SONDER-ABDRUCK

aus

PALAEONTOGRAPHICA

BEITRÄGE ZUR NATURGESCHICHTE DER VORZEIT

Band 111. Abt. A.

ÜBER APTYCHEN (AMMONOIDEA)

VON

OTTO H. SCHINDEWOLF

TÜBINGEN

MIT 9 TAFELN UND 6 ABBILDUNGEN IM TEXT

STUTTGART

E. SCHWEIZERBART'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG

(NÄGELE u. OBERMILLER)

1958

Alle Rechte, auch das der Übersetzung, vorbehalten
Printed in Germany.

Jegliche Vervielfältigung einschl. photomechanischer Wiedergabe der in dem Band enthaltenen Beiträge
nur mit ausdrücklicher Genehmigung durch den Verlag

A. Oelschläger'sche Buchdruckerei, Calw

Palaeontographica Abt. A	111	Liefg. 1—4	1—46	Stuttgart, Juli 1958

ÜBER APTYCHEN (AMMONOIDEA)

VON

OTTO H. SCHINDEWOLF, TÜBINGEN

MIT TAFEL 1—9 UND 6 ABBILDUNGEN IM TEXT

Zusammenfassung

Ein neu aufgefundenes *Physodoceras* mit Aptychus in Verschlußstellung beweist entgegen manchen neuerdings geäußerten Zweifeln, daß die Aptychen Deckelorgane der Ammoniten sind. Sie können indes auf Grund ihres Schalenbaus nicht in einer ventralen Mantelduplikatur gebildet sein, wie es die heute herrschende Auffassung annimmt. Bisher unveröffentlichtes Material, darunter eine große Oppelien-Platte von Eichstätt im Frankfurter Senckenberg-Museum, lehrt, daß die sog. „Normalstellung" der Aptychen nicht der primären topographischen Lage im Tierkörper, sondern lediglich dem Normalfall bei einer bestimmten Einbettungsweise entspricht, also eine sekundäre Fossilisations-Erscheinung ist. Dieses Argument für eine ventrale Lage der Aptychen kommt damit in Fortfall. Alle Anzeichen lassen sich vielmehr zwanglos dahin deuten, daß sie an der Dorsalseite des Tieres orientiert waren und von einem der Kopfkappe des *Nautilus* homologen Organ erzeugt wurden. Die Aptychen sind infolgedessen keine Ausscheidungsprodukte des Mantels, sondern eines dorsalen Tentakelpaares, was ihre völlig verschiedene Schalenstruktur gegenüber den Ammoniten-Gehäusen sowie weitere Eigenheiten erklärt. — Eine besondere, in den Nomenklatur-Regeln zu verankernde Benennungsweise der Aptychen wird für unnötig und wenig empfehlenswert gehalten.

Inhalt

	Seite
I. Einleitung und Problemstellung	2
II. Über die topographische Lage, Struktur und Bildung der Aptychen	3
1. Ein *Physodoceras* mit Aptychus in Verschlußstellung	3
2. Zur morphologischen Terminologie der Aptychen	6
3. Über den strukturellen Bau der Aptychen	8
4. Über die stoffliche Zusammensetzung der Aptychen	17
5. Bildungsweise und Entstehungsort der Aptychen	19
6. Die Frankfurter Oppelien-Platte und die „Normalstellung" der Aptychen	24
7. Einige pathologische Aptychen	29
8. Aptychen und Wohnkammerlänge	32
9. Allgemeine Schlußfolgerungen	35
III. Zur Nomenklatur der Aptychen. Das Problem der „Parataxa"	38
1. Allgemeines über „Parataxa"	39
2. Spezielles über Aptychen	40
Literatur	42
Tafel-Erläuterungen	44

I. Einleitung und Problemstellung

Die Erforschungsgeschichte der Aptychen ist reich an Irrwegen und Fehldeutungen. Nachdem man früher die allerverschiedensten Invertebraten- und Vertebraten-Gruppen als Erzeuger der Aptychen in Betracht gezogen hatte, konzentrierten die Deutungen sich allmählich auf die Ammonoideen. In unsicherem Tasten wurden hier zunächst Beziehungen zu allen erdenklichen Organen und die verschiedenartigsten Funktionen erwogen. Die gegenwärtig vorherrschende Auffassung geht dahin, daß die Aptychen Deckelorgane der Ammoniten darstellen, wie (wenigstens für einen Teil der Formen) zuerst und seiner Zeit weit vorauseilend von E. Rüppell (1829) ausgesprochen worden ist. Von einer historischen Schilderung der mannigfaltigen älteren Interpretationen können wir hier absehen, da F. Trauth (1927—1936) in seinen „Aptychenstudien" mit großem Fleiß alles Wissenswerte darüber zusammengetragen hat. Als Fazit seiner umfassenden Erörterung des Für und Wider gelangte Trauth (1927, S. 175 ff.) zu dem Urteil, daß die Deckelnatur der Aptychen als eine gesicherte Tatsache, als „die allein richtige Deutung" gelten muß.

In der neueren Literatur dagegen werden gelegentlich wieder Zweifel an dieser Auffassung geäußert. Wir können hier absehen von der Deutung S. Scalia's (1922, 1923), der, wie schon manche ältere Autoren, in den Aptychen Panzerreste räuberischer Phyllocariden sah. Diese seien in die Wohnkammern der Ammoniten eingedrungen und hätten den Weichkörper verzehrt (nachdem früher H. v. Meyer [1831 a, S. 156; 1831 b, S. 396] umgekehrt angenommen hatte, die Ammoniten hätten die „Aptychen-Tiere" gefressen). Ja, gegen Ende der Kreidezeit sollen die Aptychen-Tiere sogar sämtliche Ammoniten aufgefressen und so zum Aussterben gebracht haben! Scalia scheint derart seltsamen Gedankengängen zuzuneigen; hatte er doch seinerzeit auch die Deckelkorallen als Brachiopoden und das vierseitige *Goniophyllum* bedenkenlos als Verwachsungsprodukt von vier *Calceola*-Individuen gedeutet! — Dennoch hat er einen Anhänger in I. Scatizzi (1935) gefunden, der sich in entschiedener Stellungnahme gegen F. Trauth ebenfalls für eine Zugehörigkeit der Aptychen zu den Phyllocariden ausspricht.

Ernster zu nehmen sind die Ausführungen von K. Beurlen (1957, S. 199). Er hält es aus allgemeinen Erwägungen für „unwahrscheinlich, daß Schwimmformen sich völlig in ihr Gehäuse zurückziehen und dieses dann auch noch mit einem Deckel verschließen". Ferner spräche die Zweiteilung der Aptychen gegen eine Deutung als Verschlußdeckel, und bei Ammoniten mit langen Ohrfortsätzen an der Mündung hätten sie eine Verschlußfunktion gar nicht ausüben können. So wird die Deckeltheorie als eine Verlegenheitslösung und nicht als eine begründete Deutung erklärt.

Auch R. C. Moore & P. C. Sylvester-Bradley (1957 a, S. L465) drücken sich sehr reserviert über die Natur der Aptychen aus. Sie räumen zwar ein: „these remains seem to comprise skeletal parts of ammonoid cephalopods", meinen aber, daß eine Anzahl älterer Autoren mit „seemingly cogent reasons" ihre Deutung als Operkularapparate abgelehnt habe. An anderer Stelle halten die gleichen Autoren (1957 c, S. 36) es für möglich, daß manche Aptychen auch zu Belemnoideen oder weichkörperigen Dibranchiaten gehören, was ebenfalls ihre Deckelnatur ausschließen würde.

Weiterhin sei erwähnt, daß H. v. Ihering noch 1922 (S. 78) seine bereits 1881 vertretene Deutung wiederholte, der Aptychus entspräche dem Nackenknorpel der Dibranchiaten, die Ammonoideen seien daher jener Cephalopoden-Gruppe zuzurechnen. — G. Steinmann (1925, S. 407) bezeichnete als seine letzte Meinungsäußerung den Aptychus als „ein aus verkalktem Knorpel bestehendes zweiklappiges Organ von unsicherer Bedeutung".

Diese Anzweiflungen und Ablehnungen haben mich überrascht, da ich die (bisher allerdings nur in geringer Zahl bekannten) Ammoniten mit Aptychen in Verschlußstellung, darunter vor allem das von S. P. Woodward beschriebene schöne Exemplar einer *Oppelia* aus dem Bajocium von Dundry (England), als ausreichende Beweise für die Deckelnatur der Aptychen anzusehen gewohnt war. Die gleiche Deutung schien mir auch hinsichtlich der devonischen Anaptychen zu gelten, die von H. Woodward

(1882) und J. M. CARKE (1884) seinerzeit (ähnlich wie später von SCALIA die Ammoniten-Aptychen) als Phyllopoden- bzw. Phyllocariden-Panzer angesprochen wurden. Vor Jahren hatte Dr. W. JESSEN auf meine Veranlassung eine statistische Bearbeitung eines sehr umfangreichen Materials von Anaptychen aus den tiefoberdevonischen Büdesheimer Schiefern der Eifel in Angriff genommen; leider ist sie unvollendet und unveröffentlicht geblieben. Es zeigte sich dabei eindeutig, daß alle die verschiedenen Umrißformen der vorliegenden Anaptychen sich entsprechenden Windungsquerschnitten von Goniatiten des gleichen Fundortes (*Manticoceras, Tornoceras*) zuordnen lassen, so daß an der Zusammengehörigkeit und ferner an der Deckelnatur der Anaptychen nicht zu zweifeln war.

Da aber manchen Autoren die bisherigen Beweisstücke nicht zu genügen scheinen, wird hier ein neuer Fund eines Ammoniten (*Physodoceras*) mit Aptychus in Verschlußstellung vorgelegt, der meines Erachtens über jeden vernünftigen Zweifel erhaben ist. Das Tübinger Geologische Institut verdankt dieses prächtige Exemplar, vielleicht das beste dieser Art überhaupt, Herrn cand. geol. E. WANNENWETSCH, der es mir freundlicherweise zur Auswertung überließ. Die Bekanntgabe dieses Stückes wird, wie ich hoffe, auch den hartnäckigsten Skeptiker davon überzeugen, daß die Aptychen Verschlußdeckel der Ammoniten, und nichts anderes sind. Für die Mehrzahl der Paläontologen jedoch dürfte der neue Fund nur eine Bestätigung längst gehegter Auffassungen bedeuten; er bietet insofern keine besonderen Probleme.

Wohl aber gewann ich bei meinem Studium der Literatur den Eindruck, daß im Hinblick auf Bau und Bildung der Aptychen noch manche offene bzw. nicht befriedigend beantwortete Fragen vorliegen. Das führte mich schließlich dahin, das Gesamtproblem der Aptychen neu aufzurollen, zu überprüfen, was es mit der sog. „Normalstellung" der Aptychen auf sich hat, welche Folgerungen sich aus ihrem — bisher ungenügend abgeklärten — Bau auf die topographische Lage und Bildungsweise im Ammoniten-Körper ergeben. Manches neue Material zur Lösung dieser Fragen kann hier beigebracht werden. Es ließ erkennen, daß die bisherigen Vorstellungen vielfach nicht mit den Tatsachen übereinstimmen und daher zu korrigieren sind.

Endlich wurden neuerdings die Aptychen von R. C. MOORE & P. C. SYLVESTER-BRADLEY (1957 b, c) zur Aufrollung einer schwierigen und weittragenden nomenklatorischen Frage herangezogen, über die während des Internationalen Zoologen-Kongresses in London 1958 entschieden werden soll. Auch dazu möchte diese Abhandlung anhangsweise einen Diskussionsbeitrag liefern.

Zahlreiche freundliche Helfer haben mich bei der Durchführung der Arbeit unterstützt. Neben dem bereits erwähnten Funde von E. WANNENWETSCH war besonders aufschlußreich eine große Oppelien-Platte aus dem Senckenberg-Museum in Frankfurt a. M., die Dr. W. STRUVE mir freundlicherweise zur Berücksichtigung anbot. Prof. Dr. G. KRAUSE stellte aus der Tübinger Zoologischen Schausammlung wertvolles Vergleichsmaterial des rezenten *Nautilus* zur Verfügung. Prof. Dr. R. BAUER, Tübingen, ließ in dem ihm unterstellten Medizinischen Strahleninstitut einige Röntgen-Aufnahmen der Kopfkappe des *Nautilus* anfertigen. Prof. Dr. H. HÖLDER erteilte bereitwilligst sachdienliche Auskünfte. Dr. W. WEISKIRCHNER vom Mineralogischen Institut Tübingen unterzog sich der Mühe chemischer, optischer und röntgenographischer Bestimmungen der Schalensubstanz einiger Aptychen. Die zahlreichen Dünnschliffe und Photographien fertigte in bewährter Könnerschaft W. WETZEL jr., die Zeichnungen F. SPRINGER im Geologischen Institut Tübingen an. Allen diesen Herren spreche ich für ihre Hilfsbereitschaft meinen verbindlichsten Dank aus!

II. Über die topographische Lage, Struktur und Bildung der Aptychen

1. Ein *Physodoceras* mit Aptychus in Verschlußstellung

Der neue Fund, über den hier zunächst berichtet werden soll, ist ein *Physodoceras*, dessen Mündung in offensichtlich vollkommen intakter Form von einem Aptychus verschlossen ist (Taf. 1, Fig. 1a, b). Das schöne Stück, ein Steinkern, wurde von cand. geol. E. WANNENWETSCH im Weißjura gamma des Burg-

berges von Onstmettingen (Schwäbische Alb) gesammelt und dem Geologischen Institut Tübingen überwiesen (Ce 1129/1). Nach freundlicher Mitteilung von cand. geol. W. Buck, der zur Zeit mit einer monographischen Bearbeitung der Gattung *Physodoceras* beschäftigt ist, gehört es in die Gruppe des *Physodoceras circumspinosum* (Opp.) — *altenense* (d'Orb.) und ist mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit als *Phys. altenense* (d'Orb.) zu bestimmen.

Das Gehäuse ist nicht sonderlich gut erhalten und in der Richtung seines kleineren Durchmessers, senkrecht zur Mündung, leicht zusammengedrückt. In unversehrtem Zustande mag es einen Durchmesser von etwa 130 mm besessen haben. Die Mündung zeigt eine Höhe von 64 mm und eine Breite von 71 mm. An ihrer Ventralseite, an den beiden Seitenrändern und im Bereiche der Nabelwand ist sie völlig hermetisch von den beiden Klappen eines Aptychus verschlossen, die sich mit ihren Randfacetten dicht an den Innensaum der Mündung anlegen. Nur an der Dorsalseite klafft zwischen dem Ausschnitt des Aptychus und der gewölbten Externseite der vorhergehenden Windung ein (durch Verdrückung leicht asymmetrischer) Spalt.

Die linke Klappe des Aptychus (in der Vorderansicht rechts gelegen) ist — im Gegensatz zu der Steinkern-Überlieferung des Gehäuses — vollständig in ihrer ganzen Dicke und Substanz erhalten; die rechte Klappe präsentiert sich als Abdruck der konkaven Innenseite mit einigen anhaftenden Resten der prismatischen Schalenlage. Die Innenseite zeigt auf dem Abdruck kräftige konzentrische Anwachsstreifen und -runzeln; die konvexe Außenseite ist glatt und weist lediglich feine, dichtstehende Poren auf, die vorwiegend kreisförmig gerundet sind und keine bestimmte Anordnung erkennen lassen. Die Höhe („Länge", vgl. das nächste Kapitel) des Aptychus beträgt 64 mm, die Höhe des Symphysen-Randes 50 mm und die Breite jeder Einzelklappe 40 mm, d. h. die Gesamtbreite der beiden Klappen ist größer als die Mündungsbreite, was durch ihre schräge Neigung bzw. Rückwölbung von der Symphyse gegen die Seiten bedingt ist. Der Breiten/„Längen"-Index (B : L, vgl. F. Trauth 1930, S. 333, Fußn. 4) beläuft sich demgemäß auf 0,63, der Symphysen-Index (S : L) auf 0,78. Auf Grund dieser Maße und seines Baues, der später unter Heranziehung weiteren Materials noch eingehend zu besprechen sein wird, gehört der Aptychus zum Typus des Laevaptychus longus (v. Mey. 1831a, S, 127; Trauth 1931, S. 40).

*

Das vorliegende Stück dürfte zwingend die Einwände widerlegen, die von K. Beurlen (1957) und anderen Autoren gegen die Deckelnatur der Aptychen erhoben worden sind. Daß der Aptychus durch einen Zufall genau in die Mündung der Wohnkammer gelangt sein sollte, wird man in diesem Falle ernstlich nicht annehmen wollen (und auch die vereinzelten bisher bekannten Ammoniten mit Aptychen in Verschlußstellung hätten einen derartigen Gedanken bereits ausschließen können). Gegen einen Zufall spricht die völlig regelmäßige Lage der beiden Aptychen-Klappen, welche die Gehäuse-Mündung senkrecht verschließen und sich mit ihren Facetten dicht an die Mündungswände anlegen.

Sollten sie Schutzplatten irgendwelcher inneren Organe gewesen sein, die durch den Druck der Verwesungsgase herausgepreßt wären, so würden sie nur höchst unwahrscheinlich in eine solche Stellung geraten sein und sich vor allem, bei dem Fehlen einer Arretierungs-Vorrichtung, nicht in ihr erhalten haben; sie wären ganz aus der Wohnkammer herausgedrückt worden. Auch können sie nicht längere Zeit nach dem Tode, etwa durch Rollen und Herumwirbeln des Gehäuses, in diese Verschlußstellung gebracht sein; denn die beiden Klappen besitzen kein festes Scharnier, sondern höchstens eine ligamentäre Verbindung, die zweifellos nicht allzu widerstandsfähig war und die Klappen auch kaum zu einem starren Gewölbe fixierte. Vor allem aber muß es als höchst unglaubwürdig gelten, daß solche Schutzplatten innerer Organe zugleich und zufällig auch genau die Gestalt der Wohnkammer-Mündung gehabt haben sollten! Es bleibt also die einzige vernunftsgemäße Folgerung, daß es sich bei unserem Stück um in situ, in normaler Verschlußstellung erhaltene Aptychen-Klappen handelt, die bis zur

endgültigen, offensichtlich rasch erfolgten Einbettung in ihrer ursprünglich von den Weichteilen getragenen Lage konserviert wurden.

Damit erledigt sich dann auch die von R. C. Moore & P. C. Sylvester-Bradley (1957c) ausgesprochene Vermutung, daß die Aptychen teilweise auf Belemnoiden und weichkörperige Dibranchiaten bezogen werden könnten, wie früher bereits H. v. Meyer und andere bei Trauth (1927, S. 173) zitierte Autoren angenommen hatten. Da jene Formen keine Außengehäuse besitzen, sind bei ihnen derartige Deckelorgane nicht zu erwarten. Auch mit ererbten Aptychen, die etwa einen Funktionswechsel erfahren hätten, ist bei ihnen nicht zu rechnen, da die Dibranchiaten sich nicht von den Ammonoideen herleiten.

Aus dem gleichen, zuvor genannten Grunde entfällt natürlich auch der von K. A. Zittel (1868, S. 52) erwogene Gedanke, die isoliert auftretenden Aptychen in den Aptychen-Schichten könnten vielleicht „einer erloschenen Gruppe nackter Tetrabranchiaten angehören". Zittel faßte dabei die Aptychen als Schutzplatten der Nidamentaldrüse auf.

*

Einige weitere von unserem *Physodoceras* beigesteuerte Befunde sind noch zu besprechen und für die späteren Ausführungen im Auge zu behalten.

1. Der Aptychus befindet sich genau am Ende der Wohnkammer, in der primären Mündung oder höchstens ganz unerheblich hinter ihr. Wie sich aus der Lage der letzten Lobenlinie (in Taf. 1, Fig. 1a durch ein Kreuz markiert) ergibt, besitzt unser Stück eine Wohnkammerlänge von $^5/_8$ Umgang. Bei allen Physodoceraten mit erhaltenen Mundrändern aus dem schwäbischen Weißjura, die cand. geol. W. Buck daraufhin prüfte, beträgt die Wohnkammerlänge ebenfalls gewöhnlich $^5/_8$ Umgang und steigt nur in einigen seltenen Fällen bis auf höchstens $^6/_8$ Windungslänge an. Selbst wenn man unserem Stück den letzteren Wert zubilligen würde, läge also der Aptychus unmittelbar hinter der Mündung. Das steht im Widerspruch zu der von früheren Autoren angenommenen „Normalstellung" des Aptychus im geöffneten Zustande und zu der Lage, die er dementsprechend beim Verschluß, nämlich in beträchtlicher Entfernung hinter der Mündung, eingenommen haben soll. Wir werden später darauf zurückkommen.

2. Der Aptychus ist radial zum Gehäuse bzw. seiner Endwindung gestellt; lediglich die Seitenflügel der Klappen fallen leicht hinter die Radialebene zurück. Das steht nicht im Einklang mit den Angaben von F. Trauth (1927, S. 187), daß der Aptychus in Verschlußlage schräg zur Radialebene geneigt, der Dorsalrand ein Stück weit gegenüber dem Ventralrande vorgeschoben sei. Diese Behauptung gründet sich auf die Annahme, die Höhe des Aptychus sei g r ö ß e r als die Wohnkammerhöhe, wobei Trauth an die Stelle erheblich hinter der Mündung dachte, an der seiner Meinung nach der Verschluß erfolgt sein sollte. Aus Raumgründen könne alsdann der Aptychus nur eine schräge Lage eingenommen haben.

Das alles trifft für unser *Physodoceras* nicht zu. Der Aptychus liegt, wie bereits gesagt, in der Mündung selbst, und seine Gesamthöhe entspricht genau der Mündungshöhe von der Nabelwand bis zur Externseite. Die Höhe des Aptychus längs der Symphyse (50 mm) ist sogar g e r i n g e r als die mediane Mündungshöhe von 57 mm. Infolgedessen liegt zwischen dem dorsalen Ausschnitt des Aptychus und der konkaven Mündungszone, die der gerundeten Externseite des vorhergehenden Umgangs entspricht, der schon erwähnte offene Spalt, während an der Ventralseite die Mündung vollkommen verschlossen ist.

Das dürfte, entgegen Trauth, das normale Verhalten sein. Sämtliche von mir geprüften Aptychen, deren zugehörige Gehäuse vorlagen, ließen erkennen, daß ihre Höhe, längs der Symphyse gemessen, etwas kleiner als die mediane Mündungshöhe ist. Die Ausschnitte des Aptychus und der Mündung zeigen dementsprechend verschiedenartige Umrisse und umschließen eine kleine sichelförmige Fläche, die nicht von Schale bedeckt ist.

Ferner hat M. Schmidt (1928, S. 410, Abb. 6) eine Anzahl von Ammoniten mit Anaptychen abgebildet, an deren Dorsalseite ebenfalls eine spaltartige Lücke klafft (vgl. Abb. 1a—e). Das gleiche fand G. Westermann (1954, S. 127) bei *Normannites*. Der Aptychus fülle da den Wohnkammer-Querschnitt voll-

kommen aus und lasse nur an der Dorsalseite ein Stück frei, „das aber durch Weichteile des Tieres ausgefüllt gewesen sein dürfte“ (Abb. 1 f). Im übrigen verschließt der Aptychus auch hier, wie WESTERMANN aus den Abmessungen folgerte, die Mündung in senkrecht-radialer, und nicht in schräg geneigter Stellung.

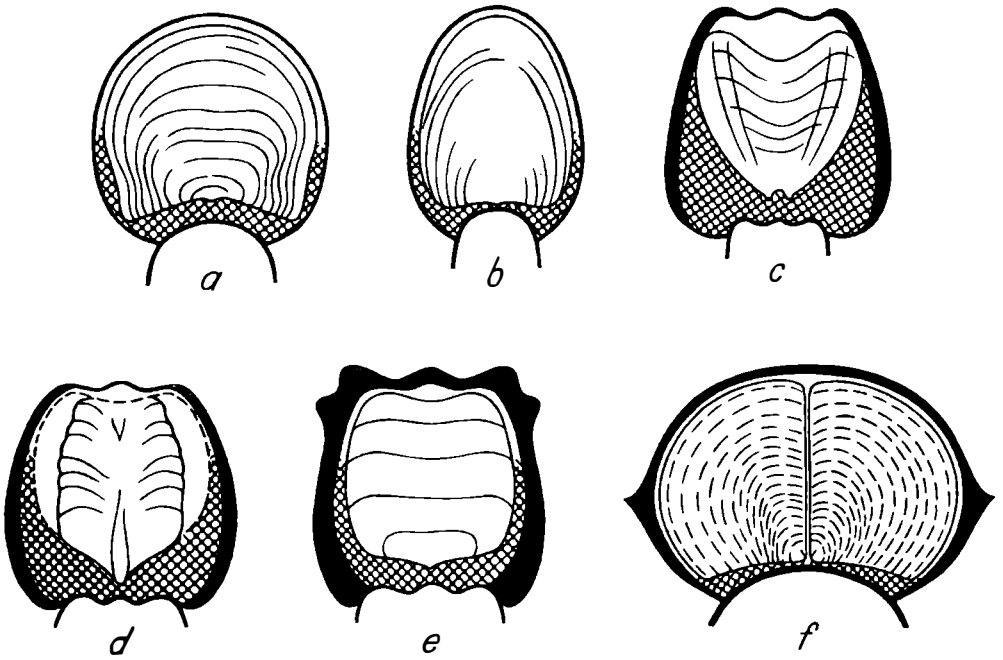


Abb. 1. Liassische Anaptychen von: *a Lytoceras cornucopiae* (YOUNG & BIRD), *b Psiloceras planorbis* (SOW.), *c Arietites* sp., *d Coroniceras (Metophioceras) conybeari* (SOW.), *e Pleuroceras spinatum* (BRUG.). Nach M. SCHMIDT 1928, Abb. 6 a, b, e—g. — *f* Praestriaptychus von *Normannites* sp., Dogger. Nach der Rekonstruktion von G. WESTERMANN 1954, Abb. 32.

Eine seinerzeit von R. OWEN (1878, S. 963, 975) an der ventralen Externseite angenommene Spalte, die zur Zufuhr von Atemwasser gedient haben soll, ist also — wenigstens gewöhnlich, d. h. bei voll entwickelten Aptychen — nicht vorhanden. Dagegen befindet sich an der Dorsalseite ein Schlitz, den ich mir aber, ebenso wie WESTERMANN, durch Weichteile verschlossen vorstelle.

Endlich ist auch aus der Gestalt der Facette im dorsalen Ausschnitt zu entnehmen, daß die Aptychen sich nicht dicht auf die Wölbung des vorhergehenden Umganges aufgelegt haben können. Bei den Laevaptychen mit ihrer dicken Schale sind die dementsprechend breiten Facetten am Ventralrande und an den Lateralrändern senkrecht bzw. leicht schräg abgestutzt; sie schmiegen sich damit vollkommen dem Innensaum der Mündung an. Im dorsalen Ausschnitt dagegen liegt keine ebene bzw. leicht konkave Facettenfläche vor, die dem dorsalen Mündungssaum angepaßt wäre, sondern sie zeigt eine schiefe Verwindung (Torsion) und teilweise überhängende Ränder (Taf. 5, Fig. 6, 7). Sie ist infolgedessen nicht für einen dichten Verschluß konstruiert und geeignet.

2. Zur morphologischen Terminologie der Aptychen

Da über die Funktion der Aptychen und über ihre Lagebeziehungen zum Ammoniten-Gehäuse keine Zweifel mehr bestehen können, sollte die Bezeichnungsweise der einzelnen Aptychenteile und -regionen dem Rechnung tragen. In der von F. TRAUTH (1927, S. 192 ff.; 1930, S. 330 ff.; 1931, S. 18 ff.) vorgeschlagenen und wiederholt abgeänderten bzw. ergänzten Terminologie ist das nicht immer folgerichtig geschehen, so daß wir in einigen Punkten davon abweichen.

Der Aptychus besteht aus zwei muschelähnlichen Klappen, die sich in der geraden Symphyse aneinanderlegen. Eine lockere, elastische Verbindung zwischen ihnen wurde wahrscheinlich durch ein Ligament hergestellt, das zwar noch nicht einwandfrei beobachtet wurde, aber wohl aus dem häufigen isolierten Auftreten der beiden Klappen in ihrem natürlichen Zusammenhange zu erschließen ist. Zähne und Muskeleindrücke sind nicht vorhanden[1]). Als rechte Klappe wird diejenige bezeichnet, die auf der rechten Seite von der Medianebene des Ammoniten die Mündung verschließt. Maßgebend für die Orientierung ist natürlich die Wachstumsrichtung des Ammoniten, während die rechte Klappe dem Betrachter, der von vorn auf die verschlossene Mündung blickt, als die linke erscheint.

Die Klappen sind gewölbt; wir unterscheiden die konvexe Außen- und die konkave Innenseite entsprechend ihrer Lebensstellung in der verschlossenen Mündung. Trauth sprach von „Ober"- und „Unterseite". Das hat nur dann einen Sinn, wenn wir uns den Aptychus mit seiner Wölbung nach oben vor uns auf dem Tisch liegend denken, also auf seine natürliche Orientierung keine Rücksicht nehmen. Die Außenseite des Aptychus entspricht damit nach unserem Vorschlage topographisch-terminologisch der Außenseite der Muschelklappe, wenn auch die Bildungsweise der beiden Schalen völlig verschieden ist.

Das Wachstum der Klappen nimmt seinen Ausgang von dem am dorsalen Symphysen-Ende gelegenen Wirbel oder Apex, um den sich auf der Innenseite die konzentrischen Anwachsstreifen gruppieren. Wir sprechen hier von der Apikal- oder besser Dorsalregion des Aptychus, die einen dorsalen Ausschnitt zeigt. Die gegenüberliegende Seite, die sich der Ventralwand der Wohnkammer anlegt, wird als Abapikal- bzw. Ventralregion des Aptychus bezeichnet. Entsprechend ergeben sich die Begriffe des Dorsal- und Ventralrandes, die mir eindeutiger erscheinen als die Bezeichnungen Innen- und Außenrand („inner and outer margin") bei L. R. Cox (1926, S. 576), zumal diese leicht zu falschen Gedankenverbindungen mit der Innen- und Außenseite des Aptychus führen können. Bei den dickschaligen Aptychen werden die Ränder von breiten, ± senkrecht zur Außenfläche gestellten Facetten umsäumt. Wir unterscheiden die Symphysen-, Dorsal-, Lateral- und Ventralfacette, von denen die letzten beiden gewöhnlich kontinuierlich ineinander übergehen, wie es meist auch bei den Flanken und der Ventralseite des Gehäuses der Fall ist.

Was Trauth die „Länge" des Aptychus nannte, glauben wir besser mit Höhe bezeichnen zu sollen, da hier ein unmittelbarer Zusammenhang mit der Höhe (nicht Länge) der Wohnkammer bzw. Mündung besteht. Wegen des dorsalen Ausschnitts ist zwischen der Gesamthöhe des Aptychus (bzw. der Einzelklappe) und der Höhe im Bereiche des Symphysen-Randes zu unterscheiden.

Hinsichtlich der den Aptychus aufbauenden Schalenschichten sollte man aus den bereits erwähnten Gründen die Bezeichnungen „obere" und „untere" (Trauth 1927, S. 213) vermeiden. Es erscheint richtiger, von äußerer und innerer Schalenlage bzw. von äußerer Lamellenschicht und innerer Prismenschicht zu sprechen, die allerdings in bestimmter, bisher nicht erkannter Weise miteinander verzahnt sind.

