

Paläont. Z.	46	1/2	34—48	Stuttgart, Mai 1972
-------------	----	-----	-------	---------------------

Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten

ULRICH LEHMANN, Hamburg*

Mit Tafel 9—10 und 2 Textabbildungen

(Vorgetragen auf der Jahresversammlung der Paläont. Ges. in Marburg a. L. 1971)

Zusammenfassung: Die Kieferapparate der Ammoniten-Gattungen *Eleganticeras*, *Hildoceras*, *Normannites*, *Scaphites*, *Physodoceras* und *Quenstedtoceras* (bei *Quenst.* nur Unterkiefer) werden beschrieben. Dabei zeigt sich die Identität von Unterkiefer und Aptychen dieser Gattungen. Es wird gefolgert, daß die Aptychen allgemein auch funktionell Unterkiefer waren und höchstens in besonders gelagerten Fällen zusätzlich eine Schutzfunktion als Deckel ausgeübt haben können.

Abstract: The jaws of the ammonite genera *Eleganticeras*, *Hildoceras*, *Normannites*, *Scaphites*, *Physodoceras*, and *Quenstedtoceras* (of *Quenst.* lower jaws only) are described. Lower jaws and aptychi of these genera are shown to be identical. They consist of an inner layer of organic material, which corresponds to the complete anaptychi of liassic ammonites, and an outer layer of calcitic material deposited on both flanks of the lower jaw, giving rise, after decay of the organic layer, to the aptychi.

Previously published interpretations of aptychi as opercula or hoods are discussed and rejected. It is concluded that they certainly functioned as jaws or possibly shovel-like devices.

Inhaltsübersicht

A. Einleitung	34
B. Materialbeschreibung	35
a) <i>Eleganticeras elegantulum</i> (Y. & B.)	35
b) <i>Hildoceras (Hildaites) levisoni</i> (SIMPSON)	36
c) <i>Normannites</i> div. spec.	37
d) <i>Physodoceras</i> sp.	39
e) <i>Quenstedtoceras</i> sp.	40
f) <i>Scaphites (Discoscaphites) cheyennensis</i> (OWEN)	40
C. Zusammenfassung der Befunde	41
D. Diskussion	43
a) Frühere Deutungen	43
b) Lage der Aptychen in vivo	44
c) Funktion der Aptychen	45
d) Phylogenetische Entwicklung des Kieferapparates	45
Zitierte Literatur	46

A. Einleitung

Die Funktion der Aptychen galt nach den grundlegenden Arbeiten von TRAUTH (1927—1936) und SCHINDEWOLF (1958) als geklärt: sie wurden als Deckel der Ammoniten angesehen. Damit schien eine lange Zeit des Suchens endlich ab-

* Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. U. LEHMANN, Geol.-Paläont. Institut der Universität, 2 Hamburg 13, Von-Melle-Park 11.

geschlossen zu sein. Hatte man die Aptychen anfangs irgendwelchen Fremd-Organismen zugeschrieben, die als Beute in die Wohnkammer gelangt waren oder ihrerseits das Ammoniten-Tier gefressen hatten, so erkannte man doch allmählich den organischen Zusammenhang zwischen Ammonit und Aptychus. RÜPPELL hielt letztere schon 1829 für Deckel, MEEK & HAYDEN 1864 für Kiefer. Bis in die jüngste Zeit sind zwar die Zweifel an der Interpretation als Deckel nicht verstummt (z. B. bei BEURLEN, 1957), wie SCHINDEWOLF (1958) einleitend ausführt, um dann aber doch anhand eines *Physodoceras*-Exemplares mit Aptychen in der Mündung den nach seiner Meinung endgültigen Beweis für ihre Richtigkeit anzutreten. Die von ihm ausgeführten Argumente sind so überzeugend, daß man die Sicherheit seiner Behauptung als berechtigt ansehen mußte.

Wider alle Erwartung kamen neue Gesichtspunkte ins Spiel, als ich (LEHMANN 1971) ein anhand von Serienschnitten angefertigtes Modell des Kieferapparates eines *Arnioceras* sp. aus dem Lias von Nellingen vorlegte und zeigte, daß der *Anaptychus* dieser Tiere in Wirklichkeit der Unterkiefer ist. Zugleich stellte ich entsprechende Untersuchungen für Aptychen in Aussicht. Diese werden hier für Aptychen der Gattungen *Eleganticeras*, *Hildoceras*, *Physodoceras*, *Normannites*, *Quenstedtoceras* und *Scaphites* vorgelegt.

Die Präparations- und Photoarbeiten zu den hier vorgelegten Untersuchungen wurden von Präparator H.-J. LIERL durchgeführt, ihm verdanke ich auch das Modell des Kieferapparates von *Hildoceras*.

Dipl.-Geol. W. WEITSCHAT stellte aus seinem Arbeitsmaterial zwei *Hildoceras*-Exemplare zur Verfügung. Die Zeichnungen fertigte Frau CHRISTA WESTPHAL. Chemische und röntgenologische Analysen führten die Mitarbeiter der sedimentologischen Abteilung unseres Institutes, die Diplom-Geologen UDO JÜRGENS und FRANCIS KHOO durch.

Die folgenden Herren stellten Material aus den ihnen unterstellten Sammlungen zur Verfügung: Prof. WALLISER und Dr. RITZKOWSKI, Göttingen, Dr. JORDAN und Dr. SCHMID, Hannover, F. J. COLLIER, Washington, D. C., Prof. WESTPHAL, Tübingen.

Durch mancherlei anregende Diskussionen mit den Mitarbeitern aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut Hamburg sowie vor allem mit Prof. Dr. P. KAISER vom Zoologischen Institut Hamburg wurde die Arbeit entscheidend gefördert.

Allen sei herzlich für ihre Mitwirkung und Anteilnahme gedankt.

Der DFG danke ich für finanzielle Unterstützung meiner Arbeit.

B. Materialbeschreibung

a) *Eleganticeras elegantulum* (Y. & B.).

Diese Art aus Glazialgeschieben der Hamburger Umgebung ist bereits mehrfach Gegenstand von Publikationen gewesen, weil der Erhaltungszustand eine Reihe interessanter Beobachtungen ermöglicht hat (Geschlechtsdimorphismus, Radula, vgl. LEHMANN 1966, 1967).

Die Aptychen dieser Art sind vollständig erhalten. In Schnittserien sind an mehreren Exemplaren die Oberkiefer zwischen den Aptychen (= Unterkiefern) so deutlich erkennbar, daß ihre Interpretation nicht zweifelhaft sein konnte.

Aptychen in den Wohnkammern dieser Ammoniten sind indessen keineswegs häufig. In etwa 300 Medianschnitten meist kleiner Exemplare waren nur in 4 Fällen die Aptychen in der Wohnkammer zu finden und zwar dann immer in der »Ventralstellung« von TRAUTH und immer zusammen mit dem Oberkiefer und der Radula.

Offenbar wurden diese Elemente durch ihre starken Muskeln auch postmortal noch lange zusammengehalten und bildeten eine resistente Einheit.

Dagegen sind Aptychen außerhalb der Wohnkammer in den Ahrensburger Liasknollen, wenn diese Ammoniten enthalten, fast häufig zu nennen. Meist sind sie einzeln, in wenigen Fällen auch noch zweiklappig, und in der Größe entsprechen sie meist den nächstgelegenen Ammoniten. Isolierte Oberkiefer findet man in den Ahrensburger Liasknollen ebenfalls, wenn auch seltener als Aptychen. Aptychen von *Eleganticeras* (»Cornaptychen« von TRAUTH) haben eine wohlentwickelte hornige Unterschicht, die zu Lebzeiten noch beide Klappen kontinuierlich verband, und darauf eine beiderseits nicht sehr dicke Auflage von Kalzit (Taf. 9, Fig. 1).

