

## Ammoniten-Kiefer aus dem Callovium Russlands

VASILIJ V. MITTA, Moskau & HELMUT KEUPP, Berlin \*)

Mit 5 Abbildungen

### Inhaltsübersicht

Abstract.....	125
Zusammenfassung .....	125
I. Einführung.....	125
II. Material und Lokalitäten.....	127
III. Diskussion .....	132
Danksagung .....	133
Literatur .....	133

### Abstract

Two findings of ammonoid jaw apparatuses from the Callovian of Russia are described and classed with the genera *Costacadoceras* and *Kosmoceras*, respectively. Their different morphology confirm the opinion that both genera do not belong to the same superfamily Stephanoceroidea as mentioned by ARKELL et al. (1957), rather the Kosmoceratids have to classify with the Perisphinctoidea.

### Zusammenfassung

Zwei Funde von Ammonoideen-Kiefern aus dem Callovium Russlands werden vorgestellt und den Ammoniten-Gattungen *Costacadoceras* beziehungsweise *Kosmoceras* zugeordnet. Die unterschiedliche Ausbildung der Aptychen bestätigt, dass beide Ammoniten-Taxa nicht derselben Überfamilie Stephanoceroidea angehören (ARKELL et al., 1957), sondern die Kosmoceratidae den Perisphinctoidea zuzuordnen sind.

---

\*) Anschrift der Verfasser: Dr. VASILIJ V. MITTA, Russian Academy of Sciences, Palaeontological Institute, Profsojuznaja 123, 117997 Moskau, Russia, e-mail: vmitta@mail.ru; Prof. Dr. HELMUT KEUPP, Freie Universität Berlin, Institut für Geologische Wissenschaften, Fachrichtung Paläontologie, Malteserstr. 74-100, Haus D, 12249 Berlin, Germany, e-mail: keupp@zedat.fu-berlin.de

## I. Einführung

Erste Beschreibungen von Kieferelementen bei Callovium-Ammoniten in Form von gering verkalkten Aptychen gehen bereits auf QUENSTEDT (1856, 1887) und LAHUSEN (1883) zurück. Dennoch ist ihre Zahl gering geblieben und die gesicherte Zuordnung zu bestimmten Ammoniten-Taxa oft fraglich. Ursache dafür ist die meist isolierte Erhaltung bzw. die möglicherweise sekundäre Einschwemmung isolierter Kieferelemente in die Wohnkammer, die eine artliche Zuordnung oft spekulativ erscheinen lassen. Dies gilt beispielsweise für die Zuordnung des „*Praestriptychus kostromensis* TRAUTH, 1939“ zu *Sigaloceras* cf. *gali-laeii* (OPPEL) in dessen Wohnkammer die fraglichen Aptychenfragmente erhalten wurden (NIKITIN, 1884), wie auch für den von LEHMANN (1972) als vermeintlichen *Quenstedtoceras*-Aptychus beschriebenen isolierten *Granulaptychus* aus dem Ober-Callovium von Lukov, Polen, der nachträglich als Unterkiefer eines Kosmoceraten erkannt werden konnte (DZIK, 1986, SCHWEIGERT, 2000). Dagegen lassen die eindeutigen *in situ*-Funde beispielsweise eines *Granulaptychus calloviensis* TRAUTH in der Wohnkammer eines *Kosmoceras* (SCHWEIGERT, 2000) beziehungsweise eines *Lamellaptychus* in so genannter „Verschlussposition“ eines *Lissoceras* (KEUPP, 2003) jeweils eine sichere artspezifische Zuordnung der Aptychus-Typen zu.

Der spezifischen Ausbildung von Kieferelementen der Ammoniten, besonders der Unterkiefer, wird zunehmend Bedeutung für paläoökologische Interpretationen der Ammoniten einerseits, besonders aber ihrer phylogenetischen Stellung andererseits beigemessen. Ausgehend von der Prämisse, dass die Umbildung des einteiligen Anaptychus in einen zweiklappigen Aptychus im Toarcium nur einmal innerhalb der Hildocerataceae erfolgte, schlagen ENGESER & KEUPP (2002) für alle Aptychus-tragenden Ammoniten das Taxon Aptychophora vor. Aptychen gelten danach als Synapomorphie des Monophylums, auf deren speziellen Differenzierungen sich innerhalb des Taxons Verwandtschaftsbeziehungen begründen lassen.

Bei der paläoökologischen Interpretationen ammonitischer Kieferapparate muss deutlich zwischen dem Anaptychus- und Aptychus-Typ unterschieden werden. Für die meisten Vertreter des Anaptychus-Typs kann von einer überwiegend räuberischen Lebensweise mit einem funktionalen Kieferapparat ausgegangen werden, dessen mehr oder weniger ausgeprägte innere Lamellen des Unterkiefers als effektive Muskelansatzstellen dienen konnten (KEUPP et al., 1999). Gelegentlich auftretende Verkalkungen des Anaptychus (z.B. „*Rhynchaptychus*“ LEHMANN et al., 1980; KEUPP, 2000) weisen daher auf einen zunehmend hartschaligen Nahrungserwerb hin.

