Morphotypen derselben biologischen Art ein. Die Variationsbreite reichte somit von kleinwüchsigen, flachen Formen mit deutlichen Rippen bis zu stark geblähten skulpturarmen Gehäusen, die auf den ersten Blick wenig miteinander gemeinsam haben. Die Ähnlichkeit zeigt sich erst, wenn die grösseren Gehäuse aufgebrochen und die Jugendwindungen der Makrokonche mit den Mikrokonchen verglichen werden¹⁸.



Quenstedtoceras lamberti,
2, 4 und 7 cm, Herznach-
Member (die Markierung
weist auf einen *Kosmoceras*)

Auch wenn bei weitem nicht alle Morphotypen als biologische Art einzustufen sind, bleibt die Tatsache, dass Ammoniten während der Jura- und Kreidezeit äusserst artenreich vertreten waren. Dabei verhalfen die paläogeografischen Rahmenbedingungen den Ammoniten, diese bemerkenswerte Artenvielfalt zu erreichen. Durch das Ansteigen des Meeresspiegels und das Aufbrechen des Superkontinentes Pangäa entstanden Schelfmeere und viele von der Tiefsee abgetrennte Flachwasserbereiche. Geografische Isolation bewirkte eine Zunahme der Biodiversität. Gleichzeitig entstanden Verbindungen zwischen bis dahin getrennten Meeresteilen, über die Arten neue Gebiete besiedeln konnte. Solche Zuwanderungen erhöhten die Konkurrenz und den Selektionsdruck.

Die Sache mit den Aptychen

Aptychen finden sich erstmals gegen Ende der frühe Jura, während in älteren Schichten gelegentlich Anaptychen vorkommen. Diese bestanden im Gegensatz zu den aus Calcit aufgebauten Aptychen aus einer hornartigen Substanz. Um was es sich bei diesen Gebilden handelte, die an Muschelschalen erinnern, war lange Zeit umstritten.

Offensichtlich aber bestand eine Beziehung zwischen Ammoniten und Aptychen. Die Fossilien fanden sich in den gleichen Schichten und gelegentlich lagen die Aptychen in der Wohnkammer der Ammoniten. Handelte es sich um Organe der Ammoniten oder um Reste anderer Lebewesen? ¹⁹ Die Vermutungen reichten von Platten sessiler Organismen über Panzerteile von Fressfeinden oder Beutetieren bis hin zu Schalenresten männlicher Ammoniten, die in der Wohnkammer der Weibchen gelebt hatten. Quenstedt (1885) vermutete, es könnte ein «innerer Knochen» gewesen sein, der «auf jeden Fall zum Tier gehörte». Schindewolf (1958) vertrat, wie einige Forscher vor ihm, die Auffassung, es sei ein Deckel gewesen, der in Analogie zum Kopfschild des modernen Nautilus die Wohnkammeröffnung verschlossen habe. Lehmann (1970) gelang schliesslich der Nachweis, dass sowohl Anaptychen wie Aptychen Reste des Unterkiefers darstellen. Lehmann hatte dazu anhand von Dünnschliff-Serien Modelle angefertigt. In einzelnen Exemplaren waren zudem die Aptychen im Verbund mit Oberkiefer und Radula erkennbar.



Lamellaptychus,
3 cm, Birnenstorf-
Member



Laevaptychus, 4 cm,
Baden-Member

Im Aargauer Jura beschränken sich Funde von Aptychen weitgehend auf das Baden-Member (Laevaptychen) und das Birnenstorf-Member (Lamellaptychen). In den älteren Schichten sind Aptychen bzw. Anaptychen selten. Zurückzuführen ist dies auf die schwache oder fehlende Kalkauflage dieser Aptychen-Typen. Die hornartigen Anaptychen und die feineren Formen des Frühen und Mittleren Jura wurden nicht fossil überliefert oder werden beim Sammeln übersehen.

Typ	Familien
Anaptychen	Psiloceraten, Lytoceraten
Cornaptychen	Hildoceraten
Lamellaptychen	Haploceraten, Phylloceraten
Prästrialaptychen	Stephanoceraten
Laevaptychen	Aspidoceraten

Paläogeografie - Von Tethys und Nordmeer

Während der Jurazeit befand sich die Nordschweiz am Rande des Tethys-Ozeans. Im Laufe des Bathoniums öffnete sich eine Meeresverbindung zum Nordmeer und boreale Ammonitenarten wie *Kosmoceras* und *Cardioceras* verbreiteten sich nach Süden.