Damit demonstrieren sie den kontinuierlichen Übergang von Anaptychen zu Aptychen. Den vorderen und den inneren Rand der Hornschicht erreicht die Kalzitschicht nicht. Auffällig ist die randliche Verdünnung der Kalkschicht besonders am Vorderrand der Aptychen. Ferner fällt der sehr breite Adsymphysalsaum auf, dessen Breite vom Vorderende her bis auf 3 mm an der Marginalecke großer Exemplare ansteigt. Seine große Breite verhindert die vollständige Ausbreitung beider Aptychen in einer Ebene. Diese ist auch deshalb nicht möglich, weil die größten Breiten, zusammengenommen, die größte lichte Weite der zugehörigen Wohnkammer übertreffen. Der größte mir vorliegende Aptychus von *Eleganticeras* ist 55 mm lang und 30 mm breit.

Ein besonders eindrucksvoller Aptychus liegt in der Ventralstellung, zusammen mit dem zugehörigen Unterkiefer, in der Wohnkammer eines subadulten Makrokonchen von 98 mm Durchmesser mit sehr schön erhaltenem geschwungenem Mundrand (Taf. 9, Fig. 5) vor. Die größte Länge des Aptychus beträgt 30 mm, die Breite 11 mm. In Text-Abb. 2 sind Mündungsquerschnitt und Aptychen-Umriss nebeneinander gestellt.

Ein völliges Verschließen der Wohnkammer war mit den Aptychen offensichtlich nicht möglich; die Aptychen sind auch zu breit, als daß sie völlig ausgebreitet werden könnten, sie könnten allenfalls halb-entfaltet quer in der Mündung gelegen haben. Der stark geschwungene Mundrand würde auch schlecht zu dieser Vorstellung passen.

Der zugehörige Oberkiefer ist wesentlich kleiner, die Länge jedes Flügels beträgt 14 mm. Im übrigen ähnelt er gestaltlich sehr denen von *Arnioceras* und *Hildoceras*, die im Modell wiedergegeben sind. Er läßt keinerlei Kalk-Auflagerung erkennen, wohl aber eine obere Furche an Stelle der Haube bei Oberkiefern heutiger Cephalopoden.

b) *Hildoceras (Hildaites) levisoni* (SIMPSON 1843) (= *boreale* v. SEEBACH)
(Taf. 9, Fig. 2—4; Taf. 10, Fig. 1, 4, 6; Text-Abb. 2)

Aus seinem Arbeitsmaterial hat Dipl.-Geol. W. WEITSCHAT mir zwei große Exemplare von *Hildoceras (Hildaites) levisoni* aus Haverlahwiese (Slg. Geol. L.-A. Hannover, leg. EICKENBERG 1959) überlassen. Eines davon ist ein adulter Makrokonch von etwa 160 mm Durchmesser, in dessen Wohnkammer, etwas schräg liegend, der vollständige Kieferapparat erhalten ist, bestehend aus den beiden zusammenhängenden Aptychen und dem Oberkiefer zwischen ihnen.

Größenverhältnis und Form von Aptychen und Mündungs-Querschnitt ergeben sich aus Text-Abb. 2 und Taf. 9, Fig. 2—4. Die Aptychen bestehen aus der inneren schwarzen »hornigen« Schicht, die am Vorderende nach innen eingebogen ist und deutliche Anwachsstreifung erkennen läßt, und der aufliegenden Kalzit-

schicht. Diese besitzt kräftige, den Anwachstreifen nicht immer parallel verlaufende, knotige Rippen. Zum Vorder- und Außenrand hin verdünnt sich die Kalkschicht und fehlt an den Rändern selbst völlig. Auf der kräftig ausgebildeten Adsymphysal-Leiste ist die Kalkschicht wohl entwickelt. Auf dem Oberkiefer sind keine Kalkablagerungen sichtbar. Eine mediane dorsale Furche an Stelle der Haube rezenter Dibranchiaten ist gut ausgeprägt.

Der Kieferapparat eines zweiten Exemplares gleicher Provenienz, ebenfalls eines adulten Makrokonchen, Durchmesser 167 mm, diente als Grundlage eines Modells, welches Präparator H.-L. LIERL nach Serienschliffen angefertigt hat. Insgesamt 48 Schliffbilder in Abständen von 0,5—1 mm dienten als Vorlage (Taf. 9, Fig. 3; Taf. 10, Fig. 1, 4, 6.). Der Kieferapparat ist mit 35 mm Länge genau so groß wie der vorstehend beschriebene; der zugehörige Oberkiefer ist 18 mm lang.

Die beiden Aptychen hängen in der Medianlinie durch ihre aus organischem Material bestehende »hornige« innere Schicht zusammen. Besonders fest ist der Zusammenhang im vorderen Teil, wo die Innenschicht nach innen umbiegt und eine ausgedehnte innere Lamelle bildet. Sie kann als Ansatzstelle einer kräftigen Muskulatur angesehen werden, wie sie ähnlich bei den Kieferapparaten rezenter Cephalopoden anzutreffen ist.

Die Außenseite jedes Aptychen trägt 15 kräftige, körnige Rippen, welche sich auch auf den vorspringenden Adsymphysal-Saum fortsetzen. Letzterer beginnt auf halber Länge des Aptychus und wächst bis zum hinteren Ende auf etwa 3 mm Höhe. Das Längenverhältnis von Oberkiefer zu Aptychus ist etwa 1:2.

c) *Normannites* div. spec.

(Taf. 10, Fig. 5; Text-Abb. 2)

In der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Institutes Göttingen liegen die beiden Originale zu F. TRAUTHS (1930 S. 378 f.) *Praestriptychus gerzensis*, die er für Deckel von Stephanoceraten hielt. Bei einer Durchsicht der Göttinger Aptychen fielen sie unserem Präparator H.-J. LIERL auf, und es zeigte sich, daß es sich bei ihnen keineswegs um Aptychen bzw. Unterkiefer, sondern um Oberkiefer handelt. Die als charakteristisch angegebene Radial-Runzelung ist der normale Erhaltungszustand dieser Oberkiefer. Deutlich sind die beiden Flügel zu erkennen, die sie vorn verbindende Brücke und eine schnabelartige Beißkante. Zum Unterschied von den vorher beschriebenen Ammoniten-Oberkiefern ist die Skulptur hier kräftig; besonders fällt eine ausgeprägte Furche am Oberrand der beiden Flügel auf.

G. WESTERMANN hat (1954, Taf. 33) Aptychen von *Normannites* und *Itinsaites*, teilweise in ihren Wohnkammern, abgebildet. Die in Göttingen und Hannover aufbewahrten Originale wurden dankenswerterweise nach Hamburg ausgeliehen.

Die Aptychen (»*Praestriptychus*«) sind von WESTERMANN bereits beschrieben worden. In der Form sind sie den Laevaptychen der Aspidoceraten ähnlich, aber dünnchalig. Wie diese, passen sie ziemlich genau in die Mündung der Wohnkammern (Text-Abb. 2). Leider ist der Erhaltungszustand nicht gut genug, um den Bau des inneren, hornschaligen Teiles genau zu erkennen, besonders ist nicht zu erkennen, ob die innere Lamelle entwickelt ist bzw. in welchem Umfang.

Isoliert gefunden, würden die zusammengehörigen Aptychen leicht für zusammengeklappte Muscheln oder deren Steinkerne angesehen werden können. Umso überraschender war es, in ihnen bei allen sieben Exemplaren die wohlerhaltenen

Oberkiefer zu entdecken. Das Größenverhältnis von Ober- und Unterkiefer ist hier etwas anders als bei den vorher beschriebenen Formen; die Unterkiefer sind nicht viel länger als die Oberkiefer. Im Folgenden werden die untersuchten Exemplare einzeln besprochen:

1. *Normannites (Normannites) cf. latumbilicatus* WESTERMANN 1954, Paratypoid, WESTERMANN 1954 Taf. 33, Fig. 5, Gerzen, Geolog. Institut Göttingen, Gzn. 103.

Der Ammonit hat 49 mm Durchmesser. Etwa 10 mm hinter der Mündung liegen die beiden Aptychen, ausnahmsweise mit der Spitze schräg rückwärts gerichtet, der Externseite angelagert.