Bei den zur Aufklärung des Baues hergestellten Dünnschliffen bezeichnen wir als Radialschliff einen solchen, der vom Wirbel aus in radial-diagonaler Richtung, senkrecht zu den konzentrischen An-

---

[1]) Die „Schloß-artige Ausbildung", die H. v. Meyer (1831 b, S. 393) der Symphysen-Facette zuschrieb, können wir nicht bestätigen. Zwar finden sich tatsächlich auf ihr schwache, leicht gebogene Längsleisten, die von flachen Furchen flankiert werden und etwa an die Lateralzähne mancher Muscheln denken lassen (Taf. 5, Fig. 5). Aber es scheint, daß die beiden gegenüberliegenden Facetten in dieser Gliederung nicht miteinander korrespondieren, daß also die eine nicht einfach eine Matrize der anderen ist. Und das ist ja auch verständlich, da beide nicht in direktem Kontakt standen, sondern durch einen dazwischenliegenden Ligamentstreifen getrennt waren. Die Facettenfläche zeigt außerdem bei guter Erhaltung eine sehr fein eingerissene Riefung, die anscheinend mit der blättrigen Lamellierung der Außenschicht im Zusammenhang steht (Taf. 5, Fig. 5). Das macht eher den Eindruck einer Haftfläche des Ligaments, wie wir das auch von Muschel-Ligamenten her kennen. Dementsprechend dürften auch die gröberen Längsleisten und -furchen zur besseren Anheftung des Ligaments gedient haben. Von einem echten Schloß kann jedenfalls keine Rede sein.

wachsstreifen der konkaven Innenseite geführt ist. Diese Schliffebene ist die aufschlußreichste zur Erkennung der Innenstruktur, also gewissermaßen die Normalebene. Die sonstigen, für Spezialzwecke vorgenommenen Schliff-Orientierungen sind jeweils besonders umschrieben.

Auf die zahlreichen übrigen von TRAUTH eingeführten terminologischen Begriffe und morphologischen Indizes gehen wir hier nicht ein. Sie sind zweifellos von Nutzen für die exakte Beschreibung und Messung der einzelnen Formen, für die hier beabsichtigten allgemeinen Darlegungen aber entbehrlich.

3. Über den strukturellen Bau der Aptychen

Der innere Aufbau der Aptychen ist recht kompliziert und trotz zahlreicher Untersuchungen aus älterer Zeit noch wenig geklärt; d. h. die Angaben der verschiedenen Autoren enthalten mancherlei Widersprüche und weichen teilweise erheblich von unseren eigenen Befunden ab. Wir beschränken uns hier zur Hauptsache auf den sog. Laevaptychus, auf den Formtypus, der dem Ausgangsobjekt unserer Untersuchung, dem in Kap. II, 1 beschriebenen *Physodoceras,* zukommt. Er zeichnet sich durch besondere Dicke, gute Erhaltungsfähigkeit und deutlich erkennbare Strukturen aus; er ist daher als Modell zum Verständnis des generellen Baues der Aptychen besonders geeignet. Anschließende kurze Vergleiche mit dem Bau von Lamellaptychus und Spinaptychus werden die bestehenden Übereinstimmungen und Unterschiede aufzeigen.

F. TRAUTH (1927, S. 210 ff.; 1931, S. 23 ff.) hat ausführlich zusammengestellt, was auf Grund der Beschreibungen von H. v. MEYER (1831 a), QUENSTEDT (1846—1849), ZITTEL (1868), MENEGHINI (1867—1881), MENEGHINI & BORNEMANN (1876) und SCHWARZ (1894) über den Bau der Aptychen und insbesondere des Laevaptychus bekannt ist. Wir sind daher einer näheren Auseinandersetzung mit diesen Darlegungen enthoben und können uns im wesentlichen auf eine Schilderung unserer eigenen Beobachtungen beschränken, die sich auf zahlreiche Dünn- und Anschliffe verschiedener Größenstadien und in verschiedenen Schnittrichtungen gründen. Besonders aufschlußreich waren ferner einige natürlich herausgewitterte Situspräparate verkieselter Aptychen.

a) Laevaptychus

Nach den bisherigen Darstellungen ist die Schale des Laevaptychus aus drei gesonderten Schichten aufgebaut: 1. einer dünnen, „unteren" Schalenlage, welche die Wand der konkaven Innenseite bildet und eine bezeichnende Anwachslamellierung und -streifung aufweist, 2. einer sehr dicken zellig-tubulös struierten Mittelschicht und 3. einer „oberen" Schicht, aus sehr dünnen, parallelen Kalklamellen bestehend, welche die Mittelschicht nach außen einheitlich überlagern und abdecken. Rein formal ist dagegen zunächst einzuwenden, daß die Bezeichnungen „untere" und „obere" Schicht ihre Berechtigung nur aus der willkürlich-konventionellen horizontalen Orientierung der Schliffbilder herleiten; es erscheint mir richtiger, von innerer und äußerer Schalenlage zu sprechen mit Bezug auf die natürliche Lebensstellung des Aptychus beim Verschluß des Ammoniten.

Dieses einfache Bild von drei gesondert übereinander liegenden Schalenschichten drängt sich in der Tat bei einer flüchtigen Betrachtung der Laevaptychen auf, hält aber einer genaueren Prüfung nicht stand. Aus der äußeren Morphologie der Laevaptychus-Klappe ist zunächst zu entnehmen, daß das Wachstum offensichtlich vom Wirbel (Apex) aus erfolgte. Die konkave Innenseite zeigt Anwachsstreifen, die wie die Zuwachslinien einer Muschelklappe hemiperipherisch und konzentrisch um den Wirbel angeordnet sind (Taf. 5, Fig. 3, 4).

Das gleiche konzentrische Wachstum vom Wirbel aus lassen Aptychen mit stark angewitterter konvexer Außenseite erkennen (Taf. 1, Fig. 2). Man beobachtet da ein System von einander ummantelnden schwach gewölbten Kalotten, deren jede nach allen Seiten hin über die jeweils vorhergehende, d. h. darunter liegende hinausgreift und nach allen Richtungen an den peripheren Außenrändern einen Größen-

zuwachs, zugleich aber auch durch die Auflagerung auf die älteren einen Dickenzuwachs erbringt. Die Kalotten sind aus dünnen Prismen, ursprünglich hohlen Pfeilern aufgebaut, die ± senkrecht zum jeweiligen Kalottenmantel, einer durchlaufenden, mehr oder weniger dicken Grenzschicht, stehen. Auf der konkaven Innenseite sind diese Prismen verschlossen, d. h. es scheint hier eine dichte, unperforierte Schalenlage vorzuliegen.

Bei unverwitterten Laevaptychen ist die konvexe Außenseite glatt, lediglich von feinen Poren durchsetzt, ohne Anzeichen einer konzentrischen Struktur. Die in der Tiefe liegenden konzentrischen Anwachskalotten werden also von einer dünnblättrigen Außenschicht überdeckt, die in der Wirbelregion eine beträchtliche Dicke erreicht und die darunter liegende Prismenschicht erheblich an Stärke übertrifft. Von „einer überaus zarten und hinfälligen ... Oberschicht" zu sprechen, wie F. Trauth (1927, S. 218; 1931, S. 23) es tut, ist daher wenig angemessen. Das könnte sich lediglich auf die äußerste, extrem dünne und tatsächlich nur selten erhaltene Decklage beziehen, die nahezu völlig dicht ist und die Mehrzahl der Poren verschließt (Taf. 4, Fig. 6). Sie ist indessen kein eigenes Element, sondern nur die letzte Lage einer kontinuierlichen Schichtfolge.

Auch in einem vom Apex aus geführten Radialschliff durch den Laevaptychus (Taf. 2, Fig. 1, 6, 7) hat es zunächst den Anschein, als ob die in der Wirbelregion sehr dicke, blättrig struierte Außenschicht sich als ein völlig andersartiges Bauelement mit scharfer Grenze auf die hier dünne Mittelschicht auflege. Man ist versucht, einen Vergleich mit dem Schliff durch eine Lamellibranchier-Schale (Taf. 6, Fig. 4 a, b) zu ziehen. Die sog. Mittelschicht des Aptychus würde alsdann ihrem Bau nach ungefähr der Prismenschicht der Muscheln und die lamelläre Außenschicht der Perlmutterschicht entsprechen. Dabei darf jedoch nicht übersehen werden, daß das gegenseitige Lageverhältnis verschieden ist, die Perlmutterschicht bei den Muscheln an der konkaven Innenseite, ihr Äquivalent beim Aptychus aber an der konvexen Außenseite liegt.

Die Verhältnisse beim Aptychus sind jedoch komplizierter. Wir gehen vom Aufbau der Mittelschicht aus, die man tatsächlich als Prismenschicht bezeichnen kann. Sie besteht aus dünnwandigen Hohlprismen von recht gleichmäßigem Durchmesser (0,2—0,3 mm) und meist 5- oder 6-seitigem Umriß im Querschnitt (Taf. 4, Fig. 3). Im radialen Apikalschnitt sind die Prismen von der Innenwand aus schräg abapikalwärts nach außen geneigt (Taf. 2, Fig. 1, 7).

Innerhalb der Prismenschicht lassen sich bogenförmig einander umgreifende trajektorielle Querstrukturen erkennen, die etwa senkrecht zur Längsachse der Prismen stehen. Sie entsprechen den Schnitten durch die Mantelflächen der Anwachskalotten, die wir bereits kennengelernt haben. Die Schnittlinien divergieren leicht gegen die konkave Innenfläche des Aptychus; die Breite der Kalotten nimmt also randlich zu. Die Grenzen dieser Anwachssegmente stellen sich dar als die Prismen quer durchschneidende dünne Kalkwände oder als Verdickungen der Prismenwände, oft aber auch nur durch verschieden dunkle Färbung (Taf. 2, Fig. 1) oder durch eine leichte Wellung bzw. Ablenkung der Prismen (Taf. 2, Fig. 7; Taf. 3, Fig. 1). Wenn bodenartige Trennwände fehlen, zeigen die Hohlprismen eine bedeutende Länge und erstrecken sich scheinbar kontinuierlich durch mehrere Anwachssegmente hindurch. Vermutlich sind aber auch da ursprünglich dünne Querböden vorhanden gewesen, die später resorbiert oder zerstört wurden. In jedem Fall sind die Prismenwände jedoch meist völlig gleichsinnig, ohne Versetzung über die Segmentgrenzen hinaus weitergebaut worden.

Die früheren Autoren haben die Struktur dieser Schicht als „maschig-zellig" (Trauth 1931, S. 23) angegeben; die Laevaptychen sind daher seit Ph. L. Voltz (1837 a, S. 305) auch vielfach als Cellulosi bezeichnet worden. Gut orientierte Schliffe, die genau mit der Längsachse der Prismen zusammenfallen, oder auch günstige Querbrüche der Aptychen, welche die Prismen in ihrer Längserstreckung freilegen, lehren, daß diese Bezeichnung unzutreffend ist. Eine „maschig-zellige" Struktur ergibt sich als Scheinbild nur bei schiefliegenden Schliffen, die also ein ganzes Bündel bzw. mehrere Lagen von Prismen schräg durchschneiden und so ein Mittelding zwischen Längs- und Querschnitt bilden (Taf. 2, Fig. 3, 4).

Die Schliffe müssen, wenn sie ein zutreffendes Bild liefern sollen, sehr genau orientiert sein, da die Prismen nach verschiedenen Richtungen geneigt sind, entsprechend der Wölbung der Kalotten mit ihren nach allen Seiten hin abfallenden Grenzflächen, zu denen die Prismen eine ± senkrechte Stellung einnehmen. Man vergleiche beispielsweise den in Taf. 9, Fig. 4 wiedergegebenen Schliff, der tangential zu den Anwachsstreifen geführt ist. Die Prismen sind hier auf der linken Seite schräg nach links, auf der rechten Seite nach rechts geneigt, während sie in der Mitte ungefähr senkrecht zur Bildebene stehen. In den verschiedenen Schnittebenen und oft auch bei nur leicht abweichender Orientierung der Schliffe ergeben sich so sehr verschiedene Bilder, die das Verständnis erschweren.

*

Wie steht es nun mit dem Verhältnis der „Mittel"- zur „Oberschicht"? Zur Klärung dieser Frage ziehen wir am besten Naturpräparate heran, die uns im Bruch bzw. angewittert Schnitte durch die mittlere oder abapikale Region des Aptychus darbieten.

Taf. 4, Fig. 2 vermittelt einen schrägen Aufblick auf die stark abgewitterte Oberfläche eines Laevaptychus. Wir erkennen da im unteren Teil des Bildes, terrassenartig herausgewittert, eine Serie von Anwachssegmenten der Prismenschicht mit ihren meist längs geöffneten zierlichen Hohlprismen. Im oberen (hinteren) Teil des Bildes legt sich darüber eine Deckschicht mit wesentlich gröberer und unregelmäßigerer Röhrenstruktur.

Ähnlich zeigt Taf. 4, Fig. 1 a im Querbruch mehrere übereinander geschichtete Lagen der Prismenschicht. Darüber tritt uns alsdann (ebenso wie in dem zuvor erwähnten Präparate) eine deutliche Grenzlinie entgegen, dadurch gekennzeichnet, daß oberhalb von ihr die Prismen eine andere Ausbildungsweise zeigen als unterhalb. Einige wenige Prismen setzen sich kontinuierlich über die trennende Querwand hinaus fort, wie es auch sonst an den Segmentgrenzen der Fall ist. Die anderen dagegen sind abgeschnitten und oberhalb der Trennwand durch gröbere und weniger regelmäßig ausgerichtete Röhren ersetzt. Ihr Durchmesser beträgt 0,4—0,6 mm und ist damit doppelt so groß wie der der darunter liegenden Prismen.

Die Wand dieser Röhren ist anfangs, d. h. unmittelbar über der Grenzlinie, noch dünn, nimmt aber sehr rasch an Dicke zu und erscheint daher im Schliff (Taf. 3, Fig. 1; Taf. 9, Fig. 4) oder im Anbruch (Taf. 4, Fig. 1 a) stark keilförmig nach außen verbreitert. Sie ist aus feinen, parallelen Kalklamellen aufgebaut, die senkrecht zur Längsachse der Röhren bzw. parallel zur Oberfläche des Aptychus liegen. An ihrer Innenseite zeigt die Röhrenwand (Taf. 4, Fig. 1 a, b) eine regelmäßige kräftige Querringelung, ringartige Wandverdickungen, die das Lumen der Röhren periodisch einengen. Möglicherweise haben sich an ihrer Stelle ursprünglich durchlaufende Querwände befunden. Auch die Außenwände der Zylinder lassen da, wo sie nicht in dichtem Kontakt miteinander stehen, eine derartige Querringelung erkennen. Hier ist ferner eindeutig zu beobachten, daß die Ringe benachbarter Zylinder durch kurze Böden miteinander verbunden sind (Taf. 4, Fig. 7).

Die besprochene Grenzlinie bzw. -fläche ist, wie diese Präparate ersichtlich machen und wie sich durch Hinzunahme der Schliffbilder ergibt, die Scheide zwischen der „mittleren" Prismenschicht und der lamellären „Außenschicht", die in Wirklichkeit ihrem Grundcharakter nach ebenfalls eine Röhrenschicht ist. Lediglich die Form, Größe und Ausbildungsweise der einzelnen Bauelemente hat sich verändert. Sie sind in der „Mittelschicht" dünnwandig, polygonal (Taf. 4, Fig. 3), in der Außenschicht dickwandig und umschließen einen im Querschnitt kreisrunden Hohlraum, der natürlich gewöhnlich durch Calcit, gelegentlich auch durch Pyrit oder eingedrungenes Sediment ausgefüllt ist (Taf. 4, Fig. 4, 5).

Die schmalen dünnwandigen Prismen der Mittelschicht haben sich also zu gröberen, dickwandigen Zylindern umgeformt, die im übrigen auch unregelmäßiger gestaltet und nicht so streng ausgerichtet sind. Wie F. A. Quenstedt (1846—1849, S. 308) es plastisch ausgedrückt hat: die Röhren „sehen auf der obersten Schalenfläche wie verkleistert aus". Dieser „Kleister" ist der blättrige, lamelläre Baustoff der

dicken Wände, der auf den Schliffbildern stark in den Vordergrund tritt. In den obersten Lagen der Außenschicht verbreitern sich die im Schnitt keilförmigen Wände noch weiter nach außen. Ein Teil der zylindrischen Röhren wird dadurch vollkommen zugebaut; von anderen bleiben nur winzige Porenöffnungen übrig (Taf. 4, Fig. 4—6).

Als Ergebnis der bisherigen Beobachtungen stellen wir fest: die Außenschicht der Aptychen ist qualitativ nicht verschieden von der prismatischen Mittelschicht, sondern sie geht in kontinuierlicher Entwicklung und allmählicher Umgestaltung aus jener hervor. Der Unterschied der äußeren Schalenlage erscheint zwar groß gegenüber der Prismenschicht. Sie ist, nur bei sehr guter Erhaltung erkennbar, flächenweise, so am Wirbel und in der Mitte des Aptychus, vollkommen dicht, porzellanartig und porenlos; erst gegen den Rand stellen sich Poren ein (Taf. 4, Fig. 6). Aber sie bildet lediglich das Endstadium einer konsequenten Entwicklung, die zur Unterdrückung der Röhrenstruktur und einer immer betonteren Vorherrschaft der feinblättrigen Kalkschichten führt. An der Grenze zwischen der Mittel- und der sich darüber legenden Außenschicht sind die Unterschiede zunächst nur von geringfügiger, quantitativer Natur.

Ergänzend sei hier noch hinzugefügt, daß die Außenschicht nicht überall in der beschriebenen Weise aus regelmäßigen dickwandigen Hohlzylindern aufgebaut ist. Vielfach liegen auch ganz unregelmäßig geformte große kavernenartige Hohlräume (Taf. 2, Fig. 5) vor oder solche, die von langgestreckten mäandrisch gebogenen Wänden begrenzt werden. Sie sind offenbar aus zusammengefaßten Reihen von Hohlröhren hervorgegangen, die ihre Trennwände verloren haben. Derartige mäandrische Systeme von mehr oder weniger vollkommen zu Rinnen verschmolzenen großen und kleinen Röhren zeigt der in Taf. 1, Fig. 3 abgebildete Laevaptychus. Es besteht hier eine große Mannigfaltigkeit, oft selbst bei einem und demselben Aptychus in seinen verschiedenen Regionen. Eine derartige Bedeutung, wie Trauth sie durch besondere Benennungen zum Ausdruck gebracht hat, kommt den verschiedenen Ausbildungsweisen sicherlich nicht zu.

Ebenso variabel in Gestalt, Größe und Anordnung sind die Poren auf der äußeren Schalenlage (Taf. 4, Fig. 4—6). Sie können einen kreisrunden, elliptischen oder schmal schlitzförmigen Umriß zeigen, oft auch schwankend, je nach der Region des Aptychus, auf der sie sich befinden. Sie sind von mehr oder weniger gleicher Größe; in anderen Fällen kommen Groß- und Kleinporen nebeneinander vor, wobei die Kleinporen unregelmäßig reihenförmig oder zyklisch um die Großporen angeordnet sein können (Taf. 1, Fig. 3). Die runden Poren haben im allgemeinen einen Durchmesser zwischen 0,1 und 0,2 mm, sind also stets stark verengt gegenüber der Weite der zylindrischen Röhren in der Außenschicht (vgl. Taf. 4, Fig. 4). Von trompetenartigen Erweiterungen der Mündungen, wie man gelegentlich in der Literatur liest, kann also keine Rede sein. Zu einem großen Teil sind im übrigen die Röhren, wie bereits gesagt, nach außen vollkommen abgeschlossen.

Wir haben bisher an einzelnen Ausschnitten nur das „vertikale" Übereinander (im Sinne unserer Abbildungen verstanden) der Außen- und der Mittelschicht betrachtet. Wie gestalten sich nun die Beziehungen beider in lateraler bzw. „horizontaler" Richtung? Darüber geben uns die Radialschliffe der Taf. 2 Auskunft. Insbesondere Fig. 1 dieser Tafel läßt den segmentären Kalotten-Aufbau des Aptychus gut erkennen, und wir sehen, deutlich vor allem im mittleren Teile des Schliffes, daß eine jede Kalotte aus beiden Schichtarten aufgebaut ist: Der verbreiterte, herabgebogene distale Teil der Kalotten besteht aus Prismenschicht, der der Oberfläche parallel verlaufende proximale Abschnitt dagegen aus dichter lamellärer Außenschicht.

In adapikaler Richtung setzen sich also die einzelnen Segmente in den Bereich hinein fort, den man als lamelläre „Oberschicht" bezeichnet hat. Diese „Oberschicht" aber ist, wie wir bereits gesehen haben, qualitativ nicht durchgreifend verschieden von der Prismenschicht. Sie ist in vertikalem Sinne durch Übergänge organisch mit jener verbunden, und es stellt sich nun weiter heraus, daß beide auch in lateraler Richtung ineinander übergehen und miteinander verzahnt sind.

Es liegt also nicht eine Deckschicht von besonderem, selbständigem Charakter vor, die den Gesamtbereich der Prismenschicht gleichmäßig überlagerte, wie man bisher angenommen hatte.

Zwar wurden von E. H. L. Schwarz (1894, S. 458, Abb. 4) bereits Beobachtungen gemacht, die den unsrigen nahekommen. Er kannte schon „the primary imbricating outer layers" der einzelnen Anwachssegmente, die ein Stück weit in die Prismenschicht hinabtauchen. Ihnen stellte er „the secondary outer layer" gegenüber, das sich diskordant und einheitlich über diese Imbrikationsstruktur hinüberlege. Er erkannte also nicht, daß die beiderlei Strukturen miteinander verknüpft sind, ineinander übergehen und in Wirklichkeit ein und dasselbe darstellen. F. Trauth (1927, S. 218; 228, Fußnote 2) hat die Befunde von Schwarz als eine in die Tiefe, „zwischen Mittel- und Oberschicht" versenkte Imbrikationsberippung gedeutet und phylogenetisch auszuwerten gesucht, was natürlich völlig abwegig ist. Es handelt sich hier einfach um den verkannten primären Kalottenbau, der allen kalkigen Aptychen eigen ist.

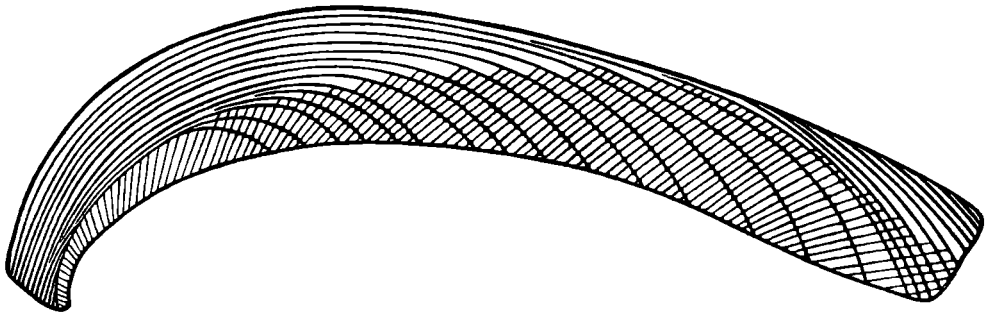


Abb. 2. Kalottenbau von Laevaptychus im Längsschnitt, leicht schematisiert auf der Grundlage des Radialschliffes von Taf. 2, Fig. 1. 3×. — Schraffuren bezeichnen die Prismenschicht; die übrigen Teile entsprechen der lamellären Außenschicht.

In Abb. 2 suchen wir, leicht schematisiert, unsere Vorstellungen vom Bau des Aptychus zu veranschaulichen. Er besteht aus einem System von einander umfassenden und immer weiter ausgreifenden Wachstums-Segmenten, deren Grenzen den einzelnen individuellen Entwicklungsstadien des Aptychus entsprechen. Die Mehrzahl der Segmente (mit Ausnahme der frühesten) beginnt am Apex mit einer dünnen Schalenlage, die den Charakter der lamellären Außenschicht hat. Alle diese Schichten, zahlreichen nacheinander gebildeten Segmenten zugehörig, liegen zunächst subparallel übereinander. Später dagegen divergieren die Segmentgrenzen und biegen zur Innenfläche herab, die Randfacetten der jugendlichen Entwicklungsstadien wiedergebend. Diese verbreiterten Segment-Abschnitte zeigen den Habitus der Prismenschicht.

Scheinbar abweichend verhält sich der Apikalbereich. Hier liegt in der Tat die lamelläre Außenschicht diskordant und beziehungslos über der Prismenschicht; die sie durchsetzenden Röhren verlaufen in völlig anderer Richtung als die darunter liegenden Prismen. Die Außenschicht zeigt damit hier ein derartiges Verhalten, wie man es sich früher für den gesamten Aptychus vorstellte.

Das rührt daher, daß die jüngsten Aptychenstadien ausschließlich aus Prismensubstanz aufgebaut sind und noch keine Deckschicht besitzen. In Taf. 2, Fig. 2 ist ein solches jugendliches Stadium abgebildet, an dessen Apex gerade die erste Anlage der Außenschicht begonnen hat. Die Decklagen, die auf den größeren Wachstumsstadien (Taf. 2, Fig. 1, 4, 6; Taf. 3, Fig. 1) über den ersten Wachstums-Segmenten vorhanden sind, gehören also nicht diesen, sondern den distal anschließenden Segmenten an. Sie sind zeitlich später gebildet worden, und das erklärt ihre morphologische Beziehungslosigkeit zu der darunter gelegenen Prismenschicht. Alle späteren Segmente, etwa von mittlerer Größe ab, besitzen jedoch ihre eigene Deckschicht, die sich in der früher beschriebenen Weise aus der ihr zugehörigen Prismenschicht heraus entwickelt.

Eine andere Ausnahme, gewissermaßen gegensätzlichen Charakters, zeigt sich am abapikalen Rande ausgewachsener Aptychen (Taf. 2, Fig. 1). Dort erfolgt kein nennenswerter Absatz von Prismenschicht mehr. Statt dessen treten mehrere Lagen stark geneigter Deckschicht auf, die diskordant zur Außenfläche auskeilen, sich also nicht bogenförmig über den gesamten Aptychus bis zum Apex wölben. Offensichtlich ist hier das Wachstum abgeschlossen; es werden keine gegen die Innenfläche verbreiterten Segmente mit Prismenstruktur mehr angelegt, sondern lediglich dichte Schalenlagen mit dem Habitus der Außenschicht, die weiter hinabtauchen, als es sonst in den normalen Segmenten der Fall ist. Durch diese Auflagerungen wird der dünne, ± flach ausstreichende Ventralsaum der Prismenkalotten zu der hohen, steilen Facette verstärkt.

*

Endlich sind noch einige Worte über die Innenwand der Aptychen zu sagen, die von allen bisherigen Autoren als eine besondere, selbständige Schalenlage aufgefaßt wurde. Sie ist extrem dünn und tritt in unseren Radialschliffen (Taf. 2) kaum hervor; etwas deutlicher ist sie lediglich in dem Schliff von Taf. 2, Fig. 2 oder Taf. 9, Fig. 2 als schmale weiße Linie zu erkennen. Es handelt sich einfach um eine Basallamelle, welche die Hohlprismen abschließt und in ihrer konzentrischen Oberflächen-Lamellierung die Grenzen der Anwachssegmente widerspiegelt.

Letzteres wurde von H. v. Ihering (1881, S. 73) bestritten. Nach seiner Auffassung sollen die Anwachsstreifen der Innenfläche, die „Internlinien", wie er sie nennt, nicht den „Septen der Mittelschicht", d. h. unseren Kalottenmänteln, entsprechen, sondern ein selbständiges Element der homogenen Innenwand darstellen. Sie seien in Wirklichkeit keine Anwachsstreifen, sondern Leisten für die Insertion von Muskelfasern, eine Deutung, die dadurch inspiriert ist, daß v. Ihering den Aptychus als Homologon des Nackenknorpels der Dibranchiaten auffaßt.

Jene Behauptung ist indessen unzutreffend. Die reifenförmigen Anwachslamellen der konkaven Innenseite sind tatsächlich die genauen Abbilder der konzentrischen Kalottenmäntel, wie sich leicht mit Hilfe eines an den Rändern angeschliffenen Aptychus (Taf. 5, Fig. 3) zeigen läßt. Es ist da deutlich zu erkennen (am Original erheblich besser als auf dem reproduzierten Photo), daß die Mantelränder der Schalenkalotten in die Grenzlinien der Anwachslamellen auf der Innenseite einmünden, daß beide also vollkommen miteinander korrespondieren. Im übrigen ergibt sich aus diesem Anschliff, daß der Zuwachs in wesentlich kleineren, schmaleren Einheiten erfolgt, als es nach den Radialschliffen den Anschein hat. Offensichtlich bilden sich dort nur die größeren, vielleicht durch gewisse Stillstandslagen unterbrochenen Wachtumszonen ab.

Die geschilderte morphologische Entsprechung macht wahrscheinlich, daß eine jede konzentrische Anwachslamelle der Innenwand im Zusammenhang mit der zugehörigen Kalotte an deren Basis ausgeschieden wurde, daß also die „Innenschicht" keine selbständige, unabhängige Schalenbildung ist (ebensowenig wie bei der Prismenschicht der Lamellibranchier eine eigene Basalplatte vorliegt). Sie besteht aus dem gleichen Material und ist von derselben Entstehung wie die Kalottenmäntel. Insbesondere bei den Lamellaptychen läßt sich häufig beobachten, daß die Deckwände der Kalotten bzw. die Böden der Prismenschicht in die Innenschicht einbiegen und ihre einzelnen Teilstücke, die Anwachssegmente, bilden (Taf. 3, Fig. 2, 3a, b).

Die alte Auffassung, der Laevaptychus sei aus drei selbständigen Schalenlagen aufgebaut, läßt sich damit nicht mehr aufrecht erhalten. Der Bau ist zwar in der Tat schichtig, aber die einzelnen Schichten bilden nicht die eigentlichen, primären Baueinheiten des Aptychus, die etwa unabhängig und zeitlich nacheinander ausgeschieden wären. Die Grundelemente des Baues sind vielmehr die Kalotten; in ihnen vereinigen sich jeweils die verschieden struierten Schichten zu einem gemeinsamen Baugefüge. Die dicke feinlamellierte Außenschicht ist keine gesonderte und einheitliche Schalenlage, sondern aus den Deckschichten der einzelnen An-

wachssegmente zusammengesetzt, und diese Deckschichten sind nichts anderes als modifizierte Prismenschicht. Der sog. Innenschicht kommt überhaupt keine morphologische und genetische Selbständigkeit zu.

*

Und dennoch gibt es wirklich eine selbständige innere kalkige Schalenlage von eigener Entstehung, die bisher der Aufmerksamkeit bzw. einer richtigen Deutung entgangen ist. Bei sehr gut erhaltenen Aptychen läßt sich über der Innenfläche mit den kräftigen Anwachsstreifen und -lamellen eine äußerst dünne schmelzartige, glasglänzende und häufig etwas runzelige Deckschicht beobachten. Sie trägt sehr feine, bisweilen leicht wellige, unregelmäßige Anwachsstreifen, die vielfach schräg, diskordant zu den Anwachslamellen ihrer Unterlage verlaufen und gelegentlich von einer äußerst feinen Radialstreifung gekreuzt werden.

Daneben finden sich ferner bogenförmige, winklig zusammenstoßende, bisweilen auch zopfartig verschlungene Leistchen und eisblumenartige Streifenbüschel, die häufig dem Adsymphysalkiel aufgelagert sind, gelegentlich aber auch sonst auf der Innenfläche des Laevaptychus (vgl. Taf. 5, Fig. 1, 2) auftreten. Diese mehr oder weniger symmetrischen Bogensysteme zeigen stets eine radiale Anordnung, ihre Konvexitäten sind gegen den Ventralrand gerichtet. In den Vertiefungen der Anwachsstreifen bzw. der Streifenbüschel ist vielfach ein dünner Anflug dunkler, organischer Substanz anzutreffen, die vor dem Lötrohr ohne Rückstand verbrennt.

