

Ammoniten und ihre Lebensweise

Autor(en): **Etter, Walter**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der aargauischen Naturforschenden Gesellschaft**

Band (Jahr): **34 (1994)**

PDF erstellt am: **26.09.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-173007>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ammoniten und ihre Lebensweise

Zusammenfassung

Die Ammoniten sind eine artenreiche Gruppe ausgestorbener Cephalopoden, welche die Schelfmeere vom Devon bis zum Ende der Kreidezeit bevölkerten. Um die Lebensweise der Ammoniten beurteilen zu können, untersuchen die Paläontologen die verschiedenen Schalen-Funktionen und analysieren die Sedimentgesteine, in welchen charakteristische Ammoniten-Assoziationen gefunden werden. Es wird gefolgert, dass sich Ammoniten langsam schwimmend fortbewegten. Die meisten Arten ernährten sich von kleinen Bodenorganismen, während andere vermutlich Plankton gefressen haben. Die maximale Tauchtiefe wurde durch die Konstruktion der Schale begrenzt und betrug für die meisten Arten 300 bis 400 m.

Zusammenfassend lässt sich die Lebensweise der Ammoniten etwa so charakterisieren: Sie waren häufige Bewohner der Schelfmeere vom Devon bis zur Kreidezeit. Sie bewegten sich langsam schwimmend fort, die meisten wohl dicht über dem Meeresboden. Hier ernährten sie sich von kleinen tierischen Organismen und auch von Aas, einige dürften auch in der Wassersäule Plankton gefressen haben. Ihr Leben wurde durch zwei grosse Gefahren bedroht. Die oberen Wasserschichten waren von gefräßigen Räubern bevölkert, welche die langsamen Ammonitentiere als Beute sicherlich nicht verschmähten. Die schützenden tieferen Regionen bargen aber die Gefahr in sich, dass das Gehäuse wegen des hohen Wasserdruckes bersten konnte. Trotz dieser Einschränkungen waren die Ammoniten während mehr als 300 Millionen Jahren eine erfolgreiche Gruppe, bevor sie am Ende der Kreidezeit aus noch ungeklärten Gründen ausstarben.

Summary

The ammonites are a diverse group of fossil cephalopods which have been abundant in shelf seas from devonian to uppermost cretaceous times. Palaeontologists have to rely on functional interpretations of the shell in order to evaluate the life habits of the ammonites. A further approach is the analysis of sedimentary rocks yielding characteristic ammonite associations. Apparently most ammonites were sluggish swimmers and fed on small benthos, whereas others are supposed to have been plankton-feeders. For most of the species the construction of the shell imposed a depth limitation of 300 to 400 m.

1. Einleitung

Das schweizerische Jura Gebirge ist für Fossiliensammler und Paläontologen ein lohnendes Gebiet. In den Schichten, welche den Falten- und den Tafeljura aufbauen, finden sich die verschiedensten Versteinerungen, die Reste von Lebewesen, welche vor mehr als 100 Millionen Jahren gelebt haben. Es handelt sich hauptsächlich um ehemalige Meeresbewohner, denn das Gebiet der Nordschweiz war während der Ablagerung dieser Schichten zumeist von einem flachen Meer bedeckt. Fossilführende Gesteine werden im Aargau beispielsweise im Steinbruch Gabenchopf am Villiger Geissberg und in den Tongruben von Frick, Schinznach-Dorf und Böttstein abgebaut. Bis vor wenigen Jahren war auch der Zementsteinbruch von Holderbank eine sehr ergiebige Fundstelle. In den Abraumhalden des ehemaligen Eisenerzbergwerkes von Herznach sowie in der stillgelegten Tongrube auf der Staffelegg können dagegen kaum mehr Fossilien gefunden werden. Der aufmerksame Wanderer wird aber auch an manchen Waldwegen und Bachläufen herausgewitterte Versteinerungen finden. Unter den Fossilien, welche wir hier finden, gehören Ammoniten sicherlich zu den auffälligsten (Abb. 1). Diese schön geformten, spiralig aufgerollten und häufig mit Rippen, Knoten oder Kielen ornamentierten Versteinerungen waren schon den alten Griechen bekannt. Ihren Namen verdanken die Ammoniten der oberflächlichen Ähnlichkeit mit den geringelten Hörnern eines Widders. Dieses Tier war dem altägyptischen Gott Amun oder Ammon heilig, welcher seinerseits von den Griechen mit Zeus identifiziert wurde (LEHMANN, 1987).

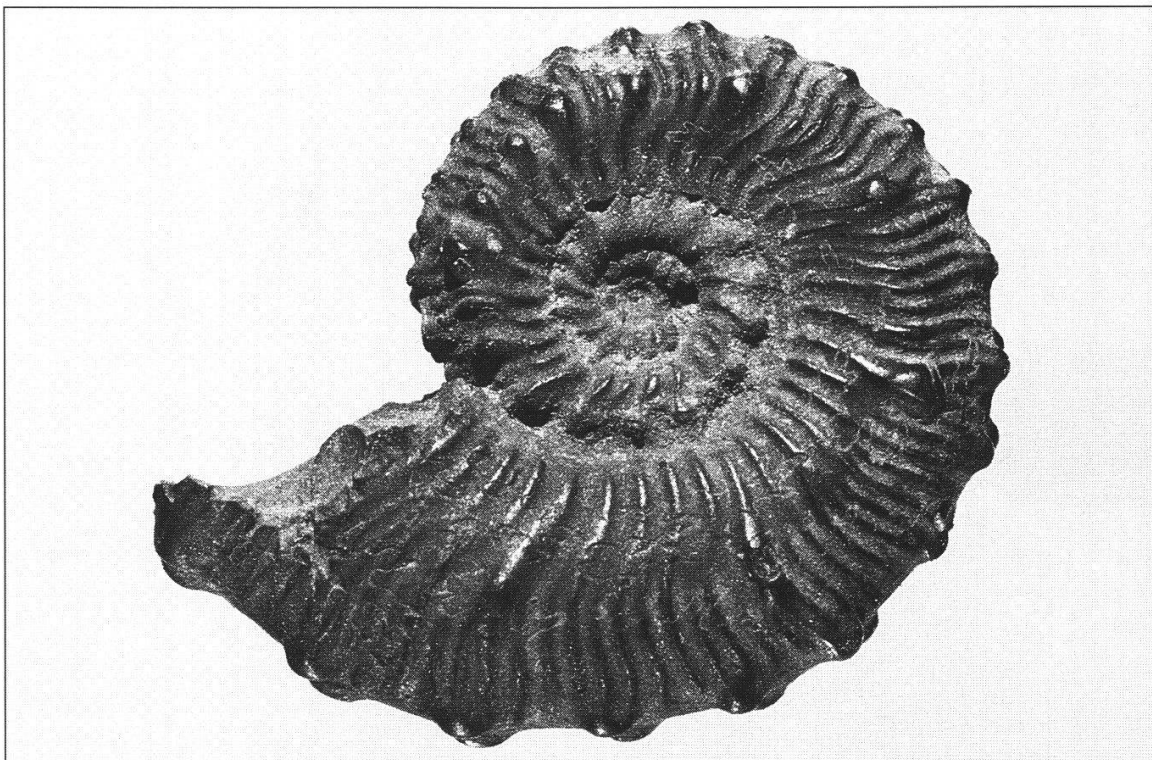


Abb. 1: *Kosmoceras* sp. Callovian, oberer Dogger; Schwäbische Alb, Deutschland. x 5.

Diese «Cornua Ammonis» oder zu deutsch Ammonshörner erfuhren, wie andere Fossilien auch, im Altertum und im Mittelalter verschiedenste Deutungen (RIEPEL, 1989). Während viele Naturalisten des alten Griechenland Fossilien richtig als Überreste vorzeitlicher Organismen interpretierten, ging dieses Wissen in der Folge wieder verloren. Die mittelalterlichen Deutungen waren hauptsächlich von den Ideen ARISTOTELES' geprägt. Dieser griechische Philosoph vertrat die Ansicht, dass lebende Organismen spontan durch eine konstant wirkende «vis plastica» oder formende Kraft entstehen. Die unbelebten Fossilien, welche in ihrer Form aber Lebewesen glichen, wurden so als unvollständige Erzeugnisse dieser formenden Kraft dargestellt (RIEPEL, 1989). Den Figurensteinen (so bezeichnete man die Fossilien im Mittelalter) wurden denn auch verschiedene magische und medizinische Kräfte zugeschrieben. So sollten Ammoniten etwa bei Krämpfen, Schlangenbissen, Unfruchtbarkeit und Impotenz Abhilfe schaffen.

Mit dem Beginn der Renaissance trat die Beurteilung der Naturerscheinungen in eine neue Phase. Eine genaue Betrachtung der belebten und unbelebten Natur begann die bislang vorherrschenden mystischen und folkloristischen Deutungen zu ersetzen, wenngleich der Einfluss der Bibel noch lange vorherrschend sein sollte. Verschiedene, hauptsächlich italienische Gelehrte des 15. und 16. Jahrhunderts, unter anderem der geniale LEONARDO DA VINCI, konnten die organische Natur der Fossilien glaubhaft belegen. Auch die Entstehung der Sedimentgesteine als verfestigte Ablagerungen wurde nun richtig gedeutet. Neue Beobachtungen ergänzten diese Erkenntnisse im 17. Jahrhundert. Der Engländer ROBERT HOOKE beobachtete und zeichnete erstmals die Lobenlinie der Ammoniten und folgerte, dass diese Fossilien eine Beziehung zum heute noch lebenden Perlboot, dem *Nautilus*, hätten. Damit war erstmals geklärt, dass es sich bei den Ammoniten um fossile Kopffüsser handelt.

Die Erkenntnis, dass Fossilien Reste vorzeitlicher Organismen sind, konnte in dieser weiterhin stark kirchlich geprägten Zeit aber nur eine Folgerung zulassen: Die Fossilien sind die Zeugen der während der Sintflut umgekommenen Lebewesen. Diese Sicht der Dinge vertrat mit besonderem Nachdruck der Zürcher Stadtarzt und Naturforscher JOHANN JAKOB SCHEUCHZER. Er illustrierte in verschiedenen Werken zahlreiche Fossilien, unter anderem auch die angeblich menschlichen Gebeine eines in der Sintflut umgekommenen Sünders. Dieses Skelett wurde später von GEORGES CUVIER allerdings als fossiler Riesensalamander identifiziert.

Im 18. Jahrhundert häuften sich die monographischen Abhandlungen über Fossilien. Geologische Karten wurden angefertigt, welche die verschiedenen Gesteinstypen unterschieden. Es zeigte sich, dass die sich überlagernden Sedimentschichten jeweils unterschiedliche Fossilien enthielten, dass dieselbe Abfolge von Fossilien aber auch in einer anderen geographischen Region beobachtet werden konnte. Dies war die Begründung der Biostratigraphie, jenes Teilgebietes der Paläontologie also, welches die altersmässige Gliederung der Sedimentgesteine aufgrund ihres Fossilinhaltes zur Aufgabe hat.

Die Biostratigraphie erkannte mehrere Phasen in der Erdgeschichte und stand somit im Widerspruch zur Sintfluttheorie, welche nur zwei Zeitabschnitte zulies:

eine vorsintflutliche und eine nachsintflutliche. Es stellte sich des weiteren die Frage, ob die in den Gesteinen beobachteten Fossilien Reste von Organismen waren, welche heute noch existieren, aber wegen ihres Vorkommens, beispielsweise in der Tiefsee, nicht beobachtet werden konnten. Dies war die Annahme der Dilluvianer, der Vertreter der Sintfluttheorie also. Die alternative Erklärung war, dass es sich um ausgestorbene Organismen handelt, was nicht im Einklang mit der biblischen Schöpfungsgeschichte stehen würde (RIEPEL, 1989). Zur Klärung dieser Frage waren offenbar Ammoniten, Schnecken und Muscheln wenig geeignet. Solche Tiere könnten in der Tat in den weiten Meeren der Aufmerksamkeit der Naturbeobachter entgangen sein. Der Nachweis, dass es tatsächlich ausgestorbene Tiere gibt, blieb dem französischen Paläontologen GEORGES CUVIER vorbehalten. Er untersuchte unter anderem fossile Reste von Elefanten (Mammut) und konnte zeigen, dass es sich um eine andere Art als die beiden heute noch lebenden handelte. Elefanten können aber nicht wie Meeresmuscheln einfach übersehen werden!

In den Zeitraum von CUVIERS Entdeckung fielen auch die Auseinandersetzungen mit den ersten ernstzunehmenden Evolutionstheorien. CUVIER selbst war strikter Evolutionsgegner und glaubte an die Unveränderlichkeit der Arten (RIEPEL, 1989). Sein Gegenspieler JEAN-BAPTISTE LAMARCK jedoch vertrat, wie zuvor schon GEORGES BUFFON, die These, wonach sich Arten den verändernden Umweltbedingungen entsprechend ändern könnten. 1859 erschien das epochale Werk von CHARLES DARWIN «Über den Ursprung der Arten». In diesem Buch, dessen erste Auflage schon am Tag ihres Erscheinens vergriffen war, wurde erstmals eine auf plausiblen Mechanismen fussende Evolutionstheorie beschrieben. Die Konsequenz dieser Theorie, welche sich schliesslich durchsetzte, war die, dass sich Arten ändern und Ursprung für neue Arten sein können, oder dass sie aussterben können. Die DARWINSCHER Theorie der Evolution ist mit Modifikationen bis heute akzeptiert.