Die Verbreitung von Ammonitenarten lässt Rückschlüsse auf die Paläogeografie zu. Die Gattung *Macrocephalites* war ein typischer Vertreter der Tethys und breitete sich im späten Bathonium und frühen Callovium entlang der Küsten dieses Ozeans bis in die Randregionen aus. Fossilien dieser Ammoniten finden sich daher in weit voneinander entfernten Gebieten wie Europa, dem Iran, Indien und Madagaskar (Seyedi-Emami et al., 2015). Auch in der Region des Aargauer Juras zählen Macrocephaliten in Schichten des Calloviums zu den häufigsten Funden.

Andere Arten wie *Kosmoceras*, *Quenstedtoceras* und *Cardioceras* entwickelte sich dagegen im Nordmeer, das lange Zeit von der Tethys abgetrennt war. Über eine neu entstandene Meeresverbindungen drangen diese Arten in mehreren Wellen nach Süden vor. Im neuen Lebensraum waren vor allem die Cardioceraten erfolgreich. Im frühen Oxfordium (Schellenbrücke-Bank) sind sie das bestimmende Element der lokalen Ammoniten-Fauna.



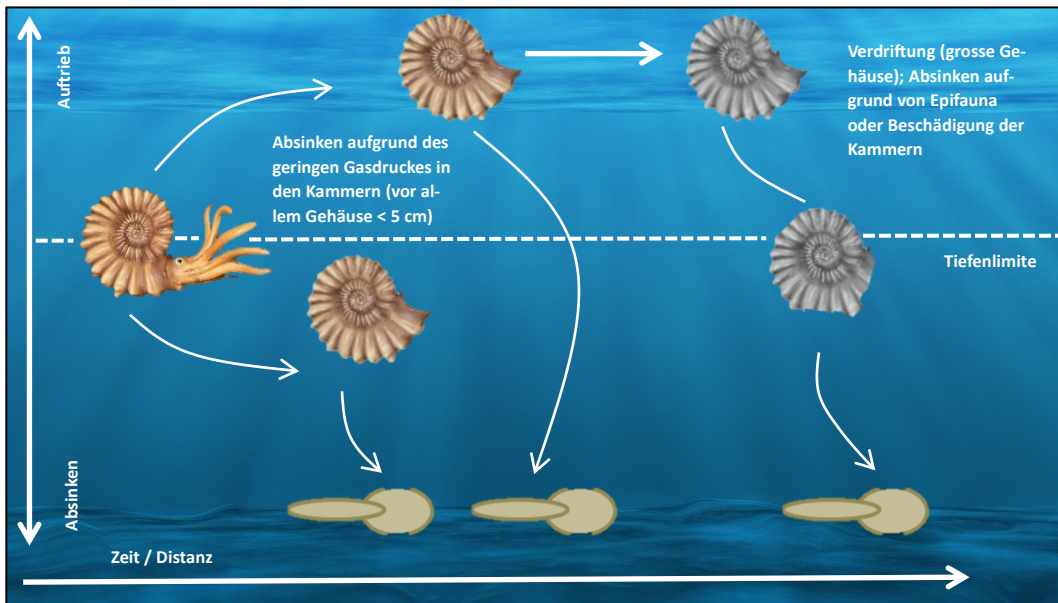
In den Innenwindungen dieses 23 cm grossen *Macrocephalites* sind zwei *Kosmoceras* eingebettet worden. Bei beiden Arten handelt es sich um Einwanderer, jedoch aus zwei verschiedenen Meeren.

Vom Leben nach dem Tode

Bei der Untersuchung von Fossilien ist die Frage wesentlich, ob die Überreste dort eingebettet wurden, wo die Tiere lebten (autochthon) oder an anderen Stellen (allochthon). Bei benthonischen, sessilen oder im Sediment eingegrabenen Lebewesen konnte die Einbettung der Überreste am oder unmittelbar in der Nähe des Lebensortes erfolgen. Ammonitengehäuse wurden aber regelmässig mehr oder weniger weit vom tatsächlichen Lebensraum entfernt sedimentiert.