Die Länge ist 14 mm, die Breite 9 mm, sie sind wie zwei Muschelklappen zusammengeklappt.

Zwischen beiden, in etwas verdrehter Lage, liegt der Oberkiefer. Leider fehlt ihm als Folge früherer Präparationen der vorderste Teil der Spitze. Die Gesamtlänge des Oberkiefers betrug etwa 11 mm.

2. *Normannites (Normannites) turgidus densus* WESTERMANN 1954; WESTERMANN 1954, Taf. 33, Fig. 4, *pinguis*-Schicht, Gerzen. Geolog. Inst. Göttingen, Gzn. 102.

Der Durchmesser des Stückes ist 47 mm. Etwa $\frac{1}{2}$ Umgang hinter der Mündung liegen die beiden Aptychen, ausgebreitet, Spitze zur Mündung, Symphysenseite der Externseite zugewendet, Aptychenlänge 15 mm, größte Breite etwa 9 mm (geschätzt). Der Oberkiefer liegt mit gleicher Orientierung an der Innenseite der Aptychen. Die Länge des Oberkiefers wird auf 12 mm geschätzt — das Vorderende fehlt.

3. *Normannites (Normannites) cf. vulgaricostatus pfaffi* WESTERMANN 1954; WESTERMANN 1954, Taf. 33, Fig. 7; Mittl. Mittel-Bajocien, Gerzen. Geolog. Inst. Göttingen, Gzn. 105.

Es handelt sich um einen adulten Mikrokonch mit wohlentwickelten Ohren. Gehäuse-Durchmesser 39 mm. Etwa $\frac{1}{3}$ Umgang hinter der Mündung liegt ein einzelner Aptychus von 11 mm Länge und 8,5 mm Breite. Der zweite Aptychus wurde nicht gefunden, dagegen fand sich der Oberkiefer etwa 10 mm weiter zur Mündung hin. Dessen Vorderteil und rechter Flügel mit kräftiger Skulptur sind sehr gut erhalten (Länge 9,5 mm). Der dorsale Kapuzen-Teil ist ganz eben, ohne Furche; ein Schnabel ist nicht vorhanden, wohl aber eine scharfe Beiß-Kante.

4. *Normannites* sp., Ob. Mitt. Bajocien, Gerzen, Geolog. Inst. Göttingen; WESTERMANN 1954, Taf. 33, Fig. 6, Gzn. 104. (Taf. 10, Fig. 5).

Die beiden Aptychen liegen etwa $\frac{1}{5}$ Windung hinter der Mündung, Längsrichtung quer zur Mündung. Der rechte Aptychus ist nur teilweise erhalten und gibt dadurch den Blick auf den Oberkiefer frei, der in gleicher Orientierung zwischen den Aptychen liegt.

Eine kräftige Skulptur, die dorsale Längsleiste und die flache dorsale Verbindung beider Flügel sind gut zu erkennen. Der Oberkiefer ist nur wenig kürzer als die Aptychen.

WESTERMANN hat die Skulptur des Oberkiefers für Verdrückung gehalten (wie vor ihm TRAUTH) und deshalb die an sich deutlichen Unterschiede zwischen Oberkiefer und Aptychus nicht erkannt — ein weiteres Beispiel dafür, daß man für etwas »programmiert« sein muß, um es zu sehen.

Durchmesser des Ammoniten: 33 mm, Länge des Aptychus 11,8 mm, des Oberkiefers 10,4 mm.

5. *Praestriptychus gerzensis* TRAUTH; WESTERMANN 1954, Taf. 33, Fig. 1. Mitt. Bajocien, Gerzen, Geolog. Inst. Göttingen, Gzn. 100. Länge 10,5 mm, Breite 8,5 mm.

Zwei wie Muscheln zusammengeklappte Aptychen. Beim Aufbrechen zeigt sich im Innern, teils im Schnitt, teils in Flächenansicht, der zugehörige Oberkiefer.

6. *Praestriptychus gerzensis* TRAUTH; WESTERMANN 1954, Taf. 33, Fig. 2. Mitt. Bajocien, Gerzen, Geol. Inst. Göttingen, Gzn. 101.

Bei diesem Einzelstück zeigte sich der Oberkiefer in einem winzigen Eckchen neben dem Aptychus und konnte beim Aufbrechen gut sichtbar gemacht werden.

7. *Normannites (Parallelites) hoffmanni* WESTERMANN 1954, Mitt. Bajocien, Gerzen; WESTERMANN 1954, Taf. 33, Fig. 3a, b. Hannover, A.f.B., b 50.

Auch dieses Stück ist ein ausgewachsener Mikrokonch; am linken Mundrand ist ein Ohr erhalten. Durchmesser des Stückes 58 mm. Die beiden Aptychen liegen eng aufeinandergepreßt etwa 20 mm hinter der Mündung, quer zur Wohnkammer-Längsrichtung; der rechte Aptychus ist gegen die Externseite gedrückt. Der Oberkiefer fand sich in gleicher Orientierung inmitten der Wohnkammer direkt neben den Aptychen. Länge der Aptychen 15 mm, Breite 11 mm.

d) *Physodoceras* sp., Malm ζ , Plattenkalke Nusplingen.

Slg. des Geol.-Paläont. Instituts u. Museums Tübingen.

(Taf. 10, Fig. 2)

Das reiche Aptychen-Material des Tübinger Geologisch-Paläontologischen Institutes entstammt überwiegend den Malm-Kalken der schwäbischen Alb. Diese sind für die Erhaltung organischer Substanzen kaum geeignet. Infolgedessen findet man in ihnen zwar sehr gut erhaltene Aptychen aller Art, oft noch in den Wohnkammern der Ammoniten-Steinkerne, aber die organische Innenschicht ist nicht mehr vorhanden, die gefundenen Aptychen sind also unvollständig.

Mein Interesse konzentrierte sich darauf, die zu den Laevaptychen gehörigen Oberkiefer zu finden. Einem Hinweis von J. H. CALLOMON folgend, erfolgten Aufgrabungen von Aspidoceraten in den Kimmeridge-Tonen bei Osmington Mills an der englischen Südküste. Es wurden zwar Laevaptychen, teilweise noch mit Resten der organischen inneren Schicht, in den Wohnkammern gefunden, aber bislang noch keine Oberkiefer.

Dagegen fand H.-J. LIERL schließlich beim Nachpräparieren des Tübinger Materials noch ein *Physodoceras*-Exemplar aus den Plattenkalken von Nusplingen, bei dem die Aptychen mit dem Oberkiefer zusammen zu erkennen sind (vgl. Taf. 10, Fig. 2). Die Substanz des Oberkiefers ist zwar nicht mehr erhalten, der Abdruck aber ist relativ deutlich und charakteristisch, wenn auch verdrückt und

verfaltet. Das Größenverhältnis von Oberkiefer und Aptychen ähnelt dem bei *Normannites*, der Oberkiefer ist fast so lang wie der Aptychus. Dies Exemplar weicht in der Erhaltung etwas von den sonstigen Stücken aus dem Plattenkalk ab; es scheint die Nusplinger Fazies wenigstens stellenweise günstiger für die Erhaltung von organischer Substanz gewesen zu sein, finden sich hier doch noch Reste des Mageninhaltes. Auf sie soll in einem späteren Bericht eingegangen werden.

e) *Quenstedtoceras* sp. von Lukov, Polen; Callovium
(Taf. 10, Fig. 3)

Aus eigenen Aufsammlungen und dank der Freigebigkeit von Herrn Prof. H. MAKOWSKI in Warschau stand mir einiges Material an Ammoniten und an Knollen aus der Ziegeleitongrube von Lukov zur Verfügung. Dort wurde bis vor kurzem eine glazial verschleppte Scholle von Callovium-Tonen abgebaut. In ihnen enthaltene Knollen führen die vorzüglich erhaltenen Quenstedtoceraten, an denen MAKOWSKI (1963) der Nachweis von Geschlechts-Dimorphismus gelang.