2. Die heute lebenden Verwandten der Ammoniten

Um die Ammoniten, die erhalten gebliebenen Reste fossiler Kopffüßer, genauer beurteilen zu können, soll zuerst ein Überblick über die heute noch lebenden Verwandten folgen. Die Kopffüßer oder Cephalopoden nehmen im zoologischen System den Rang einer Klasse innerhalb des Stammes der Weichtiere (Mollusken) ein. Zu den Weichtieren gehören die Schnecken, die Muscheln und die Kopffüßer sowie einige andere, weniger bekannte Tiergruppen. Die Mollusken sind weitverbreitet und artenreich. Über 130'000 verschiedene Arten sind bekannt (GRUNER, 1982). Diese Zahl wird nur noch von den Gliederfüßern übertroffen.

Folgende Besonderheiten kennzeichnen den Bauplan der Weichtiere: Der Körper ist in die vier Abschnitte Kopf, Fuss, Eingeweidesack und Mantel gegliedert

(GRUNER, 1982). Der Kopf enthält den Mund und den vordersten Teil des Verdauungstraktes mit der typischen, nur bei den Mollusken ausgebildeten Raspelzunge, der Radula. Der Fuss ist muskulös und als Kriech- oder Grabfuss ausgebildet oder zu Armen umgewandelt. Der Eingeweidesack enthält die wichtigsten inneren Organe. Der Mantel ist eine Hautfalte, welche den Eingeweidesack bedeckt und die Mantelhöhle mit den Kiemen oder der Lunge umschliesst. Der Mantel der Weichtiere ist von besonderer Bedeutung, denn dieser Körperabschnitt kann eine kalkige Schale abscheiden.

Im Gegensatz zu den Muscheln und Schnecken kommen die Kopffüsser nur im Meer vor. Es handelt sich durchwegs um hochentwickelte, reaktionsschnelle räuberische Tiere. Mit dem Riesenkalmar *Architeuthis*, welcher einschliesslich der Arme eine Gesamtlänge von 22 Metern erreichen kann, findet sich unter den Kopffüssern auch das grösste wirbellose Tier (GRUNER, 1982). Die Bezeichnung Tintenfische für die ganze Klasse ist irreführend und sollte vermieden werden, da nicht alle Cephalopoden eine Tintendrüse besitzen.

Charakteristisch für Vertreter dieser Gruppe ist der Kopffuss, welcher vom übrigen Körper deutlich abgesetzt ist. Der Fuss ist zu einem Trichterorgan und zu muskulösen Armen und Tentakeln umgewandelt. Zwischen den meist mit Saugnapfen bewehrten Armen liegt zentral der Mund, welcher einen kräftigen, papageienschnabelähnlichen Kiefer (Abb. 12) und die Radula enthält. Ein für wirbellose Tiere erstaunlich grosses Nervenzentrum sowie die beiden grossen Linsenaugen (Ausnahme *Nautilus*) ermöglichen komplexe Sinnesleistungen. Der Eingeweidesack ist bei den Kopffüssern stark verlängert. Die durch den Mantel gebildete, kalkige Schale der Cephalopoden zeigt einige Besonderheiten, die bei anderen Weichtieren nicht zu finden sind. So ist die Schale durch sogenannte Septen in einzelne Kammern unterteilt. Durch diese Kammern zieht ein als Siphon bezeichneter Weichkörperstrang. Die Kammern selbst sind gasgefüllt und erzeugen so einen Auftrieb.

Diese gekammerte Schale war ursprünglich ein äusseres Gehäuse. Dies ist durch Fossilien wie die Ammoniten belegt. Unter den heute lebenden Kopffüssern wird eine äussere gekammerte Schale aber nur noch von *Nautilus* gebildet (Abb. 2). Häufiger wird die Schale vom Mantel umwachsen und so ins Innere des Körpers verlagert. Diese Situation findet man beim gemeinen Tintenfisch, der *Sepia* (Abb. 2). Der sogenannte Schulp von *Sepia* ist in zahlreiche schräggestellte Kammern unterteilt und durch zusätzliche Lamellen abgestützt. Bei den meisten Kopffüssern wird die Schale aber stark reduziert oder sie fehlt ganz. Die Kalmare (*Loligo* und Verwandte; Abb. 2) besitzen nur noch ein schmales, langes Stützelement aus horniger Substanz. Dieser Gladius (= Schwert) besitzt keine Kammern mehr und erzeugt demgemäss auch keinen Auftrieb. Bei den Kraken schliesslich (z.B. *Octopus*; Abb. 2) sind nur noch zwei kleine Hornstäbchen ausgebildet.

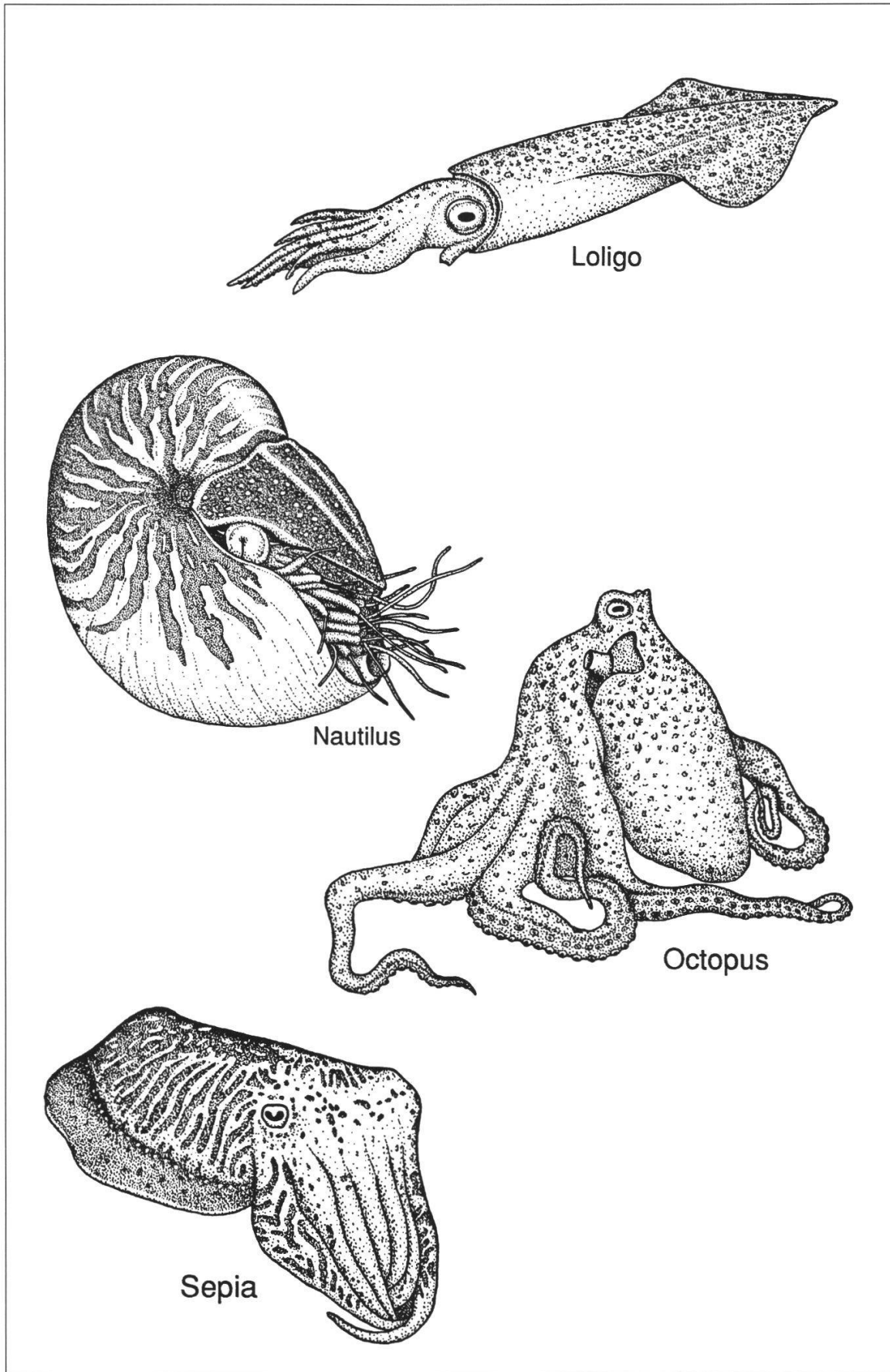


Abb. 2: Heute lebende Cephalopoden. Umgezeichnet nach verschiedenen Autoren.

3. Der Nautilus

Unter den heute noch lebenden Cephalopoden ist nur *Nautilus*, das Perlboot, im Schalenbau mit den Ammoniten vergleichbar. Dieses «lebende Fossil» (diese Bezeichnung ist für *Nautilus* allerdings nicht unumstritten!) ist deshalb für das Verständnis der Ammoniten und ihrer Lebensweise von grosser Bedeutung und dient gleichsam als Modell. In neuester Zeit wurden zur Biologie von *Nautilus* viele neue Erkenntnisse gewonnen, die im folgenden etwas näher vorgestellt werden.

Von der Gattung *Nautilus* sind mehrere Arten bekannt, welche alle in den tropischen Gewässern des Indopazifiks vorkommen (SAUNDERS, 1987; WARD, 1987; WARD *et al.*, 1980). Diese Arten sind untereinander sehr ähnlich, unterscheiden sich aber stark von allen anderen heute noch lebenden Kopffüssern. Das Hauptmerkmal von *Nautilus* ist die gekammerte Aussenschale (Abb. 3), welche planspiral aufgerollt ist. Der Weichkörper sitzt nur im vordersten Teil dieses Gehäuses und ist darin durch Muskeln verankert. Bei Gefahr kann sich das Tier mit Hilfe dieser Muskeln zurückziehen und die Gehäusmündung mit einer robusten Kopfkappe verschliessen. Unterhalb der Kopfkappe liegen die Augen, welche im Gegensatz zu denjenigen der anderen Kopffüsser keine Linsen besitzen. Es handelt sich vielmehr um einfache Lochaugen, die nach dem Prinzip der Camera obscura funktionieren. Etwa 90 Tentakel umgeben den Mund. Dies ist wesentlich mehr als bei den übrigen Cephalopoden, bei welchen nur acht oder zehn Arme vorhanden sind. Auch die Struktur dieser Tentakel ist einzigartig. In einer Hülle sitzen dünne Cirren, welche bis zu 10 cm ausgestreckt werden können. Saugnäpfe sind keine ausgebildet, die Cirren sind aber klebrig und besitzen feine längliche Gruben, welche denselben Zweck wie Saugnäpfe erfüllen. Unterhalb der Tentakel liegt das Hyponom, welches dem Trichterrohr der übrigen Kopffüsser entspricht. Dieser zusammengerollte muskulöse Lappen stellt das Antriebsorgan dar: Kontrahiert sich das Hyponom, so wird Wasser von der Mantelhöhle nach aussen gepresst. Gleichzeitig wird der gesamte Weichkörper durch die Retraktormuskeln in die Wohnkammer gezogen. Dadurch wird Wasser aus der Mantelhöhle durch das Trichterrohr nach aussen gepresst. Es resultiert eine Fortbewegung nach dem Rückstossprinzip. Durch die Beweglichkeit des Hyponoms ist das Schwimmen in nahezu jede Richtung möglich (WARD, 1987).

Unter der Kopfreion befindet sich, von Mantel und Schale umgeben, die Mantelhöhle (Abb. 3). Hier liegen zwei Kiemenpaare sowie die Ausführöffnung des Verdauungskanals. Mit dem Besitz von vier Kiemen unterscheidet sich *Nautilus* wiederum von allen anderen Kopffüssern, welche nur zwei Kiemen haben (GRUNER, 1982). Frisches Atemwasser gelangt durch Öffnungen hinter den Augen in die Mantelhöhle und verlässt diese wieder durch das Hyponom. Hinter der Kopf- und Tentakelregion liegt der Eingeweidesack, welcher vom dünnen Mantel umgeben ist und von der Schale geschützt wird. Im Eingeweidesack befinden sich Verdauungstrakt, Herz, Nieren und Keimdrüsen. Vom Hinterende des Eingeweidesackes führt ein dünner Weichgewebestrang, der Siphon, durch den gekammerten Teil der

Schale. Auf dieses Organ und seine Bedeutung wird später nochmals eingegangen, doch soll hier zuerst die Schalenmorphologie besprochen werden.