Um Rückschlüsse auf den Lebensraum der Ammoniten ziehen zu können, ist es wichtig, die Prozesse zu kennen, welche zum Transport der Gehäuse führten. Untersuchungen zeigen, dass neben der vorhandenen Wasserenergie die Grösse der Gehäuse und die Meerestiefe, in dem das Tier starb, entscheidend waren. Solange der Weichkörper noch vorhanden war, verhinderte vermutlich ein neutraler Auftrieb sowohl das Aufsteigen an die Oberfläche wie auch das Absinken an den Grund. Nach der Entfernung des Weichkörpers durch Fressfeinde, Aasfresser oder Verwesung versanken die Gehäuse ab einer gewissen Tiefe. Auch kleinere Gehäuse ($\varnothing < 5$ cm) sanken nach einem Aufstieg an die Wasseroberfläche innerhalb von kurzer Zeit wieder ab. Grössere Gehäuse hielten sich dagegen länger an der Oberfläche, konnten mit der Strömung über

weite Strecken verdriftet werden und sanken erst aufgrund der Beschädigung der Kammern oder eines Bewuchses der Schale durch Epifauna (Muscheln, Bryozoen).



Mit diesem Modell der Verdriftung grösserer Gehäuse lässt sich allenfalls auch erklären, weshalb in Fossilansammlungen Mikro- und Makrokonche nicht gleich häufig vertreten sind. Hingegen sind auch andere Ursachen wie getrennte Lebensräume oder ein tatsächliches zahlenmässiges Ungleichgewicht zwischen männlichen und weiblichen Tieren als Erklärung denkbar. Ausserdem zeigen viele Studien, dass die Fossil-Zusammensetzung oftmals eng mit der Lithofazies verknüpft ist (beispielsweise bei der Schwammriff-Fauna). Die Ammonitengehäuse können zumindest in diesen Fällen nicht über weite Strecken transportiert worden sein.

Modell zur Ammoniten-Taphonomie Quelle: umgezeichnet nach Wani & Gupta (2015)

Von (ausgestorbenen) Lebenskünstlern

Wie die Nicht-Vogel-Dinosaurier und andere Tiergruppen starben die Ammoniten vor 65 Millionen Jahren aus. Als Auslöser des Massenaussterbens am Ende Kreide und damit des Mesozoikums gilt der Einschlag des Chixculub-Meteoriten in der Gegend der heutigen Halbinsel Yukatan und dem westlichen Teil des Golfes von Mexiko. Neue Studien belegen jedoch, dass einzelne Ammonitenarten das Impakt-Ereignis überlebten, zumindest um einige Tausend Jahre.

In New Jersey (USA) untersuchten Wissenschaftler Sedimente des Maastrichtian (späte Kreide) und des Danian (frühes Paläozän). Dabei fanden sie Ammoniten (*Discoscaphites* und *Eubaculites*) in zwei insgesamt 20 cm mächtigen Schichten über einem Horizont mit einem hohen Anteil an Iridium (520 pg/g). Der Iridiumhorizont gilt als Marker für den Meteoriteneinschlag und damit das Ende der Kreidezeit. Ähnliche Ergebnisse ergab die Untersuchung von Flachwassersedimenten in Dänemark, Belgien und den Niederlanden.

Möglicherweise überlebten also einige Ammoniten noch eine gewisse Zeit in geschützten, küstennahen Bereichen, die von den globalen Auswirkungen des Einschlages weniger stark oder verzögert betroffen waren. Doch anders als in den vorhergehenden Fällen, wie zum Beispiel am Ende der Trias, konnten sich die Ammoniten-Populationen nicht mehr erholen und starben aus.



Pseudaganides, 8 cm. Nautiliden überlebten das Massenaussterben am Ende der Kreidezeit. Was war ihr Vorteil gegenüber den Ammoniten?

Doch weshalb überlebten die eng mit den Ammoniten verwandten Nautiliden diese Katastrophe? Die Ammoniten waren weitaus zahlreicher und an verschiedene Lebensbereiche angepasst. Eigentlich hatten sie die besseren Karten. Welche Unterschiede im Körperbauplan oder der Lebensweise hat bewirkt, dass das Perlboot überlebte? Im Vordergrund stehen zwei wesentliche Unterschiede zwischen Nautilus und Ammonit. Der rezente Nautilus lebt in Meerestiefen bis zu 700 Metern. Auch seine Vorfahren in der Kreidezeit konnten vermutlich solche Tiefen erreichen. Demgegenüber spricht vieles dafür, dass die Ammoniten in geringerer Tiefe, bis maximal 500 Meter lebten. Ab dieser Tiefe, so zeigen Studien, konnten die Schalen trotz der zerschlitzten Loben dem Wasserdruck nicht mehr standhalten und implodierten.