Bei der Durchsicht des Materials fand Herr WEITSCHAT mehrere sehr dünn-schalige Aptychen. Bei zweien von ihnen ist der vordere Umschlag gut zu erkennen. Oberkiefer wurden leider nicht im Verband mit ihnen gefunden. Dagegen ist ein Oberkiefer mit Schnabel und deutlicher Kapuze isoliert aus einer Knolle geborgen worden; ihn muß man einem Belemnoiden zuschreiben.

Bei ausreichendem Material würde es vermutlich gelingen, auch die Oberkiefer von *Quenstedtoceras* im Verband mit Aptychen zu finden. Die Aptychen haben die charakteristische innere Lamelle der Unterkiefer. Sie scheinen wegen ihrer Dünnschaligkeit eine gewisse Zwischenstellung zwischen Aptychen und Anaptychen einzunehmen; ihre weitere Untersuchung wäre wünschenswert.

f) *Scaphites (Discoscaphites) cheyennensis* (OWEN 1852)
(Taf. 9, Fig. 6)

MEEK & HAYDEN haben 1864 ein Exemplar von *Scaphites cheyennensis* vom Moreau River, Dakota (U.S. Nat. Mus. Inv. Foss. Nr. 386) beschrieben. Es liegt im Smithsonian Institute in Washington und wurde mir auf meine Bitte bereitwilligst zugeschickt.

Es besteht aus dem vorderen Teil der Wohnkammer und enthält, aus ihr herausragend, die beiden Aptychen (»Synaptychen«) im Kontakt und in der von TRAUTH als »Ventralstellung« bezeichneten Lage, der Externseite des Gehäuses angeschmiegt. Zwischen ihnen liegt, als solcher sofort erkennbar, der Oberkiefer. Der vorderste Teil der Wohnkammer mit einem Teil des rechten Aptychen ist abgesprengt (liegt aber vor), so daß Ober- und Unterkiefer deutlich sichtbar sind. MEEK & HAYDEN haben den Oberkiefer mit Sicherheit als solchen erkannt »notwithstanding the fact that we must then view the two enveloping valves as forming together one of the opposing mandibles« (S. 121), nachdem sie zuvor die sonst geäußerten Deutungen der Aptychen als Molluskenschalen, Gaumenplatten von Fischen, Schutzelement der Kiemen, Platten gestielter Cirripedier etc. ausführlich diskutiert hatten.

Ihrer Formulierung ist auch jetzt kaum etwas hinzuzufügen. Der Oberkiefer ist in der Deutung sicher, und dann muß man konsequenterweise auch die Aptychen zusammen als Gegenkiefer bzw. Widerlager akzeptieren.

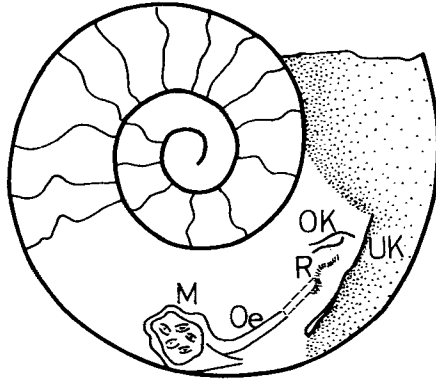


Abb. 1. Skizze der Lage von Kieferapparat, Radula (R), Oesophagus (Oe) und Kropfmagen (M) in der Wohnkammer eines *Arnioceras* sp., Lias α , Yorkshire. Vgl. LEHMANN, 1971.

Drawing of relative position of jaws (OK, UK), radula (R), oesophagus (Oe) and crop (M) in the living chamber of an *Arnioceras* sp., lower Lias, Yorkshire. Compare LEHMANN, 1971.

TRAUTH zitiert die Darstellung von MEEK & HAYDEN, scheint das Stück selbst aber nicht gesehen zu haben, sonst wäre die Deckel-Theorie vielleicht nie vorherrschend geworden. Die Maße der Aptychen sind: Länge etwa 33 mm, Breite 15 mm, größte Breite der Adsymphysal-Leiste 3 mm.

Zeichnet man Mündungs-Querschnitt und ausgebreitete Aptychen nebeneinander, so zeigt sich wenig Übereinstimmung (Text-Abb. 2). Der Oberkiefer läßt sich nicht messen, er ist aber wesentlich kleiner als die Aptychen.

Auffälligerweise ist die Region der Haube ein wenig nach oben gewölbt, nicht eingefurcht wie bei anderen Ammoniten-Oberkiefern.

Angesichts des breiten Mündungsquerschnittes ist der ausgeprägte Adsymphysal-Kiel auffällig. Er hat offensichtlich keine Beziehungen zum Querschnitt der Wohnkammer, wie man bei hochmündigen, gekielten Formen wie *Eleganticerias* annehmen könnte. Von *Scaphites* her darf man solches wohl auch dort ausschließen.

C. Zusammenfassung der Befunde

Die Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Die Ammoniten-Gattungen *Eleganticerias*, *Hildoceras*, *Normannites*, *Physodoceras* und *Scaphites* besitzen Oberkiefer aus hornig-chitinigem Material ohne Kalkauflagerung, die alle in der Gestalt nicht wesentlich voneinander verschieden sind. Sie besitzen zwei Flügel und eine der Haube bei Dibranchiaten-Oberkiefern entsprechende Duplikatur, welche aber in der Regel statt des Kieles eine dorsale Furche aufweist. Eine schnabelartige Spitze ist meist vorhanden, eine scharfe Schneide scheint aber nicht ausgebildet gewesen zu sein.

2. Die Aptychen der Gattungen *Eleganticerias*, *Hildoceras*, *Normannites*, *Physodoceras*, *Quenstedtoceras* und *Scaphites* besitzen eine innere Schicht aus dem gleichen Material wie die Oberkiefer, der von außen eine Kalzitschicht aufgelagert

ist. Am Vorderrande der Aptychen verdünnt sich die Kalkauflagerung bis zum völligen Verschwinden — außer bei *Physodoceras*.

Die innere Schicht zusammengehöriger Aptychen wahrt ihren Zusammenhang auch in der Medianlinie — in dieser Beziehung mit den Anaptychen übereinstimmend. Am Vorderrand biegt sie sich zu einer Innenlamelle ein wie bei den Anaptychen. Im Grunde genommen sind sie also Anaptychen mit Kalkauflage auf beiden Flanken. Ihre Zweiklappigkeit ist eine Folge der Fossilisation, bei der die innere Schicht verloren gegangen ist. Diese gegenseitige Lage ist bislang fast nur bei Funden innerhalb der Wohnkammer bzw. in der Mündung beobachtet worden. In der Mehrzahl der Fälle liegen die Aptychen im vorderen Teil der Wohnkammer mit der Vorderseite zur Mündung, der Außenseite genähert (sog. Ventralstellung TRAUTH's).

3. Phylogenetisch sind die Aptychen von Anaptychen herzuleiten.

4. In den meisten Fällen liegen die Oberkiefer der oben genannten Gattungen zwischen den Flügeln der Aptychen in einer Stellung, wie sie der Anordnung von Ober- und Unterkiefer bei rezenten Cephalopoden entspricht.

5. Die Länge der Oberkiefer schwankt zwischen $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{1}$ der zugehörigen Aptychen.

6. Aptychen passen teils schlecht, teils gut (*Normannites*, *Physodoceras*) in die Gehäuse-Mündung der zugehörigen Ammoniten.

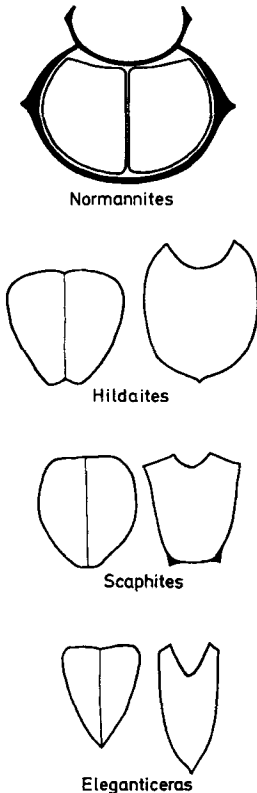


Abb. 2. Aptychen-Umriss (linke Vertikalreihe, bzw. eingezeichnet) und Querschnitt der Mündungsregion der zugehörigen Ammoniten-Wohnkammer (rechte Vertikalreihe) zum Vergleich. Die Darstellung von *Normannites* nach WESTERMANN 1954, S. 126 Abb. 32, die übrigen nach Material des G. P. I. Hamburg.