Die Schale kann man sich als konische Röhre vorstellen, welche in einer Ebene, also planspiral aufgerollt ist. Der vordere Teil ist nicht gekammert und wird vom Weichkörper eingenommen (Abb. 3). Diese Region wird deshalb als Wohnkammer bezeichnet. Der hintere, beziehungsweise innere Teil der Schale ist bei einem erwachsenen Tier durch Zwischenwände oder Septen in etwa 30 Kammern unterteilt. Dieser gekammerte Teil wird Phragmokon genannt. Die einzelnen Septen werden in der Mitte von einem Loch unterbrochen, durch welches der Siphon durch alle Kammern hindurchzieht. Dieser Weichgewebestrang ist ebenfalls von Hartgewebe, der Siphonalhülle, umgeben.

Die Schale von *Nautilus* besteht aus Aragonit (dies ist eine von mehreren möglichen Kristallisationsformen von Calciumcarbonat) und Gerüstproteinen (wie etwa unsere Fingernägel und Haare). Die Schalenwand gliedert sich in drei Schichten (GRÉGOIRE, 1987; WARD, 1987). Aussen liegt das meist weniger als einen Millimeter dicke Periostracum, welches vollständig aus dem Gerüstprotein Conchio-

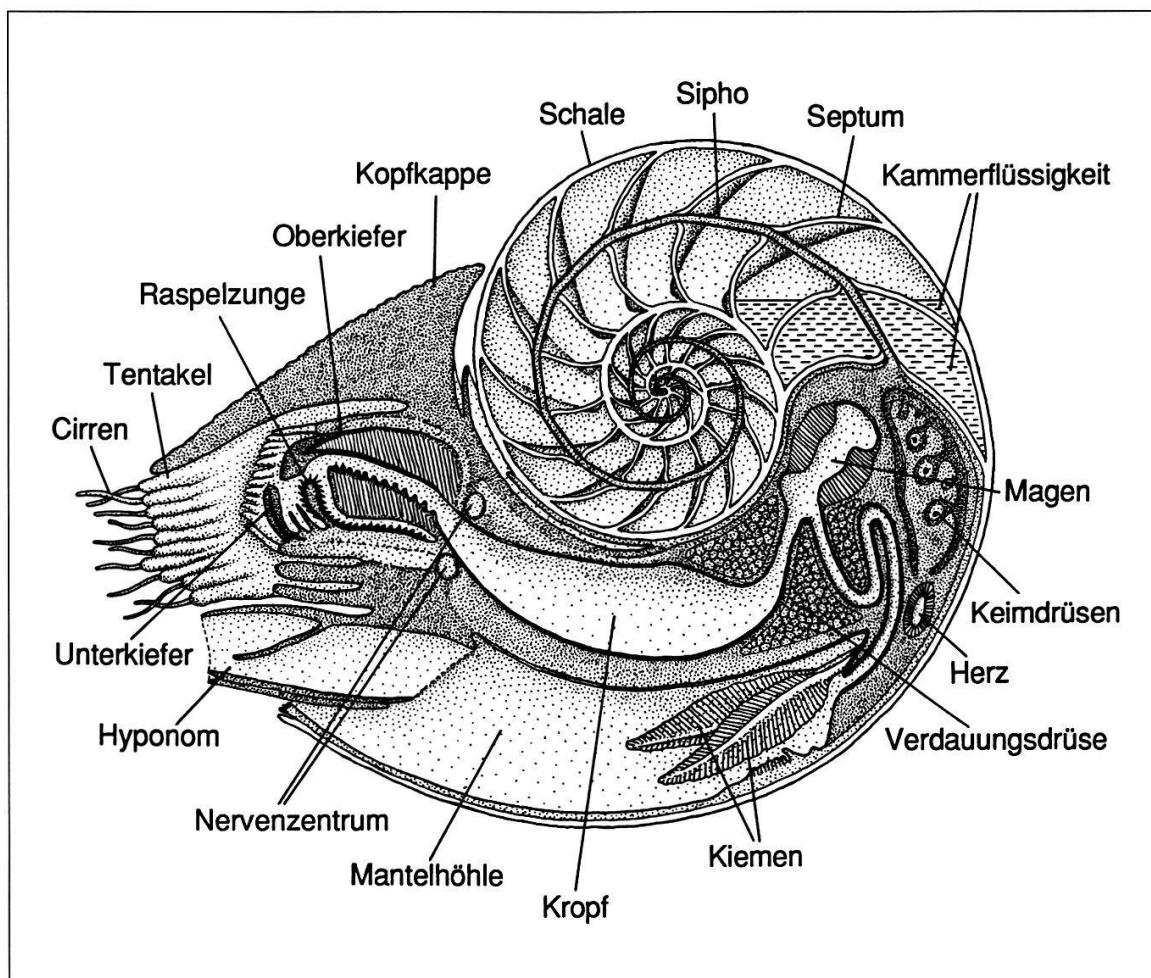


Abb. 3: *Nautilus*-Längsschnitt. Umgezeichnet nach WARD (1983).

lin aufgebaut ist. Darunter folgt eine wesentlich dickere Schicht aus Aragonitprismen, welche entsprechend Prismenschicht genannt wird. Die innerste und dickste Schicht ist perlmuttrig. Diese Perlmutterschicht besteht aus dünnen Aragonitplättchen mit dazwischengeschalteten feinen Proteinlagen. Die Septen sind im wesentlichen aus Perlmutter aufgebaut. Das Innere der Phragmokonkammern wird zusätzlich von einer dünnen Lage des Gerüstproteins Conchiolin ausgekleidet. Auch der bereits erwähnte Siphon wird von diesem Conchiolinhäutchen umhüllt. Darunter folgt eine sehr poröse Kreideschicht aus Aragonit. Die innerste, sehr zähe Lage der Siphonalhülle ist wieder vollständig aus Gerüstproteinen aufgebaut.

Die Schale von *Nautilus* erfüllt verschiedene Funktionen. Sicherlich bietet das Gehäuse einen gewissen Schutz vor Feinden (LEHMANN, 1987; WARD, 1981). Von grösserer Bedeutung ist aber die Funktion der Schale als Auftriebsorgan. Die Kammern des Phragmokon sind gasgefüllt und erzeugen damit einen Auftrieb, welcher das Gewicht des Weichkörpers und des Schalenmaterials ausgleicht. Ein lebender *Nautilus* besitzt nahezu das gleiche spezifische Gewicht wie Meerwasser, schwebt also in diesem Medium (WARD, 1987). *Nautilus* kann sein spezifisches Gewicht in engen Grenzen regulieren. Diese Fähigkeit wird aber nicht dazu benutzt, wie ein Unterseeboot durch Leeren und Füllen der Kammern auf- beziehungsweise abzutauen. Diese vertikalen Bewegungen vollbringt *Nautilus* durch den normalen Schwimmantrieb, den Wasserausstoss durch das Trichterrohr (WARD, 1987).

Das Wachstum von *Nautilus* ist komplex. Wenn ein junges Tier aus dem Ei schlüpft, besitzt es einen Schalendurchmesser von etwa 25 mm (WARD, 1987). Zu diesem Zeitpunkt sind im Gehäuse bereits sieben Septen angelegt. In der Folge wächst der Weichkörper weiter und benötigt entsprechend immer mehr Platz. An der Mündung wird kontinuierlich neues Schalenmaterial angelagert. In periodischen Abständen rückt der Weichkörper in der Wohnkammer nach vorn. Dabei muss der Raum zwischen Weichkörper und letztem Septum mit Flüssigkeit gefüllt werden. Wenn der Weichkörper seine neue Position erreicht hat, scheidet der Mantel nach hinten Schalenmaterial ab und baut so ein neues Septum ein. Das Wachstum des *Nautilus*-Gehäuses ist also ein zweiteiliger Prozess: kontinuierliches Wachstum der Schalenaussenwand und periodischer Septeneinbau (LANDMANN und COCHRAN, 1987; WARD, 1987).

Die Schale eines ausgewachsenen Perlbootes erreicht einen Durchmesser von 15 bis 25 cm. Das Wachstum von *Nautilus* ist mit Problemen verbunden: Wenn Weichkörper und Schale wachsen, wenn neue Septen eingebaut werden und der Raum hinter dem vorrückenden Weichkörper zudem mit Flüssigkeit gefüllt wird, resultiert eine Gewichtszunahme. Die wird dadurch kompensiert, dass das Tier aus den jeweils vorletzten Kammern die Flüssigkeit wieder abpumpt. Dieser Kammerentleerung erfolgt durch den Siphon (WARD *et al.*, 1980): Über komplizierte Vorgänge entnimmt das Siphonalgewebe der Kammerflüssigkeit gelöste Salze und reichert diese im Siphon an. Als Folge davon strömt die Kammerflüssigkeit entsprechend den osmotischen Gesetzen in den Weichgewebestrang und kann von dort abtransportiert und ausgeschieden werden. Die Kammerflüssigkeit wird schliesslich

durch Gas ersetzt, welches vom Siphon in die Kammern diffundiert. Da *Nautilus* (im Gegensatz zu den Fischen mit Schwimmblase) keine Gasdrüsen besitzt, erreicht das Gas in den Phragmokonkammern nur einen Druck von weniger als 1 atm. Mit fortschreitendem Abpumpen kommt der Zeitpunkt, wo die verbleibende Kammerflüssigkeit nicht mehr mit dem Siphon in direktem Kontakt steht (Abb. 3). Die Kammerentleerung geht dennoch weiter, denn die dünnen Conchiolinhäutchen, welche das Innere der Kammern auskleiden, wirken wie Löschpapier und transportieren so auch noch die restliche Flüssigkeit zum Siphon (WARD *et al.*, 1980). Wenn ein *Nautilus* ausgewachsen ist, verbleiben nur in den letzten beiden Kammern bedeutende Flüssigkeitsmengen. Die restlichen Kammern sind gasgefüllt (Abb. 3). Damit hat ein solches Tier während seines gesamten Wachstums, stets perfekt ausbalanciert und im Wasser schwebend, eine grossartige Leistung vollbracht.

Die verschiedenen *Nautilus*-Arten kommen alle in tropischen Gewässern vor, und sie sind in ihrer Verbreitung an steil abfallende Korallenriffe gebunden (SAUNDERS, 1987). Über die Lebensweise von *Nautilus* sind erst in neuester Zeit detaillierte Beobachtungen gemacht worden. Die Tiere halten sich vorwiegend in Tiefen von über 100 m auf, wo sie sich meist dicht über dem Boden bewegen (WARD, 1987). Ihre Fortbewegung ist nicht sehr schnell: mit maximal 0,5 m pro Sekunde erreichen sie etwa die Geschwindigkeit eines mässigen Brustschwimmers. *Nautilus* schwimmt aber sehr konstant und kann pro Tag mehrere Kilometer zurücklegen. Die bisher beobachteten Tiere unternehmen auch täglich vertikale Wanderungen (WARD, 1987). In der Nacht steigen die Perlboote bis zu einer Wassertiefe von etwa 100 m auf, während sie sich tagsüber bis zu 500 m unter die Meeresoberfläche zurückziehen. Der Aufenthalt in solch beträchtlichen Tiefen hat gravierende Auswirkungen auf die Lebensweise von *Nautilus*. Bei den dort herrschenden hohen Umgebungsdrücken kann das notwendige Abpumpen der Flüssigkeit in den Phragmokonkammern nur sehr langsam vor sich gehen. Bei ständigem Aufenthalt in Tiefen von über 300 m werden die Phragmokonkammern sogar passiv wieder mit Flüssigkeit gefüllt. Zudem muss die Schale sehr stabil gebaut sein, so dass sie nicht implodiert, das heisst vom Wasserdruck nicht zerstört würde. Mit diesen Schwierigkeiten wird *Nautilus* offensichtlich fertig, aber die Tiere können unter diesen Bedingungen nur sehr langsam wachsen. In der Tat erreichen die Perlboote erst nach etwa 10 Jahren ihre Endgrösse und die sexuelle Reife (LANDMANN und COCHRAN, 1987; WARD, 1987). Im Gegensatz zu den anderen heute noch lebenden Cephalopoden kann sich ein erwachsener *Nautilus* dann aber mehrmals fortpflanzen, stirbt also nicht nach der ersten Fortpflanzungsperiode. Auch bezüglich der Gelegegrösse weist *Nautilus* Besonderheiten auf. Während alle anderen heutigen Kopffüsser jeweils Tausende von Eiern produzieren, legt ein *Nautilus*-Weibchen nach der Begattung nur 10 bis 12 befruchtete Eier ab.

Über die Ernährung sowie über die Feinde von *Nautilus* ist noch sehr wenig bekannt. Vermutlich fressen die Perlboote vorwiegend Krebse, wobei auch Aas nicht verschmäht wird. Als Feinde kommen in erster Linie grössere Fische sowie Meeresschildkröten in Betracht (WARD, 1987).