F. Trauth (1930, S. 396, 398; 1931, S. 27) gibt an, in einem einzigen Falle bei Laevaptychus „die Spur eines schwarzen kohligen Häutchens (als eines hier ausnahmsweise vorhandenen vierten und untersten Strukturelementes)" beobachtet zu haben. Auch unseren Streifenbüscheln entsprechende Bildungen scheint er bei einem Striaptychus bereits gesehen zu haben. Er deutete sie zunächst (1927, S. 203) als „Gefäßeindrücke des Mantels", später (1928, S. 156) als „verästelte Radialrippchen der Konkavseite". Keine dieser beiden Auslegungen dürfte, wenigstens für unsere Laevaptychen, zutreffen; Auftreten und Ausbildungsweise der Streifenbüschel ist dafür wohl zu unregelmäßig. Ich möchte in ihnen vielmehr das Abbild von Zerrungsstreifen und -runzeln sehen, die durch radiale Zugspannungen beim Größenwachstum in einer auflagernden Gewebsschicht auftraten.

Gleichgültig aber, welche Deutung die richtige ist: die Streifenbüschel zusammen mit den übrigen Strukturen, die sich diskordant über die regelmäßige Anwachsstreifung der Innenwand hinweglegen, beweisen, was von Trauth nicht erkannt wurde, die Existenz einer eigenen Schalenschicht, die in ihrer Entstehung unabhängig von der des übrigen Aptychus ist. Sie muß von einem die Innenseite bedeckenden und später vielleicht verhornten Epithel ausgeschieden worden sein, dessen Überreste in der anhaftenden kohligen Substanz vorliegen. Der Aptychus selbst mit seinem Kalottenbau ist dagegen von Weichteilen an der konvexen Außenseite gebildet worden.

Die Hohlräume der Prismen und der zylindrischen Röhren sind — wir hörten es schon — sowohl an der Innenfläche des Aptychus wie meist auch an seiner Außenseite vollkommen abgeschlossen. Ebenso zeigen sie in ihrer Längserstreckung zahlreiche Unterteilungen durch die Transversalwände der Segmentgrenzen. Sie können infolgedessen nicht die Funktion eines Kanalsystems gehabt haben, die man ihnen früher gelegentlich zuschrieb. Bei dem Aufbau aus Hohlelementen handelt es sich lediglich um eine Leichtbauweise zur Einsparung von Material und Gewicht. Eine entfernte Analogie bieten die Hohlprismen der Rudisten.

b) Lamellaptychus

Grundsätzlich den gleichen Aufbau wie die Laevaptychen zeigen die Lamellaptychen (Taf. 3, Fig. 2—6), die äußerlich leicht an den schräg geneigten konzentrischen leistenartigen Rippen der konvexen Außenseite (Taf. 8, Fig. 3, 4) zu erkennen sind. Auch sie bestehen formal aus drei Schichten: einer äußerst dünnen Innenwand, einer dicken Prismenschicht und einer mäßig dicken äußeren Schalenlage, die indessen, ebenso wie bei den Laevaptychen, zu einer genetischen Einheit verbunden sind.

Die Innenschicht ist in einzelnen Teilabschnitten, den konzentrischen, reifenförmigen Anwachssegmenten, sukzessive an der Basis der einander ummantelnden Kalotten gebildet worden (vgl. Taf. 3, Fig, 2, 3a, b). Sie trägt, nur bei sehr guter Erhaltung sichtbar, eine dünne schmelzartige Decklage mit diskordanten Streifen und eisblumenartigen Ornamenten, wie von Laevaptychus geschildert. Die Außenschicht ist als dünnblättrige Schalenlage vor allem auf der Oberseite und dem Außenabfall der rippenförmigen Lamellen entwickelt und taucht von da in die Prismenschicht ein, jeweils den Mantel einer Schalenkalotte bildend. Die Darstellungen von Meneghini & Bornemann (1876), die in alle Lehrbücher übergegangen sind und eine flächenhaft über die gesamte Prismenschicht ausgebreitete Deckschicht angeben, sind dementsprechend falsch.

Die elementaren Baueinheiten bilden auch hier die Kalotten, deren jede gesondert von „Außenschicht" ummantelt ist. Der Hauptunterschied gegenüber Laevaptychus besteht darin, daß die einzelnen Kalotten nicht schichtparallel an- und übereinander liegen, sondern daß, wie die Schliffe (vgl. z. B. Taf. 3, Fig. 2, 3a, 5) enthüllen, Systeme von Anwachssegmenten sich periodisch zu flach asymmetrischen Kuppeln aufwölben und diskordant, wie eine überschobene Falte, auf den Seitenhang der jeweils vorhergehenden Kalotte auflegen.

In den Furchen sind nur ganz dünne Lagen von Außenschicht abgelagert. Auf dem Scheitel und Außenabfall der Rippen ist die lamelläre Außenschicht dagegen dicker und auch hier von dickwandigen Röhren durchsetzt, was im Dünnschliff vielfach nur an einer feinen Wellung der Schichtlamellen zu erkennen ist. Die oberste Decklage scheint vollkommen dicht zu sein und alle Röhren gänzlich abzuschließen.

Die Prismenschicht weist gegenüber der der Laevaptychen mancherlei, jedoch nur graduelle Unterschiede auf. Sie ist weit weniger regelmäßig aufgebaut als dort; Größe, Gestalt und Verlauf der Prismen bzw. Röhren schwanken erheblich. Im Querschnitt zeigen sich daher nur selten regelmäßige polygonale Umrisse; häufiger sind ganz unregelmäßige mäandrische Figuren und eine weitgehende Auflösung der Wände zu einzelnen Pfeilern (vgl. Taf. 3, Fig. 6). Vielfach ist eine fiederförmige Verzweigung und fächerartige Anordnung der Röhren bzw. Pfeiler zu beobachten (Taf. 3, Fig. 2, 4a, b). Bei manchen Formen sind die Prismen und Röhren durchweg sehr dickwandig, mit engem Lumen, bei anderen dünnwandig und teilweise mit großen Kavernen. Stets sind zahlreiche Lagen von Böden entwickelt, die eine ± dichte Querkammerung der Röhren bewirken (Taf. 3, Fig. 2, 3a, b).

Grundsätzlich die gleiche Bauart scheinen auch die Punctaptychen zu besitzen, die sich kaum durchgreifend von den Lamellaptychen unterscheiden lassen.

c) Spinaptychus

Der innere Bau der wenigen Formen, die unter dem von F. Trauth (1927, S. 220) aufgestellten Typenbegriff Spinaptychus vereinigt werden, ist ungenügend bekannt. Die Bestimmung und Zusammenfassung dieser Arten gründet sich einstweilen allein auf den Besitz von Warzen und Stacheln auf der konvexen Klappenseite.

L. R. Cox (1926, S. 579) glaubte bei dem in seiner Struktur leider schlecht erhaltenen Typus Aptychus spinosus Cox drei Schalenlagen unterscheiden zu können: eine dichte Innenschicht, eine weitgehend umkristallisierte Mittelschicht und eine blättrige Außenschicht, aus der sich die hohlen Stachelwarzen erheben. Eine Abbildung hat er bedauerlicherweise nicht gegeben. Die später von Trauth (1930, S. 340 ff.) hinzugefügten Arten Spinaptychus picardi und perlatus sind hinsichtlich ihres Innenbaues nicht untersucht worden.

Neuerdings haben dann A. G. Fischer & R. O. Fay (1953) eine neue Art, Sp. sternbergi, beschrieben, die, wie sie glaubten, erste weitere Art neben dem Genotypus, wobei sie die inzwischen von Trauth aufgestellten Formen übersahen. Die Vertreter dieses neuen Aptychus sind in ihrem Inneren gut erhalten; sie werden beschrieben (1953, S. 84) als „essentially uniform in structure, composed of growth bands or laminae which were laid down successfully [soll wohl heißen: successively] at the ventral and

lateral margins". Die einzelnen Lamellen zeigen im Radialschliff eine schräge Neigung und gleichzeitig eine leichte Verbreiterung von der Außenfläche abapikalwärts gegen die Innenfläche. Die Schichtlagen sind abwechselnd hell und trübe, je aus dünnen Blättern zusammengesetzt, die rechtwinklig von den sie aufbauenden Calcitnadeln gekreuzt werden. Die Orientierung der Anwachslamellen lasse keinen Zweifel daran, daß sie an der äußeren, konvexen Seite der Klappe abgelagert wurden.

Dieser als lamellär beschriebene Bau des Spinaptychus sternbergi scheint auf den ersten Blick sehr verschieden zu sein von dem zuvor geschilderten der Laevaptychen und Lamellaptychen. Dennoch dürfte auch hier grundsätzlich das gleiche Bauprinzip vorliegen. Bei den schräg gestellten Lamellen handelt es sich offensichtlich um die Äquivalente unserer Anwachskalotten; sie sind wie jene übereinander geschichtet und greifen peripher über die jeweils vorausgehende hinaus. Die trüben blättrigen Lagen werden den im Dünnschliff ebenso erscheinenden Deckschichten der Kalotten von Laevaptychus und Lamellaptychus entsprechen, die hellen Lamellen dagegen der Prismenschicht. Der einzige, aber nur graduelle Unterschied scheint darin zu bestehen, daß diese Prismenschicht sehr dünn ist, wohl im Zusammenhang mit der Dünne des Gesamtaptychus, und daß die Prismen sehr fein sind. Eine selbständige Innenschicht ist, in Übereinstimmung mit den anderen Formen, nicht vorhanden. Die mit Anwachsstreifen bedeckte Innenfläche des Aptychus ist vielmehr, wie die Abbildungen von Fischer & Fay in voller Deutlichkeit erkennen lassen, aus den Innensäumen der sich sukzessive vorschiebenden Anwachskalotten zusammengesetzt.

Spinaptychus sternbergi und Sp. spinosus sind in ihrem Aufbau zweifellos verschieden, wenn auch vielleicht nicht in dem Maße, wie es zunächst den Anschein hat, da die ungleichen Erhaltungszustände zu berücksichtigen und die erforderlichen Korrekturen in der Deutung vorzunehmen sind. Allerdings sollen ferner bei sternbergi auch keine Hohlstacheln vorliegen, wie es bei der anderen Art der Fall ist; die beiden Autoren nehmen vielmehr an, daß nur der Scheitel der Tuberkeln eine Öffnung oder Vertiefung aufweise.

*

Wir haben diese Verhältnisse etwas ausführlicher geschildert, als es für unsere allgemeinen Betrachtungen notwendig wäre, weil wir aus dem Unteren Weißjura von Blumberg einen Aptychus besitzen, der vielleicht in diese Gruppe hineingehört. Wegen des Auftretens von Papillen und Stacheln auf der konvexen Außenfläche wird man ihn jedenfalls einstweilen rein formal zu Spinaptychus zählen müssen. Recht bemerkenswert wäre dann allerdings das Vorkommen im Weißjura; denn die übrigen Spinaptychus-Arten entstammen durchweg der Oberkreide. Da indessen nur dieses eine Exemplar vorliegt, wäre vielleicht auch an eine pathologische Form zu denken, die richtiger ihren Platz in unserem Kap. II, 7 finden würde.

Das Stück (Taf. 6, Fig. 2a) lag in der Tübinger Sammlung unter der Bezeichnung „Aptychus mit ? Siedlern". In der Tat erweckt es den Eindruck eines mit zapfenförmigen Fremdorganismen bewachsenen Aptychen. Die Oberfläche trägt in großer Zahl, unregelmäßig zwischen den Poren der Deckschicht stehend, stalagmitenartig aufragende Protuberanzen, die oft zu Gruppen an ihrer Basis verwachsen, bisweilen knospig verzweigt und brückenartig miteinander verbunden sind. Eine genauere Betrachtung lehrt indessen, daß diese Warzen und Stacheln zum Aptychus selbst gehören und aus seiner dichten Außenschicht hervorgewachsen sind.

Der Aptychus zeigt eine Dicke von 2,5 mm, ist also angesichts seiner (nicht genauer bestimmbaren) Mittelgröße verhältnismäßig dünn. Die Stacheln ragen bis zu 1 mm über die Oberfläche empor. Häufig sind sie abgebrochen und lassen dann im Querbruch eine ringförmige Wand und im Zentrum eine andersartige Füllmasse erkennen. Sie waren also wohl, wie auch die Längsschnitte wahrscheinlichmachen, innen hohl; ihre Spitzen sind stets undurchbohrt.

Der äußere Habitus, abgesehen von dem Stachelbesatz, und der innere Bau entsprechen vollkommen dem eines Laevaptychus. Im Schliff (Taf. 6, Fig. 2b) erkennt man eine Prismenschicht mit verhält-

nismäßig weiten Hohlprismen und darüber eine dünnblättrige Außenschicht, die von geringelten groben Röhren durchsetzt ist. Die Hohlstacheln scheinen über die Oberfläche emporgewachsene Röhren der Außenschicht darzustellen. Jedenfalls dürften sie allein der äußeren Schalenlage, der letzten Wachstumsphase angehören; eine Präformierung in der Prismenschicht durch Aufwölbung der Kalottenmäntel, wie bei Spinaptychus sternbergi, ist nicht zu beobachten. Allerdings ist die Erhaltung nicht besonders gut.

Ich würde keine Bedenken haben, diese Form an die Seite von Spinaptychus spinosus zu stellen; ihr innerer Bau steht nicht im Widerspruch zu dem, was von jener Art bekannt ist. Erhebliche Unterschiede dagegen liegen gegenüber Sp. sternbergi vor, und wenn dessen Struktur, wie sie von Fischer & Fay beschrieben wurde, typisch für Spinaptychus sein sollte, dann gehört unsere Form nicht dazu. Sie ist ihrem Gepräge nach ein ziemlich dünner Laevaptychus mit Stacheln. Soweit unser Stück überhaupt als eine normale Ausbildungsweise zu betrachten ist, könnte es nahelegen, daß die Potenz zur Stachelbildung bei verschiedenen Aptychentypen besteht. Die bisher unter Spinaptychus vereinigten Arten würden alsdann ein heterogenes Formengemisch mit ähnlichen Stacheln, sonst aber von recht abweichendem Bau darstellen.

4. Über die stoffliche Zusammensetzung der Aptychen

Dr. W. Weiskirchner hatte die Freundlichkeit, einige Laevaptychus-Schalen optisch, röntgenographisch und chemisch zu untersuchen. Dabei ergab sich folgendes:

Beide Schalenlagen, die Prismen- wie die blättrige Außenschicht, bestehen nach dem Befunde im Dünnschliff offensichtlich aus Calcit, doch kann die Beteiligung von Aragonit nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Daneben findet sich nur noch Limonit, und zwar lediglich an den Außenrändern, an der konvexen Klappenseite mehr als an der konkaven. Wahrscheinlich handelt es sich um sekundäre Verunreinigungen. Andere Minerale liegen nicht vor.

Im Pulverpräparat wurden die gleichen Minerale nachgewiesen. Die optischen Eigenschaften des Karbonats lieferten aber ferner einen einwandfreien Beweis für Calcit; Aragonit ist nicht vorhanden. Zu dem gleichen eindeutigen Ergebnis führte die röntgenographische Untersuchung. In den Diagrammen zeigte sich im übrigen eine Änderung der d-Werte des Calcits, die auf den Einbau eines kleineren Ions als Ca schließen läßt. Es handelt sich um geringe Mengen von MgO und FeO, die isomorph eingebaut sind. Der Dünnschliffbefund spricht dagegen, daß das erst diagenetisch erfolgte; der FeO-Gehalt der Schale ist vielmehr als primär anzunehmen.

Die chemische Analyse lieferte folgende Werte:

Glühverlust	43,90 %
SiO_2	0,00 %
Fe_2O_3	3,13 %
Al_2O_3	0,00 %
CaO	52,56 %
MgO	0,28 %
P_2O_5	0,04 %
	99,91 %

Sie bestätigt vollkommen die Ergebnisse der optischen und röntgenographischen Untersuchungen. Zusätzlich wurden noch an zwei weiteren Exemplaren P_2O_5-Bestimmungen durchgeführt, die geringere Werte von 0,020 und 0,024 % ergaben. Es waren das zwei relativ dicke Laevaptychen im Vergleich zu dem dünnen Stücke, von dem die Gesamtanalyse angefertigt wurde. Danach mag es sich so verhalten, daß der P_2O_5-Gehalt bei dünnen Schalen (wegen des relativ größeren Anteils äußerer Schalenlagen?)

höhere Werte erreicht. Das Phosphat scheint nicht in einem feststellbaren Mineral individualisiert zu sein. Doch läßt sich bei der geringen Menge die Möglichkeit nicht verneinen, daß in den körnigen Partien gelegentlich Apatit auftreten könnte.

*

Das wesentlichste Ergebnis dieser Untersuchungen liegt in dem sicheren Nachweis, daß die Aptychen-Schale ausschließlich aus Calcit besteht und wahrscheinlich auch primär bestanden hat. Nach allem, was wir sonst über die Schalenbildungen der Cephalopoden wissen, sind sie aus Aragonit aufgebaut. O. Bütschli (1908, Tab. 4) hat das für *Nautilus pompilius, N. umbilicatus, Spirula spirula* und *Sepia officinalis* gezeigt. Ebenso sind, wie mehrfach in der Literatur, zuletzt von R. A. Reyment (1957, S. 343) und R. A. Reyment & O. R. Eckstrand (1957, S. 91 ff.) angegeben wurde, die Schalen jurassischer und kretazischer Ammoniten ursprünglich und teilweise auch noch in heutiger Erhaltung aragonitisch. Stichproben von W. Weiskirchner im Zusammenhang mit seiner Untersuchung der Aptychen ergaben, daß auch die Schalen von *Leioceras opalinum* aus dem Dogger Süddeutschlands und von *Scaphites nodosus* aus der Oberkreide Nordamerikas aus Aragonit aufgebaut sind.

Die einzigen bisher bekannten Ausnahmen bilden die *Argonauta*-Arten, deren Gehäuse aus Calcit besteht (Bütschli, Reyment; ferner O. B. Bøggild 1930, W. J. Schmidt 1924). Bemerkenswerterweise ist hier aber die Schale anderen Ursprungs als die Gehäusebildungen der übrigen Cephalopoden: sie ist ein Ausscheidungsprodukt der großen dorsalen Tentakeln und nicht des Mantels. Dieser Tatbestand scheint für die Deutung der Aptychen bedeutsam zu sein, worauf wir in einem späteren Zusammenhang noch zurückkommen werden.

Ein zwingender Beweis dafür, daß die Aptychen auch primär calcitisch waren und sich dadurch von den als aragonitisch anzunehmenden Gehäusen unterscheiden, läßt sich nicht erbringen. Doch dürfte ein indirekter Beweis in der verschiedenen Erhaltungsweise und -fähigkeit vorliegen. Bei unserem eingangs beschriebenen *Physodoceras* ist lediglich der Aptychus in seiner vollen Substanz erhalten; von der Gehäuseschale liegt dagegen keine Spur vor. Dabei ist als sicher anzunehmen, daß bei gleicher Substanz die äußerst dünnen Prismenwände der Aptychen eher angreifbar und leichter löslich wären als die kompakte und bei so großen Individuen gar nicht einmal dünne Schale des Gehäuses.

Ebenso sind bei den Solnhofener Physodoceraten, Perisphincten und Oppelien stets nur die Aptychen in Schalenerhaltung überliefert, während die zugehörigen Gehäuse in Form von Abdrücken oder stark zusammengepreßten Steinkernen vorliegen. In besonders eindrucksvoller Weise ist das bei der später zu beschreibenden Frankfurter Oppelien-Platte der Fall, auf der 14 Exemplare ganz gesetzmäßig diesen Unterschied in der Erhaltung zeigen. Hätten die Aptychen aus Aragonit bestanden, so ist nicht einzusehen, warum sie im Gegensatz zu den Gehäusen nicht aufgelöst und in keiner Weise angegriffen wurden.

Eine eigentümliche Erhaltungsweise findet sich im höheren Weißjura des Mont Crussol (Ardèche). Die Aptychen sind hier vollkommen pyritisiert, während die mit ihnen vergesellschafteten Ammoniten als Steinkerne vorliegen. Auch das läßt auf einen ursprünglichen Unterschied in der Schalensubstanz der beiderlei Schalenbildungen schließen.

Dieser Unterschied dürfte mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit auf den Gegensatz von Calcit und Aragonit zurückzuführen sein. Er mag allein schon ausreichen, das Vorherrschen oder gar alleinige Vorkommen der Aptychen in den Aptychenkalken und -mergeln zu erklären, wie vor vielen Jahren bereits Th. Fuchs (1878, S. 330) vermutet hatte. Die Annahme einer Frachtsonderung erscheint nicht einmal notwendig, wenn sie auch in manchen Fällen zusätzlich wirksam gewesen sein mag.

Die Vermutung von F. Trauth (1927, S. 192), die gute Erhaltungsfähigkeit der Aptychen sei vielleicht durch einen Gehalt an phosphorsaurem Kalk bedingt, wird durch die hier mitgeteilten Analysen

widerlegt. Wenigstens bei unseren Laevaptychen und auch wohl bei denen der Aptychenschichten ist der Phosphatgehalt so gering, daß er für die Erhaltungsfähigkeit keine Rolle spielen dürfte.

5. Bildungsweise und Entstehungsort der Aptychen

In einem vorausgehenden Kapitel haben wir die herkömmliche Auffassung eines Dreischichtenbaues der Laevaptychen, Lamellaptychen usw. abgelehnt. Nicht zu bezweifeln ist indessen, daß zwischen der Prismenschicht und der sie überlagernden Außenschicht ein struktureller und dementsprechend auch genetischer Unterschied besteht, unbeschadet darum, daß beide lateral ineinander übergehen.

Zur Erklärung dieses Sachverhaltes bietet sich die naheliegende Deutung an, daß die Prismenschicht, die den peripheren Größenzuwachs des Aptychus liefert, vom Saum des schalen-auscheidenden Organs gebildet wurde, während die das Dickenwachstum bewirkende lamelläre Außenschicht von der aufliegenden Fläche des betreffenden Organs erzeugt worden ist. Die beiden Schalenlagen sind also ähnlich entstanden zu denken wie die vom Mantelsaum gebildete Prismenschicht der Muscheln, die in derselben Weise die Funktion einer peripheren Klappen-Vergrößerung erfüllt, und wie die vom Epithel der Mantelfläche ausgeschiedene Perlmutterschicht, die einer fortschreitenden Verstärkung der Klappe dient. Der Vergleich trifft auch insofern zu, als in beiden Fällen die Prismenschicht distal an Dicke zunimmt, während die Perlmutterschicht (bzw. das, was beim Aptychus damit vergleichbar ist) am Wirbel ihre größte Dicke besitzt, weil hier die Bedeckung durch die ausscheidende Epithelfläche am längsten währte und dementsprechend die größte Anzahl von Schalenblättern abgesetzt wurde (vgl. Taf. 6, Fig. 4a, b).

Nach der Lage der Schichten aber entspricht unser Aptychus einer Muschelklappe mit invers zu denkender Wölbung; die konvexe Außenseite hier ist der konkaven Innenseite dort analog. In Übereinstimmung damit liegen die Anwachsstreifen der Prismenschicht bei den Muscheln auf der konvexen Außenfläche, bei unseren Aptychen auf der konkaven Innenseite.

Der Schalen-erzeugende Weichkörper muß sich also auf der gewölbten Außenseite des Aptychus befunden haben, wie sich ja auch aus dem Lagerungsverhältnis der Anwachskalotten ergibt. Ferner ist zu folgern, daß eine ständig innige Verbindung zwischen den Weichteilen und der wachsenden Aptychen-Schale bestanden haben muß; denn anders wäre der geschilderte kontinuierliche Fortbau der Hohlprismen auch über die einzelnen Segmentgrenzen hinweg, ohne Versetzung der Wände usw., nicht verständlich. Auch die Innenseite des Aptychus ist, wie die dünne schmelzartige Innenschicht beweist, von einer Gewebsschicht bedeckt gewesen, ohne daß diese indessen an der Schalen-Ausscheidung nennenswert beteiligt war.

Diese Beobachtungen und Überlegungen lassen sich nicht in Einklang bringen mit den herrschenden Auffassungen über Bildungsweise und Bildungsort der Aptychen, wie sie insbesondere von J. Pia (1923, S. 69), M. Schmidt (1925, S. 334; 1928, S. 426 ff.) und F. Trauth (1927, S. 183 ff.; 1931, S. 18—19) vertreten wurden. Trauth hat zwei Versuche unternommen, bildlich die Beziehungen des Aptychus zu den Weichteilen zu veranschaulichen. Er geht dabei, ebenso wie die beiden anderen genannten Autoren, von der Vorstellung aus, daß der Aptychus an der Ventralseite des Gehäuses einer Hautfalte des Mantels aufgesessen habe.

Die erste Konstruktion (1927, Abb. 1—2) ist recht unzulänglich und später von Trauth selbst als verfehlt anerkannt worden. In seiner Abb. 1 (hier wiedergegeben in Abb. 3a) ist ein Aptychus einfach in die Wohnkammer eines seitlich dargestellten Ammoniten hineingelegt worden, ohne daß ein Zusammenhang mit dem Weichkörper ersichtlich würde. Abb. 2 von Trauth (unsere Abb. 3b) zeigt einen Querschnitt durch das Ammoniten-Gehäuse und die in der Wohnkammer liegenden Weichteile. Der Aptychus erscheint hier, stark zusammengefaltet, unmittelbar unter der Ventralwand des Ammoniten. Er wird getragen von der Mantelfläche und an seinen Seitenrändern umfaßt von einer kleinen Mantelfalte.

Diese Darstellung kann unmöglich zutreffen; denn es bleibt unverständlich, 1. wie die fortschreitende Verstärkung der Außenschicht in der Wirbelregion des Aptychus erfolgt sein soll und 2. wie das Ammoniten-Gehäuse fortgebaut werden konnte, wenn es durch den Aptychus vom Mantel getrennt und abgeschirmt war. Es fehlt also, abgesehen von der temporären randlichen Hautfalte, die ständige Bedeckung der Außenfläche des Aptychus durch Weichteile, die wegen der starken Ablagerung von Außenschicht in der Wirbelregion zu fordern ist. Dafür wird ein ständiger Weichteilkontakt mit der konkaven Innenseite angenommen, an der aber gerade eine höchst untergeordnete Schalen-Ausscheidung stattfindet.

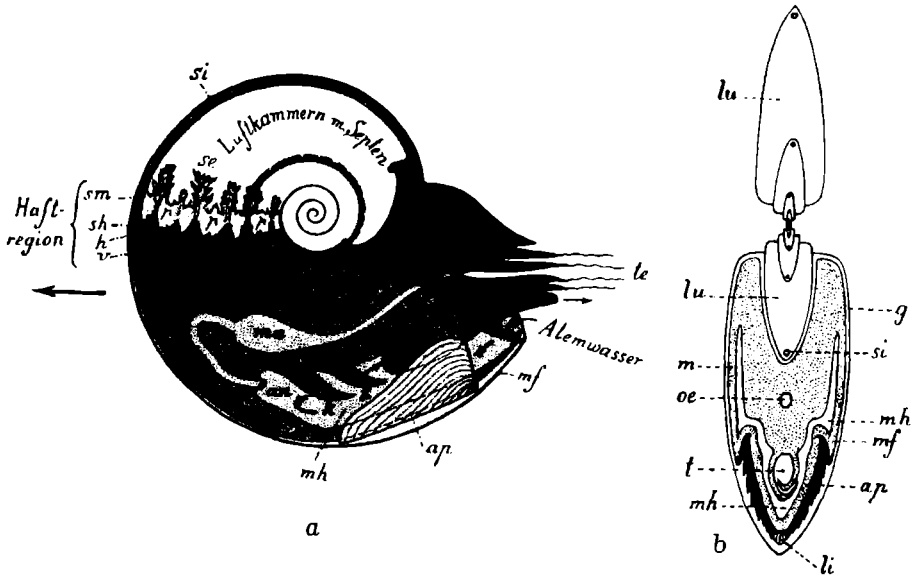


Abb. 3. Ammoniten-Gehäuse *(Oppelia)* mit eingezeichnetem Weichkörper und Aptychus, *a* in Seitenansicht, *b* im Querschnitt durch die Wohnkammer. Ursprüngliche Rekonstruktion von F. Trauth 1927, Abb. 1 u. 2, auf ¾ verkleinert. — Die meisten Bezeichnungen ergeben sich von selbst bzw. sind für unsere Betrachtungen irrelevant. m = freier Mantel, mf = Mantelfalte.

In einer zweiten Rekonstruktion konnte Trauth (1931, Abb. A) Anregungen verwerten, die inzwischen von M. Schmidt (1928) gegeben waren. Diese Darstellung ist gewissermaßen als authentisch anerkannt und in manche Lehr- und Handbücher (z. B. E. Hennig 1932, O. Kuhn 1949, W. J. Arkell 1957) übernommen worden. Wir geben sie zum Vergleich in unserer Abb. 4a wieder. Die Rekonstruktion, der ein Laevaptychus als Modell dient, zeigt unter der Ventralseite an der Mündung des Ammoniten-Gehäuses eine Mantelduplikatur, in der sich der Aptychus, mit seiner Wirbelregion nach vorn gewandt, gebildet haben soll. An seiner konkaven Seite und am abapikalen Rande wird er von Mantelfläche umhüllt, nicht aber an seiner konvexen Seite. Hier ist zwar die zu der Tasche absteigende Mantelfalte eingezeichnet; der Aptychus aber stand nicht in ständiger Berührung mit ihr, sondern legte sich ihr nur lose an, wenn das Gehäuse geöffnet war.

Diese Darstellung Trauth's erschien mir zunächst als eine annehmbare Lösung, aber ich hatte dabei doch sogleich das Gefühl einer Diskrepanz zwischen Lage und Aufbau des Aptychus, wie er in der Literatur geschildert wurde. Wenn ein Aptychus in dieser Stellung in der Mantelduplikatur entstanden sein sollte, würde man als das wahrscheinlichste erwarten, daß das Wachstum von seinem abapikalen Pole und von der konkaven Seite aus erfolgt wäre. Ferner müßte die blättrige Deckschicht im Taschenscheitel ihre größte Dicke besitzen.

Ich habe dementsprechend nach Anzeichen dafür gesucht, daß entgegen den bisherigen Vorstellungen die Wachstumsrichtung des Aptychus eine umgekehrte gewesen sein möchte, vom Ventralrand gegen

den dorsalen Ausschnitt fortschreitend. Das aber trifft keineswegs zu; die Aptychen-Klappe ist wirklich vom dorsalen Apikalpole aus und durch Anlagerung von der konvexen Außenseite her gewachsen. Daran lassen die früher geschilderten Eigenschaften, die konzentrisch zum Wirbel angeordneten Anwachsstreifen der konkaven Innenfläche, die Imbrikations-Richtung der einander umfassenden Anwachskalotten, wie sie uns auf der angewitterten Außenseite mancher Aptychen und in den Schliffbildern entgegentritt, nicht den geringsten Zweifel.

Eine einigermaßen plausible Vorstellung, bei der Wachstumsrichtung und Lage des Aptychus in Einklang ständen, ließe sich nur dann gewinnen, wenn man annähme, der Aptychus habe eine umgekehrte Stellung in der Manteldupliktur eingenommen, wie es unsere Skizze in Abb. 4 b veranschaulicht. Das Größenwachstum wäre alsdann in der bei allen Mollusken üblichen Weise in distaler Richtung durch Ausscheidung von Schalensubstanz am freien Mantelsaum erfolgt, während die flächenhaft ausgebreitete Deckschicht auf der von der Mantelfläche bedeckten konvexen Seite abgeschieden sein und im ältesten Abschnitt der Manteldupliktur, in dessen Scheitel, die zu erwartende größte Dicke zeigen würde. In ähnlicher Weise haben wir uns ja den Bauvorgang des Aptychus vorgestellt, wobei indessen die Natur der ausscheidenden Weichteile offengelassen wurde.