Ein zweiter wesentlicher Grund liegt in der Fortpflanzungsstrategie. Im Gegensatz zum Nautilus hatten Ammoniten viel mehr Eier (bis zu 500'000), die aber wesentlich kleiner waren (0,5 – 2,6 mm, die Eier des rezenten Nautilus sind dagegen 22 - 33 mm gross). Die geschlüpften winzigen Ammoniten-Jungtiere lebten planktonisch in den oberen Wasserschichten. Durch den Meteoriteneinschlag wurden grosse Mengen gipshaltiger Gesteinsschichten verdampft, was zu einem globalen Schwefel- und Salpetersäure-Niederschlag führte. Die Ammonitenbrut mit ihren Kalkschalen konnten in den übersäuerten obersten Wasserschichten der Ozeane nicht überleben. Somit könnte die Fortpflanzungsstrategie den Ausschlag gegeben haben: Qualität (wenige Eier, konsistentes Habitat) gegenüber Quantität (zahlreiche Eier, opportunistisches Habitat).

Literatur

- Callomon J.H.(1963): Sexual Dimorphism in Jurassic Ammonites – *Trasn. Leicester Lit. Philos. Soc.* LVII
- Callomon J.H. (1985) The evolution of the Jurassic ammonite family *Cardioceratidae*. *Spec Pap Palaeontol* 33
- Cariou E., Hantzpergue P. (1997): Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen. *Bull Centr Rech Elf Explorer Prod Mém* 17 :1-422
- De Beets et al. (2010): Palaeobiology, stratigraphy and systematics of Early Emsian Ammonoidea from the Hunsrück Slate
- De Baets K, Klug C, Korn D, Bartels C, Poschmann M (2013b) Emsian Ammonoidea and the age of the Hunsrück Slate (Rhenish Mountains, Western Germany). *Palaeontogr A* 299:1–114
- Dunstan A.J., Ward P.D., Marshall N.J. (2011): Vertical Distribution and Migration Patterns of *Nautilus pompilius*
- Fast P., Shelley M.J. (2005): Moore’s law and the Saffman-Taylor instability, *Journal of Computational Physics*
- Gygi R.A. (1986) Eustatic sea level changes of the Oxfordian (Late Jurassic) and their effect documented in sediments and fossil assemblages of an epicontinental sea. *Eclogae Geol Helv* 79
- Hillebrand von A., Krystyn L. (2009): On the oldest Jurassic ammonites of Europe (Northern Calcareous Alps, Austria) and their global significance. *N JB Geol Paläont Abh*
- Hoffmann R., Lemanis R., Naglik C., Klug C. (2015): Ammonoid buoyancy
- Hostettler B., Schweigert G. (2011): Formenvielfalt ist nicht gleich Artenvielfalt – *Fossilien* 6/2011
- Klug C. (2010): Konnten Ammoniten schwimmen? – *Paläontologie aktuell, Paläont. Ges.*
- Klug C., Meyer E., Richter U., Korn D. (2008): Soft-tissue imprints in fossil and recent cephalopod septa and septum formation – *Lethaia* 41:477-492
- Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I., Mapes R.H.; Editors (2015): Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology – *Topics in Geobiology* 43
- Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I., Mapes R.H.; Editors (2015) : Ammonoid Paleobiology: From macroevolution. to paleogeography – *Topics in Geobiology* 44
- Kröger B., Mapes R.H. (2007) On the origin of bacitritoids. *Paläontol Z* 81:316–327
- Landmann et al (2015): Ammonites on the Brink of Extinction: Diversity, Abundance, and Ecology of the Order Ammonoidea at the Cretaceous/Paleogene (K/Pg) Boundary
- Lehmann U. (1976): Ammoniten. *Ihr Leben und ihre Umwelt*
- Longridge L.M. & Smith P.L. (2015): Ammonoids at the Triassic-Jurassic transition: pulling back from the edge of extinction. In: Klug C, Korn D, De Baets K, Kruta I, Mapes RH, editors. *Ammonoid paleobiology, from macroevolution to paleogeography*: 475–496
- Lukeneder A. (2015): Ammonoid Habitats and Life History – *Topics in Geobiology* 43
- Maeda H., Seilacher A. (1996): Ammonoid taphonomy – in Landmann NH, Tanabe K, Davis RA (Editors), *Ammonoid Paleobiology*, Plenum, New York
- Makowski H. (1963): Problems of Sexual Dimorphism in Ammonites – *Palaeont. Polon.*, 12
- Monnet C., Klug C. und De Beets K. (2015): Evolutionary Patterns of Ammonoids: Phenotypic Trends, Convergence, and Parallel Evolution – *Topics in Geobiology* 44
- Moriya K., Nishi H., Kawahata H., Tanabe K., Takayanagi Y. (2003): Demersal habitat of Late Cretaceous ammonoids: evidence from oxygen isotopes for the Campanian (Late Cretaceous) north-western Pacific thermal structure. *Geology* 31:167-1670
- Richter A.E. (1982): Ammoniten