4. Die Ammoniten

Von den heute noch lebenden Kopffüßern sind insgesamt etwa 750 Arten bekannt. Dieser Zahl stehen über 10'000 fossile Cephalopoden-Arten gegenüber (LEHMANN, 1987). Damit ist eine erstaunlich grosse Vielfaltigkeit der Kopffüßer in vergangenen erdgeschichtlichen Perioden dokumentiert. Nicht zuletzt verantwortlich für diese grosse Formenvielfalt sind die Ammoniten. Als Ammonoideen (= Ammoniten im weiteren Sinne) wird eine Gruppe ausgestorbener Cephalopoden bezeichnet, welche die Meere vom Devon bis zum Ende der Kreidezeit bevölkert haben. Während über 300 Millionen Jahren (vor 400 Mio. bis 65 Mio. Jahren) waren sie weitverbreitet und erfolgreich. Erst am Ende der Kreidezeit starben die Ammonoideen aus. Über die Gründe für ihr Verschwinden wird immer noch spekuliert. Es scheint aber, dass ihr Niedergang nicht allzu plötzlich war. Vielmehr nahm ihre Vielfalt, nachdem sie vorangegangene Krisen jeweils mit dem Überleben von einigen wenigen Arten erfolgreich gemeistert hatten, über einen Zeitraum von mehreren Millionen Jahren sukzessive ab (LEHMANN, 1990).

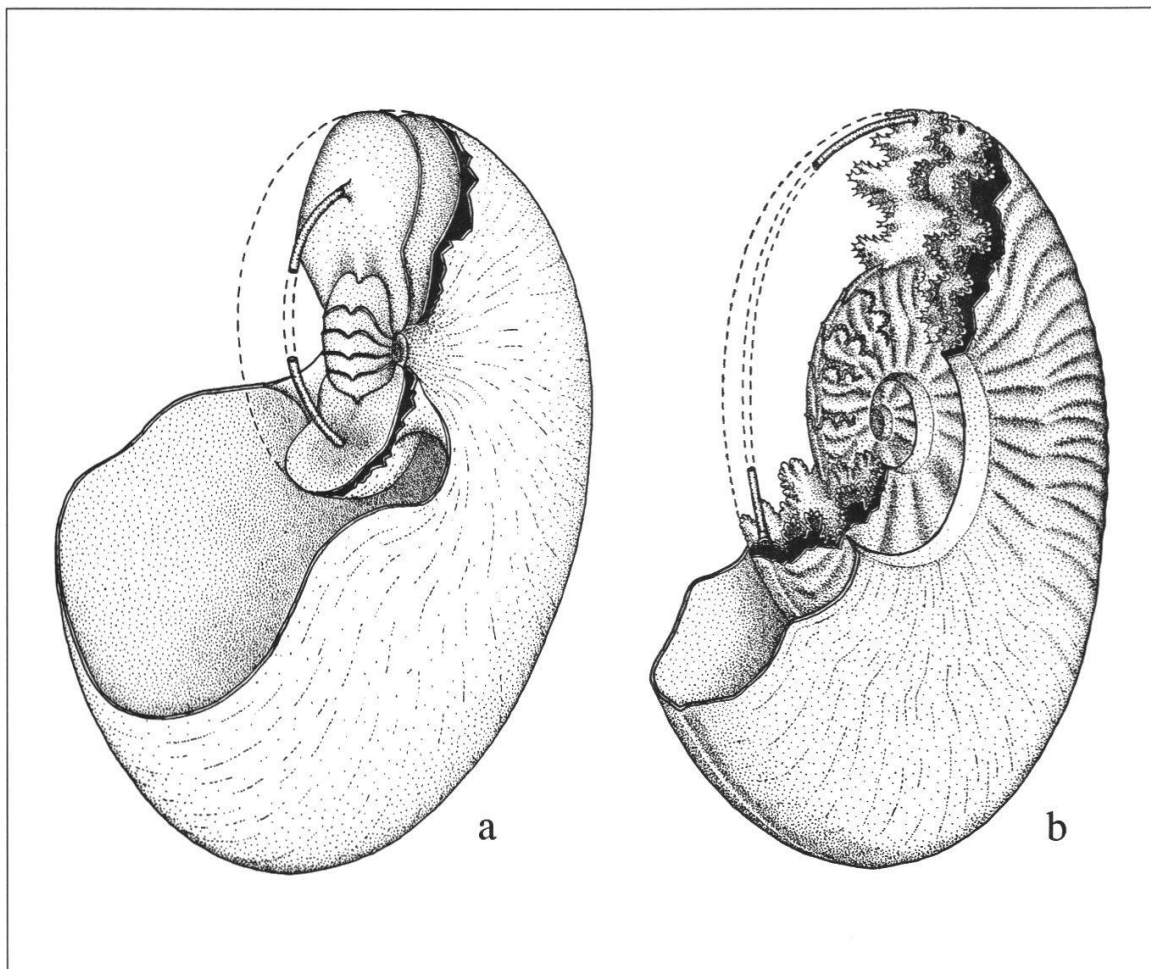


Abb. 4: Unterschiede im Schalenbau von a) Nautilus und b) einem Vertreter der Ammoniten. Der gekammerte Teil der Schale ist teilweise aufgebrochen.

Wie *Nautilus* und seine fossilen Verwandten besaßen auch die Ammonoideen ein äusseres Gehäuse aus Aragonit. Der Gehäusebau ist prinzipiell der gleiche. Man kann wiederum eine Wohnkammer und einen gekammerten Phragmokon unterscheiden. Die Mehrzahl der fossilen Nautiloidea, zu denen die frühesten Cephalopoden gehören, besaßen ein geradegestrecktes oder nur schwach eingekrümmtes konisches Gehäuse. Für die Ammonoideen ist eine planspiral eingerollte Schale, wie wir sie auch vom heute noch lebenden *Nautilus* kennen, die Regel. Zum Gehäuse des Perlbootes bestehen aber dennoch einige markante Unterschiede. Der wichtigste betrifft die Septen: Diese sind nicht nach vorn konkav, sondern in der Medianlinie gerade oder sogar schwach nach vorn vorgewölbt. Zudem sind die Septen der Ammonoideen dort, wo sie an der Innenseite der Aussenschale ansetzen, mehr oder weniger komplex verfaltet (Abb. 4, 5, 6).

Auch bezüglich des Siphos gibt es Unterschiede. Während der Siphos bei *Nautilus* den Phragmokon nahezu zentral durchzieht, liegt der Siphos bei den Ammonoideen immer randlich (LEHMANN, 1990). Die Septen sind für den Durchtritt des Siphonalstranges nahe der Aussenseite durchbrochen (Abb. 4), nur bei einer kurzlebigen Gruppe der Ammonoideen (Clymeniida) lag der Siphos auf der Innenseite der Windungen. Auch die Durchtrittsöffnung des Siphos durch die Septen ist bei den Ammoniten anders ausgebildet als bei *Nautilus*. Bei letzterem ist diese Öffnung in einen nach hinten, zur Anfangskammer gerichteten Kragen ausgezogen. Dieser Septalhals (auch Siphonaldute genannt) weist bei den Ammonoideen, ausser bei den zuerst gebildeten Septen, meist nach vorne (LEHMANN, 1990).

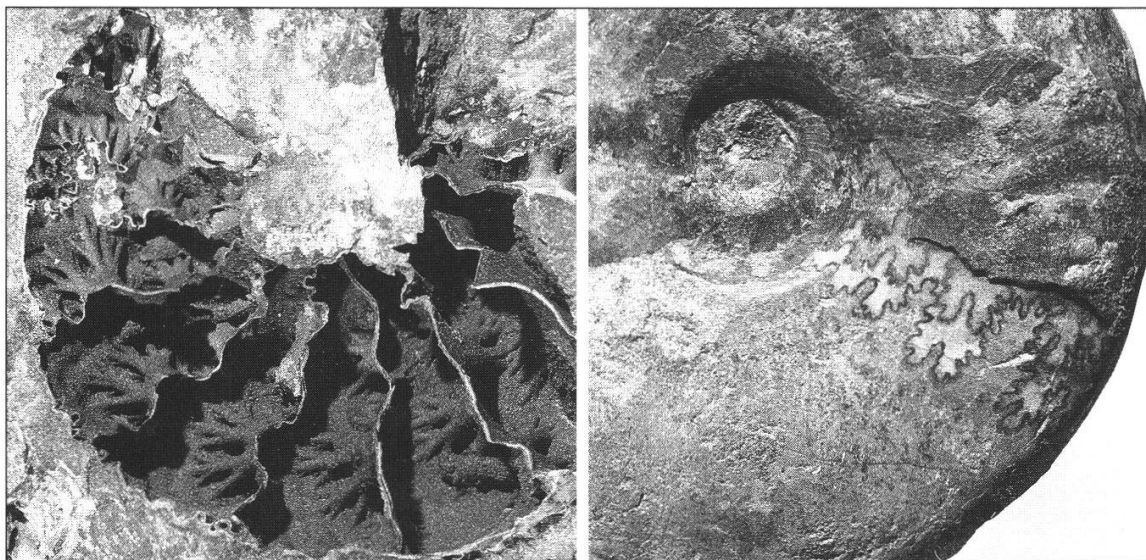


Abb. 5

Abb. 6

Abb. 5: Aufgebrochenes Gehäuse von *Scaphites* sp. Campanian, obere Kreide; Süddakota, USA. Blick auf die Innenseite der Aussenschale mit dem Ansatz der Septen. x 2.

Abb. 6: *Ludwigia* sp. Aalenian, unterer Dogger; Scheffheu, Wutachgebiet. Unter der wegpräparierten Schale ist die Lobenlinie zu erkennen. x 2,5.

Das auffälligste Merkmal eines Ammonitengehäuses ist sicherlich die starke randliche Verfaltung der Septen (Abb. 4, 5). Deren Ansatzstelle an der Gehäusesaussenwand nennt man Lobenlinie oder Suture. Bei Ammoniten mit erhaltener Schale lassen sich diese Linien nur nach dem Wegpräparieren der Schale erkennen (Abb. 6). Liegt ein Ammonit aber in Steinkernerhaltung vor, ist also nur noch die verfestigte Sedimentausfüllung des Gehäuses vorhanden, die Schale dagegen weg gelöst worden, dann lassen sich die Suturen direkt beobachten. Die Ausbildung der Lobenlinie ist von grosser systematischer Bedeutung, wobei auch die Suturen der Innenwindungen, also der zuerst im jugendlichen Gehäuse angelegten Septen berücksichtigt werden (WIEDMANN und KULLMANN, 1981).

Man unterscheidet drei Typen von Lobenlinien (Abb. 7). Die Lobenlinie lässt sich natürlich um eine ganze Windung herum verfolgen. Dargestellt wird aber jeweils nur die Hälfte einer Suture, die andere Hälfte ist spiegelsymmetrisch dazu. Die

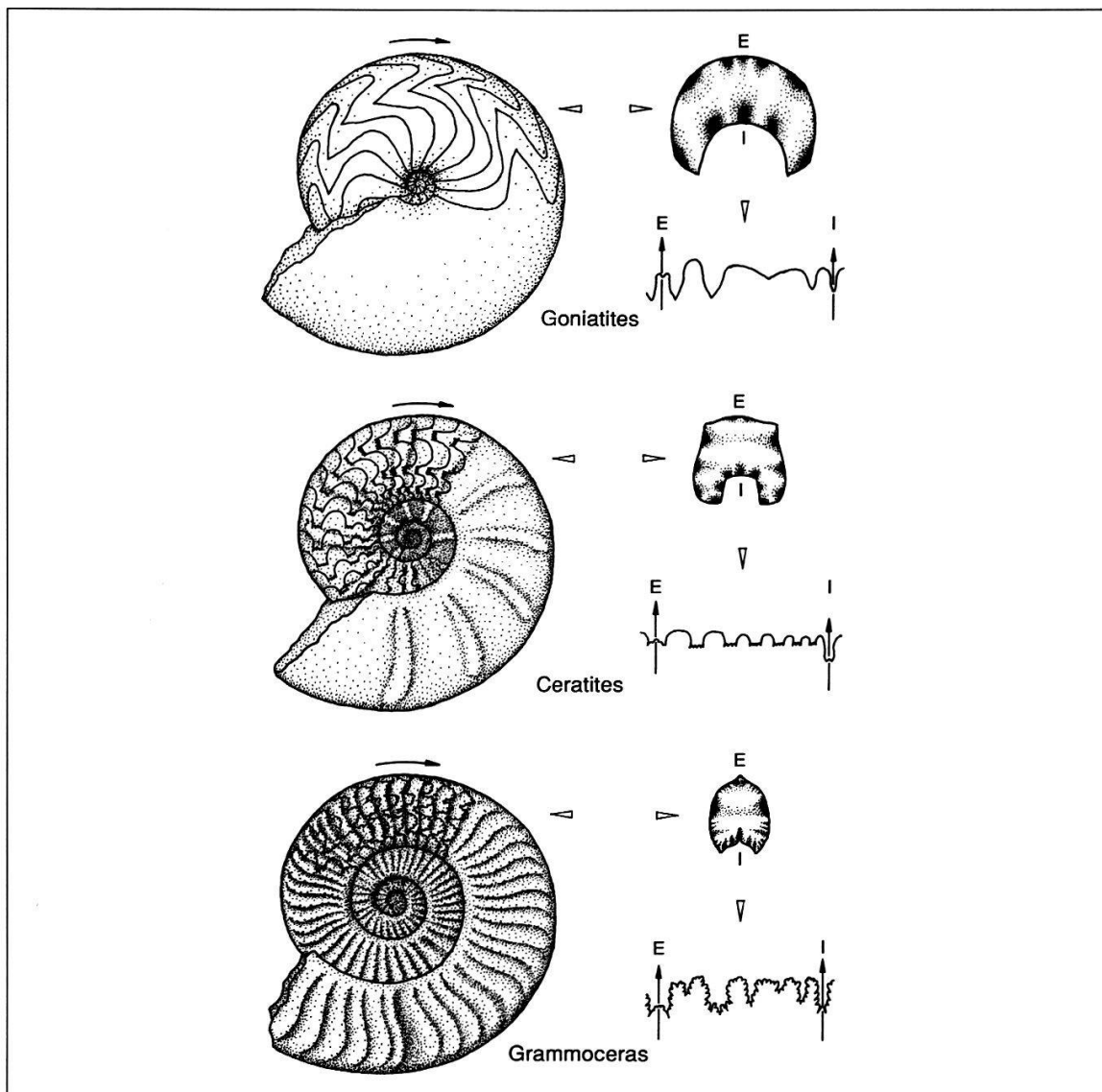


Abb. 7: Ausbildung der Lobenlinie bei Ammoniten. Die Pfeile weisen zur Mündung hin. E: extern, I: intern.