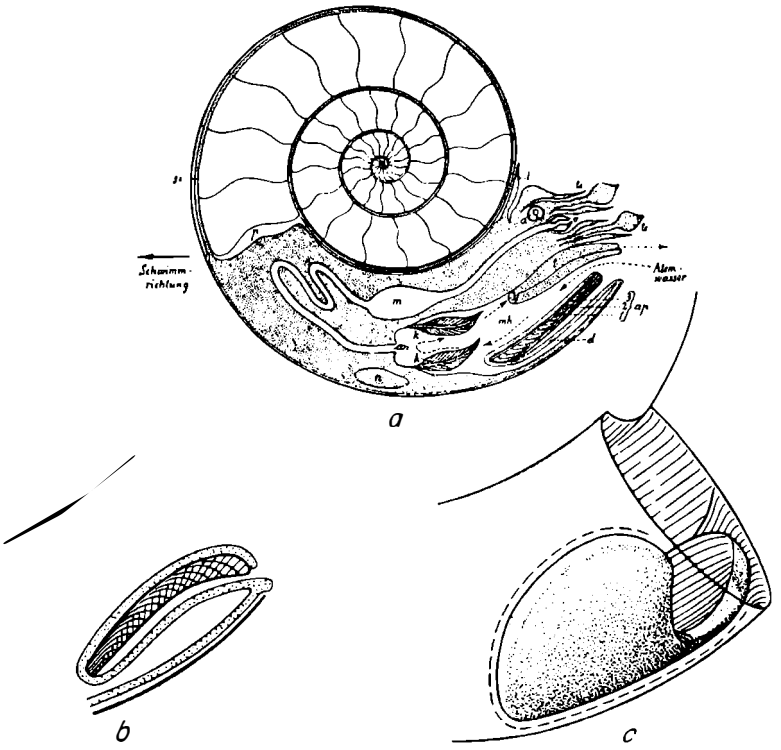


Abb. 4. Lage des Aptychus in einer ventralen Mantelfalte. — *a* Ammoniten-Gehäuse im Medianschnitt mit eingezeichnetem Weichkörper und Aptychus. Spätere Rekonstruktion von F. Trauth 1931, Abb. A, auf ¾ verkleinert. Der Aptychus mit seinen angenommenen drei Schalenlagen ist so orientiert, daß der apikale Pol nach vorn, der abapikale nach hinten weist. — *b* Umgekehrte Stellung des Aptychus in einer ventralen Mantelfalte, wie sie auf Grund des Baues und der Bildungsweise angenommen werden müßte, im Hinblick auf Lage und Funktion aber unhaltbar ist. — *c* Versuch einer plastischen Einzeichnung des Aptychus in eine ventrale Mantelfalte, die zeigt, daß die Vorstellung von Trauth weder den Gegebenheiten des Baues noch den mechanisch-funktionellen Anforderungen Rechnung trägt.

Das wäre physiologisch, hinsichtlich der Bildungsweise, die einzig annehmbare Lage des Aptychus; aber sie ist topographisch ganz unmöglich. Der Aptychen-Apparat würde dann nahezu die Hälfte der Wohnkammerhöhe eingenommen und den Trichter völlig aus seiner doch zweifellos ventralen Lage, unmittelbar an der Externseite des Gehäuses, verdrängt haben. Außerdem stände der Aptychus „verkehrt" im Hinblick auf den bisher angenommenen Klapp- und Schließmechanismus wie auch auf die sog. „Normalstellung", die uns später noch zu beschäftigen haben wird.

Weitere schwere Bedenken sprechen gegen die Annahme einer ventralen Mantelfalte im Sinne von Trauth. Wie hat der Mantel sich verlängern, wie hat sein Saum weiterhin Schalensubstanz an der Gehäuse-Mündung ablagern können, wenn der Mantel im Bereiche des Aptychus zu einer Falte umgeschla-

gen war? Im Schnittbilde (Abb. 4a) mag die Rekonstruktion noch leidlich plausibel erscheinen; bei einem Versuch, die Verhältnisse ins Räumliche zu übertragen (Abb. 4c), kommt man jedoch zu ganz unmöglichen Konsequenzen. Die Mantelfalte müßte doch wohl den gesamten Aptychus täschenartig umhüllt haben, aber seitlich geschlossen kann diese Tasche nicht gewesen sein; denn sonst hätte der Aptychus nicht eingeklappt werden können. Also muß man sich den Mantellappen etwa in der Form des Aptychus vorstellen, aber unverwachsen an dessen Seitenrändern. Bei einem solchen dünnen, frei herabhängenden Mantelstreifen ist jedoch ein Funktionieren des Klappmechanismus ebensowenig glaubhaft, zumal ja nirgends Ansatzstellen von Muskulatur am Aptychus nachgewiesen sind.

Die abapikale Facette des Aptychus kann nicht vom Mantel umfaßt gewesen sein; er wäre bei der dichten Anlagerung dieser Facette an die Gehäusewand in der Verschlußstellung zerquetscht worden. Gerade an dieser Stelle kann sich also der Scheitel der Mantelfalte nicht befunden haben. Wie ist ferner ein kontinuierlicher Fortbau der Hohlprismen ohne Versetzung und Verwerfung der dünnen Wände gewährleistet, wenn der Kontakt mit der ausscheidenden Gewebsfläche immer wieder unterbrochen wurde? Wie sind die teilweise langen Stacheln der Spinaptychen in Einklang zu bringen mit einer ventralen Mantelfalte, in die sie sich beim Zurückklappen des Aptychus hineinbohren mußten?

*

Alle diese Einwände und unbeantwortet bleibenden Fragen führen zwangsläufig zu der Erkenntnis, daß die ganze Konstruktion einer ventralen Mantelfalte und einer ventralen Lage des Aptychus bei geöffneter Gehäuse-Mündung falsch ist. Dagegen gelangen wir ohne weiteres zu einem einleuchtenden Bilde, wenn wir den physiologisch richtig in die Weichteile eingebauten Aptychus von Abb. 4b aus seiner höchst unglücklichen ventralen Stellung befreien und an die Dorsalseite der Mündung verpflanzen, ihm dabei die Lage gebend, die er beim Verschluß des Ammoniten-Gehäuses einnimmt. Der Apikalteil des Aptychus gelangt alsdann an die dorsale Innenwand der Mündung; der dabei verbleibende Schlitz in seinem Dorsalausschnitt läßt genügend Raum für eine Umfassung durch Weichteile. Der Aptychus kann sich nach außen öffnen, ohne im geringsten die übrigen Organe zu beeinträchtigen. In geschlossenem Zustande steht der gesamte Wohnkammerraum für die Weichteile zur Verfügung, nicht nur ein stark eingeschränkter hinterer Abschnitt, wie es der Fall wäre bei der früheren Annahme, daß der Aptychus aus der Ventrallage beträchtlich hinter der Mündung zur Verschlußstellung einklappte (vgl. Abb. 5).

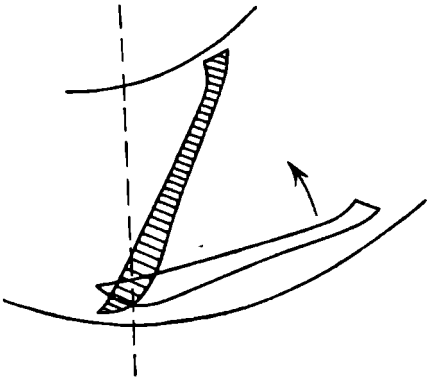


Abb. 5. Längsschnitt durch den vorderen Wohnkammer-Abschnitt eines *Physodoceras* mit Laevaptychus in Ventral- und in Verschlußstellung (schraffiert) nach der Vorstellung von F. Trauth (1927, Abb. 3).

Die Weichteile, in denen der Aptychus ausgeschieden wurde, lagen also nach meiner Auffassung an der dorsalen Seite des Tieres. Gleichzeitig aber bin ich überzeugt davon, daß diese Weichteile nicht dem Mantel entsprechen. Der Bau des Aptychus ist zu durchgreifend verschieden von dem der Ammoniten-Schale, als daß er gleichfalls als ein Produkt des Mantels gelten könnte. Dagegen sprechen ferner die calcitische Schalensubstanz und die Zweiklappigkeit des Aptychus, die bei einer Entstehung in einer einheitlichen Mantelfalte schwer verständlich wäre.

Es ist also nach anderen Weichteilen zu suchen, die als Erzeuger des Aptychus in Betracht kommen, und da wir ihre dorsale Lage als gegeben ansehen dürfen, drängt sich die Annahme eines Organs auf, das der Kopfkappe des *Nautilus* homolog ist. Eine solche Kopfkappe ist beim *Nautilus* mächtig entwickelt und dient in der Ruhestellung als deckelartiger Verschluß der Mündung. Sie besteht zur Hauptsache aus den stark vergrößerten und seitlich verwachsenen Scheiden des dorsalen Tentakelpaares. Ein Vergleich zwischen unserem *Physodoceras* mit Aptychus (Taf. 1, Fig. 1a, b) und einem rezenten *Nautilus*, dessen Mündung von der Kopfkappe verschlossen ist (Taf. 6, Fig. 1), macht die verblüffende Ähnlichkeit der beiderlei Bildungen ersichtlich.

Es darf angenommen werden, daß die Ammoniten zur Ausscheidung kalkiger Aptychen in der Kopfkappe befähigt waren. Beim *Nautilus* kommen geschlossene, den Aptychen entsprechende Kalkplatten nicht vor, doch soll nach einer Angabe von R. Lepsius (1875, S. 58) deren Kopfkappe „mit vielen Kalkkörnchen imprägnirt" sein. Ich hatte gehofft, diese Kalkkonkremente im Röntgenbild sichtbar machen zu können; die hergestellten Aufnahmen sind aber leider nicht deutlich und eindeutig genug, um hier wiedergegeben zu werden. Die Fähigkeit zur Kalkausscheidung scheint also jedenfalls bei der Kopfkappe des *Nautilus* zu bestehen.

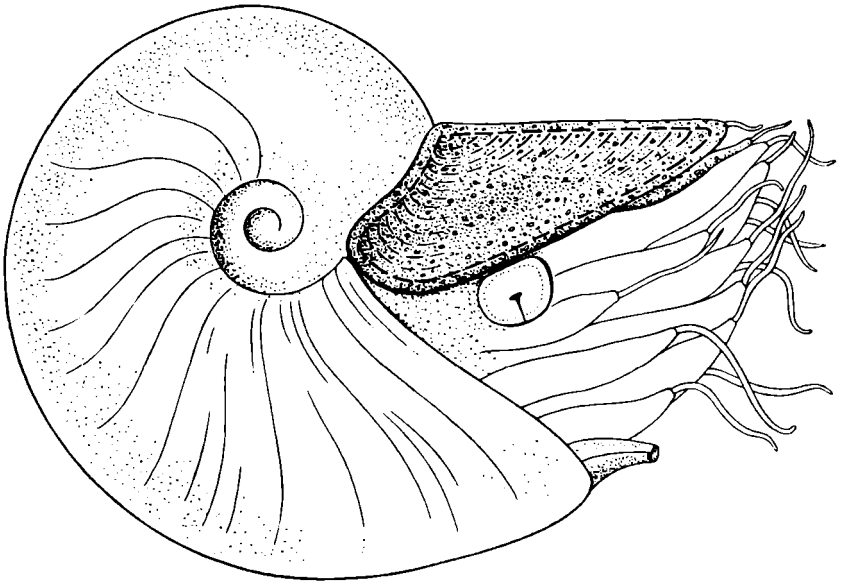


Abb. 6. Rekonstruktion eines Ammoniten mit Kopfkappe und dem nach unserer Vorstellung in ihr eingeschlossenen Aptychus. Die Arme, über deren Zahl und Gestalt nichts bekannt ist, sind willkürlich nach dem Vorbilde des *Nautilus* skizziert.

Die Kopfkappe gehört, ebenso wie die übrigen Tentakeln, dem vorderen Fußabschnitt der Cephalopoden an. Es ist daher ohne weiteres verständlich, daß Schalen-Ausscheidungen dieser Organe sich strukturell und substantiell von solchen des Mantels unterscheiden werden, wie es ja auch bei der *Argonauta*-Schale der Fall ist. Begreifbar wird jetzt ferner die Zweiklappigkeit der Aptychen. Beim *Nautilus* sind zwar die dorsalen Tentakeln fest zu der einheitlichen Kopfkappe verwachsen, aber eine ausgeprägte mediane Rinne läßt die Zusammensetzung aus zwei symmetrischen Teilstücken noch deutlich erkennen. Es ist ohne weiteres vorstellbar, daß jeder Teil für sich eine Aptychenklappe hervorbrachte. Vielleicht auch war bei den bzw. bei manchen Ammoniten die Verwachsung der beiden Fleischlappen noch nicht so weitgehend wie beim *Nautilus*.

Die hier vertretene Auffassung, die den Aptychus in ein dorsales, der Kopfkappe homologes Organ verlegt (vgl. den Rekonstruktionsversuch in Abb. 6), ist keineswegs neu; sie findet sich bereits unter den zahlreichen heterogenen Deutungen, die man den Aptychen hat zuteil werden lassen. Wir glauben indes, auf Grund einer strengen Analyse nunmehr beweisen zu können, was frühere Autoren (anscheinend zuerst Strickland, später Keferstein [nur für die Anaptychen], Lepsius,

Owen, Abel, Meléndez u. a.) mehr als Vermutungen geäußert hatten. Die Literatur darüber ist von Trauth (1927, S. 181 ff.) zusammengestellt und ablehnend besprochen worden; seine Gegenargumente beruhen jedoch m. E. auf falschen Voraussetzungen. Wir müssen daher unsererseits die Deutung Trauths ablehnen. Damit entfallen auch die von ihm (1927, S. 190) vermuteten, aber ohnehin höchst unwahrscheinlichen Nebenfunktionen der Aptychen: „eine gewisse Mitwirkung am Verschließen der Mantelhöhle unterhalb des Trichters, wenn durch diesen das verbrauchte Atemwasser ausgestoßen wurde, und somit eine Förderung des Schwimmvermögens". Falls der Aptychus neben seiner Funktion als Deckelorgan noch eine weitere funktionelle Bedeutung gehabt haben sollte, so wäre im Lichte unserer Deutung daran zu denken, daß die durch den Aptychus versteifte Kopfkappe als Höhensteuer beim Schwimmen wirksam gewesen sein könnte.

Unsere Vorstellung geht also dahin, der Aptychus sei in eine Kopfkappe eingebettet und dementsprechend außen von Weichteilen bedeckt gewesen, mit zeitweiliger Ausnahme der schmalen Ventralfacette, von der der Randsaum der Kopfkappe sich beim Verschluß zurückzog. Dagegen mag eingewendet werden, daß eine derartige Organisation keine besonders funktionstüchtige Lösung darstelle. Wir sind daran gewöhnt, das Ammoniten-Gehäuse als eine nackte Außenschale ausgebildet zu sehen; aber damit ist natürlich keineswegs gesagt, daß es sich bei den Aptychen ebenso verhalten muß. Die *Argonauta*-Schale wird ja gleichfalls von dem dorsalen Tentakelpaar umfaßt, und auch die Schädelknochen der Vertebraten liegen unter der Haut, ohne daß ihre Schutzfunktion dadurch nennenswert beeinträchtigt wird. Hautverletzungen müssen dabei allerdings in Kauf genommen werden, und sie sind, wie wir später sehen werden, tatsächlich bei den Aptychen häufig vorgekommen.

6. Die Frankfurter Oppelien-Platte und die „Normalstellung" der Aptychen

Die Solnhofener Plattenkalke sind bekanntermaßen verhältnismäßig reich an Ammoniten mit erhaltenen zugehörigen Aptychen. A. Rothpletz (1909, S. 315—316) berichtete über eine Platte der Münchener Sammlung mit 6 Oppelien-Gehäusen, „von denen jedes noch seinen Aptychus in der Wohnkammer besitzt". Alle bisher bekannten Funde aber dürften übertroffen werden durch eine einzigartig schöne und aufschlußreiche Platte von Eichstätt im Senckenberg-Museum (SMF XI 574), auf die Dr. W. Struve mich freundlicherweise aufmerksam machte. Ihm gebührt mein aufrichtiger Dank für die Erlaubnis, das kostbare Objekt auswerten und veröffentlichen zu dürfen.

Die Platte hat eine Länge von 77 cm, eine größte Breite von etwa 32 cm und zeigt auf der Schichtfläche nicht weniger als 14 Ammoniten, sämtlich mit erhaltenem Aptychus. Die aus Gründen der Platzersparnis notwendige Verkleinerung der Platte auf ⅓ nat. Gr. (vgl. Taf. 7, links) kann leider den imposanten Eindruck des Gesamtstückes nur schwach wiedergeben. Um die Einzelheiten des Erhaltungszustandes der Ammoniten zu verdeutlichen, sind neben der Gesamtplatte in den Fig. a—e auf Taf. 7 einige der Formen in doppelter Größe dargestellt.

Eine sichere Bestimmung der Ammoniten ist leider nicht möglich, da es sich um Jugendstadien noch ohne bezeichnende Gattungs- und Artmerkmale handelt. *Neochetoceras steraspis* (Opp.) wäre ebenso für einen Vergleich in Betracht zu ziehen wie andererseits auch *Glochiceras solenoides* (Qu.). Wenn wir also hier von „Oppelien" und der „Oppelien-Platte" sprechen, so ist das nur in einem etwas vagen Sinne zu verstehen.

Die Ammoniten sind völlig regellos auf der Platte verteilt; 9 von ihnen bieten dem Beschauer die rechte, 5 die linke Gehäuseseite dar. Sie sind alle von ungefähr gleicher Größe; ihr Durchmesser beträgt ± 25 mm. Es handelt sich also um einen Schwarm jugendlicher Oppelien, der in den Ablagerungsbereich der Platte bzw. der weiteren Lagune, von der sie nur ein kleiner Teilausschnitt ist, hineingetrieben wurde. Eine bestimmte Einregelung und Strömungs-Beeinflussung liegt jedoch nicht vor; die Mündungen der Ammoniten weisen nach allen erdenklichen Richtungen.

Die Schalensubstanz der Gehäuse ist nicht erhalten, die Wohnkammern treten uns lediglich als Hohldrucke entgegen. (Von den Stücken, die dem Beschauer die rechte Gehäuseseite zuwenden, liegt also nur der Abdruck der linken Wohnkammerflanke vor und umgekehrt.) Die gekammerten Gehäuse-Abschnitte dagegen sind durchweg, und zwar in etwas unregelmäßiger Weise mit Calcit erfüllt, jedoch ebenfalls ohne Erhaltung der Schale und der Septen. Danach läßt sich die Länge der Wohnkammer abschätzen; sie nimmt etwa $^3/_5$ Umgang ein.

Die Aptychen der sämtlichen 14 Ammoniten liegen dagegen in voller Schalensubstanz vor. Sichtbar ist jeweils nur eine Klappe, die rechte bei denjenigen Stücken, die die rechte Gehäuseseite darbieten, und entsprechend die linke bei den anderen. Ihre Symphysen-Höhe ist stets um ein geringes niedriger als die Mündungshöhe, von der Ventralseite der Wohnkammer bis zur Ventralseite der vorhergehenden Windung gemessen. Auf Grund der Skulptur gehören die Aptychen zum Typus der Imbricati Voltz bzw. des Lamellaptychus Trauth.

Die bemerkenswerteste Eigenschaft der Platte besteht darin, daß bei den sämtlichen 14 Ammoniten die Aptychen eine völlig regelmäßige, gleichartige Lage mit Bezug auf das zugehörige Gehäuse einnehmen. Die Klappen befinden sich ausnahmslos mit ihrem größten Teile außerhalb, vor der Wohnkammer, nur der verschmälerte ventrale Abschnitt taucht ein Stück weit in die Mündung der Wohnkammer hinein. Die Apikalregion der Aptychen ist dabei stets nach vorn gewandt und der gerade Symphysenrand unter einem spitzen Winkel gegen die Ventralwand der Wohnkammer geneigt. Im ganzen liegen die Aptychen näher an der Dorsalwand der Wohnkammer bzw. der Außenwand der vorhergehenden Windung als an der ventralen Wohnkammerwand.

Diese absolut gleichmäßige Orientierung kann natürlich nicht auf einem äußeren Zufall beruhen, zumal auch Strömungswirkungen als etwaiger Einregelungsfaktor angesichts der ganz verschiedenen Anordnung der Stücke in der Schichtfläche auszuschließen sind. Wiederum genau die gleiche Lage zeigen die Aptychen zweier Oppelien auf einer im Geologischen Institut Toulouse befindlichen Kalkplatte von Solnhofen, die P. Leonardi & B. Accordi (1953, Abb. 12) veröffentlicht haben. Eine Reproduktion dieser Abbildung findet sich bei B. Meléndez (1954, Taf. 12).

Eine ähnliche Stellung, nur ein wenig weiter in die Wohnkammer hineintauchend, hat der Aptychus bei dem bekannten *Neochetoceras steraspis* mit „Brut"[2]), das von R. Michael (1894, Taf. 54, Fig. 1a) und M. Schwarzbach (1936, Abb. 1) abgebildet wurde. Noch weiter in die Wohnkammer zurückverlegt, sonst aber ähnlich orientiert ist der Aptychus bei dem *N. steraspis*, das W. Waagen (1870, Taf. 40, Fig. 4) und K. A. Zittel (1885, Abb. 549) abgebildet haben. Das sind keine Zwischenstellungen beim Vorgang des Zuklappens, wie Trauth (1927, S. 187, Fußn. 2) meinte; ihre Deutung ist in ganz anderer Richtung zu suchen.

*

Zunächst aber sei erst einmal das erörtert, was seit Quenstedt (1846—1849), A. Oppel (1863) und W. Waagen (1870) von zahlreichen Autoren als die „natürliche Lage" oder „Normalstellung", von F. Trauth (1927) als die „Ventralstellung" der Aptychen und von L. v. Buch (1849) auf Grund unveröffentlichter Beobachtungen J. Ewald's als das „Ewald'sche Gesetz" bezeichnet wurde. F. Trauth (1927, S. 175) sprach von der „gesetzmäßigen Lage der Aptychenschalen in den Ammonitenwohnkammern, angeschmiegt an deren Externwand". An späterer Stelle (S. 186) definierte er diese sog. Ventralstellung genauer in folgender Weise: „Dabei lag die gerade Symphysen-(Harmonie-)kante des Aptychus der inneren Medianlinie der Gehäusewand und seine Konvexfläche der Schalenwandung selbst unmittelbar an, wobei die Schmalseite der Aptychenvalven gegen rückwärts, die eingeschweifte breitere Seite gegen vorwärts und der lange konvexe Lateralrand aufwärts gerichtet waren."

[2]) Daß G. Gürich (1924) und M. Schwarzbach (1936) die Reste der kleinen Aptychen nicht als Brut, sondern als Magen-Inhalt deuten, sei nur am Rande bemerkt.

Wir fügen hinzu, daß nach den erläuternden Abb. 1 u. 3 von TRAUTH (1927) das Abapikalende sich um mindestens die Länge des Aptychus hinter der Gehäuse-Mündung an der Ventralwand der Wohnkammer befunden haben soll (vgl. unsere Abb. 5). Hier wird eine lockere Fixierung und der Drehpunkt angenommen, um den der Aptychus bei der Verschlußstellung einschwenkt.

Diese Ventrallage der Aptychen kommt tatsächlich häufig vor, aber sie ist m. E. in ganz anderer Weise, nicht als Lebensstellung, aufzufassen. Als „Normalstellung" kann sie nicht bezeichnet werden, da die oben beschriebenen und zahlreiche andere, später noch zu erwähnende Stücke ihr nicht entsprechen. Bei einer seitlichen Einbettung der Ammoniten ist vielmehr die Aptychenlage in ihrer statistischen Häufigkeit, bei unserer Eichstätter Platte mit 100 %, eine durchaus andere. Es braucht sich auch dabei nicht um die Lebensstellung der Aptychen zu handeln, wohl aber muß es eine solche Lage sein, die sich beim Absterben und Einbetten der Ammoniten als Regelfall einstellt. Und diese gleichförmige Lage kann nur darin ihre Ursache haben, daß der Aptychus bis zu seiner endgültigen Fixierung bei der Einbettung noch in gewissem Zusammenhang mit den ihn tragenden Weichteilen stand.

Im vorigen Kapitel sind wir zu der Auffassung gelangt, daß der Aptychus einer dorsal gelegenen Kopfkappe der Ammoniten angehört. Wir deuten hier nun weiterhin die beschriebenen Erhaltungszustände so, daß beim Tode des Tieres die Kopfkappe ihre Verbindung mit der Dorsalwand der Mündung verlor und, wohl unter dem Druck der Verwesungsgase, ein kleines Stück weit nach vorn aus der Wohnkammer-Mündung herausgepreßt wurde. R. OWEN (1832, Taf. 1) hat ein entsprechendes Zustandsbild von der Kopfkappe des *Nautilus* gegeben, das mehrfach, so u. a. von S. P. WOODWARD (1851—1856, Titelbild) reproduziert wurde. Nach Entweichen der Gase und nach Kollabierung des Trichters sowie der übrigen Weichteile klappt die gelockerte Kopfkappe alsdann mit ihrem distalen Teile in die Gehäuse-Mündung hinab.

Da die Kopfkappe nach Analogie mit dem *Nautilus* als ein äußerst kräftiges, muskulöses Organ vorzustellen ist, konnte sie zweifellos der endgültigen Zerstörung stärkeren Widerstand entgegensetzen als die meisten übrigen Weichteile. Dadurch wurden die Aptychen-Klappen noch eine Weile nach dem Tode des Tieres in einer bestimmten Orientierung und in ihrem Zusammenhang festgehalten. Die gleichmäßige Anordnung der Aptychen bei seitlicher Einbettungslage der Ammoniten auf unserer Oppelien-Platte läßt sich somit zwanglos erklären als Ausdruck eines bestimmten Dekompositionsgrades der Weichteile. Von da aus leiten dann zahlreiche Übergänge zu der tiefer in die Wohnkammer versenkten Lage der Aptychen an der Ventralseite hinüber.

Weiterhin wird nunmehr verständlich, wie es bei den in senkrechter Stellung eingebetteten Ammoniten von Solnhofen, Eichstätt, Nusplingen usw. zu der häufig auftretenden Ventralstellung der Aptychen kommen konnte, die im wesentlichen auf Grund dieser Formen als eine „natürliche" und „normale" angesprochen wurde. Gut erhalten sind bei diesen Funden nur die Aptychen selbst. Die Gehäuse dagegen sind vollkommen zusammengepreßt; die Wohnkammer liegt mit ihrem Endabschnitt als verdrückter Steinkern oder Abdruck der Externseite vor; vom Phragmokon sind nur gelegentlich völlig zertrümmerte und teilweise mit Kalkspat inkrustierte Reste vorhanden. Schon E. RÜPPELL (1829, S. 7, Taf. 2, Fig. 1—3) und H. v. MEYER (1831 a, S. 143 ff., Taf. 58, Fig. 1—3) haben solche flachgedrückten Gehäuse im Zusammenhang mit den Aptychen von Solnhofen beschrieben, aber als Reste des Weichkörpers gedeutet.

Bei dieser Einbettungsweise lag die Wohnkammer mit den schweren Weichteilen unten und drückte sich in das Sediment ein, wodurch der Ammonit in aufrechter Stellung fixiert wurde. Die Orientierung der Ammoniten war also eine derartige wie in den Fig. a—e auf Taf. 7; nur ist dabei die Sediment-Oberfläche senkrecht zur Bildebene am Unterrande der Ammoniten zu denken. Die Einbettung ging in einem solchen Falle langsamer vonstatten; die Zerstörung der Weichteile konnte infolgedessen weitere Fortschritte machen. Ihr Zusammenhang wurde gelöst, und die noch intakt gebliebene gesamte Kopfkappe oder die bereits freigelegten, aber durch das Ligament verbundenen Aptychen-Klappen fielen in die

Wohnkammer hinein. Sie glitten dabei an der ventralen Wohnkammerwand entlang und fanden ihren Ruhepunkt an der tiefsten Stelle der Wohnkammer, die bei dieser Stellung des Ammoniten eine offene Schüssel bildete.

Eine derartige Lage der Aptychen findet sich zur Hauptsache bei großen Physodoceraten und Oppelien mit ihren schweren Laevaptychen bzw. Lamellaptychen (vgl. Taf. 8, Fig. 2—4). Sie entspricht nicht einer primären Lebensstellung, sondern einfach der Wirkung der Schwerkraft bei der postmortalen Einbettung. Es handelt sich also um eine „Normalstellung" lediglich im Sinne der mechanischen Wahrscheinlichkeit bei der Fossilisation.

*

Daß diese Lage eine nachträgliche ist, lehren die mannigfaltigen Ausnahmen, bei denen eine ganz andere Orientierung der Aptychen vorliegt. Einige derartige Fälle sind auf Taf. 8 abgebildet. Fig. 6 zeigt einen Wohnkammerrest von *Physodoceras* in der für Solnhofen typischen Erhaltung mit einem Aptychus, der genau umgekehrt zu der als normal angesehenen Stellung orientiert ist. Seine Symphyse fällt mit der Mittellinie der Wohnkammer zusammen, aber der Ventralrand ist gegen die Mündung, anstatt nach hinten gewandt, wie sich einwandfrei aus dem Verlauf der Anwachsstreifen und aus den Resten des zusammengedrückten Gehäuses ergibt.

Ebenfalls invers liegt der Aptychus bei dem in Fig. 7 abgebildeten Stück. Hier aber ist außerdem der Symphysenrand schräg zur ventralen Medianlinie der Wohnkammer gestellt, so daß dieses Exemplar im ganzen einen abnormeren Eindruck macht als das zuvor erwähnte. Bei einem anderen *Physodoceras* von Solnhofen (Taf. 8, Fig. 5) liegt der Laevaptychus quer in der Wohnkammer, offensichtlich als Folge postmortaler Zufälle. Derartige abweichende Orientierungen der Aptychen scheinen auch H. v. Meyer (1831 b, S. 394—395) bereits vorgelegen zu haben.

Recht aufschlußreich ist das in Taf. 8, Fig. 1 wiedergegebene Stück. Auf den ersten Blick scheint es sich hier um einen Aptychus in „Normalstellung" zu handeln. Die Mündung des Wohnkammer-Abdrucks liegt in der Abbildung oben, und der dorsale Ausschnitt des Aptychus ist gegen die Mündung gewandt. Doch besteht hier eine weitere Komplikation. Der Aptychus liegt mit seinem Ventralabschnitt nicht der Wohnkammerwand an, sondern er greift auf das zusammengedrückte Gehäuse über, dessen Externseite sich unter dem Ventralrande des Aptychus hervorwölbt. Man möchte daran denken, daß hier vielleicht der hintere Teil der Wohnkammer vorläge, der durch Bruch und Druck eine umgekehrte Wölbung gegenüber dem vorn liegenden Mündungsabschnitt erhalten hätte. Aber die Anwachsstreifen zeigen in diesem unteren Teile eine spiegelbildliche Orientierung gegenüber denen der Mündung, so daß der fragliche Gehäuseteil nur die eingedrückte Externseite des der Wohnkammer gegenüberliegenden Windungsabschnittes, d. h. des vorhergehenden Umgangs sein kann.

An der Zusammengehörigkeit des Gesamtrestes ist kaum zu zweifeln. Nach einer Abpräparation des Aptychus zeigte sich ein derart inniger Zusammenhang, daß die etwaige Möglichkeit eines zweiten, fremden Ammoniten, der mit gleich orientierter Medianebene in die Wohnkammer des Stückes hineingepreßt wäre, mit großer Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden kann. Danach würde also auch hier keine „Normalstellung" des Aptychus vorliegen, d. h. er kann sich ursprünglich nicht an der Ventralwand der Wohnkammer befunden haben; denn sonst müßte er in fossilem Zustande zwischen ihr und dem zusammengepreßten Gehäuse liegen. Sein Übergreifen auf die der Wohnkammer vorhergehende Windung ist nur vorstellbar bei einer dorsalen Lage des Aptychus mit Bezug auf die Mündung. Die Kopfkappe befand sich hier in geöffnetem Zustande, herumgeklappt auf den vorhergehenden Umgang, mit dem dann der Aptychus bei der Einbettung verquetscht wurde.