- Schaub M., Thüry G. (2005): Fossilien in der Römerzeit: ein neuer Fund aus Augusta Raurica und seine Deutung - Jahresberichte aus Augst und Kaiseraugst, Band 26
- Schindewolf .O.H. (1958) Über Aptychen (Ammonoidea). *Palaeontogr A* 111:1–46
- Schmassmann H. (1945): Stratigraphie des mittleren Doggers der Nordschweiz – Inauguraldissertation Universität Basel
- Schweigert G. (2015): Ammonoid Biostratigraphy in the Jurassic
- Seyed-Emami K., Raoufian A., Mönnig E. (2015): Macrocephalitinae (Ammonoidea, Middel Jurassic) from North and Central Iran *N JB Geol Paläont Abh* 278/3
- Wani R., Gupta N.S. (2015): Ammonoid Taphonomy, Chapter 20, *Topics in Geobiology* 44
- Westermann G.E.G. (1996): Ammonoid life and habitat. In: Landmann NH, Tanabe K, Davis RA (Editors), *Ammonoid Paleobiology*. Plenum, New York
- Yacobucci M.M. (2015): Macroevolution and Paleobiogeography of Jurassic-Cretaceous Ammonoids

Bildnachweise

Cover: *Hecticoceras*, 3,5 cm (oben), *Mirosphinctes*, 5 cm (links), *Euaspidoceras*, 8,5 cm (rechts)

Seite 6, *Sepia*: João Carvalho, CC BY-SA 2.5 <<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.5/>>, via Wikimedia Commons

Seite 6, *Nautilus*: Hans Hillewaert, [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Nautilus_pompilius_\(detail\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Nautilus_pompilius_(detail).jpg)

Seite 6, Weinbergsschnecke: Jürgen Schoner, CC BY-SA 3.0 <<http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/>>, via Wikimedia Commons

¹ Lehmann (1976)

² Nicht zu verwechseln mit den heteromorphen Ammoniten *Baculites* aus der Kreide

³ Kontrovers diskutiert wird die Stellung von *Eopsiloceras*, dessen Gehäusegeometrie derjenigen von *Psiloceras* gleicht

⁴ Sauerstoff besteht bei Standardbedingungen zu 99,76% aus dem Isotop ¹⁶O, dessen Kern aus 8 Protonen und 8 Neutronen besteht. Der Anteil des Isotops ¹⁸O mit 10 Neutronen liegt bei rund 0,2%.

⁵ Moriya et al. (2003)

⁶ Tajika et al. (2014) berechneten bei Normannites einen Massenanteil des Gehäuses von 15%

⁷ Bruun A.F., 1943: *The Biology of Spirula spirula*

⁸ Vgl. Dunstan et al. (2011)

⁹ In Form des energiereichen Moleküls Adenosintriphosphat (ATP)

¹⁰ Die Cl⁻ Ionen folgen passiven den Na⁺ Ionen

¹¹ Die Dichte des Gehäuses lag bei 2,5 bis max. 3,0 g/cm³, diejenige des Weichkörpers bei rund 1,1 g/cm³ (Hoffmann et al., 2015)

¹² Nach Kröger (2002) lag der maximal kompensierbare Schalenverlust bei Ammoniten vier Mal höher als beim rezenten *Nautilus*

¹³ Vgl. Warn und Martin (1978)

¹⁴ Andererseits sind die Septen von *Nautilus* deutlich dicker und sein Gehäusebauplan weicht von demjenigen der Ammoniten ab

¹⁵ Eingeführt durch Seilacher (1973)

¹⁶ Namentlich französische Forscher wie Alcide d'Orbigny, Henri Marie Ducrotay de Blainville und E. Munier-Chalmas – Quelle: Anderas E. Richter (1982)

¹⁷ Vgl. zum Geschlechtsdimorphismus u.a. E. Richter (1982)

¹⁸ Vgl. dazu die Fotografien in Lehmann (1976), Seite 66/67

¹⁹ Vgl. dazu und nachfolgend Lehmann (1976)