Outline of aptychus (vertical left row), and cross section of the apertural region of the corresponding ammonite living chamber (at right) for comparison. Drawing of *Normannites* sp. from WESTERMANN 1954, p. 126 Abb. 32, the others from material of the G. P. I. Hamburg.

Deutung

Diese Befunde werden dahingehend gedeutet, daß die untersuchten Aptychen primär Bestandteile des Kieferapparates gewesen sind und als Antagonisten des Oberkiefers gewirkt haben. Damit ist die Möglichkeit eines späteren Funktionswechsels oder einer Funktionserweiterung als Deckel nicht ausgeschlossen.

D. Diskussion

a) Frühere Deutungen

Diese Deutung steht im Gegensatz zu der bisher vorherrschenden, als deren Hauptvertreter F. TRAUTH (1927—1938) und O. H. SCHINDEWOLF (1958) gelten können; sie stimmt aber überein mit derjenigen von MEEK & HAYDEN (1864). Eine kurze Auseinandersetzung ist daher erforderlich.

F. TRAUTH (besonders 1927 und 1931) sah die Aptychen als Deckel an, die in einer ventralen Mantelfalte etwa dort gebildet worden sind, wo sie in der »Ventralstellung« zu finden sind, nämlich kurz hinter der Mündung, der Externseite anliegend. Gegen diese Vorstellung hat SCHINDEWOLF (1958, S. 19—22) schwerwiegende und m. E. völlig überzeugende Argumente angeführt, die vor allem auf der Wachstumsrichtung der Kalklamellen und auf der aus dieser Annahme zu folgernden Lage zu Kiemen und Trichter basieren. Besonders überzeugend ist ferner die Erwägung, daß der Mantel der Ammoniten die aragonitische Schale ausscheidet, daß daher eine Mantelfalte kaum in der Lage gewesen sein dürfte, die kalzitischen Aptychen auszuscheiden.

Die von TRAUTH entwickelte und von zahlreichen Lehrbüchern übernommene Vorstellung von Lage und Bildungsweise der Aptychen kann nach den Darlegungen von SCHINDEWOLF nicht zutreffen. An der Deutung der Aptychen als Deckel hat SCHINDEWOLF trotzdem festgehalten. Kurz zusammengefaßt, führt er dafür folgende drei Argumente an:

1. Die ausgezeichnete Paßform der beiden Aptychen (»*Laevaptychus longus*«) in der Mündung des von ihm beschriebenen *Physodoceras* cf. *altenense* (d'ORBIGNY). Außer am »Dorsalrand«, der nicht »für einen dichten Verschuß konstruiert und geeignet« (S. 6) ist, liegen die Aptychen überall fest an.

Dies gilt für die Mehrzahl der Laevaptychen und auch für die Praestriaptychen der Stephanoceraten, während die übrigen Aptychen nicht so gut passen, z.T. auch zu groß sind, als daß sie in völlig ausgebreitetem (»entfaltetem« — ἀπτερυγος) Zustand in die Mündung passen könnten. Die Laevaptychen wirken insofern besonders überzeugend als Deckel, als sie sehr dick sind und wie Kolben im Zylinder der Wandung anliegen können.

Andererseits ist bei den ebenfalls sehr gut passenden Praestriaptychen von *Normannites* die Kiefernatur besonders überzeugend, da die Aptychen dünn und nur geringfügig größer als die zugehörigen Oberkiefer sind. Die Paßform allein kann für die Funktion nicht ausschlaggebend gewesen sein. Die Lias-Anaptychen, aus denen die Aptychen hervorgegangen sind, füllten die Mündung der zugehörigen Ammoniten nicht aus (LEHMANN 1970).

2. Die Aptychen in der Mündung des von SCHINDEWOLF beschriebenen *Physodoceras* könnten nach seiner Ansicht nicht zufällig dorthin gelangt sein, wenn ihre Lage zu Lebzeiten innerhalb der Wohnkammer war. Für den von SCHINDEWOLF

beschriebenen Fall mag das zutreffen, sicherlich aber nicht für andere Aptychen. Im übrigen ist ein so vollständiger Verschluss der Wohnkammerrandung nur bei Physodoceraten zu finden, bei anderen Gattungen aber kaum.

3. Ihrem Grundaufbau nach stimmen alle Aptychen überein, besonders gilt das für Laevaptychen und Lamellaptychen, womit die große Mehrzahl der Aptychen einheitlicher Genese und Funktion sein dürfte.

Die einheitliche Genese läßt sich kaum bestreiten. Der zweite Teil seines Argumentes wendet sich gegen SCHINDEWOLF, sobald für die Ausgangsformen eine andere als die von SCHINDEWOLF angenommene Funktion nachgewiesen werden kann, wie das hier der Fall ist.

Die Laevaptychen mit ihren dicken, zu Lebzeiten wohl porös gebauten Schalen sind auch nach SCHINDEWOLF's genauer Untersuchung nur bezüglich ihres kalkigen Schalentails gut bekannt, während der hornige Teil noch so gut wie unbekannt ist. Ehe nicht wirklich optimal und vollständig erhaltene Laevaptychen gefunden und untersucht sind, wird auch ihre Funktion nicht sicher erkannt werden können. Einstweilen soll zugegeben werden, daß die Deckel-Vorstellung bei ihnen möglich erscheint, aber auch sie waren in erster Linie Teile des Kiefernapparates.

b) Lage der Aptychen in vivo

Ehe die Funktion der Aptychen weiter erörtert wird, muß ihre Lage im Tierkörper geklärt werden. SCHINDEWOLF sah in ihnen der Kopfkappe des *Nautilus* homologe Gebilde. Zur Stütze seiner Ansicht zitierte er eine Angabe von LEPSIUS (1875), der zufolge die Kopfkappe »mit Kalkkörnchen imprägniert« sei. Er selbst konnte sie im Röntgenbild nicht nachweisen; unsere eigenen Versuche, sie chemisch oder röntgenologisch nachzuweisen, schlugen ebenfalls fehl. Die erfahrene Kennerin des heutigen *Nautilus*, D. A. BIDDER, Cambridge, teilte auf Anfrage dazu folgendes mit:

»The hood of *Nautilus* is largely connective tissue, with some muscle. The thinner anterior part can be bent up to quite an extent, and the texture in life is firm but pliable. On death it immediately becomes rigid and feels rather like cartilage. If there is any calcareous material present, it could only be in the form of scattered spicules. I have no trace of it in sections, but they were from the flexible front end.«

Sicherlich ist die Ausscheidung von Kalk im Bindegewebe denkbar, aber offensichtlich spielt diese Möglichkeit für die Funktion als Kopfkappe keine Rolle, die Biegsamkeit scheint wichtiger zu sein.

Der Blutfarbstoff der rezenten Cephalopoden hat eine relativ geringe Sauerstoff-Affinität, die Tiere bedürfen daher eines ständigen kräftigen Atemwasserstromes, um nicht zu ersticken. Die Kopfkappe von *Nautilus* besitzt daher im Ventralteil eine Öffnung, die auch bei geschlossener Kopfkappe den Wasseraustausch ermöglicht. Bei Aptychen ist nichts derartiges zu beobachten, am wenigsten bei den Laevaptychen.

Die Kopfkappe von *Nautilus* besteht aus einem einheitlichen Stück, ohne jede Andeutung einer medianen Teilung. Es ist auch nicht zu erkennen, wieso eine Zweiteilung einer solchen Kopfkappe für das Tier von Nutzen sein könnte und wie eine ursprünglich einheitliche Kappe überhaupt zweiteilig werden könnte, da sie ja nicht eingefaltet zu werden braucht. Ein anderer Umstand scheint mir entscheidend zu sein. Es hat sich gezeigt, daß die hornige Innenschicht der Aptychen

das ursprünglich und funktionell entscheidende Bauelement ist, dem nur von außen, sekundär, eine Kalkschicht angefügt worden ist. Von einer hornigen Schicht ist aber bei der *Nautilus*-Kopfkappe keine Spur vorhanden.