Auch bei seitlicher Einbettung der Ammoniten gibt es zahlreiche Ausnahmen von dem statistisch überwiegenden Verhalten. Bereits R. Lepsius (1875, Taf. 2, Fig. 4) hat eine invers, sonst aber mit ihrer

Symphyse genau in der Medianen der Wohnkammer gelegene Aptychen-Klappe von *Leioceras* abgebildet.

Bisweilen liegen auch beide Aptychenklappen flächenhaft ausgebreitet in der Wohnkammer. In einem solchen Falle wie bei dem Taf. 8, Fig. 8 abgebildeten *Glochiceras* genügt eine leichte seitliche Eindrehung der Kopfkappe, um eine derartige Lage des Aptychus zu erzeugen. Gelegentlich kann auch dabei die Orientierung des Aptychus eine entgegengesetzte sein, so daß sein ausgeschnittener Dorsalrand nach hinten weist (Taf. 8, Fig. 9). Hier sind besondere Zufälle bei der Einbettung und eine völlige Dislozierung des Aptychus von den Weichteilen anzunehmen.

*

Diese Ausnahmen sind gewiß erheblich seltener als die Fälle der sog. Normalstellung der Aptychen, aber sie beweisen, daß hier keine organische, durch das lebende Tier gegebene Gesetzmäßigkeit vorliegt. Es kommt hier nicht auf die Prozentsätze von regelgemäß und regelwidrig an. Vielmehr würde an sich eine einzige Ausnahme von der Regel genügen, um die Unhaltbarkeit der bisherigen Deutungen zu belegen, wenn sie damit unvereinbar ist. Und das ist hier der Fall.

Die inverse Lage der Aptychen kann unmöglich mit einer angeblichen Lebensstellung an der Ventralseite des Gehäuses in Einklang gebracht werden. Das würde voraussetzen, daß eine Drehung der Aptychen innerhalb der Wohnkammer um 180° stattgefunden hätte, was räumlich undenkbar ist. Sie können also in diese Lage nur durch Hineinfallen in die Wohnkammer von außen her gelangt sein. Um fremde, hineingeschwemmte Aptychen handelt es sich jedoch nicht. Bei all den von mir beobachteten Ausnahmen gehören die betreffenden Aptychen nach Art, Form und Größe zu den Gehäusen, in denen sie sich finden. Sie müßten also ihren Zusammenhang mit den Weichteilen verloren haben, aus dem Gehäuse ausgestoßen, außerhalb um 180° gedreht und dann wieder orientiert in das Gehäuse gelangt sein, was ernstlich wohl kaum annehmbar erscheint.

Viel einleuchtender ist die Vorstellung, daß der Aptychus sich in der Kopfkappe von vornherein außerhalb des Gehäuses befand und dann unter der Wirkung der Schwerkraft in die Wohnkammer hineinfiel und hier eingeregelt wurde. Dabei ist es dann gelegentlich durch irgendwelche Zufälligkeiten zu einer seitlichen Eindrehung oder auch Umdrehung der widerstandsfähigen und noch zusammenhängenden Kopfkappe gekommen.

Die früher angeführten Übergänge veranschaulichen uns, wie die Aptychen fortschreitend von außen her in das Innere der Wohnkammer und in ihre Ventralstellung gelangt sind. Dabei ist es völlig klar, daß diese Übergangsreihe nur in dem genannten Richtungssinne verstanden werden kann. Ein umgekehrter Ablauf von innen nach außen ist nicht anzunehmen; denn wenn der Aptychus nach der herkömmlichen Auffassung primär innen an der Ventralseite des Gehäuses gelegen hätte, bliebe unverständlich, durch welche Kräfte er nach außen gegen die Dorsalseite verlagert und dann in dieser Stellung festgehalten sein sollte, wie sie uns in den Beispielen von Taf. 7 entgegentritt.

Die abnormen Lagen der Aptychen bilden Ausnahmen auch im Rahmen unserer Deutung. Aber sie sind hier ohne weiteres zulässig und erträglich, da wir die Regelfälle nur als statistische Wahrscheinlichkeits-Ergebnisse bei der postmortalen Einbettung und nicht als primäre organische Gesetzlichkeiten erklären.

Endlich sei noch ein letzter Gesichtspunkt angeführt, der gleichfalls der Auffassung zuwiderläuft, die Ventrallage entspreche der Stellung des Aptychus im lebenden Ammonitentiere. Die beiden in Taf. 8, Fig. 3, 4 abgebildeten Stücke von *Taramelliceras* sp. sowie einige weitere Oppelien ähnlicher Erhaltung zeigen, daß der abapikale Dorsalrand des Aptychus um etwa eine halbe Wohnkammerlänge von der Mündung entfernt an der Ventralwand gelegen ist. Hier aber soll sich nach der herkömmlichen Auffassung der Schwenkungspunkt des Aptychus zur Verschlußstellung befunden haben (vgl. Abb. 5); er

lag wesentlich weiter zurück, als F. Trauth (1927, S. 185, Fußnote 2) seinerzeit annahm[3]). Das würde bedeuten, daß beim Verschluß, in der Ruhestellung, der insgesamt verfügbare Wohnkammerraum auf weniger als die Hälfte eingeengt worden wäre, da ja neben der Abriegelung etwa in der Mitte der Wohnkammer auch noch deren bedeutende Höhenzunahme in dem ausgeschlossenen Endabschnitt in Rechnung zu stellen ist. Eine derart starke Kompressibilität der Weichteile ist aber wohl kaum anzunehmen.

Dasselbe gilt für die Solnhofer Physodoceraten mit ihrem Aptychus in „Normalstellung" (Taf. 8, Fig. 2). Auch hier liegt er weit zurück in der Wohnkammer; die supponierte Verschlußstellung befindet sich etwa um eine halbe Wohnkammerlänge hinter der Mündung. Unser eingangs vorgelegtes *Physodoceras* mit Aptychus in Verschlußstellung beweist jedoch, daß es die Mündung selbst ist, die verschlossen wird!

L. v. Buch (1849, S. 367) machte bereits darauf aufmerksam, daß nach Ewald's und seinen Beobachtungen der Aptychus tief in der Wohnkammer („fast im Innern des Thieres") liege. Dadurch werde die Meinung von Rüppell und Voltz widerlegt, daß die Aptychen Opercula der Ammoniten seien. Wir ziehen hier die entgegengesetzte Schlußfolgerung: Da die Aptychen Opercula s i n d, kann ihre sog. Normalstellung keine natürliche und primäre Lage im lebenden Tier sein!

7. Einige pathologische Aptychen

Verletzungen und Verheilungen sind bei Aptychen recht häufig zu beobachten. Wir greifen hier zu kurzer Erörterung lediglich einige wenige Fälle von Laevaptychen heraus, die sich durch besondere Deutlichkeit und leichte Deutbarkeit auszeichnen.

a) Taf. 9, Fig. 3a zeigt die konvexe Externseite eines Laevaptychus, der wahrscheinlich eine Bißverletzung erlitten hat. In der Nähe des Wirbels sehen wir zwei tiefe, radial gestellte Eindrücke, von denen insbesondere der dem dorsalen Ausschnitt zugewandte bruchartig ausgebildet ist (im Stück wesentlich deutlicher zu erkennen als in der etwas ungünstig beleuchteten Photographie) und an seinem Rande wulstige Schalenwucherungen aufweist. Es hat den Anschein, als ob hier die beiden Backen einer Zange, d. h. wohl zwei Kiefer angegriffen hätten.

Von dieser Verletzung ab ist das Wachstum des gesamten Aptychus gestört. Ein mittlerer kräftig gewölbter Wulst, gegen außen keilförmig verbreitert, erstreckt sich von hier diagonal bis an die Peripherie und hebt sich hoch über die Oberfläche der anschließenden flacheren Seitenflügel heraus. Das im Normalfalle einheitliche Gewölbe des Aptychus weist also zwei ausgeprägte Knicke auf. Die Internseite dieser Klappe (Taf. 9, Fig. 3b) läßt dagegen keine Anzeichen der Verletzung und Anomalie erkennen. Die beiden Seitenflügel der konvexen Außenseite sind also nicht gegen den Mittelwulst verworfen, sondern ihre Niveau-Unterschiede ihm gegenüber werden durch größere Dünne der Schale bedingt.

Ein Querschnitt durch die Mitte des verletzten Abschnittes (Taf. 9, Fig. 3c), der also ungefähr tangential zu den Anwachsstreifen der konkaven Innenfläche liegt, läßt erkennen, was sich ereignet hat. Das flächenhaft über dem Aptychus ausgebreitete Schalenepithel, das die lamelläre und von großen Tuben durchsetzte Außenschicht ablagert, ist verletzt worden, so daß es nicht mehr die Fähigkeit hat, auf den Seitenflügeln auch bei weiter fortgesetztem Wachstum eine Außenschicht von normaler Dicke und Ausbildung auszuscheiden. Der herabtauchende Saum des Schalenepithels wurde dagegen von der Verletzung nicht berührt; die Bildung der Hohlprismen geht ungestört weiter.

Der hier bestehende Unterschied im inneren Bau wird deutlich durch einen Vergleich mit dem Schliff von Taf. 9, Fig. 4, der in genau der gleichen Orientierung durch das entsprechende Größenstadium

[3]) M. Schmidt (1925, Abb. 28) verlegte in seiner Rekonstruktion den Aptychus tiefer in die Wohnkammer, aber seine geringe Größe stimmt nur wenig mit der Wohnkammerhöhe der dargestellten Oppelie überein.

eines normalen Aptychus gelegt ist. Man erkennt hier die gleichmäßig kräftige Entwicklung der Außenschicht, während sie in den Seitenteilen des verletzten Aptychus in typischer Ausbildung fehlt und teilweise auch selbst im Mittelwulst als Folge der Verletzung durch eine Wucherung von Prismenschicht verdrängt ist.

Der Aptychus muß also zur Zeit der Verletzung von den schalenbildenden Weichteilen bedeckt gewesen sein, die von außen her einem Angriff zugänglich waren. Das schließt die Bildung und Lage des Aptychus in einer ventralen Mantelfalte im Inneren des Gehäuses aus.

b) Ein anderer Laevaptychus, von dem in Taf. 9, Fig. 5 a ein Ausschnitt wiedergegeben ist, läßt eine tief eingedrückte Rinne erkennen, die ungefähr senkrecht zum Symphysenrande liegt, also etwa in gleicher Richtung verläuft wie in dieser Region die Anwachsstreifen der konkaven Innenfläche. Auch hier sind unregelmäßige Wucherungen von Schalenmaterial als Anzeichen einer Verheilung und Ausbesserung vorhanden. Abweichend von unserem zuvor beschriebenen Stücke beschränkt die Läsion sich in diesem Falle jedoch nicht auf die Außenfläche des Aptychus, sondern sie ist als kräftiger Wulst auch auf der konkaven Innenseite ausgeprägt.

Das legt die Vermutung nahe, daß hier nicht die bedeckende Epithelfläche, sondern der die Prismenschicht ausscheidende Saum am einstigen Stirnrande des Aptychus verletzt wurde. Eine Bestätigung dafür liefert ein Dünnschliff (Taf. 9, Fig. 5 b) quer durch die verletzte Region. Er liegt ungefähr parallel zum Symphysenrande und ist so orientiert, daß links der Apex, rechts der Ventralrand des Aptychus zu denken ist. Bis zu der beschädigten Stelle sind die Prismen und Anwachskalotten in normaler Weise ausgebildet, dann aber wurde der Stirnrand des inneren Prismensegments leicht angebrochen und gleichzeitig der Epithelsaum verletzt, so daß von da ab eine Störung in der Ausbildung und Ausrichtung der Prismen vorliegt. Ihre Achsen sind nach eingetretenem Trauma anfänglich nahezu rechtwinklig zu denen der vorher gebildeten Prismen gestellt und drehen erst später wieder in die normale Richtung ein. Dementsprechend ist auch der Verlauf der Kalottengrenzen zunächst durchaus verschieden von dem im apikalen Teile. Wie der Aptychus in unversehrtem Zustande etwa aussehen müßte, zeigt der gleichartig orientierte Schliff von Taf. 9, Fig. 6.

c) Ähnlich liegen die Verhältnisse bei einem großen Laevaptychus, der nahe seinem Rande eine örtliche Verletzung aufweist. Man erkennt hier im Dünnschliff (Taf. 9, Fig. 2) eine Zone, die wie eingebrochen aussieht. Es dürfte sich indessen nicht um eine Fraktur des fertigen, ausgewachsenen Aptychus handeln, die etwa nachträglich verheilt wurde. Vielmehr liegt offensichtlich auch hier eine Verletzung vor, die den wachsenden Aptychus an einem früheren Schalenrande betroffen hat.

Der ehemalige Stirnrand des Aptychus, links der Bruchzone gelegen, ist durch einen Bruch zerstört worden. Das Wachstum wird dann an dem Bruchrande durch Anbau ungeordneter Schalensubstanz und basal mit einer Ausbuchtung der Internseite des Aptychus fortgesetzt. In diesem Bogen sehen wir zunächst unvollkommene Versuche, wieder normale, auf dem Innenrande senkrecht stehende Prismen auszubilden, aber diese Anlagen bleiben in den Anfängen stecken. Erst allmählich regeneriert sich die Fähigkeit, wieder normale Prismen auszuscheiden. Die breite Verletzungszone selbst ist teilweise mit einem ganz unregelmäßigen, locker-schwammigen Skelettgewebe, sonst aber mit nachträglich eingedrungenem Sediment erfüllt.

Die Außenschicht unseres Aptychus mit ihren gröberen, unregelmäßigeren Röhren ist offenbar auch in dem linken, vor der Störungszone liegenden Teile erst nach der Verletzung abgelagert worden. Sie zeigt vor dem Bruch eine Aufwulstung mit unregelmäßigen Wucherungen, erscheint dann an der Stelle der Bruchzone kurz unterbrochen und legt sich danach mit einer aufgewölbten Kappe über den Rand des regenerierten Abschnittes. Erst über der normalisierten Prismenschicht nimmt sie wieder die übliche Wölbung und Neigung an. Die Epithelfläche muß also bei der Absonderung der Deckschicht

das Loch gewissermaßen schon vorgefunden haben und erfuhr dann eine Durchbiegung über der nur unvollkommen ausgefüllten Spalte.

Solche und ähnliche Verletzungen finden sich bei den Aptychen recht häufig. Soweit ich bisher sehe, sind es aber niemals Brüche, Deformationen und Verletzungen von ausgewachsenen Aptychen. Bei dem in Taf. 9, Fig. 3a abgebildeten Aptychus möchte man nach dem ersten Augenschein an eine plastische Deformation des Gesamtaptychus denken, aber eine bruchlose Verformung oder Eindrükkung der dicken Schale, die entgegen H. v. Meyer (1831 b, S. 394) auch in frischem Zustande gewiß nicht „schwammig" war, dürfte ausgeschlossen sein und würde sich auch im Schliffbild ganz anders darstellen. Die Verletzungen sind vielmehr während des Wachstums der Aptychen eingetreten. Die einstigen Schalenränder sind dabei gelegentlich angebrochen worden, aber im wesentlichen handelt es sich um Verletzungen der Weichteile, die dann ihr Abbild in einer Störung des weiteren Schalenbaus gefunden haben. Die Dinge liegen also bei den Aptychen anders als bei den Ammoniten-Gehäusen, die häufig Brüche an älteren Schalenteilen mit nachträglicher Reparatur durch den Mantel zeigen. Das beweist, daß die Aptychen außen von Weichteilen bedeckt waren, die in erster Linie von den Verletzungen betroffen wurden.

d) Ein weiterer, nicht selten auftretender Fall gestörten Wachstums wird durch den Aptychus von Taf. 9, Fig. 1a verkörpert. Er besteht in dem Auftreten eines flachen Randsaumes, der scharf durch einen Steilabfall und eine eingetiefte Furche gegen die gewölbte Oberfläche des Aptychus abgesetzt ist und diese wie eine niedriger gelegene Terrasse an der Peripherie umgürtet. Solche Formen hat auch F. Trauth (1931, S. 24, 45 usw.) bereits beobachtet und unter dem stereotypen Varietätennamen uhlandi jeweils an diejenigen Laevaptychen angeschlossen, zu denen sie auf Grund ihrer Gestalt gehören (L. longus, latus, latissimus).

Es kann jedoch kaum einem Zweifel unterliegen, daß es sich hier um teratologische Erscheinungen handelt, was auch von Trauth, trotz seiner Benennung dieser Formen, für möglich gehalten wurde. Die Konvexseite solcher Aptychen läßt auch schon vor der Herausbildung des Randsaumes eine Neigung zu konzentrischer Runzelung erkennen, die sonst bei normalen Laevaptychen ganz ungewöhnlich ist. Außerdem treten häufig, insbesondere auf dem Randsaum, radiale Furchen und Wülste auf (Taf. 9, Fig. 1 a).

Ein Radialschnitt durch unseren Aptychus (Taf. 9, Fig. 1 b) läßt vollends den abnormen Charakter deutlich werden. Obwohl der Schliff genau radial geführt ist, erscheint in der Schliffebene der innere Aufbau völlig wirr und ungeordnet; die Prismen sind sehr unregelmäßig gestellt, bald längs, bald quer getroffen. In der Wirbelregion ist der Bau noch einigermaßen normal; die Prismen zeigen hier ihre gewöhnliche schräge Neigung nach außen. Die Unregelmäßigkeiten steigern sich gegen den randlichen Abbruch, der diesen wirren Bau abschneidet. Danach, im Randsaum, sind die Prismen wieder weit regelmäßiger angeordnet als vorher. Es liegt also hier offensichtlich irgendeine Störung oder krankhafte Veränderung des schalenbildenden Gewebes vor, die neben manchen sonstigen Unregelmäßigkeiten im Schalenbau schließlich eine stufenartige Abknickung des Epithels und damit eine Verwerfung der Aptychen-Schale im Gefolge hat.

Bei einem anderen Laevaptychus von Solnhofen, der sich noch in dem zusammengedrückten Wohnkammerrest eines *Physodoceras* befindet, sind zwei derartige konzentrische Randsäume zu beobachten. Sie zeigen hier nicht einen derart tiefen treppenartigen Absatz, sondern sind lediglich durch Furchen von der übrigen Außenfläche abgegrenzt. Auf der einen Klappe dieses Aptychus ist ferner noch eine dritte Furche angedeutet, die apikalwärts parallel zu den anderen verläuft. Auch hier zeigen die Randsäume eine leicht unregelmäßige radiale Wulstung.

Wiederum etwas abweichend gestaltet ist der Randsaum bei dem Laevaptychus, der in dem Taf. 8, Fig. 1 wiedergegebenen Solnhofener *Physodoceras* liegt, in dieser Abbildung aber lediglich die konkave

Innenseite zeigt. Der Saum ist hier leicht hohlkehlartig eingetieft und von einem aufgewulsteten Außenrande umrahmt. Seine Ausbildung ist etwas ungleichmäßig und auch in den beiden Klappen leicht verschieden. Deutlich dagegen sind hier ebenfalls die radialen Furchen und Wülste.

Solche abnormen und variablen Formen sollten natürlich nicht benannt werden und schon gar nicht mit den gleichen Varietätennamen innerhalb verschiedener „Arten" der gleichen „Gattung".

8. Aptychen und Wohnkammerlänge

Es wurde einleitend bereits erwähnt, daß jüngst K. Beurlen (1957) aus allgemeinen „Überlegungen zur Frage des Entwicklungsmechanismus der Ammonitenschale" die Aptychen als Deckelorgane der Ammoniten verneint hat. Seine Meinung, es sei „unwahrscheinlich, daß Schwimmformen sich völlig in ihr Gehäuse zurückziehen und dieses dann auch noch mit einem Deckel verschließen", kann hier beiseite bleiben, da sie ohne Beweiswert ist. Wie viele Schwimmformen gibt es unter den Wirbellosen und Wirbeltieren, die sichere Verstecke als Rastplätze aufsuchen! Und wenn ihnen, wie den Ammoniten, von der Natur ein Schutzgehäuse und die Fähigkeit zur Ausbildung eines Deckels mitgegeben wurde, ist nicht einzusehen, weshalb deren Ausnutzung im Widerspruch zu ihrer schwimmenden Lebensweise stehen sollte. Daß der Besitz eines starren Außengehäuses für die Schwimmfunktion nicht gerade ideal ist, wird allgemein zugegeben. Aber es steht fest, daß diese Gehäuse zum mindesten einer großen Zahl von Ammoniten eine schwimmende Bewegungsweise durchaus ermöglicht haben. Und dem Aptychus mag selbst, worauf wir bei früherer Gelegenheit (S. 24) hinwiesen, eine gewisse Nebenfunktion beim Schwimmen zugekommen sein.

Die von Beurlen ebenfalls kritisierte Zweiteiligkeit der Aptychen, die ihrer Deutung als Verschlußdeckel im Wege stehe, ist durch ihre Bildung in der aus zwei Teilstücken zusammengesetzten Kopfkappe bedingt. Im Schlußabschnitt werden darüber noch einige Bemerkungen folgen.

Im übrigen leiten Beurlen's Einwände sich aus seiner Grundvorstellung her, die Ammoniten hätten während der Stammesentwicklung fortschreitend ihre Gehäuse rückgebildet. Die Jura- und Kreide-Ammoniten besäßen vorwiegend nur noch kurze Wohnkammern, die dem Weichkörper keinen genügenden Platz mehr boten. Der Vorderabschnitt der Weichteile soll daher die Mündung überragt und von außen her das Gehäuse in beträchtlichem Umfange umwachsen haben, wobei die Skulpturen der Schalen-Oberfläche ein festeres Ansaugen des Weichkörpers und wohl speziell der Arme ermöglicht hätten. Beurlen (1957, S. 199) meint somit, daß das Ammoniten-Gehäuse schließlich „zwar nicht zu einer ‚Innenschale' geworden ist wie bei Belemniten und Sepien, aber doch von dem stärker wachsenden Weichkörper mehr und mehr umfaßt wurde".

Vor allem soll das für die sog. ammonitischen Nebenformen gelten, für die Ammoniten mit Wohnkammer-Anomalien bzw. mit völliger Aufgabe der normalen Ammoniten-Spirale. Der im Ammoniten-Stamme angebahnte Abbau des Gehäuses könnte weiterhin, das wird zum mindesten für möglich gehalten, zu den im allgemeinen schalenlos gewordenen Octopoden geführt haben. Beurlen greift damit, zum Teil wohl unbewußt und unabhängig, Gedankengänge auf, die sämtlich in der Literatur, so u. a. von E. Suess (1866, 1870), G. Steinmann (1888, 1890 [Steinmann & Döderlein], 1925), J. Walther (1919) und J. Pia (1923) bereits erörtert worden sind.

Der Vorstellung Beurlen's, daß bei den jüngeren Ammoniten der Weichkörper nicht mehr von der verkürzten Wohnkammer umschlossen wurde und auch bei einer Zurückziehung von ihr gar nicht mehr vollständig aufgenommen werden konnte, widersprechen die Aptychen, und daher werden sie von ihm als Verschlußdeckel des Gehäuses abgelehnt. Meiner Meinung nach ist zwar die Deckelnatur der Aptychen durch den vorliegenden reichen und hier weiterhin vermehrten Beobachtungsstoff so sicher begründet, daß sie gar nicht erschüttert und widerlegt werden kann. Doch wollen wir hier einer Erörterung

der Frage nicht ausweichen, da sonst leicht der Eindruck zurückbleiben könnte, etwa bestehende schwerwiegende Gegenargumente seien nicht genügend berücksichtigt worden.

*

Wie steht es nun mit den Grundlagen für die schon von E. Suess (1866, 1870) und jetzt wieder von Beurlen vertretene Auffassung einer abnehmenden Wohnkammerlänge bei den Ammoniten? Es ist zunächst richtig, daß manche paläozoischen Goniatiten und Clymenien lange, 1—1½ Windungen einnehmende Wohnkammern haben. Bei *Wocklumeria* und *Parawocklumeria* beispielsweise konnte ich (1937, S. 67) Wohnkammerlängen bis zu 1½ Umgang feststellen. Andere Goniatiten und Clymenien (*Agoniatites, Tornoceras, Manticoceras, Cymaclymenia* usw.) dagegen zeigen Wohnkammern von der ungefähren Länge nur eines halben Umganges, im übrigen mit ziemlich starken Schwankungen bei nahe verwandten Arten.

Nicht wesentlich anders verhalten sich die Jura- und Kreide-Ammoniten. Die langsam an Größe zunehmenden Psiloceraten, Arieten und Dactylioceraten erreichen bekanntermaßen Wohnkammern bis zum Umfang von 1½ Umgängen und mehr, die Garantianen und Parkinsonien bis zu 1¼ Windungen. Unter Verwertung der zahlreichen Einzelangaben in der Literatur — eine ältere Zusammenstellung findet sich bei C. Diener (1916) — wird man verallgemeinern dürfen, daß bei den jüngeren Ammoniten die Länge der Wohnkammer in den Grenzen von < ½ bis zu > 1½ Windungen liegt. Die verbreitetsten Werte bewegen sich zwischen ½ und 1 Umgang.

Die gleichen Zahlen gelten bemerkenswerterweise auch für Gattungen mit langen Ohrfortsätzen, die nach E. Suess (1866, S. 76, 84) und K. Beurlen (1957, S. 197) halbnackte Ammoniten mit kurzer Wohnkammer anzeigen und als Haft- bzw. Stützorgane für den nicht mehr zurückziehbaren vorderen Weichkörper-Abschnitt gedient haben sollen. Bei *Otoites* beispielsweise schwankt nach den Angaben von G. Westermann (1954, S. 81) die Länge der Wohnkammer zwischen weniger als ½ und fast einem vollen Umgange. Für die ebenfalls geohrten Gattungen *Glochiceras, Polyplectites* und *Cosmoceras* (*Spinicosmoceras*) werden Wohnkammern bis zu $^4/_5$ bzw. $^5/_6$ Windungslänge angeben, was beides etwa auf dasselbe hinauskommt; bei *Pseudogarantiana* ist die Länge noch größer. Unter den Formen mit egredierender Wohnkammer und verengter Mündung hat *Cymbites* eine Wohnkammerlänge von ¾ Windung, *Sphaeroceras* und *Chondroceras* erreichen einen vollen Umgang, *Tropites, Arcestes* und *Lobites* gar 1½ Umgang und mehr.

Auch bei den Kreide-Ammoniten kommen Wohnkammern von einem Umgang Länge vor (*Costidiscus, Craspedites, Spiticeras, Olcostephanus, Polyptychites*). Eine nennenswerte Verkürzung der Wohnkammern während der Entwicklung des Ammoneenstammes läßt sich also kaum behaupten. Es mag indessen durchaus sein, daß die Durchschnittswerte der Wohnkammerlänge bei den paläozoischen Ammoneen etwas höher liegen als bei den Ammoniten in Jura und Kreide.

Zweifellos besteht ein unmittelbarer Zusammenhang der Wohnkammerlänge mit der Windungshöhe und ihrer relativen Zunahme. Das läßt sich bei verschieden gestalteten Arten und Gattungen feststellen, deutlich z. B. bei den niedrigmündigen, langsam anwachsenden Anarcesten mit Wohnkammerlängen von 1¼—1½ Umgang im Gegensatz zu den nahe verwandten und etwa gleichaltrigen Agoniatiten mit hochmündigen, rasch an Höhe zunehmenden Windungen, deren Wohnkammer nur ½—¾ Umgangslänge einnimmt. Dieselben Beziehungen zeigen sich während der Ontogenie einzelner Individuen. W. Wetzel (1911, S. 181—182) teilte mit, daß bei den Parkinsonien die Alterswohnkammer korrelativ mit der Zunahme der Windungshöhe einen relativ geringeren Bruchteil der Windungsspirale einnehme als die Wohnkammern unausgewachsener Individuen. Ähnliches berichtete G. Boehm (1919) für die Macrocephaliten. Auch bei den Dorsetensien fand W. Huf (unveröffentlicht) eine ausgesprochene Verkürzung der Endwohnkammer gegenüber der Wohnkammerlänge der weniger hochmündigen Jugendstadien.

Da nun die paläozoischen Ammoneen vielfach und vielleicht in größerer Zahl niedrigmündiger sind als die mesozoischen, bestände durchaus die Möglichkeit, daß bei ihnen die Wohnkammerlänge im Gesamtdurchschnitt etwas größer wäre. Nur eine umfassende Statistik, für die einstweilen die Unterlagen fehlen, könnte darüber Auskunft geben. Für die Beurteilung unserer Frage ist das jedoch ohne Belang; denn wegen der Korrelation zwischen Wohnkammerlänge und Windungshöhe ist bei den Formen mit kurzer Wohnkammer der für die Weichteile verfügbare Raum im allgemeinen nicht geringer als bei anderen mit langer Wohnkammer, die etwa in einer früheren stammesgeschichtlichen Periode etwas häufiger gewesen sein mögen.

*

Ferner: die Gehäuse der jüngeren Ammoniten und vor allem der Nebenformen sollen von Weichteilen umhüllt gewesen sein, ohne daß dafür irgendwelche Anzeichen an der Schale, kallöse Kalkausscheidungen u. dgl. erkennbar wären? Das erscheint völlig unglaubwürdig. Überall sonst bei den Mollusken, wo ein derartiges Umwachsen der Schale vorkommt, bei den Belemniten und Spirulirostriden oder bei den Cypraeiden, Marginelliden, *Aulacodiscus, Ancilla* unter den Gastropoden, finden sich untrügliche Kennzeichen, Rostren, Schmelzschicht usw., für die Umhüllung mit Weichteilen.

Ähnlich wie Beurlen hatten auch Steinmann & Döderlein (1890, S. 453) bereits angenommen, daß das Gehäuse kräftig berippter Ammoniten zur Erhöhung der Beweglichkeit von einem verlängerten Armpaar umfaßt wurde, das die Rauhigkeiten der Schalenskulptur zum Anklammern benutzte. Das gleiche wird für die Nebenformen, *Baculites, Scaphites* usw., gefolgert, bei denen das Bestreben sichtbar sei, „sich behufs freier Bewegung der Schale zu entledigen". Auch J. Walther (1927, S. 287) vermutete, daß das Gehäuse dieser Nebenformen teilweise innerlich, also von Weichteilen umwachsen war.

Abgesehen von dem zuvor erhobenen allgemeinen Einwand wird das für *Scaphites* und *Baculites* weiterhin eindeutig widerlegt durch den vielfach nachgewiesenen Besitz von Aptychen. Irgendwelche Anzeichen für einen Funktionswechsel der Aptychen bei diesen Formen haben wir nicht; sie müssen hier ebenso als Deckel aufgefaßt werden wie bei allen anderen Ammoniten. Das Vorhandensein solcher Deckel aber beweist, daß die Tiere sich vollkommen in die Wohnkammer zurückziehen konnten.

Dasselbe ist für die Ammoniten mit ohrartigen Fortsätzen anzunehmen. Bei vielen von ihnen sind ebenfalls Aptychen bekannt, und ihre Wohnkammern boten, wie wir bereits sahen, nicht weniger Raum zur Aufnahme der Weichteile als die ungeohrter Formen. Beurlen meint zwar, daß die Aptychen hier eine Verschlußfunktion gar nicht mehr hätten ausüben können. Ich sehe keine stichhaltigen Gegengründe. Selbstverständlich wurden die Ohren bei einem Verschluß der Wohnkammer nicht mit in den abgekapselten Teil einbezogen; die Abriegelung erfolgte hinter den Ohren, dort wo die Mündung einen ganzrandigen Rahmen für den Deckel abgeben konnte. Ich stelle mir vor, daß diese Ohren, soweit sie gerade, nicht eingebogen waren, neben ihrer Stützfunktion für die im geöffneten Zustande vorgestreckten Weichteile vielleicht als eine Art Gleitschienen oder Führungsleisten beim Zuklappen der Kopfkappe mit dem Aptychus gedient haben.