Dagegen legt die weitgehende Reduktion innerer Lamellen bei den Unterkiefern der Aptychophora eine Transformation des Unterkiefers in ein Operkulum nahe (SEILACHER, 1993). Folgen wir der bis heute jedoch nicht generell akzeptierten Vorstellung (vergl. z.B.: SCHWEIGERT & DIETL, 2001), dass der Aptychus durch Aufgabe seiner ursprünglichen Kiefer-Funktion in ein Operkulum umgewandelt wurde, kann für die Aptychophora auf eine eher mikrophage Ernährung, zum Teil in einem bodennahen Flachwasser-Habitat geschlossen werden (KEUPP, 2000, 2003).

Erstmalig werden hier Unter- und Oberkiefer vorgestellt, deren Zuordnung zu Cado-ceraten sehr wahrscheinlich gemacht werden kann. In Verbindung mit der Dokumentation eines weiteren Aptychus-Fundes aus dem russischen Callovium, wird die unterschiedliche systematische Stellung der beiden ursprünglich (ARKELL et al., 1957) in derselben Superfamilie Stephanoceratoidea integrierten Familien Kosmoceratidae und Cardioceratidae erneut untermauert (vergl. ENGESER & KEUPP, 2002).

## II. Material und Lokalitäten

### 1. Kiefer von *Costacodoceras* von Poretckoe an der Sura:

Das hier beschriebene Ensemble isolierter Ober- und Unterkiefer-Elemente, die zusammen mit Resten perlmuttschaliger mikroconcher Gehäuse von *Costacodoceras* cf. *mundum* (SASONOV) in einer phosphoritischen Kalkkoncretion eingeschlossen sind, hat einer der Autoren (V.M.) im Jahr 2002 im Sura-Becken (Mittleres Wolga-Gebiet, Republik Chuvachian) an der Basis der Tongrube nahe der Ortschaft Poretckoe gefunden. Das dort aufgeschlossene Profil (Abb. 1) zeigt von unten nach oben folgende Schichtglieder:

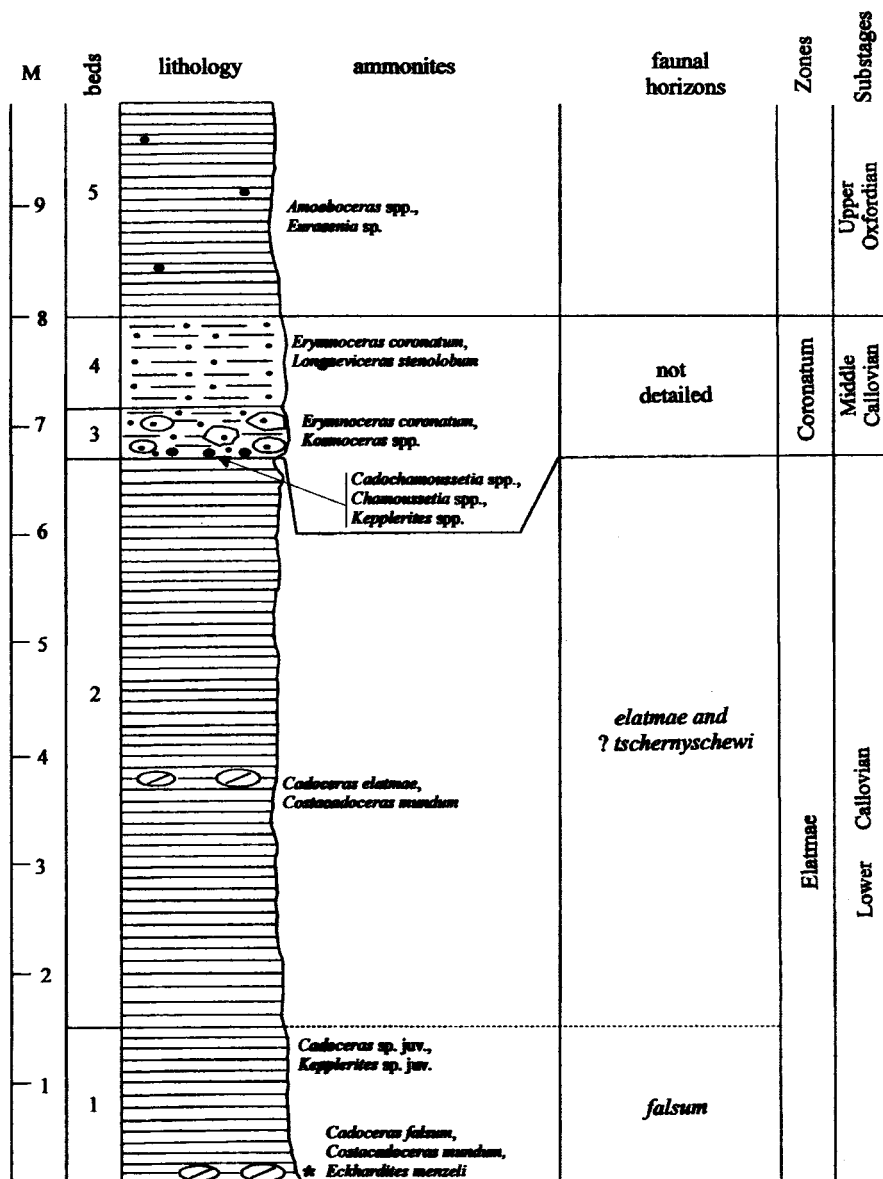


Abb.1: Profil im Callovium-Oxfordium-Grenzbereich bei Poretckoe an der Sura.

### **Unter-Callovium (Elatmae Zone, *falsum*- Horizont):**

(1) Dunkelgraue bis schwarze dichte Tonsteine. An ihrer Basis treten große graue Kalk-Konkretionen auf, die nicht selten zahlreiche Ammoniten einer artenarmen Assoziation enthalten: *Cadoceras falsum* VORONETZ, *Costacadoceras mundum* (SASONOV), und gelegentlich *Eckhardites menzeli* (MOENNIG). In den überlagernden, ca. 1,5 m erschlossenen Tonsteinen finden sich perlmuttschalig erhaltene Fragmente verdrückter und pyritisierter Gehäuse des gleichen Artenspektrums: *Cadoceras* sp., *Costacadoceras* sp..

### **Unter-Callovium (Elatmae Zone, *elatmae*- Horizont):**

(2) 5,3 m graue, im oberen Teil bräunliche Tone, oft mit Gipskristallen und rot-braun oxydierten ehemaligen Pyrit-Einschlüssen. Etwa in der Mitte des Schichtpaketes befindet sich eine Lage mit grauen Kalk-Konkretionen, die *Cadoceras elatmae* (NIKITIN) und *Costa-cadoceras mundum* (SASONOV) enthalten.

### **Mittel-Callovium (Coronatum Zone):**

(3) 0,2-0,5 m rot-brauner, kalkiger, oolitischer Ton. An der Basis tritt ein Aufarbeitungshorizont auf mit schlecht gerundeten Geröllen aus gelb-grauen Mergelkalken und umgelagerten phosphatisierten bzw. mergelichen Steinkernen von *Kepplerites* (*Gowericeras*) cf. *russiensis* MITTA, K. (G.) ex gr. *gowerianus* (SOWERBY), *Cadochamoussetia surensis* (NIKITIN), *C. subpatruus* (NIKITIN), *Chamoussetia* cf. *chamousseti stuckenbergii* (LAHUSEN), *C. buckmani* CALLOMON & WRIGHT. Die nachgewiesenen Arten stammen aus unterschiedlichen Zonen und Subzonen des Unter Callovium. In der Schichtenfolge sind darüber hinaus nicht selten *Erymnoceras coronatum* (BRUGIÈRE in d'ORBIGNY) und *Kosmoceras* sp. anzutreffen.

(4) 0,4-0,9 m grauer, teils schwach grünlicher, oolitischer Tonstein mit *Erymnoceras* sp., *Rondiceras stenolobum* (KEYSERLING).

### **Unter-Oxfordium**

(5) Mindestens 2 m graue, mergelig-kalkige Tone mit dunkel-grauen Phosphorit-Geoden. In den Konkretionen sind *Amoeboceras* spp., inklusive *A. cf. alternans* (v. BUCH), und *Eurasenia* sp. anzutreffen.

Die Konkretion mit den Kiefer-Elementen, die mit Resten eines makroconchen *Cadoceras* sp. juv. cf. *falsum* VORONETZ und des mikroconchen Pendants *Costacadoceras* sp. juv. ex gr. *mundum* (SASONOV) vergesellschaftet sind, stammt unmittelbar von der Basis der Schicht 1. Das Stück stellt - abgesehen von einem 1999 im selben Niveau gefundenen und durch einen Brand zerstörten Beleg- den ersten Nachweis von Ammoniten-Kiefern von diesem Fundort dar.