Lobenlinie wird aus zeichnerischen Gründen in einer Ebene dargestellt und die Lage von Aussen- (extern) und Innenseite (intern) markiert. Die Pfeile zeigen zur Mündung hin. Die nach vorn vorgewölbten Elemente der Suture bezeichnet man als Sättel, die zurückgebogenen Teile als Loben (WIEDMANN und KULLMANN, 1981). Die sogenannte goniatitische Lobenlinie (Beispiel *Goniatites*) weist einfach geschwungene Loben und Sättel auf. Diese Suture ist typisch für die ältesten, von Devon bis Perm (Paläozoikum) verbreiteten Ammonoideen. Im frühen Mesozoikum, während der Trias-Zeit, wird die Lobenlinie komplizierter. Da für diesen Zeitabschnitt typische ceratitische Lobenlinie weist immer noch einfache Sättel auf, die Loben zeigen aber eine zusätzliche Zerschlitzung (Beispiel *Ceratites*). Die ammonitische Lobenlinie schliesslich weist sowohl eine Zerschlitzung der Loben als auch der Sättel auf (Beispiel (*Grammoceras*)). Eine ammonitische Suture besitzen vor allem die erdgeschichtlich jüngsten, während der Jura- und Kreidezeit verbreiteten Ammonoideen. Diese werden daher auch als Ammoniten im engeren Sinne bezeichnet. Es sind hauptsächlich Vertreter dieser Gruppe, welche man im

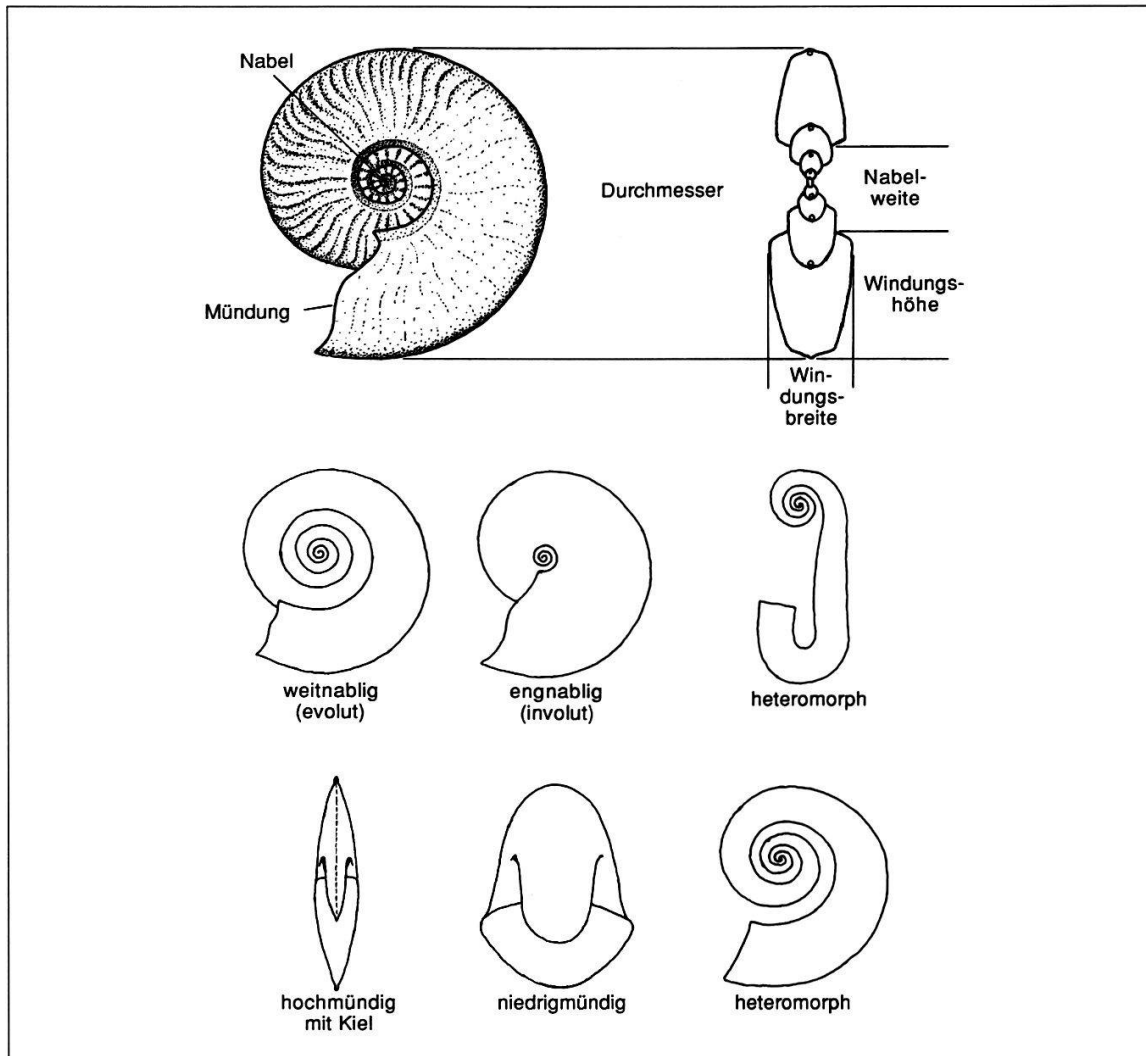


Abb. 8: Masse und Terminologie der Ammonitenschale. Teilweise nach LEHMANN (1990).

schweizerischen Juragebirge findet. Sehr viele Arten hatten zwar eine grosse geographische, aber nur eine kurze zeitliche Verbreitung. Zudem sind viele Ammoniten häufig und relativ leicht bestimmbar. Dies macht sie zu hervorragenden Leitfossilien, mit deren Hilfe sich die Sedimentgesteine zeitlich gliedern lassen.

Die Ammoniten zeigen eine sehr grosse Formenvielfalt. Die Gehäuse können weitnabelig (evolut) oder engnabelig (involut) sein (Abb. 8). Daneben sind vor allem aus der Kreidezeit viele Arten bekannt, deren Gehäuse nicht mehr planspiral sind. Solche Formen nennt man heteromorph (Abb. 8). Auch bezüglich des Windungsquerschnittes kennt man die verschiedensten Verhältnisse. So treten ovale, rechteckige und zugespitzte Windungsquerschnitte auf. Viele Ammoniten sind zudem durch Rippen, Knoten und Kiele auffällig skulptiert. In Abb. 9 sind einige charakteristische Ammoniten aus der Jura- und Kreidezeit dargestellt.

Die meisten Ammoniten erreichten eine Endgrösse (Schalendurchmesser) von 5 bis 20 cm. Es sind aber auch Arten bekannt, deren ausgewachsene Schale kaum 1 cm im Durchmesser misst. Auf der anderen Seite existierten auch Riesenformen

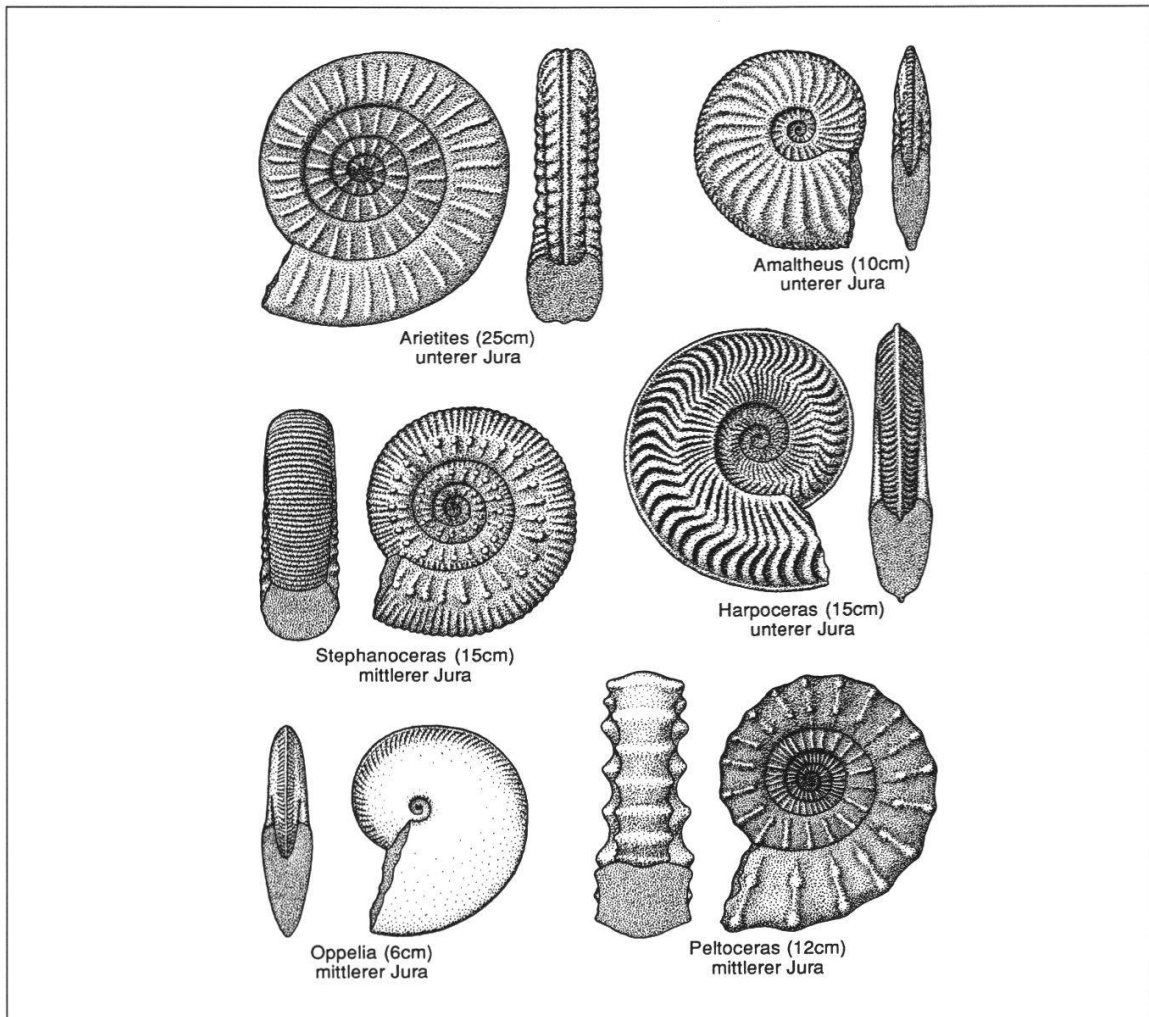


Abb. 9: Charakteristische Vertreter der Jura- und Kreideammoniten. Angegeben ist der Gattungsname, das stratigraphische Vorkommen und der durchschnittliche Schalendurchmesser.