Vorstellungs-Schwierigkeiten, die nicht verhehlt werden sollen, könnten sich allein bei solchen Ammoniten erheben, deren Ohren nach innen eingebogen sind und so die Mündung stark verengen. Bei ganz extremen Formen dieser Art sind m. W. bisher noch keine Aptychen nachgewiesen worden. Immerhin hat G. Westermann (1954, S. 124—127) bei *Normannites* (und *Itinsaites)* mit mäßig verengter Mündung Aptychen in der Wohnkammer gefunden, an deren Zugehörigkeit zum Gehäuse wohl kaum gezweifelt werden kann. Hier möchte ich annehmen, daß die Aptychen beim Durchtritt durch den Engpaß der Ohren ein wenig zusammengeklappt und danach wieder ausgebreitet wurden. Da ferner jene Praestriaptychen äußerst dünn und elastisch waren, konnten sie möglicherweise auch etwas eingebogen werden. — Solche Sonderbedingungen bestehen jedoch nicht bei den Ammoniten mit kurzen, unspeziali-

sierten Ohren; die Existenz von Aptychen beweist auch hier, daß der Weichkörper vollständig in die Wohnkammer zurückgenommen werden konnte.

*

Der angebliche Gehäuseabbau bei den Ammoniten soll nach Beurlen möglicherweise noch weiter fortgeführt worden sein und in den Octopoden gipfeln, die schalenlos gewordene Ammoniten sein könnten. Damit werden alte Ansichten von E. Suess (1866, 1870) und G. Steinmann (1888, 1890, 1925) wieder aufgenommen, denen auch J. Pia (1923) zuneigte. Man sollte sie begraben sein lassen. Die Octopoden besitzen embryonal einen winzig kleinen Schalensack als Rudiment einer inneren Schale und als Homologon der Gehäuse-Bildungen bei den übrigen Cephalopoden. Daß er das Rudiment eines Ammoniten-Gehäuses darstelle und damit auf eine Abstammung von den Ammoniten hindeute, ist völlig unbewiesen und auch höchst unwahrscheinlich.

Die *Argonauta*-Schale aber muß als Beweismittel für einen Zusammenhang zwischen Octopoden und Ammoniten ausscheiden. Ihre Homologisierung mit Ammoniten-Gehäusen, nach Suess und Steinmann sogar mit denen ganz bestimmter Ammoniten-Gattungen, ist wegen jenes inneren Schalensackes und wegen der völlig verschiedenen Entstehungsweise der Schalen absolut ausgeschlossen. Überdies sind Bau, Struktur und Zusammensetzung der betreffenden Schalenbildungen von durchgreifend anderer Art. Man betrachte nur einmal den auf Taf. 6, Fig. 3 abgebildeten Schliff durch den Schalenanfang von *Argonauta*, man beachte das Fehlen von Anfangskammer, Sipho und Septen, den eigentümlichen Umschlag am Gehäusebeginn. Man bedenke ferner, daß die Schale nur aus einer Art Prismenschicht besteht, daß sie calcitischen Charakters ist usw. usw.

Nichts als durchgreifende Unterschiede gegenüber dem Ammoniten-Gehäuse, aber keine Gemeinsamkeiten außer dem ganz äußerlichen Merkmal einer spiralen Gehäuse-Einrollung! Diese aber ist völlig belanglos; denn sie findet sich nicht nur bei den Nautiloideen und Ammonoideen, sondern ebenso auch bei den decapoden Dibranchiaten (*Spirula*). Da ferner nicht alle Nautiloideen und Ammonoideen spiralig eingerollte Gehäuse besitzen, ist dieses Merkmal unbrauchbar zum Beweis stammesgeschichtlicher Zusammenhänge.

Wir können also zusammenfassend feststellen, daß die Gedankengänge Beurlen's nicht geeignet sind, die heute herrschende Auffassung von der Funktion der Aptychen auch nur im geringsten zu erschüttern. Seine Beweisführung hat nicht einmal den Charakter einer Petitio principii; das Beweismaterial ist nicht nur unbewiesen, sondern nachweislich unhaltbar. Gleichartige Gedanken sind bereits mehrfach von früheren Autoren geäußert worden; ihre Wiederholung durch Beurlen hat ihnen keine größere Wahrscheinlichkeit verliehen.

9. Allgemeine Schlußfolgerungen

Die einzelnen Feststellungen, zu denen wir im Verlauf unserer Untersuchung gelangt sind, fügen sich, so will mir scheinen, zu einem recht eindeutigen, geschlossenen Gesamtbild zusammen. Die Hauptergebnisse, die zu dieser Synthese führen, sind folgende:

a) Ein *Physodoceras* aus dem schwäbischen Weißjura mit Aptychus in unversehrter Verschlußstellung beweist eindeutig, daß die Aptychen Deckelorgane der Ammoniten-Gehäuse sind. Die zahlreichen sonst für sie erwogenen Funktionen im Ammonitenkörper und die vermuteten Beziehungen zu anderen Tiergruppen lassen sich somit ausschließen. Die morphologische Terminologie der Aptychen wird ihrer nunmehr gesicherten Lage im lebenden Tiere angepaßt.

b) Der Aptychus verschließt, wie unser *Physodoceras* zeigt, die Mündung der Wohnkammer oder liegt zum mindesten nur ganz unerheblich hinter ihr. Die Ventralfacette des Aptychus legt sich dem ventralen Mündungssaum dicht an; an der Dorsalseite, im Bereiche des Ausschnittes, klafft dagegen ein offener Spalt.

c) Die Aptychen-Klappe ist aus Anwachssegmenten aufgebaut, die einander kalottenförmig umfassen. Durch periphere Anlagerung von Schalensubstanz an die jeweils ältere Kalotte erfolgt das Größenwachstum und durch gleichzeitige Auflagerung eine Dickenzunahme des Aptychus. Der Apex bildet den Ausgangspunkt des Wachstums; die Ablagerung der Kalotten erfolgt von der Externseite her. Am Aufbau jeder Kalotte sind drei Schalenschichten beteiligt: α) eine sehr dünne Basallamelle, die sich als reifenförmige Anwachslamelle der konkaven Innenseite ausprägt, β) die Prismenschicht als vorwiegend randliche Schalen-Ablagerung und γ) auf der Externseite der Kalotte die lamelläre Außenschicht, die in der Apikalregion durch die Übereinander-Schichtung zahlreicher Lagen ihre größte Dicke erreicht.

Die Basalschicht hat keinen selbständigen Charakter. Prismen- und Lamellenschicht gehen lateral ineinander über; die letztere ist lediglich eine modifizierte Prismenschicht mit gröberen, dickwandigen Zylindern anstelle der dünnwandigen polygonalen Prismen. Die konkave Innenseite des Aptychus ist mit einer äußerst dünnen schmelzartigen Schicht bedeckt, deren Skulpturen, feine bogenförmige Streifen und Streifenbüschel, diskordant zu der konzentrischen Anwachsstreifung ihrer Unterlage verlaufen. Im Gegensatz zu den übrigen Schalen-Elementen ist sie von einer innen aufliegenden Gewebsschicht abgeschieden.

d) Optische und röntgenographische Untersuchungen ergaben Calcit als Baustoff der Aptychen. Die weitaus bessere Erhaltungsfähigkeit der Aptychen läßt schließen, daß sie auch ursprünglich calcitisch waren im Gegensatz zu den aus Aragonit bestehenden Ammoniten-Gehäusen.

e) Aus dem Bau der Kalotten und nach Analogie mit anderen Schalenbildungen der Mollusken ist zu folgern, daß die Prismenschicht an den Stirnrändern der wachsenden Aptychen vom Saum eines schalenbildenden Epithels abgelagert wurde, während die flächenhaft ausgebreitete Deckschicht das Ausscheidungsprodukt einer auflagernden Gewebsfläche ist. Eine derartige Bildungsweise und die Wuchsrichtung der Kalotten stehen im Widerspruch zu der bisherigen Vorstellung, der Aptychus sei in einer ventral gelegenen Mantelfalte entstanden. Bau, Schalenwachstum, Bildungsort und Funktion lassen sich nur dann zu widerspruchslosem Einklang bringen, wenn man annimmt, daß der Aptychus von Weichteilen an der Dorsalseite des Ammoniten ausgeschieden wurde und dort auch seinen Klappmechanismus besaß. Das führt zur Annahme einer Kopfkappe, die der des rezenten *Nautilus* ähnlich ist.

f) Dieser Deutung stand bisher die sog. „Normalstellung" der Aptychen an der Ventralwand der Wohnkammer entgegen, die man als natürliche Lage im lebenden Tiere bei geöffneter Mündung und als Beweis für eine ventrale Mantelfalte ansah. Zahlreiche Ausnahmen, vor allem invertierte Aptychen, lehren, daß es sich bei der Normalstellung nicht um die ursprüngliche Lage im Tierkörper, sondern lediglich um einen gewissen Regelfall bei der Einbettung und Fossilisation handelt. Eine große Oppelien-Platte des Senckenberg-Museums mit 14 Ammoniten, die sämtlich eine völlig gleichartige Orientierung ihrer Aptychen aufweisen, liefert den Schlüssel, wie die fortschreitende Dislozierung und Einbettung der Aptychen zu verstehen ist. Unter Berücksichtigung dieser Umstände fügt die „Normallage" der Aptychen sich weit besser der Vorstellung einer dorsalen Kopfkappe ein als der bisherigen Annahme ihrer Lage in einer ventralen Mantelfalte.

g) Häufige Verletzungen der die Aptychen absondernden Weichteile, die sich aus Störungen des Schalenbaus ablesen lassen, bezeugen ebenfalls, daß die Schalenbildung nicht in einer geschützten Mantelfalte erfolgte, sondern in freiliegenden Weichteilen, die von außen her mannigfaltigen Beschädigungen ausgesetzt waren.

h) Die Zweiklappigkeit der Aptychen ist schwer verständlich, wenn man als deren Bildungsort eine einheitliche Mantelfalte annimmt. Die Deutungs-Schwierigkeiten kommen in Fortfall bei der gefolgerten Entstehung in einer Kopfkappe, die beim *Nautilus* ein paarig angelegtes Organ ist, entstanden aus der Längsverwachsung dorsaler Tentakeln. Das Auftreten zweier gesonderter Wachstums- bzw. Verkalkungszentren läßt sich alsdann zwanglos erklären.

Allerdings sind gerade die ältesten bekannten Aptychen, die Anaptychen der Goniatiten, einklappig (wenn im Paläozoikum daneben vielleicht auch bereits zweiklappige, also „echte" Aptychen vorkommen mögen). Es liegt also nicht, wie man etwa als plausiblen Vorgang annehmen möchte, eine derartige Entwicklung der Kopfkappe bei den Ammoniten vor, daß die beiden dorsalen Tentakeln ursprünglich noch unverschmolzen waren und alsdann fortschreitend zusammenwuchsen. Gelegentlich lassen jedoch auch die Anaptychen durch eine besonders betonte rinnen- bzw. leistenförmige Medianlinie oder durch zurückspringende Anwachsstreifen Anzeichen für eine Erzeugung in einem paarigen Organ erkennen. Auf der andern Seite werden die sog. Anaptychen der Oberkreide, Neoanaptychus und Pteraptychus, von F. Trauth (1935, S. 459 ff.) als „durch Verwachsung zweier Valven sekundär einvalvig gewordene Opercula" gedeutet. Eine derartige Verwachsung ist gelegentlich auch bei Laevaptychus und anscheinend auch bei Striaptychus („Synaptychus") beobachtet worden.

Ein durchgreifender Bildungsunterschied scheint also zwischen den ein- und zweiklappigen Aptychen nicht zu bestehen; sind doch ebenso auch die paarigen Schädelknochen der Vertebraten meist getrennt, gelegentlich aber auch verwachsen. Das zeitliche Auftreten der Aptychen-Typen, das vielleicht entgegen unseren Erwartungen ist, braucht uns daher nicht zu stören. Andererseits steht auch wohl der Annahme kaum etwas im Wege, daß in manchen Ammonitenreihen die beiden Kopfkappenhälften unvollständig verschmolzen bzw. sekundär wieder verselbständigt sein mochten, oder daß ein einheitliches Verkalkungszentrum zu zwei gesonderten aufgespalten wurde.

i) Sowohl im strukturellen Bau wie in ihrer stofflichen Zusammensetzung sind die Aptychen durchgreifend verschieden von den Ammoniten-Gehäusen. Das legt die Annahme nahe, daß beide von verschiedenen Organen erzeugt sind. Die dem Fuße angehörende Kopfkappe entspricht dieser Voraussetzung eines vom Mantel verschiedenen schalenbildenden Körperteils. In ähnlicher Weise ist die *Argonauta*-Schale vom Fuß ausgeschieden; auch sie besteht aus Calcit im Gegensatz zu den aragonitischen Schalenbildungen des Mantels bei den Cephalopoden.

j) Nicht alle Ammoniten-Gruppen haben nach unserer bisherigen Kenntnis Aptychen besessen. Sie sind bisher noch nicht nachgewiesen bei den Clymenien, den Phylloceraten und zahlreichen geschlossenen Familien, während sie aus anderen taxionomischen Gruppen reichlich vorliegen. Wären sie in einer ventralen Mantelfalte gebildet, so müßten die Ammoniten mit und ohne Aptychus sich ziemlich beträchtlich in ihrer Organisation unterscheiden. Diese Schwierigkeit kommt bei unserer Deutung in Fortfall: Eine Kopfkappe besaßen sämtliche Ammoniten, aber bei manchen von ihnen wurde kein kompakter Aptychus herausgestaltet, wie beim *Nautilus*, der in seiner Kopfkappe nur lockere Kalkkonkremente enthält.

k) Durch die Annahme einer Kopfkappe rücken die Ammonoideen in ihrer Organisation enger an die Nautiloideen heran, während der Aptychus als Erzeugnis einer ventralen Mantelfalte ohne Homologon bei den Nautiloideen wäre und somit einen durchgreifenden Bauunterschied bezeichnen würde. Wir gelangen also zu einer entgegengesetzten Schlußfolgerung wie H. v. Ihering (1881, 1922), der die Aptychen als Verkalkungen eines Nackenknorpels deutete und damit die Verschiedenheit gegenüber *Nautilus*, aber Übereinstimmung mit den Dibranchiaten zu beweisen suchte.

l) Die Verlegung des Aptychus in eine ventrale Mantelfalte würde den Trichter aus seiner unzweifelhaften Ventrallage verdrängt oder seine Funktion zum mindesten stark beeinträchtigt haben. In ganz unvorstellbarer Weise wären weiterhin die übrigen Weichteile zusammengepreßt und behindert worden, wenn der Aptychus aus seiner angenommenen Normallage, d. h. weit hinter der Mündung, zur Verschlußstellung eingeklappt worden wäre. Eine jede technisch richtig konstruierte Tür öffnet sich nach der Seite, wo der meiste Platz zur Verfügung steht, d. h. nach außen. Es ist daher von vornherein erheblich wahrscheinlicher, daß auch der Aptychus nach außen aufgeklappt wurde, wie es bei der Annahme einer Kopfkappe der Fall ist, als daß er den ohnehin beschränkten Raum in der Wohnkammer noch weiter eingeengt haben sollte. Eine solche Fehlkonstruktion ist bei den Ammoniten angesichts

ihrer langen Lebensdauer und großen Entwicklungs-Intensität wohl kaum anzunehmen. Alle Deckelbildungen bei den Gastropoden, Deckelkorallen, Serpeln, Hyolithiden usw., die das mechanisch-biologische Prinzip einwandfrei gelöst haben, öffnen sich nach außen.

m) Der Umfang der Wohnkammer bei einer Verschlußlage des Aptychus in der Mündung reicht aus, um den gesamten Weichkörper aufzunehmen. Die Vorstellung einer phylogenetisch abnehmenden Wohnkammerlänge entbehrt der Begründung; die daraus hergeleiteten Einwände gegen die Deutung der Aptychen sind hinfällig. Auch die abnormen Gehäuse der sog. Nebenformen waren keine halbinnerlichen, von Weichteilen umfaßte Schalen, wie der Besitz von Aptychen beweist. Etwas am Rande des eigentlichen Themas liegt die Feststellung, daß eine Zurückführung der *Argonauta*-Schale auf das Ammoniten-Gehäuse unmöglich erscheint.

n) Mündungsohren stehen nicht im Widerspruch zu der Deutung der Aptychen als Verschlußdecke und speziell zu der hier vertretenen Lozierung in der Kopfkappe. Bei Mündungen, die durch eingebogene Ohren verengt waren, wird angenommen, daß die Aptychen-Klappen beim Durchtritt durch die Verengung ein wenig zusammengelegt und danach wieder ausgebreitet wurden. Eine Höhenabnahme der Mündung bei anormalen Wohnkammern bereitet ebenfalls keine nennenswerten Deutungs-Schwierigkeiten. Entweder war hier der Aptychus nicht so groß angelegt, daß er die vorher höhere Mündung voll ausfüllte, oder die Kopfkappe wurde beim Verschluß der letzten verengten Mündung schräg gestellt, wobei vielleicht durch Weichteile die Lücke zwischen den klaffenden Schalenrändern geschlossen wurde.

*

Abschließend sei betont, daß die unter f—n aufgeführten Tatsachen und Erwägungen nur Hilfsargumente und Wahrscheinlichkeits-Indizien sind. Den Hauptbeweispunkt für die geforderte Bildungsweise des Aptychus von der Dorsalseite her und für seine Verlegung in eine Kopfkappe bildet die biologische Unmöglichkeit, daß ein derart aufgebauter Körper in einer ventralen Mantelfalte entstehen und in ihr als Verschlußdeckel funktionieren konnte, während in der Kopfkappe alle anatomischen und mechanischen Voraussetzungen dafür gegeben sind. Ferner ist als wichtig der Nachweis zu beachten, daß bei den Fossilfunden aus der heutigen Lage der Aptychen im Gehäuse, abgesehen von der allein primären Verschlußstellung, keine Schlüsse auf die einstige Lage im Tierkörper gezogen werden dürfen, da jener uns überlieferte Zustand durch die mechanischen Faktoren und vielfach auch durch reine Zufälle bei der Einbettung bedingt ist.

III. Zur Nomenklatur der Aptychen. Das Problem der „Parataxa“

„Wie übereilt war es doch, die Aptychusformen in fast dreißig verschiedene Arten einzutheilen, ehe man ihre Natur erkannt hatte. Jetzt . . . wird es nicht mehr erlaubt sein, einen Aptychus ohne den dazu gehörigen Ammoniten zu betrachten, und seine Aufstellung als ein eigenes Geschlecht muß in der Palaeontologie völlig verschwinden.“

L. v. Buch 1849, S. 370

R. C. Moore & P. C. Sylvester-Bradley (1957 b) haben einen Antrag von großer Tragweite an die Internationale Nomenklatur-Kommission gerichtet, in dem sie die Anerkennung des Begriffes „Parataxon“ und die Aufstellung verbindlicher Nomenklatur-Regeln für die in diese Kategorie fallenden Einheiten fordern. Da diese Vorschläge teilweise durch die Benennungsfrage der Aptychen (und daneben der Conodonten) ausgelöst wurden, sei im folgenden kurz Stellung dazu genommen. Es geschieht das in der Hoffnung, dadurch etwas zur Klärung des verwickelten Problems beitragen zu können und die Entscheidung der Nomenklatur-Kommission vorbereiten zu helfen.

1. Allgemeines über „Parataxa“

Der fossile Stoff besteht bekanntermaßen zu einem erheblichen Teile aus isolierten Fragmenten, deren Zugehörigkeit zu bestimmten Gattungen und Arten, die auf vollständigere Tierreste begründet sind, nicht bekannt ist und teilweise auch kaum jemals bestimmbar sein wird. Unsere übliche Nomenklatur ist daher auf solche isoliert gefundenen Teilorgane nicht übertragbar, und umgekehrt kann die bisweilen vorgenommene Benennung solcher Fragmente nicht auf vollständigere Formen übertragen werden. Moore & Sylvester-Bradley halten es für notwendig, auch solche „discrete fragments“ in nomenklatorisch geregelter Weise benennen zu können. Diesem Zwecke soll die Einführung und Anerkennung zusätzlicher, eigener System-Einheiten, der „Parataxa“ (bzw. wohl richtiger „Parataxia“) für solche isolierten Einzelteile dienen.

Die vorgeschlagene Definition des Begriffs „Parataxon“ lautet im Original (Moore & Sylvester-Bradley 1957b, S. 13): „a parataxon is a taxonomic category comprising discrete fragments or life-stages of animals which, by decision of the Commission, are deemed unidentifiable in terms of the whole animals from which they were derived“.

Die Nomenklatur dieser „Parataxa“ soll unabhängig von der Hauptnomenklatur der betreffenden Gesamttiere („whole animals“) sein, also hinsichtlich der Priorität nicht mit ihr konkurrieren, innerhalb ihrer eigenen Kategorie aber in völlig gleicher Weise den Nomenklatur-Regeln unterliegen. Entsprechende Bestimmungen sollen gemäß dem Antrage in die Regeln aufgenommen werden. Gefordert wird einstweilen die Anerkennung von „Parataxa“ bzw. eine „Parataxonomie“ für die Conodonten und die Aptychen. Die Nomenklatur-Kommission soll jedoch ermächtigt werden, auf entsprechenden Antrag eine Parataxonomie auch für weitere Tiergruppen zuzulassen.

Ich halte diese Forderungen in ihren Folgen für sehr gefährlich und lehne sie aus folgenden Gründen ab:

a) Isolierte Einzelteile („discrete fragments“) und Gesamttiere („whole animals“) sind im Bereiche der Paläontologie relative Begriffe und nicht scharf gegeneinander abgrenzbar. Ganze Tiere gibt es unter den Fossilien überhaupt nicht. Das Ammoniten-Gehäuse kann dem Ammoniten-Aptychus nicht als Gesamttier gegenübergestellt werden. Es fehlen die Weichteile, und wenn wir den Bau des Ammoniten-Tieres nach Analogie des rezenten *Nautilus* auch einigermaßen rekonstruieren zu können glauben, so wissen wir doch nichts Sicheres selbst über die für die Stellung im System so grundlegende Frage, ob es vier Kiemen wie beim *Nautilus* oder nur zwei wie bei den Dibranchiaten besessen hat. Noch weniger können die Conodonten-Vergesellschaftungen im Hinblick auf die einzelnen Conodonten-Formen als Gesamtorganismen gelten; denn hier ist über die zugehörigen Tiere und über die anatomische Stellung der Conodonten im Tierkörper rein gar nichts bekannt.

In einigen seltenen Ausnahmefällen verfügt der Paläontologe über Fossilien mit mehr oder weniger vollständig erhaltenen Weichteilen, aber dann fehlen immer noch die ursprüngliche Farbe, die Ontogenie und, da es sich um tote Organismen handelt, Anhalte für das ethologische und ökologische Verhalten und manches andere mehr, das streng genommen zur exakten taxionomischen Festlegung gehört. Bei den (bisher stets ohne Weichteile überlieferten) Ammonoideen kann es auf Grund zahlreicher neuer Beobachtungen keinem Zweifel unterliegen, daß ihre Gehäuse zum mindesten in vielen Fällen gefärbt waren. Die Arten aber sind durchweg auf nachträglich entfärbte Gehäuse begründet. Es kann da der Fall eintreten, daß neue Stücke gefunden werden, die einer beschriebenen Art durchaus entsprechen, sich jedoch durch zwei verschiedene Farbmuster unterscheiden. In einem solchen Falle ist es völlig unmöglich anzugeben, für welche Form der auf gebleichte Ammoniten-Gehäuse basierte Artname zu übertragen ist, d. h. es kann hier grundsätzlich der gleiche Sachverhalt einer Nicht-Identifizierbarkeit bestehen wie bei den „Parataxa“ mit Bezug auf die Taxa der Gesamttiere.

Dieser Fall mag reichlich theoretisch und weit hergeholt erscheinen. Aber man denke weiterhin nur an die zahlreichen Korallen, Brachiopoden usw., die in früherer Zeit lediglich auf Grund der äußeren Gestalt generisch und spezifisch benannt worden sind. Soweit bei den betreffenden Typen der Innenbau nicht erhalten ist und nachträglich aufgehellt werden kann, sind auch diese auf „Gesamttiere" basierten Gattungen und Arten nach heutigen Ansprüchen völlig unidentifizierbar.

Alle unsere Fossilien sind grundsätzlich unvollständig; für die Taxionomie bedeutet es keinen prinzipiellen Unterschied, ob nun $^3/_4$, $^1/_2$, $^1/_4$ oder nur $^1/_{10}$ des ursprünglichen Gesamttieres vorliegt, vorausgesetzt, daß diese Teile als charakteristisch und identifizierbar gelten dürfen. Belanglose Einzelteile, die aller Wahrscheinlichkeit nach keinerlei diagnostische Merkmale besitzen, d. h. artlich und gattungsmäßig nicht wiedererkannt werden können, wird ein verantwortungsbewußter Systematiker überhaupt nicht benennen.

b) Bei der gegenwärtig geltenden Rechtslage stehen für die Benennung unvollständiger Fossilien bzw. isolierter Einzelteile zwei Wege offen: α) Sie werden mit einer echten Nomenklatur belegt, wobei Art. 27a der „Regeln" Anwendung findet. β) Es wird für sie eine morphologische bzw. anatomische Terminologie angewendet, die den „Regeln" nicht unterliegt. Diese beiden Möglichkeiten dürften für alle Fälle völlig ausreichend sein.

Die Zulassung von „Parataxa" wird ein ungeheures Anschwellen unserer Nomenklatur zur Folge haben, ohne daß irgendein nennenswerter Vorteil dadurch erzielt würde. Vor allem besteht keine hinreichende Veranlassung für eine Sonderbenennung der Einzelteile, sobald deren Zugehörigkeit bekannt ist.

Der Antrag von Moore & Sylvester-Bradley sieht zwar vor, daß nur für eine begrenzte Anzahl von Tiergruppen die Einführung von „Parataxa" durch die Nomenklatur-Kommission genehmigt werden soll. Es ist indessen mit Sicherheit vorauszusehen, daß zahlreiche weitere Anträge für andere Tiergruppen folgen werden. Der eine Autor wird „Parataxa" für die Pygidien und Hypostome der Trilobiten fordern; andere werden sie wünschen für die Stiele der Pelmatozoa, für die häufig isoliert gefundenen Ambulacralia, Adambulacralia, Circumoralia, Terminalia usw. der Asteroidea, für die Otolithen, Schuppen und Flossenstacheln der Fische, für die Femora, Humeri, Wirbel und Zähne (möglichst gesondert für alle Einzelzähne!) der Säugetiere und für zahlreiche weitere Skelett-Elemente der Tetrapoden. Die Folgen für die Ausweitung der Nomenklatur und für die Beanspruchung der Nomenklatur-Kommission wären nicht abzusehen, wenn man hier überall „Parataxa" zulassen würde, was für die einzelnen Skelett-Elemente der Vertebraten sicher mit demselben Recht gefordert werden könnte wie für die Aptychen der Ammoniten und für die Conodonten.

2. Spezielles über Aptychen

Die Aptychen im besonderen sind von R. C. Moore & P. C. Sylvester-Bradley (1957c) zum Gegenstand eines Ergänzungsantrages gemacht worden, der für sie eine Klassifizierung und Nomenklatur im Sinne von „Parataxa" vorsieht. Dazu erlaube ich mir die folgenden Bemerkungen zu machen:

a) Nicht zutreffend ist der Satz von Moore & Sylvester-Bradley (S. 37): „No one has yet been willing to accept the senior name of an aptychus as substitute for the name of a conch, despite stipulation of the *Règles* (Article 27) that the first-published name for a part of an animal shall be recognized for designation of the whole animal". A. Oppel (1863, S. 257) beispielsweise hat *Ammonites latus* (= *Physodoceras latum*) nach Aptychus latus benannt. („Es lässt sich ... der Species-Name latus beibehalten und zugleich auch für den zugehörigen Ammoniten in Anwendung bringen.") Ferner hat H. Matern (1931, S. 163) den Gehäuse-Namen *Crickites holzapfeli* Wdkd., 1913 wegen des älteren Aptychen-Namens *Spathiocaris koeneni* Clarke, 1884 in *Crickites koeneni* (Clarke) umbenannt.

b) Moore & Sylvester-Bradley empfehlen in ihrem Antrage, eine große Anzahl der von F. Trauth für die Aptychen vorgeschlagenen „Gattungs"-bzw. „Typus"- und „Art"- bzw. „Form"-Namen zu übernehmen und als „Parataxa" zuzulassen. Es kann jedoch keinem Zweifel unterliegen, daß die Benennungsweise der Aptychen durch Trauth völlig außerhalb der gültigen Nomenklatur-Regeln steht. Er hat die alten bestehenden Namen Tellinites, Trigonellites, Solenites, Ichthyosiagones verworfen und dafür im Interesse einer einheitlichen Bezeichnungsweise neue, mit -aptychus zusammengesetzte Namen eingeführt. Synaptychus Fischer wird als angeblich wenig bezeichnender Name unter Mißachtung der Priorität durch Striaptychus Trauth ersetzt, Sidetes Giebel, 1847 als „Subgenus" bzw. „Subtypus" von Anaptychus Oppel, 1856 behandelt. Trauth hat ferner nicht verfügbare Homonyme verwendet, gleiche Varietäten-Namen mehrfach innerhalb einer und derselben Gattung gebraucht, willkürlich die Typen von Aptychen-„Gattungen" verschoben, Namen für noch nicht vorhandene, später vielleicht aufzufindende Formen vorgeschlagen.

In zahlreichen Fällen wurden von ihm neue „Gattungs"- und „Artnamen" für die Aptychen altbenannter Ammonitenformen aufgestellt, was bis heute glücklicherweise unzulässig ist. Cornaptychus beispielsweise ist nach der späteren Typenfestsetzung durch Moore & Sylvester-Bradley begründet auf den Aptychus von *Hecticoceras hecticum* (Rein.), Granulaptychus auf den von *Garantiana* aff. *suevica* Wetz., Pseudostriaptychus auf den von *Parapachydiscus pseudostobaei* (Mob.), Rugaptychus auf den von *Baculites knorrianus* (Desm.) usw. Neue, von Trauth vorgeschlagene „Artnamen" sind unter vielen anderen: Anaptychus carapax angustus für den Aptychus von *Psiloceras planorbis* (Sow.), A. mitraeformis für den von *Pleuroceras spinatum* (Brug.), A. pala für den von *Amaltheus margaritatus* (Montf.), A. sellaeformis bicarinatus für den von *Asteroceras stellare* (Sow.), A. latexcisus für den von *Lytoceras cornucopiae* (Y. & B.). In einigen Fällen tragen bei Trauth die „Artnamen" der Aptychen die Genitivform der Artnamen des zugehörigen Gehäuses: Cornaptychus hectici, Striaptychus spinigeri. Das kann doch nur soviel bedeuten, daß es sich hier um die besondere Aptychusform des *Hecticoceras hecticum* (Rein.) bzw. *Acanthoscaphites spiniger* (Schlüter) handelt, mit denen man sie im Zusammenhang gefunden hat.

Da Trauth nach diesen wenigen Proben die derzeit gültigen Nomenklatur-Regeln und das Prioritätsprinzip völlig außer acht gelassen hat, kann seine Benennungsweise, ganz gleichgültig was seine eigene Intention gewesen sein mag, nicht als gültige Nomenklatur, sondern lediglich als eine unverbindliche Terminologie bewertet werden. Das gleiche gilt für die Bezeichnungen anderer Autoren, beispielsweise für die „Gattung" Neoanaptychus, die T. Nago 1931 für den Aptychus von *Gaudryceras tenuiliratum* Yabe, 1903 aufstellte.

c) Die Termini Cornaptychus, Lamellaptychus, Laevaptychus, Striaptychus usw. sind zweifellos nützlich, um diese besonders gestalteten Aptychen-Typen zu kennzeichnen. Sie sollten jedoch als rein morphologische bzw. strukturelle Begriffe („technical terms"), die außerhalb der Nomenklatur stehen, behandelt und daher auch als „Parataxa" nicht zugelassen werden. Als reine Termini berühren sie ohnehin die Nomenklatur der Ammoniten-Gehäuse und ihre Priorität nicht, so daß der gefährliche Weg einer Einführung von „Parataxa" nicht beschritten zu werden braucht. Für eine besondere „artliche" Benennung der Aptychen bekannter, bereits benannter Ammoniten-Arten besteht keinerlei Bedürfnis. Aptychen unbekannter Zugehörigkeit mögen vorläufig binär bezeichnet werden, wie es ja auch bei anatomischen Benennungen vielfach üblich ist. Der Name entfällt, sobald die Zugehörigkeit erkannt worden ist. Es würde mir völlig sinnlos erscheinen, wenn wir unseren eingangs beschriebenen Ammoniten nunmehr als *Physodoceras altenense* + *Laevaptychus longus* etikettieren sollten.

d) Das einzige, was zu geschehen hat, um die Gehäuse-Namen der Ammoniten zu schützen und die Nomenklatur vor unnötigen Verwirrungen zu bewahren, ist die Unterdrückung einiger älterer, nomenklatorisch gültig aufgestellter Aptychen-Namen wie Trigonellites, Ichthyosiagones und Sidetes, die Priorität gegenüber später errichteten Gattungsnamen für Ammoniten-Gehäuse besitzen. Die neueren

Aptychen-Namen, die auf Aptychen bereits benannter Ammoniten begründet sind, stehen ohnehin außerhalb der Linnéischen Nomenklatur und können daher nicht in Konflikte mit ihr geraten. Soweit gelegentlich nomenklatorische Schwierigkeiten auftauchen sollten, können sie jedenfalls durch Suspension der „Regeln" weit einfacher und weniger folgenschwer behoben werden als durch Einführung einer „Parataxonomie".

Was hier für die Aptychen ausgeführt wurde, dürfte mutatis mutandis auch für die isolierten Einzelteile anderer Tiergruppen gelten: man wird auch da mit einer morphologischen Terminologie auskommen können, die keiner besonderen Verankerung in den Nomenklatur-Regeln bedarf. Rein formal werden diese Termini sich in unseren Beschreibungen von den echten Gattungs- und Artnamen dadurch unterscheiden, daß sie nicht in Kursivdruck erscheinen.

Literatur

ARKELL, W. J.: In: Mesozoic Ammonoidea. — Treatise on Invertebrate Paleontology, ed. R. C. MOORE, Part L, Mollusca 4, L80—L465, Abb. 124—558, Lawrence (Univ. Kansas Press) 1957.

BEURLEN, K.: Die ammonitischen Nebenformen. Überlegungen zur Frage des Entwicklungsmechanismus der Ammonitenschale. — Z. dt. geol. Ges., **108**, 194—202, Hannover 1957.

BOEHM, G.: Über *Makrocephalites* und die Längen seiner letzten Wohnkammer. — Cbl. Miner. etc., 1909, 174—179, Stuttgart 1909.

BØGGILD, O. B.: The shell structure of the mollusks. — Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr., naturv.-math. Afd., (9) **2**, 2, 231—326, 10 Abb., 15 Taf., Kopenhagen 1930.

BUCH, L. v.: Von Aptychus. — Ber. Verh. k. preuß. Akad. Wiss. Berlin, 1849, 365—370, 1 Abb., Berlin 1849.

BÜTSCHLI, O.: Untersuchungen über organische Kalkgebilde, nebst Bemerkungen über organ. Kieselgebilde, insbesondere über das spezifische Gewicht in Beziehung zu der Struktur, die chemische Zusammensetzung und Anderes. — Abh. k. Ges. Wiss. Göttingen, math.-phys. Kl., n. F. **6**, Nr. 3, IV + 177 S., 3 Abb., Tab., 4 Taf., Berlin 1908.

CLARKE, J. M.: Über deutsche oberdevonische Crustaceen. — N. Jb. Miner. etc., 1884, **1**, 178—185, Taf. 4, Stuttgart 1884.

COX, L. R.: *Aptychus spinosus*, sp. n., from the Upper Chalk. — Ann. Mag. natur. Hist., (9) **17**, 573—580, 1 Abb., Taf. 24, London 1926.

DIENER, C.: Untersuchungen über die Wohnkammerlänge als Grundlage einer natürlichen Systematik der Ammoniten. — Sber. k. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I, **125**, 253—309, Wien 1916.

FISCHER, A. G. & FAY, R. O.: A spiny aptychus from the Cretaceous of Kansas. — State geol. Surv. Kansas Bull., **102**, 77—92, 1 Abb., 2 Taf., Lawrence, Kans., 1953.

FUCHS, TH.: Über die Entstehung der Aptychenkalke. — Sber. k. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., **76**, I. Abth., (1877), 329—334, Wien 1878.

GÜRICH, G.: „Ammonitenbrut" von *Oppelia steraspis* nach MICHAEL. — Cbl. Miner. etc., 700—704, 2 Abb., Stuttgart 1924.

HENNIG, E.: Wesen und Wege der Paläontologie. Eine Einführung in die Versteinerungslehre als Wissenschaft. — IV + 512 S., 198 Abb., Berlin (Borntraeger) 1932.

HÖLDER, H.: Die Aptychen der Ammoniten. — Aus der Heimat, **59**, 176—180, 7 Abb., Öhringen 1951.

IHERING, H. v.: Die Aptychen als Beweismittel für die Dibranchiaten-Natur der Ammoniten. — N. Jb. Miner. etc., 1881, **1**, 44—92, 2 Abb., Taf. 3—4, Stuttgart 1881.

—, — Phylogenie und System der Mollusken. — Abh. Arch. Molluskenkunde, **1**, 1—116, 9 Abb., Frankfurt a. M. 1922.

KEFERSTEIN, W.: Kopftragende Weichthiere (Malacozoa cephalophora). — Dr. H. G. BRONN's Klassen und Ordnungen der Weichthiere (Malacozoa), **3**, 2. Abt., 519—1500, 102 Abb., 92 Taf., Leipzig u. Heidelberg (Winter) (1862—)1866.

KUHN, O.: Lehrbuch der Paläozoologie. — V + 326 S., 244 Abb., Stuttgart (Schweizerbart) 1949.

LEONARDI, P. & ACCORDI, B.: Relazione di un viaggio in Spagna e Francia compiuto in occasione del „Cursillo internacional de Paleontologia y Estratigraphia" tenuto in Sabadell (Barcellona) nell'estate 1952. — Ann. Univ. Ferrara (n. S.), Sez. IX, Sci. geol. paleontol., **1**, 105—144, 24 Abb., Ferrara 1953.

LEPSIUS, R.: Beiträge zur Kenntniss der Juraformation im Unter-Elsaß. — VIII + 64 S., 2 Taf., Leipzig (Engelmann) 1875.

MATERN, H.: Oberdevonische Anaptychen in situ und über die Erhaltung von Chitin-Substanzen. — Senckenbergiana, **13**, 160—167, 2 Abb., Frankfurt a. M. 1931.

MELÉNDEZ, B.: Notas paleontológicas. — Bol. r. Soc. Espan. Hist. natur., **51**, (1953), 131—140, 7 Abb., Taf. 11—12, Madrid 1954.

MENEGHINI, J.: Monographie des fossiles du calcaire rouge ammonitique (Lias supérieur) de Lombardie et de l'Apennin central. — Paléontol. Lombarde, 4. Sér., 31 Taf., Mailand 1867—1881.

MENEGHINI, J., & BORNEMANN, J. G.: Nota sulla struttura degli Aptici. — Atti Soc. Tosc. Sci. natur. Pisa, **2**, S. 89, Pisa 1876.

MEYER, H. v.: Das Genus *Aptychus*. — Verh. k. leopold.-carol. Akad. Naturforscher, **15**, 2. Abth., 125—170, Taf. 58—60, Breslau u. Bonn 1831. — [1831 a.]

—, — Das Genus *Aptychus*. — Jb. Miner. etc., **2**, 391—402, Heidelberg 1831. — [1831 b.]

MICHAEL, R.: Ammoniten-Brut mit Aptychen in der Wohnkammer von *Oppelia steraspis* OPPEL sp. — Z. dt. geol. Ges., **46**, 697—702, Taf. 54, Berlin 1894.

MOORE, R. C., & SYLVESTER-BRADLEY, P. C.: Taxonomy and nomenclature of aptychi. — Treatise on Invertebrate Paleontology, ed. R. C. MOORE, Part L, Mollusca 4, L465—L471, Lawrence (Univ. Kansas Press) 1957. — [1957 a.]

—, — Proposed insertion in the „Règles" of provisions recognizing „Parataxa" as a special category for the classification and nomenclature of discrete fragments or of life-stages of animals which are inadequate for identification of whole-animal taxa, with proposals of procedure for the nomenclature of „Parataxa". — Bull. zool. Nomencl., **15**, 5—13, London 1957. — [1957 b.]

—, — Application for a ruling by the International Commission directing that the classification and nomenclature of ammonoid aptychi (Class Cephalopoda) be in terms of „parataxa". — Bull. zool. Nomencl., **15**, 35—70, London 1957. — [1957 c.]

OPPEL, A.: Über jurassische Cephalopoden. (Fortsetzung.) — Palaeont. Mitth. Mus. bayer. Staates, III, 163—266, Taf. 51—74, Stuttgart 1863.

OWEN, R.: Memoir on the Pearly Nautilus (*Nautilus Pompilius*, LINN.) with illustrations on its external form and internal structure. — 68 S., 8. Taf., London (Wood) 1832.

—, — On the relative positions to their constructors of the chambered shells of Cephalopods. — Proc. zool. Soc. London, 1878, 955—975, 5 Abb., Taf. 60, London 1878.

PIA, J.: Über die ethologische Bedeutung einiger Hauptzüge in der Stammesgeschichte der Cephalopoden. — Ann. naturhist. Mus. Wien, **36**, 50—73, 3 Abb., Wien 1923.

QUENSTEDT, FR. A.: Die Cephalopoden. — Petrefactenkunde Deutschlands, **1**, IV + 580 S., 36 Taf., Tübingen (Fues) (1846—)1849.

—, — Der Jura. — VI + 842 S., 100 Taf., Tübingen (1856—) 1858.

—, — Die Ammoniten des schwäbischen Jura. **3.** Der Weiße Jura. — 817—1140, Taf. 91—126, Stuttgart (Schweizerbart) (1887—)1888.

REYMENT, R. A.: Über Farbspuren bei einigen Ammoniten. — Neues Jb. Geol. Paläontol., Mh., 1957, 343—351, 3 Abb., Stuttgart 1957.

REYMENT, R. A., & ECKSTRAND, O. R.: X-ray determinations of some cephalopod shells. — Acta Univ. stockholm., Stockholm Contr. Geol., **1**, 91—96, Stockholm 1957.

ROTHPLETZ, A.: Über die Einbettung der Ammoniten in die Solnhofener Schichten. — Abh. k. bayer. Akad. Wiss., II. Kl., **24**, II. Abt., 311—337, 3 Abb., 2 Taf., München 1909.

RÜPPELL, E.: Abbildung und Beschreibung einiger neuen oder wenig gekannten Versteinerungen aus der Kalkschieferformation von Solenhofen. — 12 S., 4 Taf., Frankfurt a. M. (Brönner) 1829.

SCALIA, S.: Considerazioni sulle ammoniti e sugli aptici. — Riv. ital. Paleont., **28**, 31—40, Parma 1922.

—, — Nuove considerazioni sugli Aptychus. — Rend. Mem. Accad. Sci. Acireale, (3 a) **10**, Mem. Cl. Sci., (1918—1922), 16 S., Acireale 1923.

SCATIZZI, I.: Sulla struttura di alcuni „Aptychus" e sulla posizione sistematica del tipo. — Riv. ital. Paleont., Suppl.-Bd. **40**, 291—323, Taf. 15—18, Pavia 1935.

SCHINDEWOLF, O. H.: Zur Stratigraphie und Paläontologie der Wocklumer Schichten (Oberdevon). — Abh. preuß. geol. Landesanst., n. F. **178**, 132 S., 27 Abb., 4 Taf., Berlin 1937.

SCHMIDT, M.: Ammonitenstudien. — Fortschr. Geol. Palaeontol., **10**, IV + 275—364, 35 Abb., 1 Taf., Berlin 1925.

—, — Anaptychen von *Lytoceras cornu copiae* YOUNG a. BIRD. — N. Jb. Miner. etc., Beil.-Bd. (B) **61**, 399—432, 14 Abb., Taf. 15, Stuttgart 1928.

SCHMIDT, W. J.: Die Bausteine des Tierkörpers in polarisiertem Lichte. — XII + 528 S., 230 Abb., Bonn (Cohen) 1924.

SCHWARZ, E. H. L.: The Aptychus. — Geol. Mag., n. S. (4) **1**, 454—459, 4 Abb., London 1894.

SCHWARZBACH, M.: Zur Lebensweise der Ammoniten. — Natur u. Volk, **66**, 8—11, 3 Abb., Frankfurt a. M. 1936.

STEINMANN, G.: Vorläufige Mittheilung über die Organisation der Ammoniten. — Ber. naturf. Ges. Freiburg i. B., **4**, 113—129, Freiburg i. B. 1889.

—, — Beiträge zur Stammesgeschichte der Cephalopoden. — Z. indukt. Abstamm.- u. Vererbungsl., **36**, 350—416, 5 Abb., Taf. 6—7, Berlin 1925.

STEINMANN, G., & DÖDERLEIN, L.: Elemente der Paläontologie. — XIX + 848 S., 1030 Abb., Leipzig (Engelmann) 1890.

SUESS, E.: Über Ammoniten. I. — Sber. k. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., **52**, I. Abth., (1865), 71—89, Wien 1866.

SUESS, E.: Über Ammoniten. II. — Ibid., **61**, I. Abth., 305—322, Wien 1870.
TRAUTH, F.: Aptychenstudien. I. Über die Aptychen im Allgemeinen. — Ann. naturhist. Mus. Wien, **41**, 171—259, 8 Abb., 1 Tab., Wien 1927.
—, — Aptychenstudien. II. Die Aptychen der Oberkreide. — Ibid., **42**, 121—193, Taf. 2—4, Wien 1928.
—, — Aptychenstudien. III—V. Nachtrag zu den „Aptychen im Allgemeinen". Nachtrag zu den „Aptychen der Oberkreide". Die Aptychen des Dogger. — Ibid., **44**, 329—411, 2 Abb., Taf. 3—5, Wien 1930.
—, — Aptychenstudien. VI—VII. Zweiter Nachtrag zu den „Aptychen im Allgemeinen". Die Aptychen des Malm und der Unterkreide. — Ibid., **45**, 17—136, 3 Abb., Taf. 1, Wien 1931.
—, — Aptychenstudien. VIII. Die Laevilamellaptychi des Oberjura und der Unterkreide. — Ibid., **47**, 127—145, Taf. 3, Wien 1936.
—, — Anaptychi und anaptychus-ähnliche Aptychi der Kreide. — N. Jb. Miner. etc., Beil.-Bd. (B) **74**, 448—468, Taf. 14, Stuttgart 1935.
VOLTZ, [PH. L.]: Erste Notiz über das Genus Aptychus. — N. Jb. Miner. etc., 1837, 304—312, Stuttgart 1837. — [1837a.]
—, — Zweiter Vortrag über das Genus Aptychus. — Ibid., 432—438, Stuttgart 1837. — [1837b.]
WAAGEN, W.: Über die Ansatzstelle der Haftmuskeln beim Nautilus und den Ammoniden. — Palaeontographica, **17**, 185—210, Taf. 39—40, Cassel 1870.
WALTHER, J.: Allgemeine Palaeontologie. Geologische Fragen in biologischer Betrachtung. — X + 809 S., 5 Abb., 2 Taf., Berlin (Borntraeger) (1919—)1927.
WESTERMANN, G.: Monographie der Otoitidae (Ammonoidea). — Beih. geol. Jb., **15**, 364 S., 149 Abb., 5 Tab., 33 Taf., Hannover 1954.
WETZEL, W.: Faunistische und stratigraphische Untersuchung der Parkinsonienschichten des Teutoburger Waldes bei Bielefeld. — Palaeontographica, **58**, 139—277, 52 Abb., Taf. 11—20, Stuttgart 1911.
WOODWARD, H.: On a series of Phyllopod Crustacean shields from the Upper Devonian of the Eifel; and one from the Wenlock Shale of S. Wales. — Geol. Mag., (2) **9**, 385—390, Taf. 9, London 1882.
—, — One some Palaeozoic Phyllopod-shields, and on *Nebalia* and its allies. — Geol. Mag., (3) **2**, 345—352, 1 Abb., Taf. 9, London 1885.
WOODWARD, S. P.: A manual of the Mollusca. — XIX + 486 S., Titelb., 272 Abb., 24 Taf., London (Weale) (1851—)1856.
ZITTEL, K. A.: Die Cephalopoden der Stramberger Schichten. — Palaeontol. Mitth. Mus. k. bayer. Staates, **2**, VIII + 118 S., 24 Taf., Stuttgart 1868.
—, — Handbuch der Palaeontologie. Palaeozoologie, **2**. — 893 S., 1109 Abb., München und Leipzig (Oldenbourg) (1881—)1885.

Tafel-Erläuterungen

Tafel 1

Fig. 1. *Physodoceras* cf. *altenense* (D'ORB.) mit Laevaptychus longus (v. MEY.) in Verschlußstellung. Malm γ, Burgberg von Onstmettingen. Ce 1129/1. 1×.
a Stirnansicht. Das eingezeichnete Kreuz gibt die Lage der letzten Lobenlinie an.
b Schräge Seitenansicht.

Fig. 2. Laevaptychus latus (PARK.). Angewitterte Externseite mit gut erkennbarem Kalottenbau. Malm γ, Gruibingen. Ce 1129/2. 2×.

Fig. 3. Laevaptychus latissimus TRAUTH. Konvexe Externseite, leicht angewittert, in der Mitte mit mäandrischen Reihen vereinigter Großporen und dazwischen Serien von Kleinporen. Malm γ, Unter-Böhringen. Ce 1129/3. 3×.

Sämtliche Originale dieser wie der übrigen Tafeln (mit Ausnahme von Taf. 6, Fig. 1, und Taf. 7) befinden sich im Institut und Museum für Geologie und Paläontologie Tübingen und sind dort unter den angegebenen Sammlungsnummern katalogisiert.

Die Aptychen entstammen durchweg dem schwäbischen und fränkischen Malm. Die genauen Fundorte sind vielfach nicht bekannt; doch ist das für unsere Zwecke ziemlich belanglos, da lediglich allgemein morphologische und anatomische Sachverhalte veranschaulicht werden sollen. Aus dem gleichen Grunde wurde auch auf eine nähere Bestimmung der abgebildeten Aptychen, die einstweilen ohnehin etwas problematisch ist, kein besonderer Wert gelegt. Einige der angeführten Namen verdanke ich cand. geol. DARCY CLOSS, der die hier vorgelegten Untersuchungen in taxionomischer Hinsicht weiterführt.

Tafel 2

Fig. 1. Laevaptychus, Radialschliff. Malm γ, Degenfeld. Ce 1129/4. 4×.

Fig. 2—4. Jugendstadien von Laevaptychus, Radialschliffe. Malm γ, Degenfeld.
2 Ce 1129/5. 6×. 3 Ce 1129/6. 6×. 4 Ce 1129/7. 4×.

Fig. 5. Laevaptychus, Pararadialschliff. Malm γ, Degenfeld. Ce 1129/8. 4×.
Fig. 6. Laevaptychus, Pararadialschliff. Malm γ, Degenfeld. Ce 1129/9. 4×
Fig. 7. Laevaptychus, Radialschliff. Malm γ, Degenfeld. Ce 1129/10. 4×.

Tafel 3

Fig. 1. Laevaptychus, Schliff längs der Symphysen-Facette. Malm γ. Ce 1129/11. 4×.
Fig. 2. Lamellaptychus, Radialschliff. Malm α (?), Mühlheim. Ce 1129/12. 6×.
Fig. 3. Lamellaptychus, Radialschliff. Malm. Ce 1129/13. a 6×. b Abapikaler Abschnitt des gleichen Schliffes. 10×.
Fig. 4. Lamellaptychus, Radialschliff. Malm. Ce 1129/14. a 6×. b Abapikaler Abschnitt des gleichen Schliffes. 10×.
Fig. 5. Lamellaptychus, Radialschliff. Malm. Ce 1129/15. 6×.
Fig. 6. Lamellaptychus, Schliff senkrecht zu den Achsen der Prismen. Malm. Ce 1129/16. 10×.

Tafel 4

Fig. 1. Laevaptychus, verkieselt, angewittert. Malm δ. Ce 1129/17. 12×. — a und b zwei Ausschnitte aus dem angewitterten Querbruch. Unten normale Prismenschicht mit polygonalen, dünnwandigen Prismen und zahlreichen queren Segmentgrenzen; oben lamelläre Außenschicht mit groben, dickwandigen Zylindern. In beiden Bildern blickt man in das Innere der hohlen Zylinder und erkennt die kräftige Ringelung der Wände.
Fig. 2. Laevaptychus, verkieselt. Ausschnitt aus der konvexen Externseite. Höheren Malm (δ?). Ce 1129/18. 5×. — Leicht schräger Aufblick auf die terrassenförmig herausgewitterten Segmente der Prismenschicht, oben im Bild Außenschicht mit gröberen, zylindrischen Röhren.
Fig. 3. Laevaptychus. Prismenschicht, Schliff senkrecht zur Achse der Prismen. Malm γ, Degenfeld. Ce 1129/9. 10×.
Fig. 4. Laevaptychus latus (Park.). Ausschnitt aus der konvexen Externseite, teilweise (links) angewittert. Malm γ, Degenfeld. Ce 1129/19. 5×. — Poren auf der äußeren Deckschicht relativ klein; Querschnitte der Zylinder, auf einer tieferen Schicht durch Verwitterung freigelegt, von wesentlich größerem Durchmesser.
Fig. 5. Laevaptychus gibbosus (Qu.). Ausschnitt aus der konvexen Externseite mit regelmäßigen kleinen Poren auf der erhaltenen äußeren Schalenlage. Mittl. Malm. ? Orig. zu Quenstedt 1858, Taf. 77, Fig. 5. Ce 1129/20. 5×.
Fig. 6. Laevaptychus latissimus Trautii. Konvexe Außenseite, Ausschnitt aus der Mitte des Aptychus. Malm γ, Degenfeld. Ce 1129/21. 5×. — Die erhaltene äußere Decklage ist in Bildmitte porzellanartig dicht, unperforiert; erst am Rande stellen sich kleine Poren ein.
Fig. 7. Laevaptychus longus (v. Mey.). Ausschnitt aus dem Dorsalrande, von der konkaven Innenseite gesehen. Malm γ. Ce 1129/22. 6×. — Grobe, zylindrische Röhren der lamellären Externschicht mit geringelter Außenwand, durch kurze Böden verbunden.

Tafel 5

Fig. 1. Laevaptychus latus (Park.). Konkave Internseite mit „Streifenbüscheln" der Innenschicht, vor allem auf den Adsymphysalkielen. Malm ζ, Nusplingen (?). Ce 1129/23. 4×.
Fig. 2. Laevaptychus latus (Park.). Konkave Internseite mit „Streifenbüscheln" und „-girlanden" der Innenschicht, auf und neben dem Adsymphysalkiel. Malm γ, Degenfeld (?). Ce 1129/24. 4×.
Fig. 3. Laevaptychus latus (Park.). Konkave Internseite, Ränder angeschliffen, um das Korrespondieren der Schalensegmente mit den Anwachslamellen der Innenseite zu zeigen. Malm ζ, Solnhofen. Ce 1129/25. 2×.
Fig. 4. Laevaptychus latus (Park.). Konkave Innenseite mit der bezeichnenden Anwachslamellierung. Malm ζ, Nusplingen. Ce 1129/26. 1×.
Fig. 5. Laevaptychus latissimus Trautii. Symphysen-Facette mit Leiste, Furche und feiner Lamellierung. Malm γ. Ce 1129/27. 3×.
Fig. 6. Laevaptychus longus (v. Mey.). Facette des Dorsalausschnitts mit überhängender Außenkante. Malm, Franken. Ce 1129/28. 3×.
Fig. 7. Laevaptychus longus (v. Mey.). Facette des Dorsalausschnitts mit überhängender Außenkante und Flächentorsion. Malm γ, Salmendingen. Ce 1129/29. 3×.

Tafel 6

Fig. 1. *Nautilus pompilius* L. Gehäuse mit Weichkörper. Rezent. Zool. Inst. Tübingen. ¾×. — Kopfkappe des Formol-Präparates leicht geschrumpft und randlich etwas eingebogen, so daß die Mündung nicht ganz ausgefüllt erscheint, in der Medianlinie aufgeschnitten und wieder zusammengefügt.
Fig. 2. Spinaptychus? Unterer Malm, Blumberg. Ce 1129/30. — a Bruchstück der konvexen Außenseite. 4×. Außer den erhaltenen Stacheln sind zahlreiche ringförmige Bruchnarben vorhanden. — b Längsschliff durch die Schale. 10×.
Fig. 3. *Argonauta* sp., Medianschnitt durch den Anfangsteil des Gehäuses. Rezent. Ce 1129/31. 10×.

Fig. 4. *Venus* sp., Radialschliff. Pazifik, Acapulco (Mexico). La 1129/1. Außen die gegen den Ventralrand an Dicke zunehmende Prismenschicht, innen die Perlmutterschicht mit ihrer größten Stärke in der Wirbelregion. — a Lackabzug. Wirbel und Schloß rechts gelegen. 2,5×. — b Ausschnitt aus einem Dünnschliff. Wirbel links gelegen. 5×.

Tafel 7

Die Frankfurter Oppelien-Platte mit 14 Exemplaren von ? *Neochetoceras steraspis* (Opp.), sämtlich mit erhaltenem und gleichartig orientiertem Lamellaptychus lamellosus (Park.). Malm ζ, Eichstätt. Senckenberg-Museum, Frankfurt am Main, SMF XI 574. ⅓×. — Mit a—e sind fünf Exemplare gekennzeichnet, die in der rechten Reihe 2× vergrößert wiedergegeben sind.

Tafel 8

Fig. 1. *Physodoceras*, zusammengedrückt mit Laevaptychus latus (Park.), nicht in Normalstellung (s. Text). Malm ζ, Nusplingen. Ce 1129/32. ¾×.

Fig. 2. *Physodoceras*, zusammengedrückte Wohnkammer mit Laevaptychus latus (Park.) in sog. Normalstellung. Malm ζ, Solnhofen oder Nusplingen. Ce 1129/33. 1×.

Fig. 3. *Taramelliceras* sp., verdrückte Wohnkammer mit Lamellaptychus solenoides (Rüpp.) in sog. Normalstellung. Malm ζ, Solnhofen. Orig. zu Quenstedt 1887/88, Taf. 125, Fig. 17. ¾×.

Fig. 4. *Taramelliceras* sp., verdrückte Wohnkammer mit Lamellaptychus solenoides (Rüpp.) in sog. Normalstellung. Malm ζ, Solnhofen. Ce 1129/34. ¾×.

Fig. 5. *Physodoceras*, zusammengedrückte Wohnkammer mit Laevaptychus longus (v. Mey.) in Querlage. Malm ζ, ? Nusplingen. Ce 1129/35. 1×.

Fig. 6. *Physodoceras*, zusammengedrückt mit Laevaptychus latissimus Trauth in inverser Lage. Malm ζ, ? Nusplingen. Ce 1129/36. 1×.

Fig. 7. *Physodoceras*, zusammengedrückte Wohnkammer mit Laevaptychus latus (Park.) in inverser, schräger Lage. Ob. Malm, Schwäb. Alb. Ce 1129/37. 1×.

Fig. 8. *Glochioceras* sp. mit Lamellaptychus rectecostatus (Pet.), zweiklappig ausgebreitet in der Mündung. Malm ζ, Solnhofen. Ce 1129/38. 1×.

Fig. 9. Oppeliid. indet. mit Lamellaptychus rectecostatus (Pet.), zweiklappig ausgebreitet, mit inverser Lage in der Wohnkammer. Malm ζ, Solnhofen. Ce 1129/39. 1×.

Tafel 9

Fig. 1. Laevaptychus latus (Park.), mit scharf abgesetztem Randsaum. Malm ζ, Oerlinger Tal bei Ulm. Ce 1129/40. — a Konvexe Außenseite. 1,5×. — b Radialschliff. 4×.

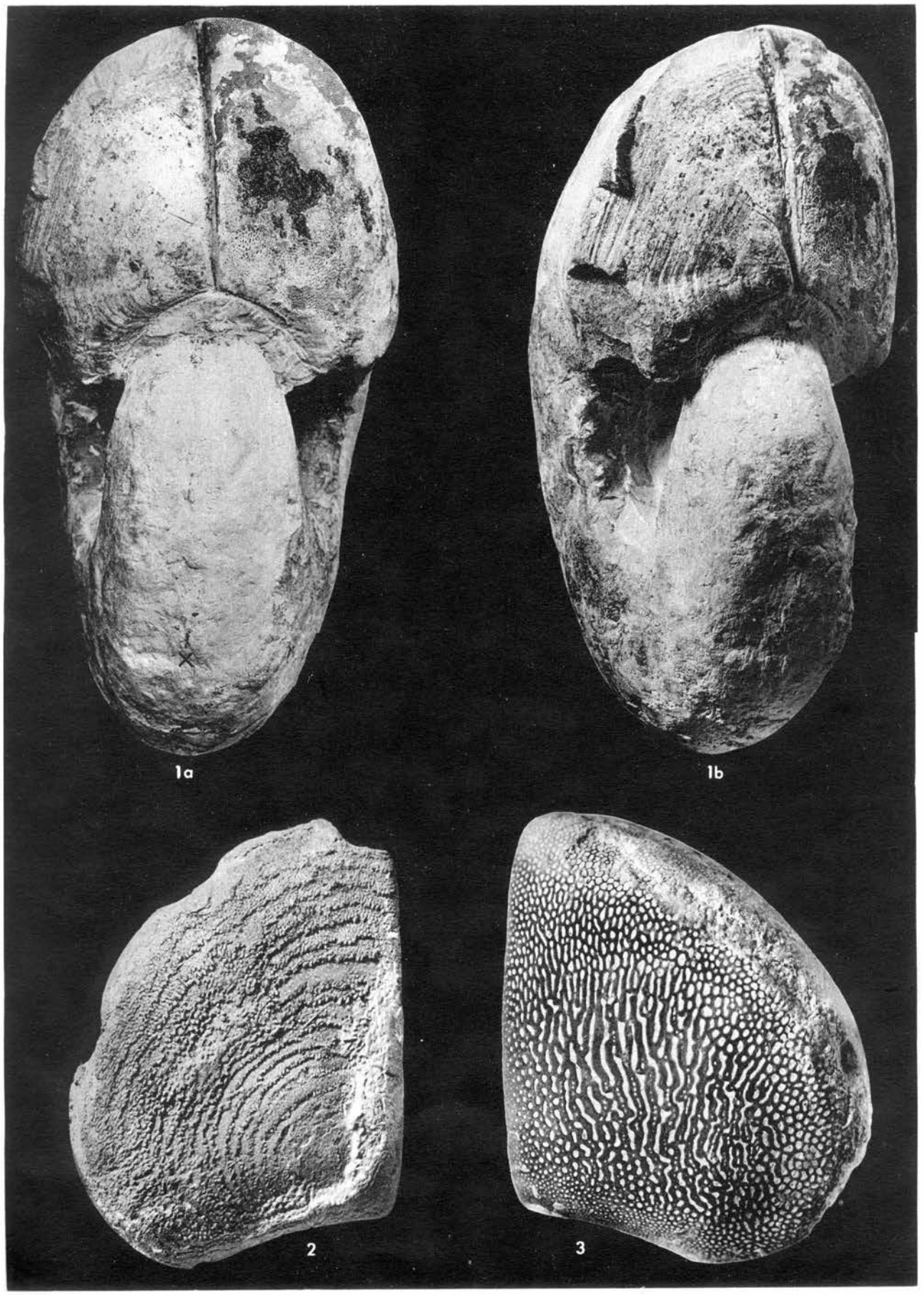
Fig. 2. Laevaptychus, mit Bruchzone. Malm δ (?). Ce 1129/41. 4×.

Fig. 3. Laevaptychus latus (Park.), mit anscheinender Bißverletzung. Malm γ. Ce 1129/42. — a Konvexe Außenseite. 1,5×. — b Konkave Innenseite. 1,5×. — c Schliff durch die verletzte Zone, quer zum Mittelwulst der Außenseite, tangential zu den Anwachsstreifen der Innenseite. 4×.

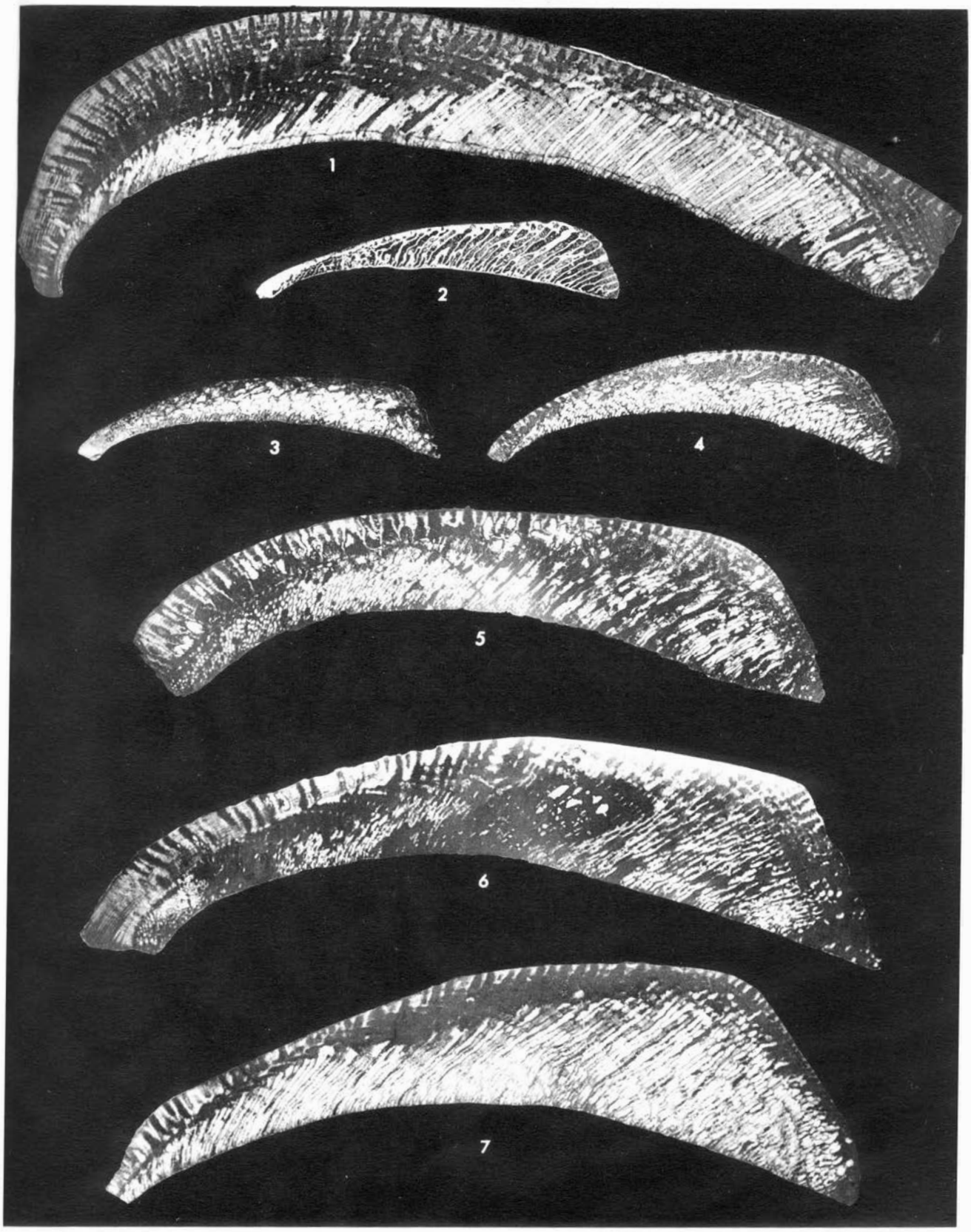
Fig. 4. Laevaptychus latus (Park.). Normales Exemplar zum Vergleich mit Fig. 3c. Schliff in gleicher Weise wie dort tangential zu den Anwachsstreifen der konkaven Innenseite orientiert. Malm γ. Ce 1129/43. 4×.

Fig. 5. Laevaptychus, mit rinnenartiger Verletzung quer zum Symphysenrande. Malm. Ce 1129/44. — a Ausschnitt aus der konvexen Außenseite mit der verheilten Verletzung. 2×. — b Schliff quer durch die verletzte Zone, parallel zum Symphysenrande. 4×.

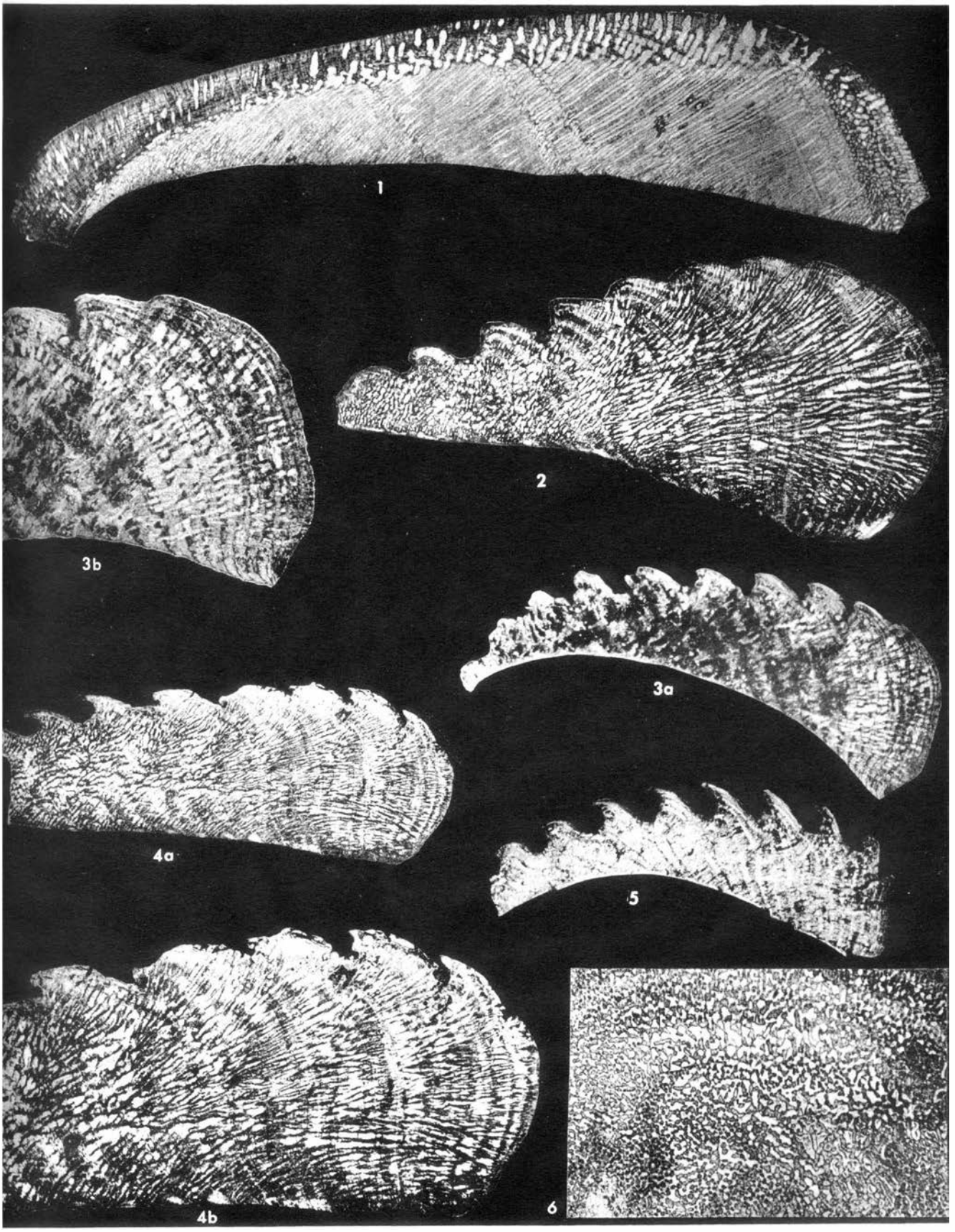
Fig. 6. Laevaptychus. Normales Exemplar zum Vergleich mit Fig. 5b. Ausschnitt aus dem in gleicher Weise parallel zum Symphysenrande orientierten Schliff von Taf. 3, Fig. 1. Malm γ. Ce 1129/11. 4×.



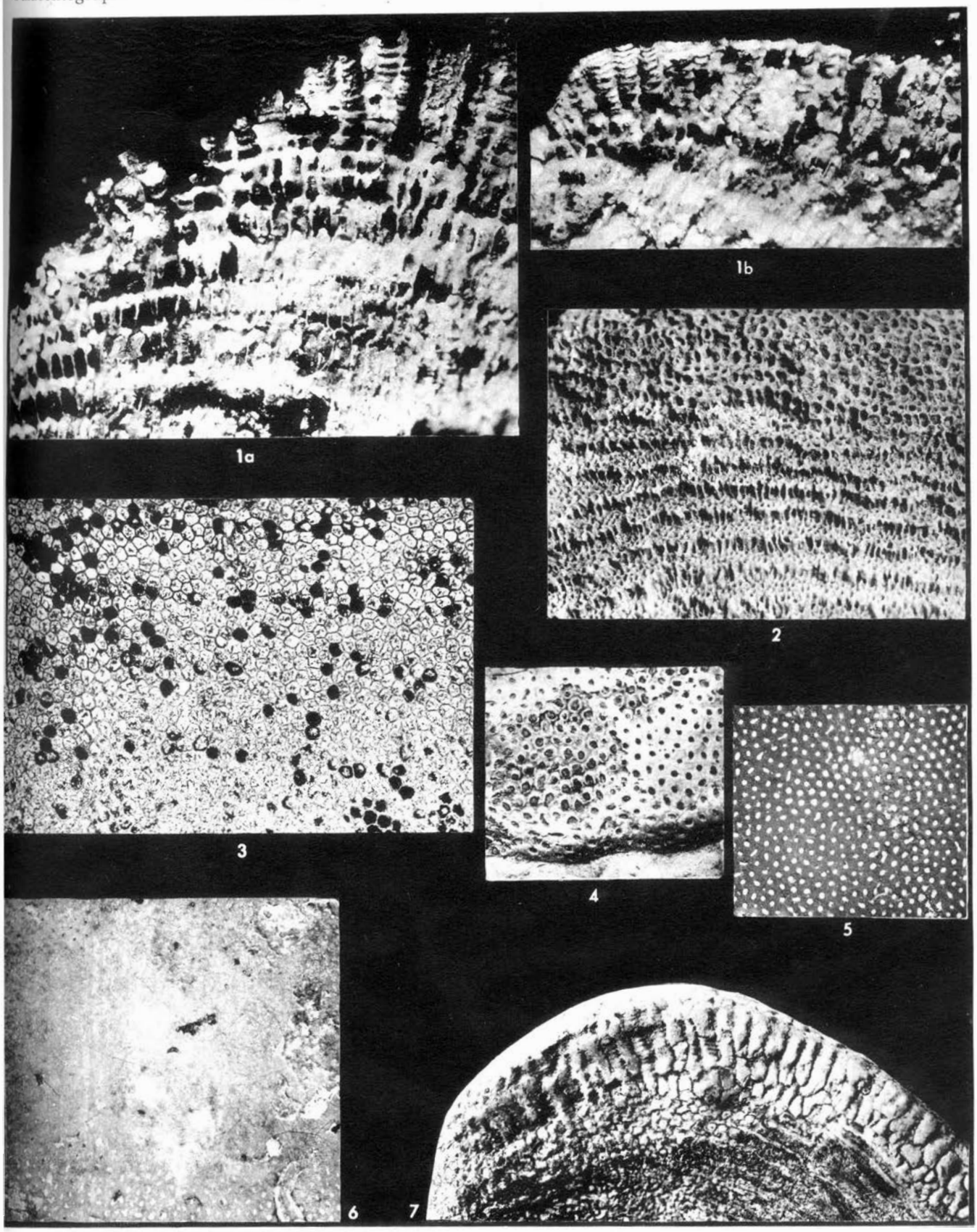
O. H. Schindewolf: Über Aptychen (Ammonoidea).



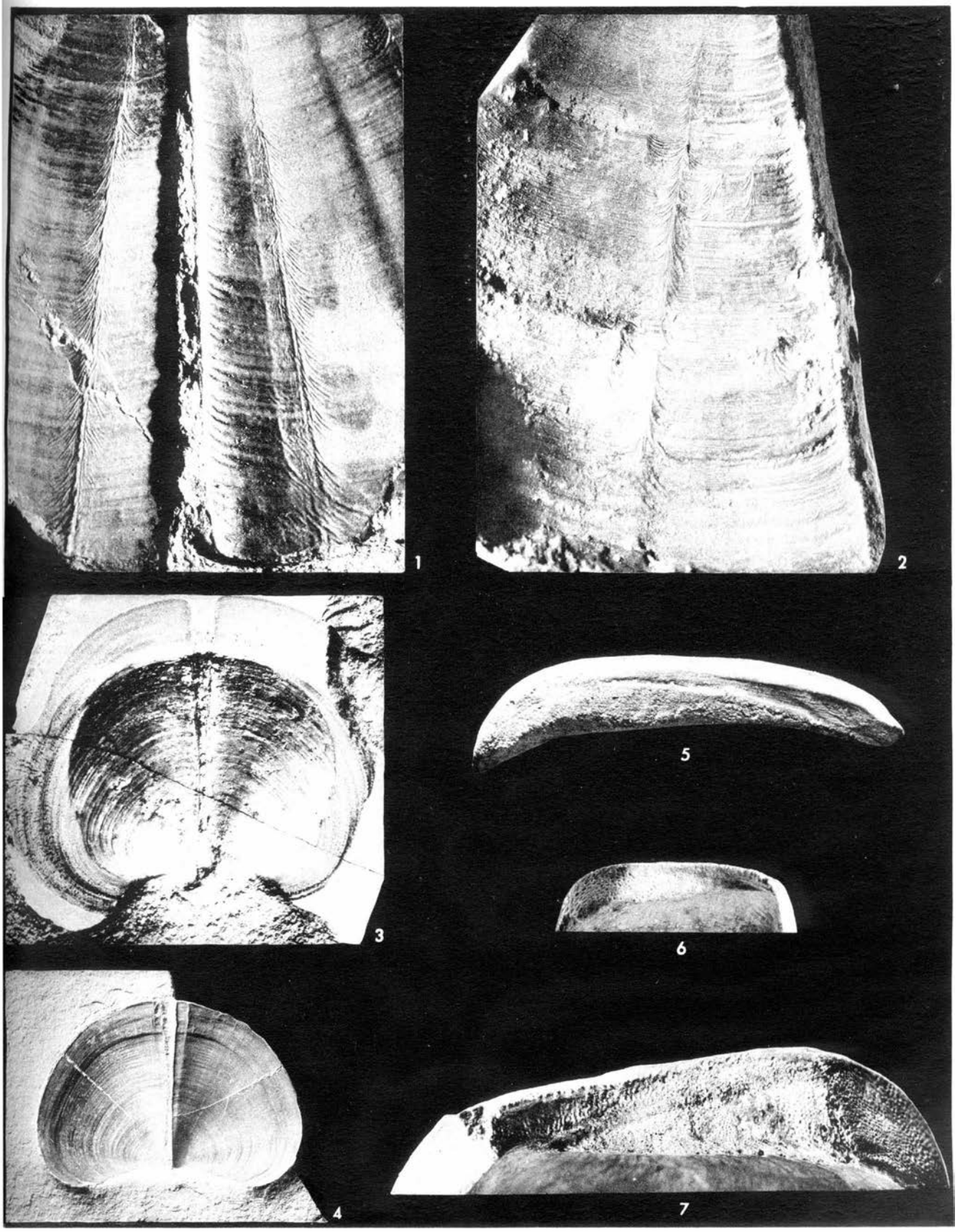
O. H. Schindewolf: Über Aptychen (Ammonoidea).



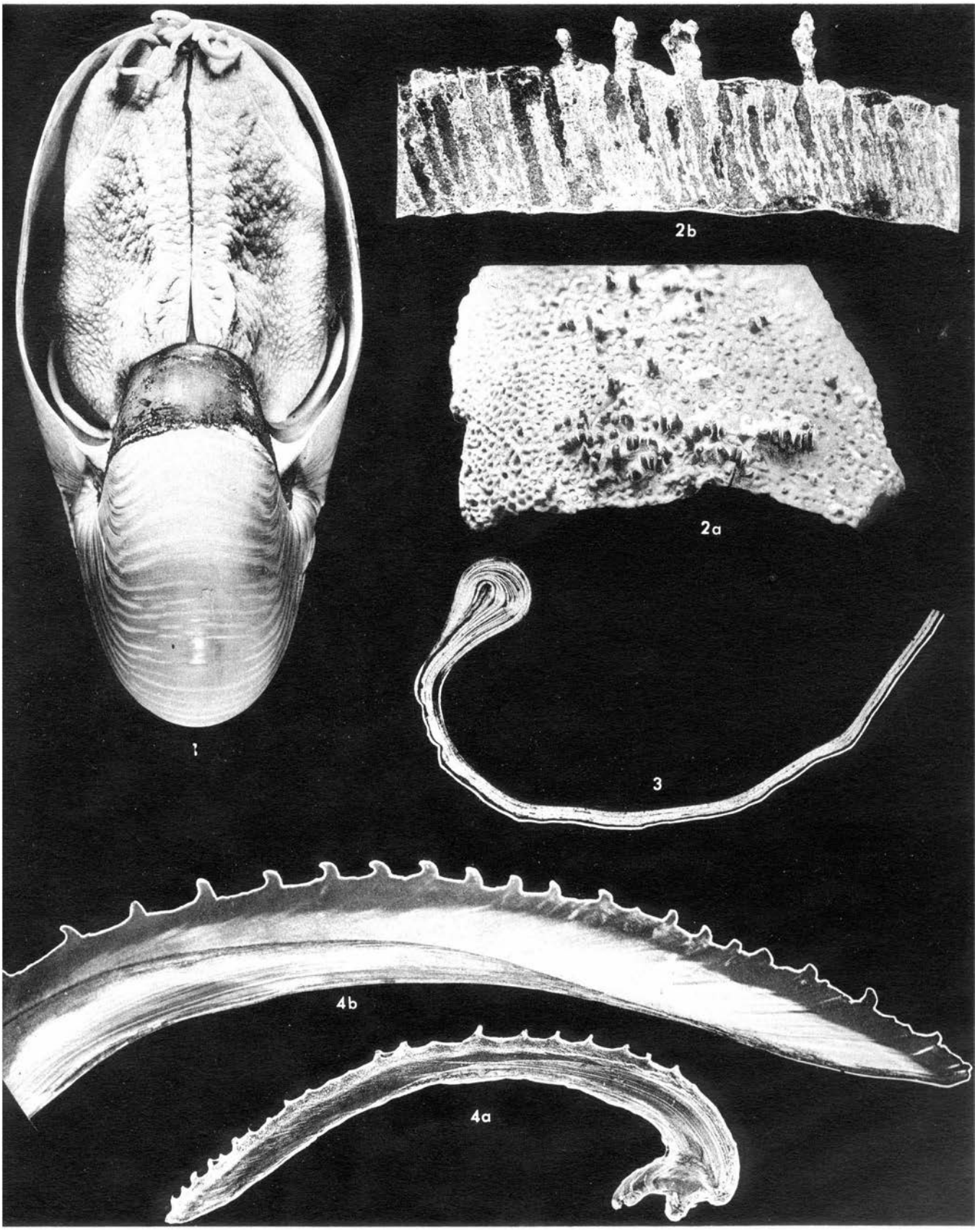
O. H. Schindewolf: Über Aptychen (Ammonoidea).



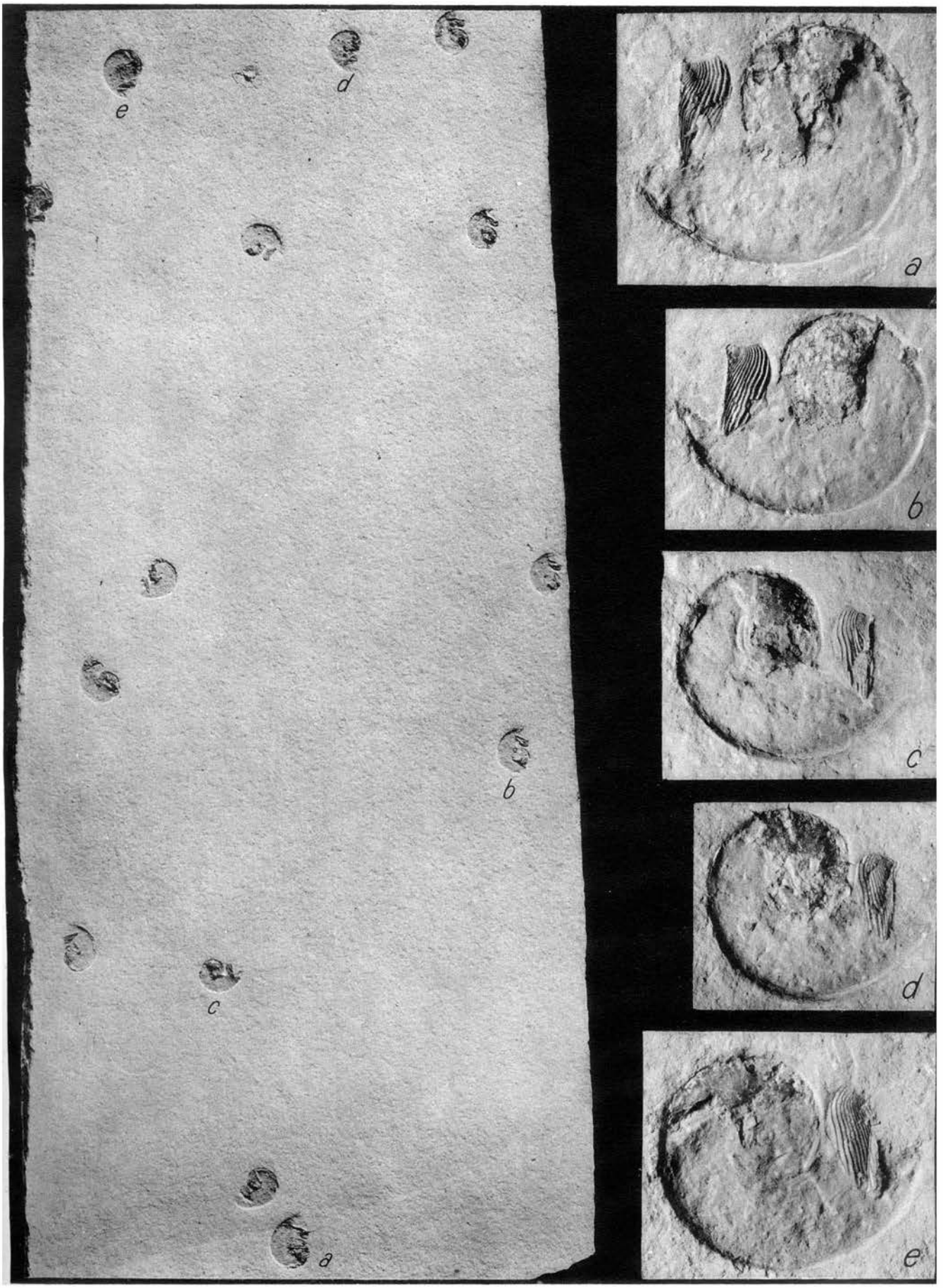
O. H. Schindewolf: Über Aptychen (Ammonoidea).



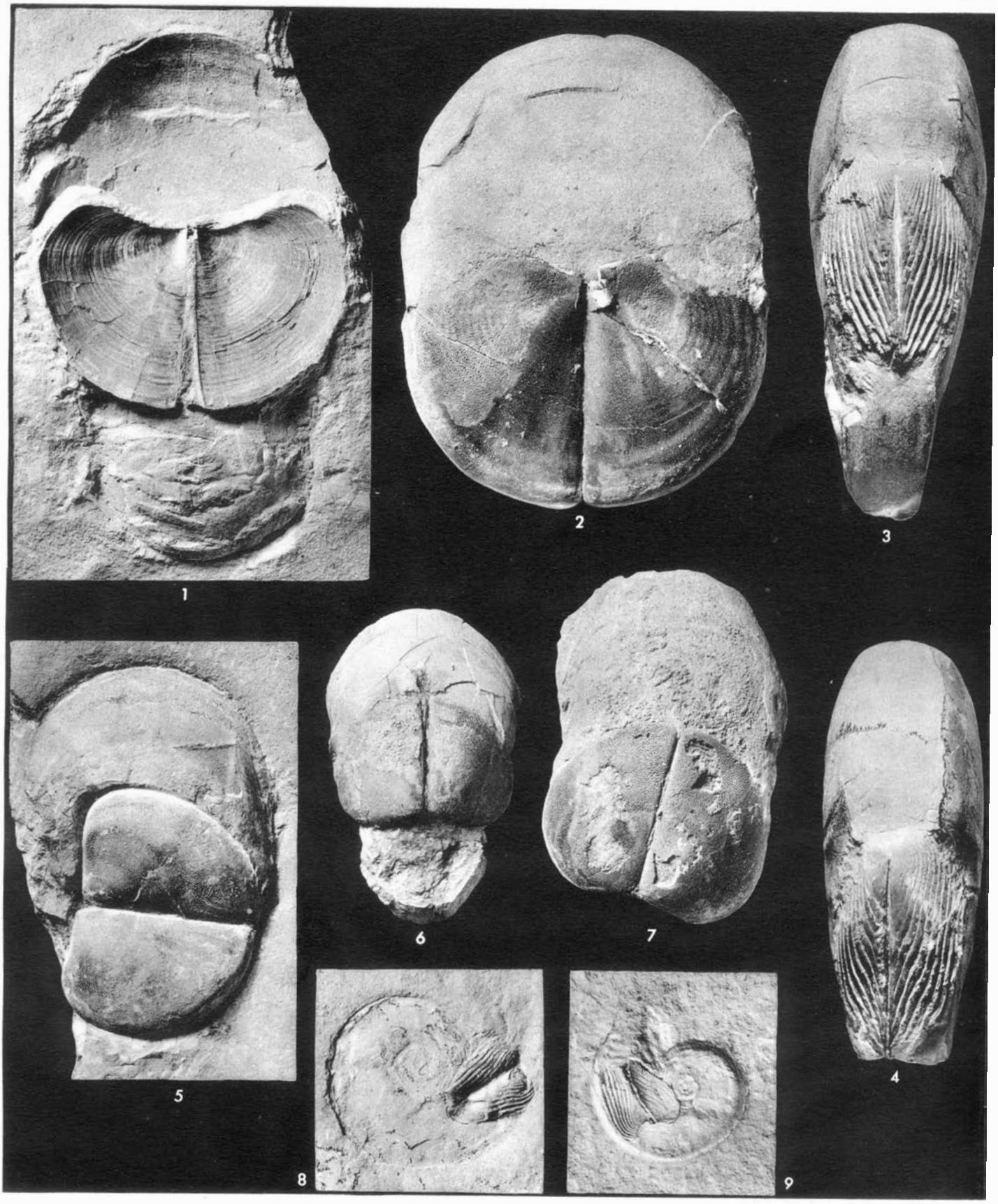
O. H. Schindewolf: Über Aptychen (Ammonoidea).



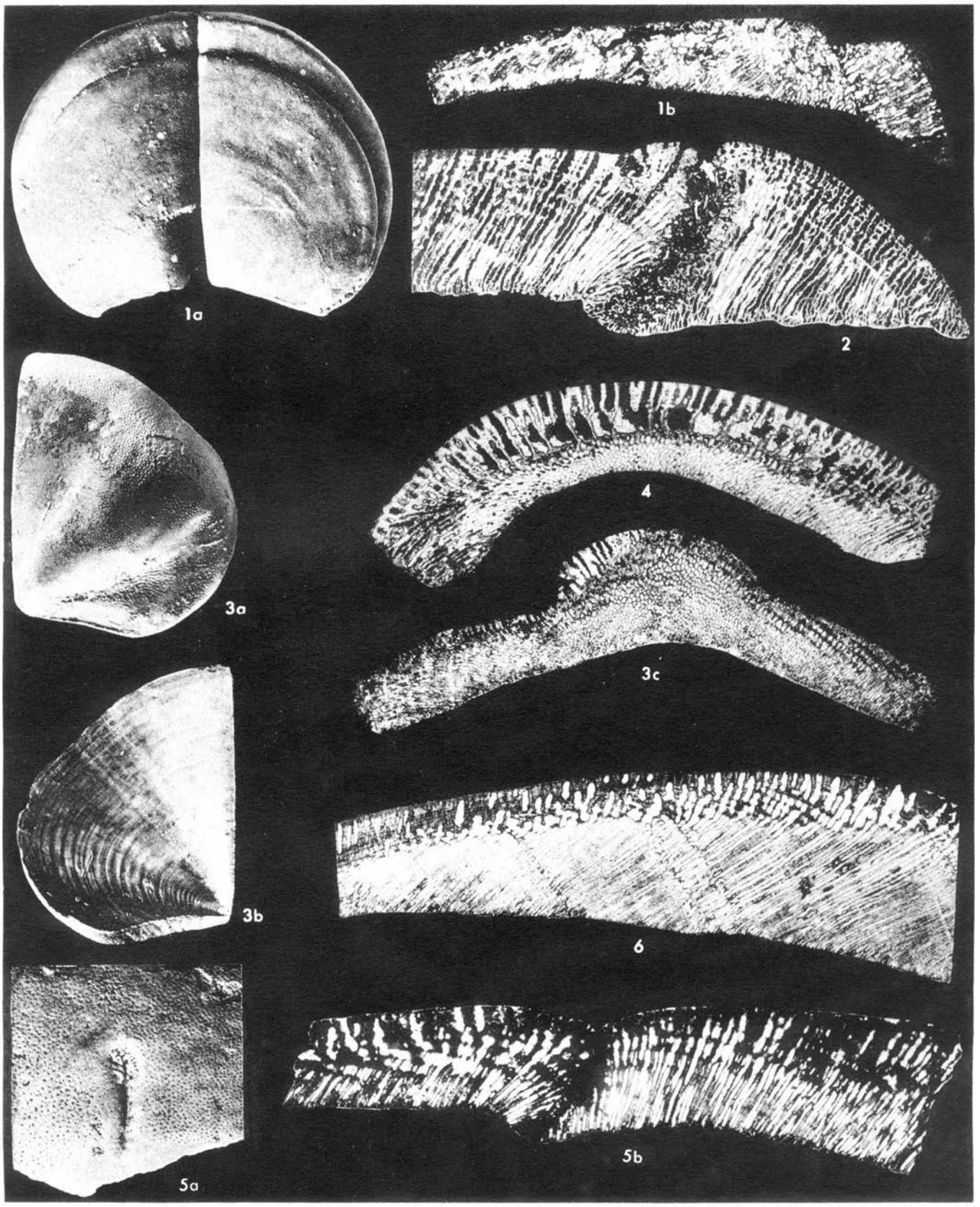
O. H. Schindewolf: Über Aptychen (Ammonoidea).



O. H. Schindewolf: Über Aptychen (Ammonoidea).



O. H. Schindewolf: Über Aptychen (Ammonoidea).



O. H. Schindewolf: Über Aptychen (Ammonoidea).