### **Beschreibung der Kiefer (Abb. 3):**

Die mindestens sieben Reste von untereinander gleichartigen Kiefer-Apparaten, die in der aufgebrochenen Konkretion erkennbar sind, werden von einer sehr dünnen, dunkelbraunen (? Concholin-) Tapete bedeckt. Aufgrund ihrer nahezu ausschließlichen Vergesellschaftung mit Gehäuseresten von Cadoceraten (vergl. Profilbeschreibung) werden sie der mikroconchen Gattung *Costacadoceras* (Abb. 5) zugeordnet. Der am besten und vollständig erhaltene Kieferapparat (Abb.3) ist disartikuliert, die ursprünglich zum selben Kieferapparat gehörenden Ober- und Unterkieferelemente liegen aber unmittelbar nebeneinander.

Der schlanke in Dorsalansicht liegende Oberkiefer ist insgesamt 6 mm lang, wobei die hinteren 4 mm als freie nach hinten nur geringfügig divergierende Flügel (Divergenzwinkel von 25°) erscheinen. Die maximale Breite beträgt 3 mm. Auf der Außenseite der

Flügel sind subkonzentrische Anwachslinien deutlich erkennbar. Nur die vorderen 2 mm des Oberkiefers sind dorsal verwachsen. Bei keinem der überlieferten Oberkiefer sind im vorderen Abschnitt Reste einer äußeren Lamelle erkennbar. Der Oberkiefer scheint deshalb nur homogen aus der Inneren Lamelle aufgebaut zu sein. Bei Coleoiden (vergl. DZIK, 1986) und vielen Anptychus-tragenden Ammonoideen (vergl. z.B.: TANABE & LANDMAN, 2002) ist die äußere Lamelle für die Bildung eines schnabelartig aufgesetzten Rostrums verantwortlich.

Der dem Oberkiefer zugehörige Unterkiefer, der um ca. 130° im Uhrzeigersinn gedreht unmittelbar vor dem Oberkieferelement eingebettet wurde, ist zweiklappig und entlang einer 3,3 mm langen Symphyse gelenkt (*Praestriptychus*). Die Einzelklappe wirkt bei einer Gesamtlänge von 4 mm und einer Breite von 3 mm gedrunken. Infolge der seitlichen Einbettung ist die rechte Klappe exponiert, während die untergeschlagene linke Klappe weitgehend verdeckt wird. Von ihr ist lediglich die Innenseite der Symphysenkante sichtbar. Die nur gering verkalkten Klappen erscheinen nahezu glatt und zeigen nur schwache, subkonzentrische Anwachslinien.

### **Kosmoceratiden-Aptychus von Manturovo an der Unzha**

Der Aptychus konnte kürzlich in den Sammlungsbeständen des Geologischen Museums Vernadsky, Moskau, wieder entdeckt werden. Laut Etikett geht der Fund auf M. I. SOKOLOV zurück, der ihn Anfang der 20-er Jahre des letzten Jahrhunderts im Unter-Callovium nahe der Ortschaft Manturovo im Kostroma-Gebiet gefunden hat. In dem Beitrag SOKOLOV (1929) wird der Fund zwar erwähnt, eine Beschreibung und Bewertung steht aber bis heute aus. Das Jura-Profil bei Manturovo an der Unzha ist bis heute erhalten und wurde erst jüngst von V. MITTA (2000) beschrieben. Danach sind am rechten Ufer der Unzha, im Bezirk Manturovo des Kostroma Gebietes von unten nach oben folgende Schichten erschlossen (Abb. 2):

### **Trias (Vetlugian)**

- An der Basis sind 4,3 m mächtig Wechsellagerung von bunten, glimmerführenden Sand- und Tonsteinen aufgeschlossen.

### **Unter-Callovium (Elatmae Zone)**

- Das Callovium setzt transgressiv mit dunkel-grauen, stellenweise glimmerhaltigen und etwas sandigen Tonsteinen schwankender Mächtigkeit ein. Im basalen Aufarbeitungs-horizont trifft man nicht selten gut gerundete Quarzgerölle mit Durchmesser bis 5, selten auch bis 8 cm, sowie gerundete Fragmente von Ammoniten und Belemniten an. Im untersten Abschnitt des Schichtpaketes sind vereinzelt Lagen von gelb-grauem tonigem Sand zwischengeschaltet. 80 cm über der Jura-Basis weist ein ausgeprägter Erosionshorizont mit inkohlten, phosphatisierten- und pyritisierten Holzresten, Pyrit- und Jarosit-Aggregaten von bis zu 25 cm Durchmesser auf eine erneute Diskontinuitätsfläche hin. Unter der Diskontinuitätsfläche wurde *Cadoceras* cf. *falsum* VORONETZ, über ihr *C.* cf. *elatmae* (NIKITIN) gefunden. Im oberen Abschnitt des 2 bis maximal 3.6 m mächtigen Tonsteinpaketes, der mit einer Lage von bis 30 cm großen, brotlaibformigen, grauen Kalkkonkretionen einsetzt, konnten *Cadoceras* ex gr. *tschernyschewi* D. SOKOLOV, *Eckhardites pavlowi* (SMORODINA), und *Keplerites* sp. juv. überwiegend in Form pyritisierter und deformierter Phragmokonien nachgewiesen werden. Sehr wahrscheinlich stammt auch der Lektotyp von *Eckhardites pavlowi* (SMORODINA), der von SOKOLOV (1929) in einer „großen grauen Kalk-Konkretion“ im Jahre 1925 gefunden wurde, aus dieser Schicht. Die in dem Schichtpaket enthaltenen Ammoniten erlauben durch den Nachweis der *falsum*-, *elatmae*- und *tschernyschewi*-Horizonte eine Einstufung in die unterste Subzone der Elatmae-Chronozone.