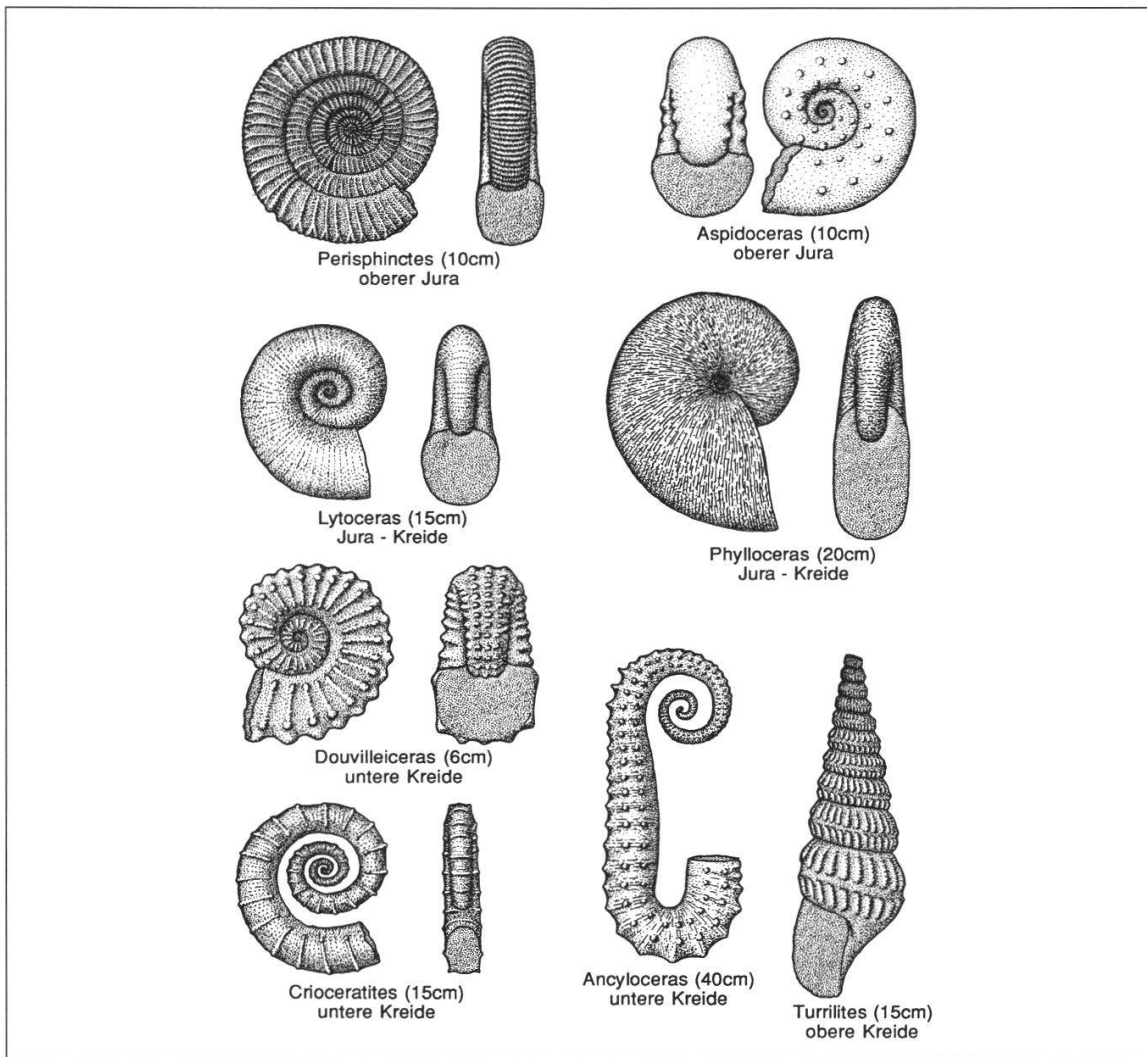


Abb. 9: Fortsetzung

mit einem Gehäusedurchmesser von über 2 m (STEVENS, 1988). Von manchen Ammoniten ist ein Dimorphismus bekannt, das Auftreten von zwei Formen innerhalb einer Art (Abb. 10). Während die Innenwindungen nicht unterscheidbar sind, ist die eine Form im ausgewachsenen Stadium deutlich grösser und hat häufig die Skulptur auf der Endwohnkammer reduziert. Die kleinere Form behält die Berippung bei und entwickelt mitunter charakteristische seitliche Mündungsfortsätze. Diese Pärchen werden heutzutage als Männchen und Weibchen interpretiert, wobei das Weibchen vermutlich die grössere Form war (CALLOMON, 1963; LEHMANN, 1987).

Von den Weichteilen der Ammonoideen ist nahezu nichts bekannt. Man weiss nicht, wieviele Arme sie besessen haben und ob ihre Augen wie diejenigen von *Nautilus* gebaut oder wie diejenigen der Tintenfische als Linsenaugen ausgebildet waren. Einen Tintenbeutel besaßen die Ammoniten offenbar nicht. In ganz wenigen Fällen sind Reste von Kropf und Magen sowie von Kiemen bekannt geworden (LEHMANN, 1981).

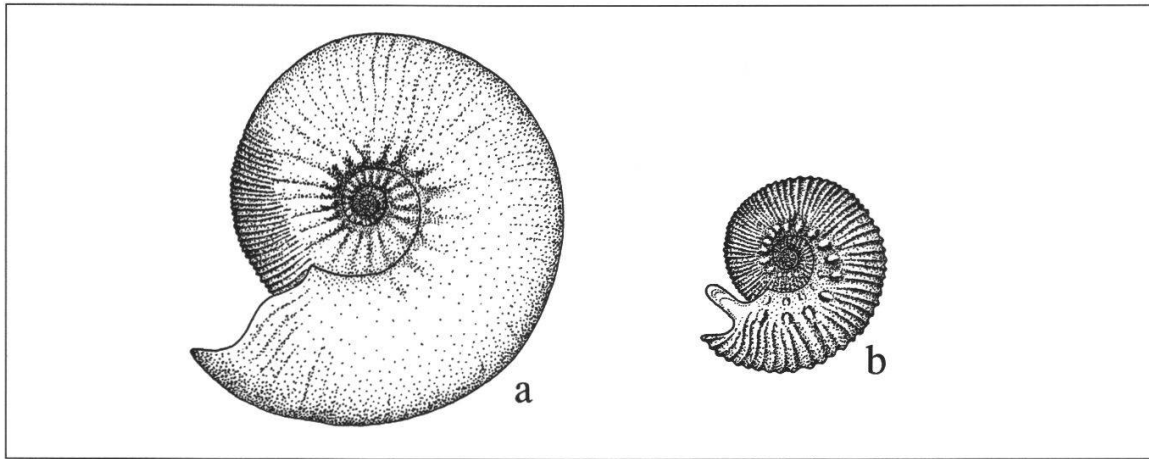


Abb. 10: Dimorphismus bei Ammoniten (*Kosmoceras*). a) Grosswüchsige Form mit einfachem Endmundsaum. b) Kleinwüchsige Form mit seitlichen Mündungsfortsätzen. Umgezeichnet nach LEHMANN (1990).

Gelegentlich findet man schwach gewölbte, muschelklappenähnliche Gebilde aus Calcit mit Ammoniten assoziiert. Diese sogenannten Aptychen (Abb. 11) wurden lange Zeit als Deckelorgane interpretiert, mit denen ein Ammonit die Wohnkammer verschliessen konnte. Anhand von aufregenden Funden konnte aber LEHMANN (1972) klären, dass die Aptychen die verkalkten Auflagerungen von Ammoniten-Unterkiefern sind.

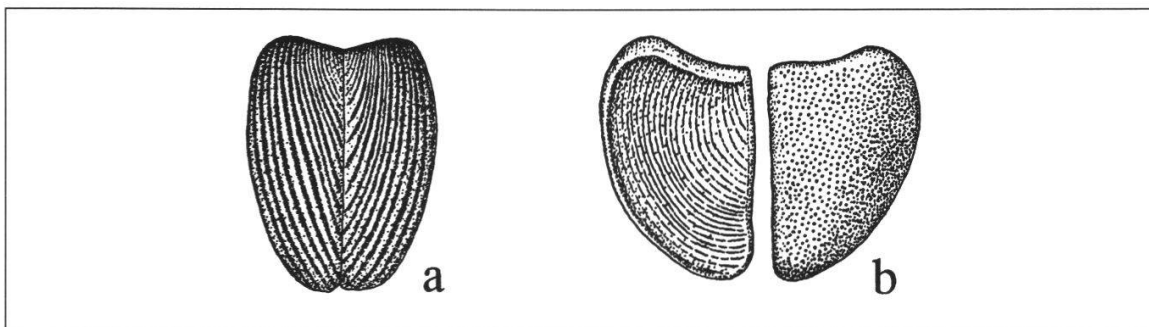


Abb. 11: Aptychen von Ammoniten. a) *Lamellaptychus* (Aussenseite). b) *Laevaptychus* (links Innen-, rechts Aussenseite). Umgezeichnet nach LEHMANN (1987).

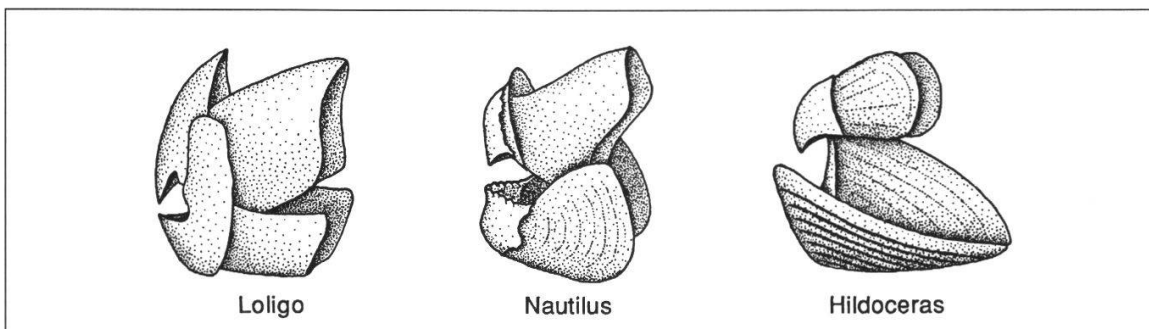


Abb. 12: Kiefer von Cephalopoden. Der Unterkiefer von *Hildoceras* enthält ein Aptychen-Paar. Umgezeichnet nach verschiedenen Autoren.

Er fand nämlich Ammoniten, welche in ihrer Wohnkammer einen typischen Cephalopoden-Oberkiefer aus organischem Material enthielten, darunter einen Unterkiefer mit einem Aptychen-Paar als Auflagerung (Abb. 12) und dazwischen eine Radula. Damit erscheinen die Kiefer der Ammoniten relativ plump. Der «Aptychus-Typ» des Kieferapparates ist allerdings auf Ammoniten-Gruppen der Jura- und Kreidezeit beschränkt. Ältere Vertreter der Ammonoideen besaßen noch keine kalkige Verstärkung des Unterkiefers (LEHMANN, 1987).

5. Zur Lebensweise der Ammoniten

Die Fragen, welche bei der Beurteilung der Lebensweise der Ammoniten geklärt werden müssen, sind im wesentlichen folgende: Waren die Ammoniten Schwimmer des offenen Meeres oder lebten sie eher bodenbezogen? Ernährten sie sich durch aktives Jagen auf schnelle Beute oder waren sie Sammler und Aasfresser? Waren die Ammoniten in allen Meeren verbreitet oder waren einzelne Arten in ihrem Vorkommen auf bestimmte Milieus beschränkt? Die Klärung solcher Fragen ist in der Paläontologie natürlich mit dem grossen Problem verbunden, dass ausgestorbene Tiere keiner direkten Beobachtung mehr zugänglich sind. Dem Paläontologen bleibt also nicht anderes übrig, als auf indirektem Weg Informationen über die Lebensweise der Ammoniten in Erfahrung zu bringen. Die in diesem Zusammenhang wichtigsten Techniken sind die funktionelle Interpretation der Schale sowie die Untersuchung von Sedimentgesteinen, in welchen bestimmte Ammoniten vorkommen (WARD und WESTERMANN, 1985). Anhand der Gesteine können Rückschlüsse auf das Ablagerungsmilieu und damit den ehemaligen Lebensraum der Ammoniten gezogen werden.

Die Untersuchung der Ammonitenschalen lässt zuerst einmal drei Funktionen dieses Organs vermuten: Das Gehäuse diente dem Schutz der Tiere; sodann beeinflusste es die Schwimmleistung; schliesslich war das Gehäuse ein hydrostatisches Organ, mit welchem die Tiere den Auftrieb regulieren konnten.

Die Schutzfunktion der Schale dürfte eher begrenzt und allenfalls gegen kleinere Räuber wirksam gewesen sein (LEHMANN, 1987). Die Meere waren aber bereits zur Zeit der Ammoniten von grossen Raubfischen und Meeresreptilien bevölkert, welche ein solches Gehäuse ohne weiteres aufbrechen konnten. Dies ist eine erste drastische Einschränkung, welche das Leben der Ammoniten bedrohte. Die Tiere mussten also ein eher verstecktes Leben geführt haben, indem sie sich entweder in der Nähe des Meeresbodens oder in tieferem und somit dunklerem Wasser aufgehalten haben und höchstens während der Nacht in die höheren Wasserschichten aufgestiegen sind.

Obwohl vom Weichkörper der Ammoniten praktisch nichts bekannt ist (LEHMANN, 1981), darf man wegen der vielen Parallelen zu *Nautilus* doch annehmen,

dass sich auch die Ammoniten mit Hilfe des Rückstossprinzips fortbewegten. Auch alle heute lebenden Cephalopoden schwimmen auf diese Weise. Die Schwimmfähigkeit, insbesondere die maximale Schwimgeschwindigkeit, ist unter anderem von der Ausbildung des Gehäuses abhängig (CHAMBERLAIN, 1981). Zum einen zeigen die verschiedenen Schalentypen einen unterschiedlichen Wasserwiderstand, zum anderen beeinflusst die Lage von Schwerpunkt und Auftriebszentrum das Schwimmverhalten.