Diese Gesichtspunkte zusammen mit den vorstehend beschriebenen Funden von Kieferapparaten scheinen mir ausreichend zu sein, um die Kopfkappen-Hypothese aus der weiteren Diskussion auszuschließen. Anaptychen und Aptychen entstehen vielmehr aus ventralen Kieferelementen, damit ist der Ort ihrer Entstehung der ventrale Teil des mit starken Muskeln versehenen Pharynx.

c) Funktion der Aptychen

Es ist zu untersuchen, welche Funktion sie dort hatten. Der von LEHMANN 1971 veröffentlichte Fund eines *Arnioceras* mit Magen (vgl. Text-Abb. 1), Oesophagus und Radula, letztere von Oberkiefer und Anaptychus eingeschlossen, läßt kaum noch Zweifel an der Funktion des Anaptychus als Kiefer. Auch die anderen Radula-Funde liegen zwischen Oberkiefer und Aptychen bzw. Anaptychen.

Andererseits haben die Aptychen statt Schnäbeln nur eine schärfere Kante, sie könnten also bestenfalls als eine Art Widerlager für den Oberkiefer gedient haben.

Daß die Aptychen nicht unbeweglich festgelegt haben, lassen die durch die innere Lamelle angezeigten Muskelansatzstellen erkennen, die sogar auf recht kräftige Muskeln hindeuten.

Die Gestalt der Aptychen wechselt während der Ontogenese mit der Veränderung des Mündungsquerschnittes. Die *Eleganticeraten* haben in der Jugend einen sehr breiten Wohnkammer-Querschnitt und erst die erwachsenen Makrokonche sind hochmündig. In weniger ausgeprägtem Maße zeigen die *Hildoceraten* dasselbe. Ganz entsprechend sind die Aptychen anfangs kurz und breit und werden erst im erwachsenen Stadium länger und schmaler. Man kann das sehr schön am Divergieren der Anwachslineien der inneren, hornigen Schicht, die auch als erste angelegt wird, und derer der später aufgelegten Kalkschicht ablesen. Eine gewisse Parallelität zwischen Gehäuse-Querschnitt und Aptychenform besteht also sicher, auch wenn sie nur selten zur Übereinstimmung führt.

So erscheint es nicht unmöglich, wie bereits von KAISER & LEHMANN (1971) angedeutet worden ist, daß als eine Art Sekundäreffekt auch eine Deckelfunktion der Aptychen entstehen konnte — in unterschiedlichem Ausmaß — entsprechend der Vielgestaltigkeit der Ammoniten selbst.

d) Phylogenetische Entwicklung des Kieferapparates

Im Ganzen gesehen stellen Anaptychen und Aptychen der Ammoniten eine Entwicklungsreihe dar. Sie begann bei den niedrigmündigen Ammoniten im unteren Lias (die früheren Ammonoideen bleiben hier außerhalb der Betrachtung) mit rein chitinen Kieferapparaten von normaler Größe und Gestalt, bei denen der Unterkiefer einheitlich gebaut und in seiner Gestalt rein von der Kieferfunktion her bestimmt war. Engere Beziehungen zur Mündung bestanden nicht, auch die Formen von Unterkiefer und Mündungsquerschnitt waren ganz verschieden.

Im Lias traten die ersten Unterkiefer mit Kalkauflagerung auf; sie wurden dadurch starr. Infolgedessen bildete sich ein medianes Scharnier, damit die unerläß-

liche Beweglichkeit der Flügel erhalten blieb. Wo die Kalkschicht dünn blieb, wie bei den Normanniten, blieb die bisherige Funktion dieselbe; wo sie dicker wurde, entstand damit zugleich die Möglichkeit einer Schutzfunktion des Unterkiefers. Bei einigen Aptychen, wie z. B. den Laevaptychen, kam es dabei zu einer engen Übereinstimmung mit dem Mündungsquerschnitt; dort konnte die Schutzfunktion vielleicht mehr in den Vordergrund treten. Die Aptychen hochmündiger Ammoniten sind in der Jugend kurz und breit — entsprechend dem Windungsquerschnitt in diesem Stadium — und verlängern sich mit zunehmender Hochmündigkeit. Diese Beziehung zum Mündungsquerschnitt hat vermutlich auch funktionelle Bedeutung.

Der Oberkiefer behielt seine Gestalt fast unverändert bei, nur die Größenrelation zum Unterkiefer schwankte zwischen 1:1 und 1:2. Bei hochmündigen Ammoniten senkte sich der Kapuzen-Teil stark ein, z. B. bei *Eleganticerias*, bei niedrigmündigen blieb dieser Teil eben; eine Aufwölbung zu einer echten Kapuze wurde nirgends beobachtet. Die Einwölbung läßt sich mit der vorhergehenden Windung in Verbindung bringen, gegen die der Oberkiefer anstößt, wenn der Unterkiefer zurückklappt.

Schlußbemerkung

Das bisher bekannte Material an Ammoniten-Kiefern rechtfertigt die Annahme, daß die Aptychen und Anaptychen aus Lias und Kreide Unterkiefer sind bzw. aus solchen hervorgegangen sind. Über die paläozoischen Anaptychen läßt sich Gleiches nur vermuten; hier fehlt es noch an entsprechendem Material.

Zitierte Literatur

- ARKELL, W. J.: Mesozoic Ammonoidea. — In: Treatise on Invertebrate Paleontology, ed. R. C. MOORE, Part L. Mollusca 4, L 80 — L 465, Lawrence 1957.
- BEURLIN, K.: Die ammonitischen Nebenformen. Überlegungen zur Frage des Entwicklungsmechanismus der Ammonitenschale. — Z. dt. geol. Ges., **108**, 194—202, 1957.
- KAISER, P. & LEHMANN, U.: Vergleichende Studien zur Evolution des Kieferapparates rezenter und fossiler Cephalopoden. — Paläont. Z., **45**, 18—32, 1971.
- LEHMANN, U.: Dimorphismus bei Ammoniten der Ahrensburger Lias-Geschiebe. — Paläont. Z., **40**, 26—55, 1966.
- Ammoniten mit Kieferapparat und Radula aus Lias-Geschieben. — Paläont. Z., **41**, 38—45, 1967.
- Lias-Anaptychen als Kieferelemente (Ammonoidea). — Paläont. Z., **44**, 25—31, 1970.
- Jaws, radula, and crop of *Arnioceras* (Ammonoidea). — Palaeontology, **14**, Part 2, 338—341, 1971.
- LEPSIUS, R.: Beiträge zur Kenntnis der Juraformation im Unter-Elsaß. — VIII. + 64 S., 1875.
- MAKOWSKI, H.: Problem of sexual dimorphism in ammonites. — Palaeontol. Polon., **12**, 1—92, 1963.
- MEEK, F. B. & HAYDEN, F. V.: Palaeontology of the Upper Missouri; Invertebrates. — Smithson. Contrib. Knowledge, **14**, 5, 118—121, 1864.
- RÜPPELL, E.: Abbildung und Beschreibung einiger neuen oder wenig gekannten Versteinerungen aus der Kalkschiefer-Formation von Solenhofen. — 12 S., Frankfurt a. M. 1829.
- SCHINDEWOLF, O. H.: Über Aptychen (Ammonoidea). — Palaeontographica, Abt. A, **111**, 1, 1—46, 1958.
- TRAUTH, F.: Aptychenstudien I—VIII. — Ann. Naturhist. Mus. Wien, **41**, 171—259; **42**, 121—193, Taf. II—IV; **44**, 329—411, Taf. III—IV; **45**, 17—136, Taf. I; **47**, 127—145, Taf. III; Wien 1927—1938.

WESTERMANN, G.: Monographie der Otoitidae (Ammonoidea). — Beih. Geol. Jb., 15, 364 S., 33 Taf., Hannover 1954.