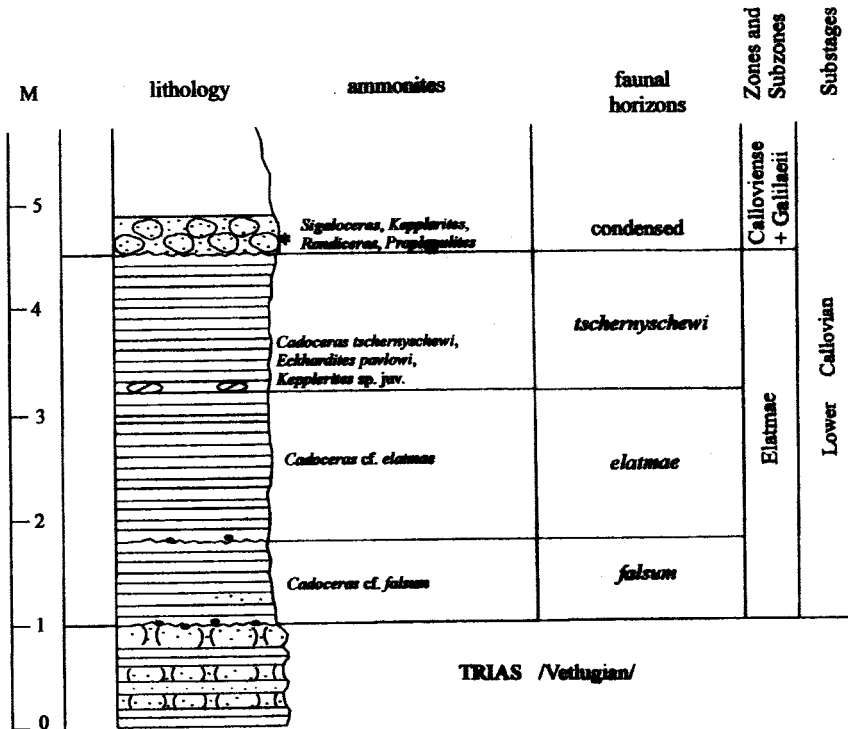


Abb. 2: Callovium-Profil am Ufer der Unzha, bei Manturovo im Kostroma Gebiet.

### Unter-Callovium (Gowerianus- und Calloviense Zonen)

· Im Profiltop sind unter dem Boden des Uferhanges noch 0,55 m dunkle, sandige Tonsteine erschlossen, die in tonige Grobsandstein übergehen. Sie enthalten zahlreiche karbonatisch gebundene, sandige Konkretionen und Aufarbeitungskomponenten mit zahlreichen Ammoniten des spätesten Unter-Callovium: *Kepplerites galilaeii* (OPPEL), *Sigaloceras* spp., *Rondiceras* spp., *Novocadoceras* spp., *Proplanulites* spp.. Die Ammoniten belegen den kondensierten Charakter des Schichtpaketes, in dem folgende 4 Faunenhorizonte nachweisbar sind:

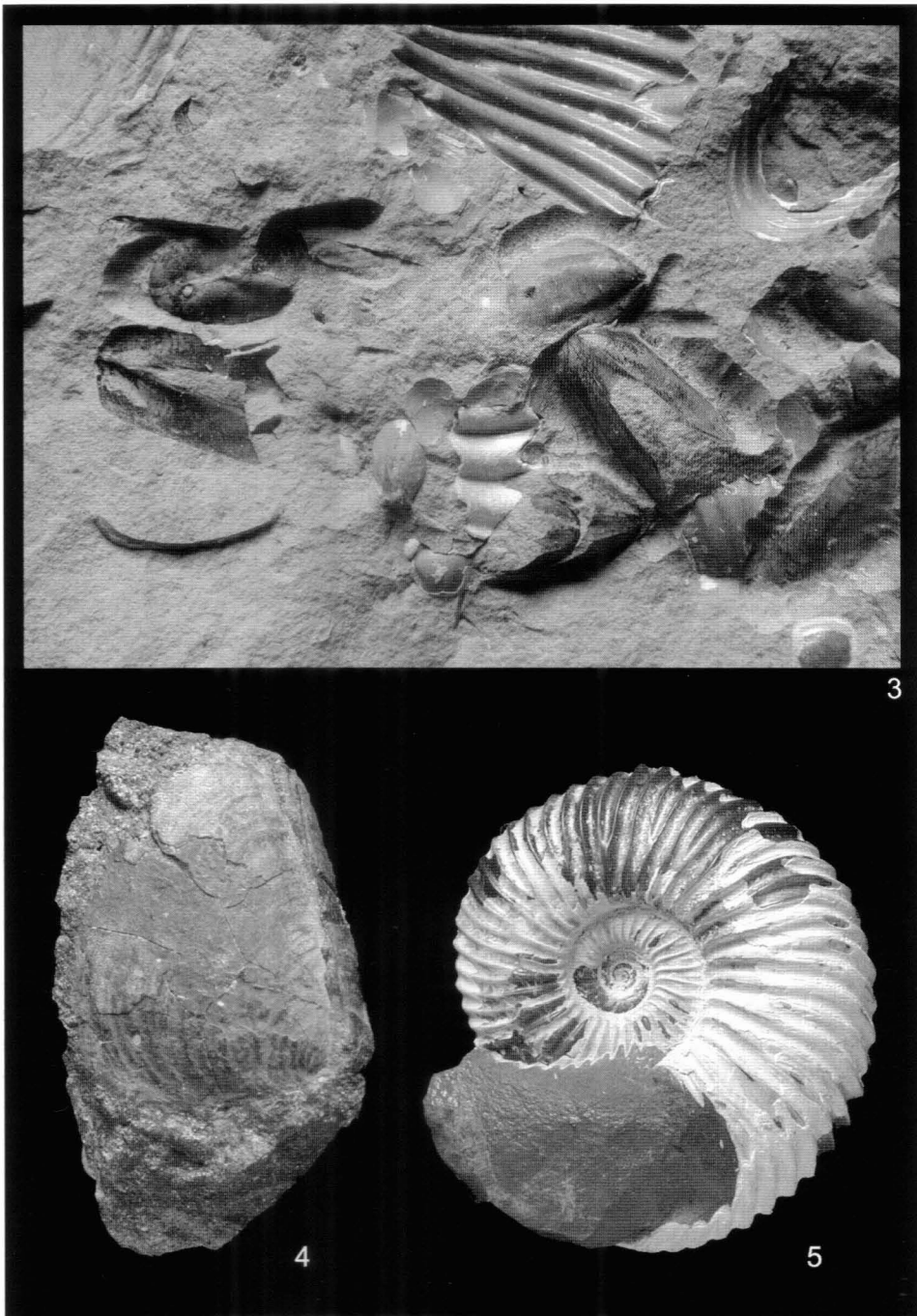
· **galilaeii-Horizont:** *Kepplerites (Gowericeras) galilaeii* (OPPEL), *K. (Toricellites) ex gr. curticornutus* (BUCKMAN), *Rondiceras sokolovi* (KISELEV), *Novocadoceras* sp., *Proplanulites* sp.

· **calloviense-Horizont:** *Sigaloceras (Sigaloceras) calloviense* (SOWERBY), *S. (Gulielmina) quinqueplicata* (BUCKMAN), *Rondiceras geerzense* (BEHRENDSEN), *Novocadoceras* sp., *Proplanulites* sp.

· **micans-Horizont:** *Sigaloceras (Sigaloceras) micans* (BUCKMAN), *S. (Gulielmina) sp.*, *Rondiceras geerzense* (BEHRENDSEN), *Novocadoceras* sp.

· **pagei-Horizont:** *Sigaloceras (Catasigaloceras) pagei* MITTA, *Sigaloceras (Gulielmiceras) sp.*, *Rondiceras geerzense* (BEHRENDSEN), *Novocadoceras* sp.

Der hier beschriebene Aptychus, in dessen phosphatischer Sandsteinmatrix ein Fragment von *Rondiceras ex gr. sokolovi - geerzense* enthalten ist, stammt ohne Zweifel aus der kondensierten Schicht im Top des Profils und lässt sich anhand der Matrix wahrscheinlich



**Abb. 3:** Mehrere Kieferapparate mutmaßlich von *Costadoceras*, Unter-Callovium, Poretzkoe an der Sura. Größe des Kieferapparates unmittelbar unterhalb des Ammonitenfragmentes: quer liegender *Prästriptychus*: 4 x 3 mm, Länge des davor liegenden Oberkiefers: 6 mm. (leg.: V.V. MITTA; coll. H.KEUPP, FU Berlin, MAa-473); **Abb. 4:** Doppelklappiger *Granulaptychus* (Kosmoceratidae), Unter-Callovium Manturovo, Kostroma-Gebiet (leg.: M.I. SOKOLOV; Coll. VERNADSKY Geol. Museum, Moskau). Größe der Einzelklappen: 24 x 19 mm; **Abb. 5:** Vollständiges Gehäuse des mikroconchen Taxons *Costadoceras mundum* (SASONOV) Unter-Callovium, Poretzkoe an der Sura. Durchmesser: 30 mm. (legit V.V. MITTA; coll.H.KEUPP, FU Berlin: MAa-1920)

dem *galilaei*- oder *calloviense*-Horizont zuordnen. Aus demselben stratigraphischen Niveau eines nicht weit entfernten Fundortes stammt auch das fragliche Aptychen-Fragment NIKITIN'S (1885).

### Beschreibung des Aptychus (Abb. 4)

Der doppelklappig erhaltene Aptychus liegt als Steinkern in einem schwarzen, Detritus-reichen, Fe-oolithischen Kalk vor, dessen Oberfläche die subkonzentrische Anwachsstreifung der Aptychus-Innenseite erkennen lässt. Von den rechten Klappe existiert zusätzlich ein Teil des Abdruckes, der zum einen Reste der sehr dünnen Kalkschale des Aptychus selbst enthält, zum anderen dort, wo die Schale entfernt ist, auch das Negativrelief der unregelmäßigen Körnung der Außenseite erkennen lässt (*Granulaptychus*).

Die maximale Länge der Einzelklappen beträgt 24 mm, die Breite 19 mm. Die Symphyse, entlang der die beiden Klappen geringfügig übereinander geschoben sind, ist 22 mm lang. Morphologie und Struktur des Aptychus entsprechen dem jüngst von SCHWEIGERT (2000) abgebildeten *in situ*-Fund eines *Granulaptychus* in der Wohnkammer eines *Kosmoceras*, so dass an der Kosmoceraten-Zugehörigkeit unseres Aptychen kaum Zweifel besteht.

## III. Diskussion

Der Kieferapparat von *Costacadoceras*, bestehend aus dem schlanken, langflügeligen Oberkiefer und einem gedrungenen, nur gering verkalkten, zweiklappigen Unterkiefer, weist ein noch relativ ausgewogenes Größenverhältnis auf. In Analogie zu den modernen Cephalopoden, die ihren Kieferapparat als effektive **Beißwerkzeuge** nutzen, könnte daraus auch eine solche Funktion abgeleitet werden. Jedoch hätte die Reduktion der äußeren Oberkiefer-Lamelle, und damit der Verlust eines **schnabelartigen** Rostrums, seine funktionelle Effektivität deutlich eingeschränkt. Die bereits zweiklappige Ausbildung des Unterkiefers spricht zudem für dessen Operculum-Funktion. Da wir mit SEILACHER (1993) übereinstimmen, dass ein Organ nur nach Aufgabe seiner ursprünglichen Funktion für neue Aufgaben transformiert werden kann, gehen wir davon aus, dass die Cadoceraten - wie alle Aptychophora - grundsätzlich mikrophag waren. KEUPP et al. (1999) und KEUPP (2000) weisen bereits darauf hin, dass eine zunächst vorstellbare vollständige Reduktion des Oberkiefers nicht möglich war, da dessen Innere Lamelle als **Anheftung** für den oberen Ast des geteilten Oberen Mandibularmuskels auch nach Aufgabe der **Beiß-Funktion** notwendig war. Nach ENGESER & KEUPP (2002) ist die Unterkiefer-Ausbildung in Form eines *Praestriaptychus* synapomorphes Merkmal der Stephanocerataceae. Somit bestätigt der Fund die klassische Zuordnung der Cadoceratinae zu den Stephanocerataceae.

Die Tatsache, dass Kosmoceraten einen **abgeleiteten** Aptychus mit auffälliger Körnelung der Außenseite (*Granulaptychus*) haben, belegt, dass die Kosmoceraten kein Derivat der Stephanoceratoidea sein können, die - wie auch die primitiven „Perisphinctidae“ (sensu lato) - grundsätzlich durch konservative Praestriaptychen **gekennzeichnet** sind (ENGESER & KEUPP, 2002). Vielmehr ergibt sich für die Kosmoceraten eine **phylogenetische** Stellung nahe der Wurzel der fortschrittlichen „Perisphinctidae“ (= sensu stricto), als deren Synapomorphie der *Granulaptychus* gelten kann. Für die Systematik der Ammonitina in ihrer Fassung von ARKELL et al. (1957) beziehungsweise auch DONOVAN et al. (1981) ergeben sich daraus zwei Konsequenzen:

1. Die Kosmoceratidae HAUG, 1887 sind aus der Überfamilie Stephanoceratoidea NEUMAYR, 1975 auszugliedern und der Überfamilie Perisphinctoidea STEINMANN, 1890 zuzuordnen.



2. Die Überfamilie Perisphinctoidea kann nach der Aptychen-Ausbildung in insgesamt drei, jeweils monophyletische Einheiten mit *Praestriptychus* („Perisphinctidae sensu lato“, *Granulaptychus* („Perisphinctidae sensu stricto“ inklusive Kosmoceraten) und *Laevaptychus* (Aspidoceratidae) untergliedert werden. Die Familie „Perisphinctidae STEINMANN, 1890“, die auch in der modifizierten Fassung von CALLOMON (in DONOVAN et al., 1981) Gruppen mit Praestriptychen und Granulaptychen enthält, ist somit polyphyletisch.

## Danksagung

Wir danken dem DAAD für die finanzielle Unterstützung, ohne welche die Zusammenarbeit der Autoren nachhaltig gefördert wurde. Herr W. MÜLLER, FU Berlin, half bei den Fotoarbeiten.

## Literatur

- ARKELL, W.J., FURNISH, W.M., KUMMEL, B., MILLER, A.K., MOORE, R.C., SCHINDEWOLF, O.H., SYLVESTER-BRADLEY, P.C., WRIGHT, C.W. (1957): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L (Mollusca 4). - 490 pp.
- DONOVAN, D.T., CALLOMON, J.H. & HOWARTH, M.K. (1981): Classification of the Jurassic Ammonitina. - In: HOUSE, M.R. & SENIOR, J.R. (eds.): The Ammonoidea. System. Ass. Spec. Vol.18: 101-155.
- DZIK, J. (1986): Uncalcified cephalopod jaws from the Middle Jurassic of Poland. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte 1986: 405-417
- ENGESER, T. & KEUPP, H. (2002): Phylogeny of the aptychi-possessing Neoammonoidea (Aptychophora nov., Cephalopoda). - Lethaia 34: 79-96.
- KEUPP, H. (2000): Ammoniten, Paläobiologische Erfolgsspiralen, 165 p.; Stuttgart (Thorbecke)
- KEUPP, H. (2003): Aptychen: Kiefer, Deckel oder beides? Fossilien 2003(2): 104-110.
- KEUPP, H., RÖPER, M. & SEILACHER, A. (1999): Paläobiologische Aspekte von *syn vivo*-besiedelten Ammonoideen im Plattenkalk des Ober-Kimmeridgiums von Brunn in Ostbayern. - Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen E30: 121-145.
- LAHUSEN, I. (1883): Die Fauna der jurassischen Bildungen des Rjasanischen Gouvernements. - Mém. Com. Géol., 1 (1): 94 S.
- LEHMANN, U. (1972): Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten. - Paläontologische Zeitschrift 46: 34-48.
- LEHMANN, U., TANABE, K., KANIE, Y., FUKUDA, Y. (1980): Über den Kieferapparat der Lytoceratacea (Ammonoidea). - Paläontologische Zeitschrift 54: 319-329.
- MITTA, V.V. (2000): Ammonites and biostratigraphy of the Lower Callovian of the Russian platform. - Bulletin CF VNIGNI, 3: 144 S. (in russisch).
- NIKITIN, S. (1884): Die Cephalopodenfauna der Jurabildungen des Gouvernements Kostroma. - Verhandlungen der kaiserlich russischen Mineralogischen Gesellschaft 20(2): 1-76.
- NIKITIN, S., 1885: Allgemeine geologische Karte von Russland, Blatt 71. - Mém. Com. Géol., 2 (1): 218 S. (in russisch).
- QUENSTEDT, F.A. (1856): Der Jura. - 842 S., Tübingen (LAUPP).
- QUENSTEDT, F.A. (1887): Die Ammoniten des Schwäbischen Jura, 2. Der Braune Jura. - 441-815; Stuttgart (Schweizerbart).
- SCHWEIGERT, G. (2000): Über den Aptychus der mitteljurassischen Ammonitengattung *Kosmoceras*. - Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte 2000(11): 698-704.
- SCHWEIGERT, G. & DIETL, G. (2001): Die Kieferelemente von *Physodoceras* (Ammonoidea, Aspidoceratidae) im Nusplinger Plattenkalk (Oberjura, Schwäbische Alb). - Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen E36: 131-143.

- SEILACHER, A. (1993): Ammonite aptychi: how to transform a jaw into an operculum? - American Journal of Science, **293A**: 20-32.
- SOKOLOV, M.I. (1929): Geologische Untersuchungen an der Unzha im Jahre 1925. - Izv.Assoc.NII pri I MGU, **2** (1): 5-31 (in russisch).
- TANABE, K. & LANDMAN, N.H. (2002): Morphological Diversity of the Jaws of Cretaceous Ammonoidea. - Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt Wien, **57**: 157-165.
- TRAUTH, F., 1930: Aptychenstudien III-V. - Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, **44**: 329-411.