Die Auswirkung der Schengeometrie auf den Wasserwiderstand wurde anhand von Experimenten in Strömungstanks untersucht. Es zeigte sich erwartungsgemäss, dass hochmündige, involute, diskusförmige Gehäuse (z.B. *Oppelia*, Abb. 9) den geringsten Widerstand besitzen. Solche Ammoniten konnten vielleicht etwas schneller schwimmen als *Nautilus*. Evolute Formen mit breiten Windungen (z.B. *Douvilleiceras*, Abb. 9) weisen deutlich höhere Wasserwiderstandswerte auf und waren sicherlich langsamer als das Perlboot. Eine kräftige Skulptur verschlechterte die Schwimmleistung noch weiter. Insgesamt muss für alle Ammoniten langsame Fortbewegung angenommen werden (CHAMBERLAIN, 1981).

Auftriebsregulation mit Hilfe des gasgefüllten Phragmokons und Schwimmantrieb durch schnell ausgestossenes Wasser führen zu folgenden Problemen: Bei

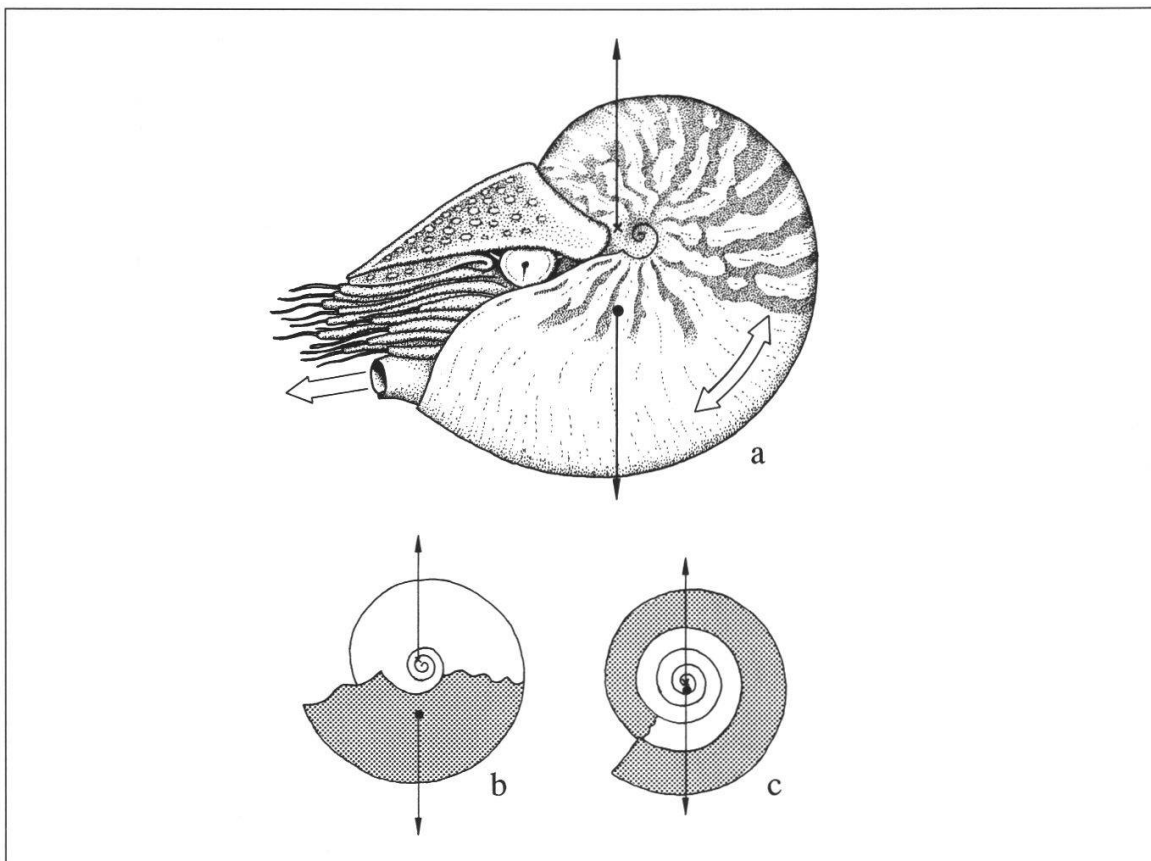


Abb. 13: Lage von Schwerpunkt (•) und Auftriebszentrum (x) bei a) *Nautilus*, b) einem Ammoniten mit kurzer Wohnkammer, c) einem Ammoniten mit langer Wohnkammer. Die Pfeile geben die Richtung des Rückstosses und der Schaukelbewegung an.

Nautilus liegt das Auftriebszentrum deutlich oberhalb der Ebene, wo der Rückstoss erzeugt wird. Das Schwimmen mit Hilfe des periodischen Wasserausstosses führt daher zu einer Schaukelbewegung. Der Schwerpunkt liegt bei *Nautilus* aber deutlich unterhalb des Auftriebszentrums (Abb. 13a), so dass das Tier nach jedem Rückstoss wieder in eine stabile Lage zurückschwingt. Die gleichen Verhältnisse findet man bei vielen Ammoniten (Abb. 13b). Es gab aber auch zahlreiche Arten, bei denen die Wohnkammer sehr lang war und die ganze letzte Windung oder mehr umfasste. Bei solchen Formen lagen Auftriebszentrum und Schwerpunkt nahezu in der gleichen Position (Abb. 13c). Wenn ein solcher Ammonit nun eine kräftige Beschleunigung erfahren hätte, so wäre nicht nur eine Schaukelbewegung, sondern eine Rotation erfolgt (TRUEMAN, 1941). Solche Ammoniten konnten sich also nur sehr langsam fortbewegen.

Die wichtigste Gehäusefunktion war auch bei den Ammoniten das Erreichen des Schwebezustandes im Wasser. Der grundsätzlich gleiche Aufbau der gekammerten Schale und des Siphos lässt den Schluss zu, dass die Ammoniten die Schwebfähigkeit in gleicher Weise wie der heutige *Nautilus* regulierten. Dies hat weitreichende Folgen. Ein Gasdruck in den Phragmokonkammern von weniger als einer Atmosphäre liegt weit unter dem in tieferen Wasserschichten herrschenden Umgebungsdruck. Dies setzt den Kopffüssern mit einer gekammerten Aussenschale eine Grenze, bis zu welcher Wassertiefe sie maximal abtauchen können (WARD und WESTERMANN, 1985). Experimente mit *Nautilus* haben ergeben, dass die Schalen bis in Tiefen von etwa 750 bis 900 m dem Aussendruck widerstehen können. Bei einem Abtauchen in noch grössere Wassertiefen bersten die Gehäuse (WARD, 1987).

Drei Schwachstellen begrenzen die Tauchtiefe eines Cephalopoden mit einer gekammerten Aussenschale (WESTERMANN, 1982; HEWITT und WESTERMANN, 1986): 1. Die Septen des gasgefüllten Phragmokon können die Gehäusewand gegen den Aussendruck nicht mehr abstützen; der Phragmokon implodiert. 2. Das letzte Septum kann dem unter Umgebungsdruck stehenden Weichkörper nicht mehr standhalten; der Weichkörper implodiert in die letzte Kammer. 3. Der Siphon, welcher Blut und Gewebeflüssigkeit von Aussendruck enthält, drückt gegen die Siphonalhüllen; können die Siphonalhüllen diesem Druck nicht mehr widerstehen, dann explodiert der Siphon in den Phragmokon.

Es besteht noch keine Einigkeit darüber, welche Bauelemente der gekammerten Schale als erste einem zu hohen Umgebungsdruck nicht mehr widerstehen können. Vieles spricht dafür, dass die Tauchtiefe von der Stärke der Siphonalhüllen begrenzt wird (DENTON und GILPIN-BROWN, 1966). Für diese Siphonalhüllen lässt sich nun ein Mass ihrer Stärke berechnen, welches auf der Wandstärke und auf dem Innenradius der Hüllen beruht (WESTERMANN, 1982). Es zeigte sich, dass die Siphonalhüllen der meisten Ammoniten deutlich schwächer gebaut waren als beim heute noch lebenden *Nautilus*. So wurde für die meisten Ammoniten eine maximale Tauchtiefe von 300 bis 400 m errechnet. Nur einige wenige Arten sollen in der Lage gewesen sein, bis zu 1000 m Tiefe abzutauchen (WESTERMANN, 1982).

Diese Limitierung der maximalen Tauchtiefe ist, wie die mangelnde Schutzfunktion der Schale, eine wesentliche Einschränkung, welche die Lebensweise der Ammoniten prägte.

Die Septen der Ammoniten scheinen für die Abstützung der Phragmokonwand besser konstruiert zu sein als die einfachen, konkaven Zwischenwände von *Nautilus*. Die komplizierte randliche Verfaltung (Abb. 4b, 5) verkleinert den Anteil der nichtabgestützten Fläche der Aussenschale, wirkt somit als effektive Abstützung dieses «Unterdruckkessels» (SEILACHER, 1988). Zudem verankert diese Verfaltung auch das letzte Septum wirkungsvoll und gewährleistet, dass der Weichkörper nicht in den Phragmokon implodieren kann (HEWITT und WESTERMANN, 1986). Daraus darf nun allerdings nicht gefolgert werden, dass die Ammoniten in tiefere Wasserschichten abtauchen konnten als *Nautilus*. Dagegen sprechen ja schon die weniger kräftig gebauten Siphonalhüllen. Die Bauweise der Ammonitensepten dürfte vielmehr andere Funktionen erfüllt haben. Erstens konnten dank der starken Verfaltung dünnere Zwischenwände eingebaut werden. In der Tat besaßen die meisten Ammoniten dünnere Septen und auch eine dünnere Aussenschale als die Perlboote vergleichbarer Grösse (WESTERMANN, 1977). Zweitens ermöglichten die komplexen Septen offenbar die Entwicklung von Windungsmorphologien, die mit einfachen konkaven Zwischenwänden nicht möglich gewesen wären (WARD und WESTERMANN, 1985). Ein Phragmokon mit hochmündigem, zugespitztem Windungsquerschnitt etwa wäre bei einer Abstützung durch einfache Septen sehr instabil gewesen und schon bei geringem Aussendruck implodiert.

Für die kompliziert verfalteten Septen wurden noch zusätzliche Funktionen vorgeschlagen. So wurde angenommen, dass der Weichkörper der Ammoniten mit Muskeln am randlichen Bereich der letzten Zwischenwand verankert war (HENDERSON, 1984). Dies hat sich nach neueren Untersuchungen aber als wenig wahrscheinlich erwiesen. Eine andere Aufgabe erfüllten die Septen der Ammoniten vermutlich aber besser als diejenigen von *Nautilus*. Wie bereits erwähnt, kann dieses Tier auch dann Flüssigkeit aus den Kammern abpumpen, wenn der Siphon nicht mehr direkt mit dieser Flüssigkeit in Kontakt steht. Dafür sorgt die wie Löschpapier wirkende Auskleidung der Kammern durch organische Conchiolin-Häutchen. Durch die Septenverfaltung wurde bei den Ammoniten diese «Löschpapierfläche» deutlich vergrössert, was vermutlich ein schnelleres Abpumpen der Kammerflüssigkeit ermöglichte (KULICKI und MUTVEI, 1988). Dies sowie die Tatsache, dass die Ammoniten dünnere Schalen und Zwischenwände als *Nautilus* besaßen haben, spricht dafür, dass das Wachstum der Ammoniten schneller erfolgte als beim Perlboot (WARD, 1987; WEITSCHAT und BANDEL, 1991). Trotzdem wird aber für die meisten Ammoniten ein mehrjähriges Wachstum angenommen.

Eine funktionelle Betrachtung der fossil erhalten gebliebenen Reste der Ammoniten sollte auch den Bau der Kiefer und der Radula einbeziehen. Der plumpe Bau und die starke Verlängerung des Unterkiefers (Abb. 12) lassen den Schluss zu, dass der Kieferapparat recht passiv benutzt wurde (LEHMANN, 1990). Die Raspelzunge ist derjenigen der heute lebenden Kopffüsser sehr ähnlich und typisch für

Ernährung von tierischer Beute. Gegenüber den sehr viel komplizierter gebauten Raspelungen pflanzenfressender Schnecken bestehen dagegen gewichtige Unterschiede (KENNEDY und COBBAN, 1976). Nach der gängigen Vorstellung (LEHMANN, 1987, 1990) schwammen die meisten Ammoniten dicht über dem Meeresboden dahin und sammelten hier alle verfügbare Nahrung zusammen: Foraminiferen, kleine Krebse, Aas und allenfalls auch andere kleine Ammoniten. Die wenigen bekannt gewordenen Kropf- und Mageninhalte deuten darauf hin, dass nur kleine Beutestücke verschlungen wurden (LEHMANN, 1981). Eine Ernährung durch Jagd auf schnelle Beute kann wegen der Langsamkeit der Ammoniten ausgeschlossen werden.

Nun findet man allerdings auch häufig Ammoniten in Ablagerungen, welche kaum Reste bodenlebender Organismen enthalten. Beispiele dafür wären der Posidonienschiefer und der Opalinuston Süddeutschlands und der Nordschweiz, welcher unter sauerstoffarmen bis -freien Bedingungen am Meeresboden abgelagert wurde (ETTER, 1990). Die hier gefundenen Ammoniten, welche nach ihrem Tod nicht weit verdriftet wurden, haben sich offenbar nicht von kleinen bodenlebenden Organismen ernährt. Für diese Formen muss angenommen werden, dass sie die passiv in der Wassersäule schwebenden Planktontiere gefressen haben (ETTER, 1990).