Tafelerklärungen

Tafel 9

Fig. 1. Schnitt durch den Kieferapparat eines makrokonchen *Eleganticerus elegantulum* (Y. & B.) aus Ahrensburg. Oben der Oberkiefer mit dorsaler Einkerbung, unten der Unterkiefer mit innerer horniger (schwarzer) Schicht, die durchgehend zusammenhängt, und äußerer (heller) Kalkauflage, die median unterbrochen ist und die beiden Aptychen bildet. Die dunklen Punkte in dem vom Unterkiefer umschlossenen Bereich sind isolierte Radula-Zähne. — G. P. I. Hamburg Nr. 242. Maßstab 5:1.

Section through the jaw apparatus of a macroconch specimen of *Eleganticerus elegantulum* (Y. & B.), lower Toarcian, from drift boulder, Ahrensburg near Hamburg. The upper part is the upper jaw, showing inner and outer lamella and a dorsal furrow; the lower part forms the lower jaw, consisting of the coherent, black, horny inner layer and the outer, light coloured calcareous cover which is interrupted in the midline, thus forming the two aptychi. The dark spots in the part enclosed by the lower jaws are isolated radular teeth. — Scale 5:1.

Fig. 2. Wohnkammer eines makrokonchen *Hildoceras (Hildaites) levisoni* (SIMPSON) mit Aptychen (= Unterkiefer) in einer der Ventralstellung TRAUTHS ähnlichen Lage. — Lias ϵ , Haverlahwiese. G. P. I. Hamburg Nr. 273. — $1/2$ nat. Gr.

Living chamber of a macroconch specimen of *Hildoceras (Hildaites) levisoni* (SIMPSON) with aptychi (= lower jaws) in a position approaching the »Ventralstellung« of TRAUTH. Upper Toarcian, Haverlahwiese. — $1/2$ nat. size.

Fig. 3. Schnitt durch die Wohnkammer eines makrokonchen *Hildoceras (Hildaites) levisoni* (SIMPSON) aus dem Lias ϵ von Haverlahwiese.

Die innere Schicht des Unterkiefers hat sich stellenweise abgelöst, hängt aber in der Medianlinie noch zusammen, während die kräftig berippte Kalkauflage deutlich zweiseitig ist. Der Schnitt gehört zu der Serie, nach der das Modell (Taf. 10, Fig. 1, 4, 5) gebaut wurde. — Maßstab 5:1.

Section through the living chamber of a macroconch specimen of *Hildoceras (Hildaites) levisoni* (SIMPSON), upper Toarcian, Haverlahwiese, Lower Saxony. The inner layer of the lower jaw is rather thin, but continuous even along the midline, whereas the strongly ornamented calcareous cover clearly consists of two parts. The section belongs to the series from which the model (plate 10, fig. 1, 4, 5) was constructed. — Scale 5:1.

Fig. 4. Teil der Oberfläche des in Fig. 2 noch in der Wohnkammer liegenden Kieferapparates von *Hildoceras (Hildaites) levisoni* (SIMPSON) aus dem Lias ϵ von Haverlahwiese. Rechts die innere, organische Schicht mit Anwachsstreifen, links die berippte, kalkige Außenschicht (= Aptychus) mit anders verlaufender Orientierung, beide von der rechten Hälfte des Unterkiefers. — G. P. I. Hamburg Nr. 273. — Maßstab 4:1.

Part of the surface of the jaw apparatus of *Hildoceras (Hildaites) levisoni* (SIMPSON) shown in fig. 2 when still in the living chamber, now removed and seen from the right side of the shell. The inner, organic layer (at right) with striae running at variance from the strong ribs of the calcareous surficial layer at the left (which forms the aptychus), both layers together belong to the right part of the lower jaw. — Scale 4:1.

Fig. 5. Rechte Unterkieferhälfte (= Aptychus) und Oberkiefer in der Wohnkammer eines makrokonchen Exemplares von *Eleganticerus elegantulum* (Y. & B.) aus dem Lias ϵ , Geschiebe Ahrensburg. Oberkiefer von oben gesehen. — G. P. I. Hamburg Nr. 274. — Nat. Gr.

Right lower jaw (= aptychus) and upper jaw within the living chamber of a macroconch specimen of *Eleganticerus elegantulum* (Y. & B.) from the Toarcian, Ahrensburg, drift boulder. The upper jaw is seen from above. — Nat. size.

Fig. 6. Hinterer Teil der linken Unterkieferhälfte und links davon Oberkiefer von *Scaphites (Discoscaphites) cheyennensis* (OWEN) in natürlicher relativer Lage. Original zu MEEK & HAYDEN 1864. Smithsonian Institute, Washington, D. C. — Maßstab 2:1.

Posterior part of left half of lower jaw (= aptychus) and, at left, upper jaw of *Scaphites (Discoscaphites) cheyennensis* (OWEN) in natural position. Specimen mentioned and drawn by MEEK & HAYDEN, 1864. Smithsonian Institute, Washington, D. C. — Scale 2:1.

Tafel 10

Fig. 1, 4, 6. Modell des Oberkiefers (Fig. 1) und des Unterkiefers (Fig. 4, 6) von *Hildoceras (Hildaites) levisoni* (SIMPSON) aus dem Lias ϵ von Haverlahwiese. Fig. 4 zeigt die zusammenhängende organische innere Schicht mit der vorderen Duplikatur, Fig. 6 in seitlicher Ansicht die kräftig berippte Kalk-Auflage, die die Ränder der Innenschicht nicht erreicht.

Taf. 9, Fig. 3, zeigt einen der Schiffe, nach denen das Modell konstruiert wurde. — Maßstab: $\frac{1}{3}$ der Modellgröße (= $3,3 \times$ natürl. Größe).

Model of upper (fig. 1) and lower jaw (figs. 4, 6) of *Hildoceras (Hildaites) levisoni* (SIMPSON), upper Toarcian, Haverlahwiese, Lower Saxony. Fig. 4 shows the coherent organic inner layer with the inner doublure which corresponds to the anaptychi; fig. 6 demonstrates, in lateral view, the strongly ribbed calcareous layer (= aptychus) which does not reach the margins of the inner layer. — Scale $\frac{1}{3}$ of size of model (= $3,3 \times$ nat. size).

Fig. 2. Kieferapparat von *Physodoceras* sp., Malm ζ , Plattenkalke, Nusplingen. Slg. Geol.-Paläontol. Institut Tübingen. Oben der linke Aptychus (= Unterkiefer), von der Innenseite gesehen, darunter, teilweise verdeckt, der rechte Aptychus. Gestrichelt umrissen der nur als deformierter Abdruck erkennbare, ursprünglich aus organischer Substanz bestehende Oberkiefer. — Maßstab etwa 1:1.

Jaw apparatus of *Physodoceras* sp., Malm ζ , Plattenkalke, Nusplingen. Coll. of Geologisch-Paläontologisches Institut Tübingen.

On top the left aptychus (= lower jaw), inside view; below, partly covered, the right aptychus. The impression of the deformed upper jaw is indicated. — Scale approximately 1:1.