Die Untersuchung von Sedimentgesteinen und die Charakterisierung ihrer Merkmale erlauben dem geologisch geschulten Paläontologen, die Entstehung dieser Gesteine mit einem Ablagerungsmilieu in Verbindung zu bringen. Es zeigte sich nun, dass gewisse Ammoniten in ihrem Vorkommen auf bestimmte Gesteinstypen beschränkt sind, dass diese Ammoniten also eine Milieuabhängigkeit zeigen (ZIEGLER, 1967). Diese Art der Untersuchung muss allerdings stets die Möglichkeit berücksichtigen, dass die Ammoniten nicht dort eingebettet wurden, wo sie lebten, sondern dass nach dem Absterben der Tiere die leeren Schalen über weite Distanzen verdriftet wurden (WARD und WESTERMANN, 1985). Es gibt jedoch gewisse Kriterien, mit deren Hilfe beurteilt werden kann, ob die Ammonitengehäuse vor ihrer Einbettung transportiert wurden oder nicht. Wenn beispielsweise Kieferreste in der Wohnkammer gefunden werden, so ist dies ein sicherer Hinweis dafür, dass das Tier an seinem ehemaligen Lebensort eingebettet wurde.

Stellvertretend für die vielen Untersuchungen über die Milieuabhängigkeit von Ammoniten soll hier ein Beispiel aus dem oberen Jura (Malm) Mitteleuropas dargestellt werden (Abb. 14). ZIEGLER (1967) untersuchte in einem weiten geographischen Raum gleichaltrige Sedimente und klassifizierte diese, unter anderem aufgrund der darin enthaltenen Fossilien, entsprechend der ehemaligen Wassertiefe. Eine erste Tiefenstufe von 0–20 m wird von Riffkorallen, dickschaligen Muscheln und Schnecken, Seeigeln und Kalkalgen dominiert.

Ammoniten fehlen fast vollständig. In den bei 20–50 m Wassertiefe abgelagerten Schichten treten vor allem verschiedene Muscheln auf. Korallen sind deutlich seltener. Die Ammoniten sind durch einige Perisphinctiden und Aspidoceraten vertreten. In der folgenden Tiefenstufe bis 70 m werden die Ammoniten deutlich häufiger. Es handelt sich aber immer noch um die grobskulpierten Perisphinctiden

und Aspidoceraten. Bei weiter zunehmender Wassertiefe, in den unter 80–100 m Tiefe abgelagerten Sedimenten, treten Muscheln und Schnecken zunehmend zurück. Brachiopoden und teilweise Kieselschwämme sind die häufigsten bodenlebenden Organismen. Die Ammoniten werden von den Perisphinctiden dominiert, Aspidoceraten sind seltener. Daneben treten die ersten Oppeliiden auf, flach scheibenförmige, involute Ammoniten. In der Tiefenstufe bis 200 m beginnen die Oppeliiden die Perisphinctiden und Aspidoceraten zunehmend zu verdrängen, und im tiefsten Ablagerungsmilieu (300–500 m) herrschen die Phylloceraten und Lytoceraten vor.

Das aus dieser und aus anderen Untersuchungen hervorgehende allgemeine Bild ist folgendes: Die meisten Ammoniten lebten im eher un tiefen Wasser, wobei die grobskulptierten Formen flacheres Wasser als die scheibenförmigen, involuten Arten bevorzugten. Nur Vertreter der Lytoceraten und Phylloceraten waren zum Leben in grösseren Wassertiefen befähigt. Diese Ergebnisse stimmen überraschend gut mit den Resultaten überein, welche aus der Untersuchung der Siphonalhüllenstärke abgeleitet wurden. Es muss aber betont werden, dass es zu diesen «Regeln» stets auch Ausnahmen gibt.

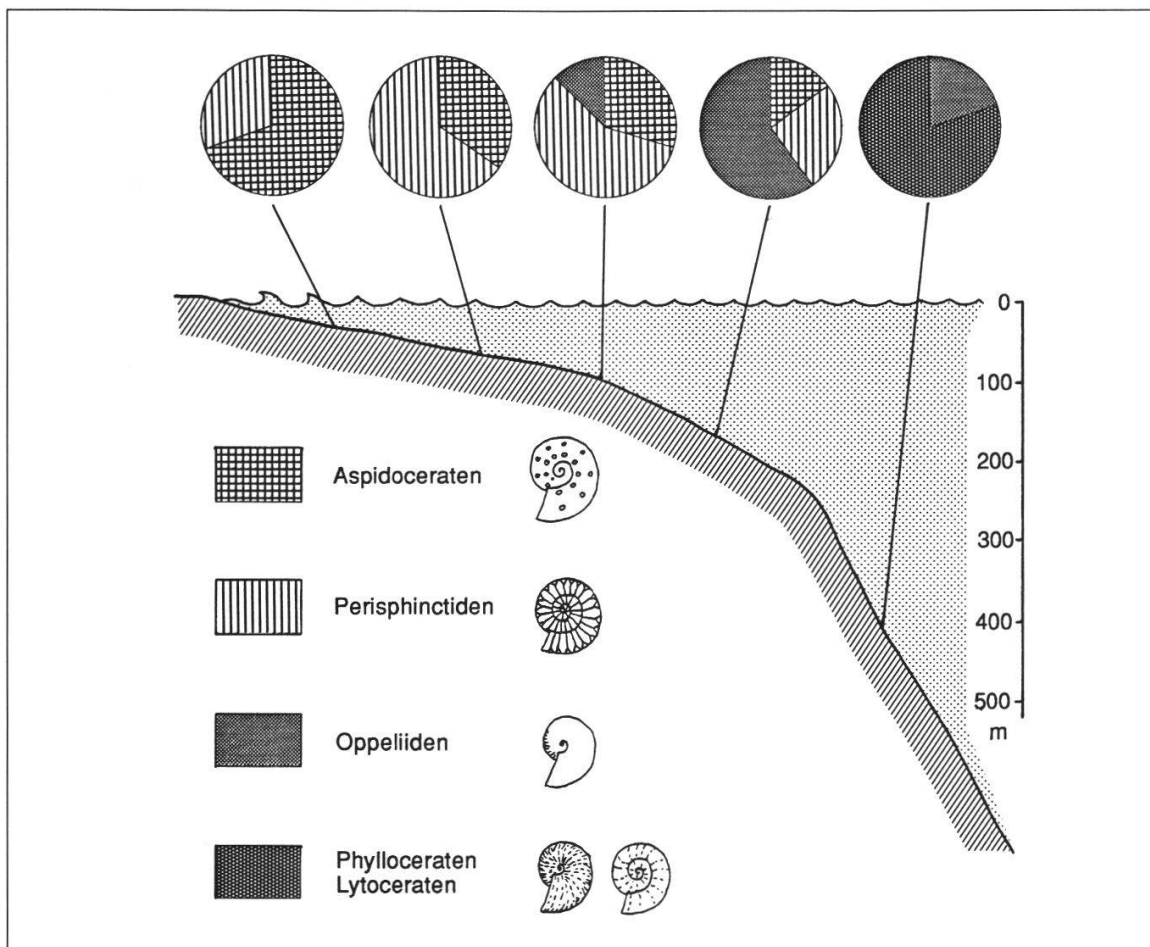


Abb. 14: Häufigkeit verschiedener Ammoniten des oberen Juras in Abhängigkeit von der Wassertiefe. Verändert nach ZIEGLER (1967).

Literatur

- CALLOMON, J. H. (1963): Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. *Trans Leicester Liter. Philos. Soc.*, 57: 21–56.
- CHAMBERLAIN, J. A. (1981): Hydromechanical design of fossil cephalopods. In: HOUSE, M.R., SENIOR, J. R.: *The Ammonoidea. Syst. Ass. Spec.*, 18: 289–336.
- DENTON, E.J., GILPIN-BROWN, J. (1966): On the buoyancy of the pearly *Nautilus*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 46: 723–759.
- ETTER, W. (1990): Paläontologische Untersuchungen im unteren Opalinuston der Nordschweiz. Dissertation Univ. Zürich.
- GRÉGOIRE, C. (1987): Ultrastructure of the *Nautilus* shell. In: SAUNDERS, W. B.; LANDMANN, N. H.: *Nautilus. The Biology of a Living Fossil. Topics in Geobiology*, 6: 463–486. Plenum Press, New York.
- GRUNER, J.-E. (1982): Lehrbuch der speziellen Zoologie. Band I: Wirbellose Tiere, 3. Teil. G.-Fischer-Verlag, Stuttgart.
- HENDERSON, R. (1984): A muscle attachment proposal for septal function in Mesozoic ammonites. *Palaeontology*, 27: 461–486.
- HEWITT, R. A., WESTERMANN, G. E. G. (1986): Function of complexely fluted septa in ammonoid shells. I. Mechanical principles and functional models. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 172: 47–69.
- KENNEDY, W. J.; COBBAN, W.A. (1976): Aspects of ammonite biology, biogeography, and biostratigraphy. *The Palaeont. Ass. London, Spec. Papers in Palaeontology*, 17: 1–94.
- KULICKI, C.; MUTVEI, H. (1988): Functional interpretation of Ammonoid septa. In: WIEDMANN, J.; KULLMANN, J.: *Cephalopods. Past und Present. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart*, 713–718.
- LANDMANN, N. H.; COCHRAN, J. K. (1987): Growth and longevity of *Nautilus*. In: SAUNDERS, W. B.; LANDMANN, N. H.: *Nautilus. The Biology of a Living Fossil. Topics in Geobiology*, 6: 401–420. Plenum Press, New York.
- LEHMANN, U. (1972): Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten. *Paläont. Z.*, 46: 34–48.
- LEHMANN, U. (1981): Ammonite jaw apparatus and soft parts. In: HOUSE, M. R.; SENIOR, J. R.: *The Ammonoidea. Syst. Ass. Spec.*, 18: 275–287.
- LEHMANN, U. (1987): Ammoniten, ihr Leben und ihre Umwelt. 2. Aufl. Enge Verlag Stuttgart.
- LEHMANN, U. (1990): Ammonoideen. Enke Verlag, Stuttgart.
- RIEPEL, O. (1989): Unterwegs zum Anfang. Geschichte und Konsequenzen der Evolutionstheorie. Artemis Verlag, Zürich.
- SAUNDERS, W. B. (1987): The species of *Nautilus*. In: SAUNDERS, W. B.; LANDMANN, N. H.: *Nautilus. The Biology of a Living Fossil. Topics in Geobiology*, 6: 35–52. Plenum Press, New York.
- SEILACHER, A. (1988): Why are Nautiloid and Ammonoid sutures so different? *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 177: 41–69.
- STEVENS, G. R. (1988): Giant ammonites: a review. In: WIEDMANN, J.; KULLMANN, J.: *Cephalopods. Past and Present. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart*, 141–166.

- TRUEMAN, A. E. (1941): The ammonite body-chamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonoid. *Q. J. Geol. Soc. London*, *96*: 339–383.
- WARD, P. (1981): Shell sculpture as a defensive adaptation in ammonoids. *Paleobiology*, *7*: 96–100.
- WARD, P. (1983): *Nautilus* und Ammoniten. *Spektrum der Wissenschaft, Dez. 1983*: 68–83.
- WARD, P. (1987): *The Natural History of Nautilus*. Allen & Unwin, Boston.
- WARD, P.; GREENWALD, L. & GREENWALD, O. E. (1980): Der schwebende *Nautilus*. *Spektrum der Wissenschaft, Dez. 1980*: 111–118.
- WARD, P.; WESTERMANN, G. E. G. (1985): Cephalopod paleoecology. In: BOTTJER, D. J.; HICKMAN, C.S., WARD, P.: *Mollusks. Notes for a Short Course*. Univ. Tennessee Dept. Geol. Sci., *Studies in Geology*, *13*: 215–229.
- WEITSCHAT, W.; BANDEL, L. (1991): Organic components in phragmocones of Boreal Triassic ammonoids: implications for ammonoid biology. *Paläont. Z.*, *65*: 269–303.
- WESTERMAN, G. E. G. (1977): Form and function of orthoconic cephalopod shells with concave septa. *Paleobiology*, *3*: 300–321.
- WESTERMAN, G. E. G. (1982): The connecting rings of *Nautilus* and mesozoic ammonoids: implications for ammonoid bathymetry. *Lethaia*, *15*: 373–384.
- WIEDMANN, J.; KULLMANN, J. (1981): Ammonoid sutures in ontogeny and phylogeny. In: HOUSE, M. R.; SENIOR, J. R.: *The Ammonoidea*. *Syst. Ass. Spec.*, *18*: 215–256.
- ZIEGLER, B. (1967): Ammoniten-Ökologie am Beispiel des Oberjuras. *Geologische Rundschau*, *56*: 439–464.

WALTER ETTER
 Paläontologisches Institut und Museum
 der Universität Zürich
 Künstlergasse 16
 8006 Zürich