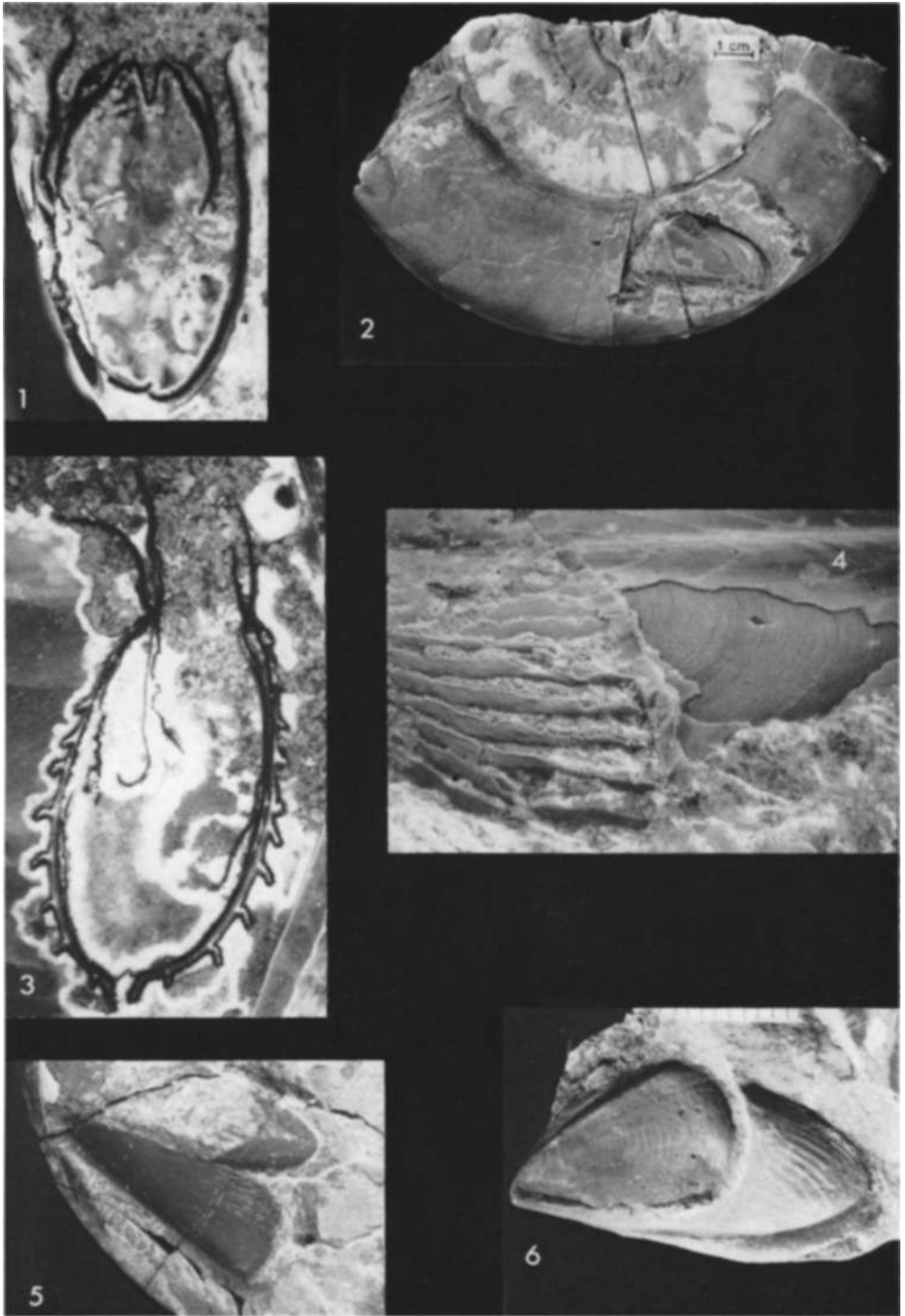
Fig. 3. Steinkern der noch teilweise zusammenhängenden Unterkiefer (= Aptychen) von *Quenstedtoceras* sp., Callovium, Lukov, Polen. Am Vorderende (auf dem Bild oben) ist beiderseits die Duplikatur erkennbar. G.P.I. Hamburg Nr. 275. — Maßstab 7:1.

Steinkern of the lower jaws (= aptychi), still partly coherent, of *Quenstedtoceras* sp., Callovium, Lukov, Poland. In front (in the figure on top), the doublure is visible. — Scale 7:1.

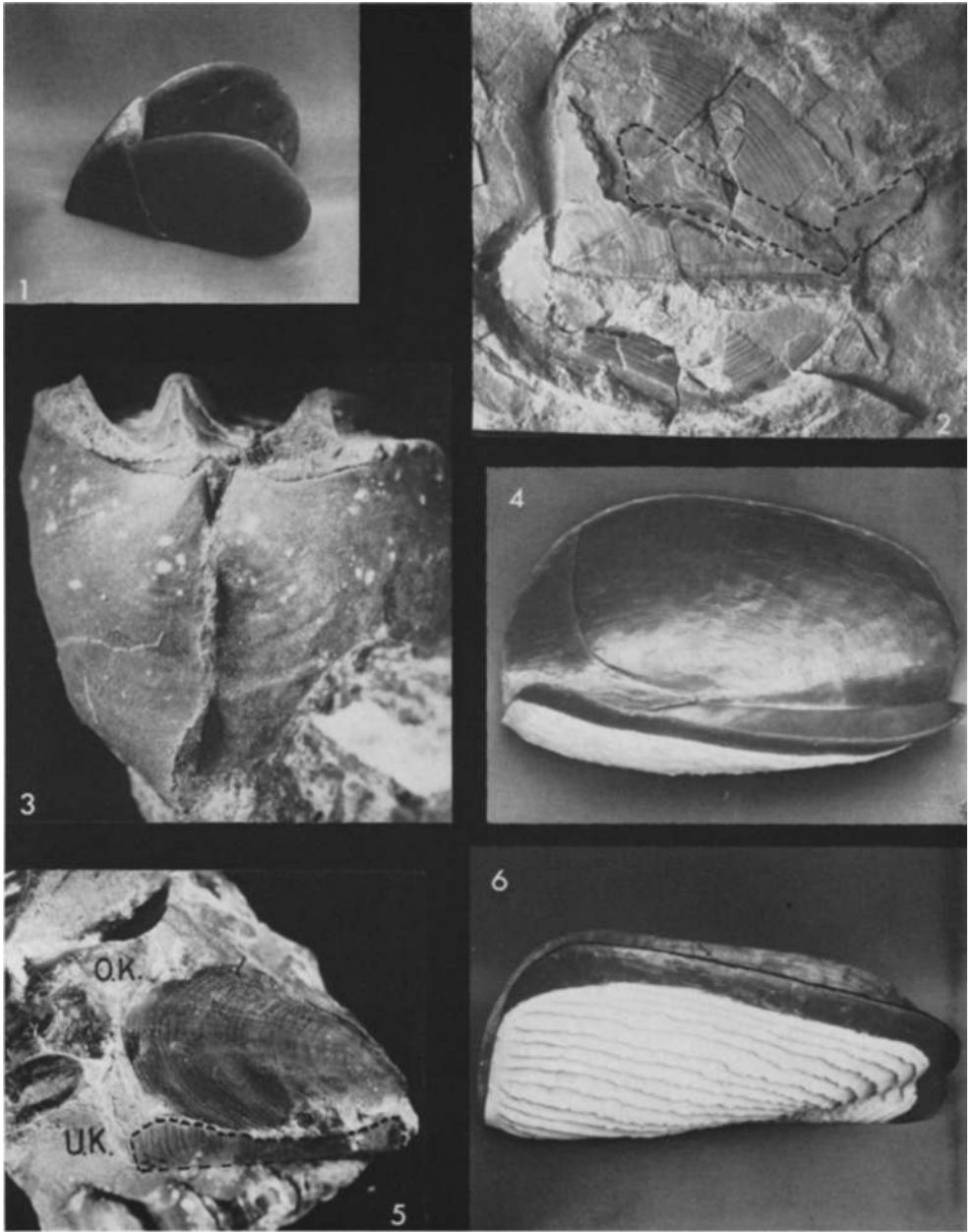
Fig. 5. *Normannites* sp., Ob. Mittel-Bajocium, Gerzen, Geolog. Institut Göttingen; Original WESTERMANN 1954, Taf. 33, Fig. 6, Gzn. 104.

Oberkiefer und darunter ein Rest der rechten Unterkieferhälfte, die ursprünglich mit ihrem linken Gegenstück den Oberkiefer umschlossen hat. Die erhaltenen Reste des Unterkiefers sind gestrichelt umrandet. — Maßstab 4:1.

Upper jaw (O. K.) still covered by part of the right half of the lower jaw (lower part of structure, U. K.) which originally enclosed the whole upper jaw, together with left counterpart. — Scale 4:1.



U. Lehmann: Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten



U. Lehmann: Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten